

СЕЛЕКЦИЯ ЛЕСНЫХ ПОРОД



969439



Москва
«Лесная промышленность»
1982

ПРЕДИСЛОВИЕ

В «Основных направлениях экономического и социального развития СССР на 1981—1985 годы и на период до 1990 года» указано, что в лесном хозяйстве следует обеспечить постепенный переход к ведению его на принципах непрерывного и рационального лесопользования, улучшения качественного состава лесов. В этих строках заложено огромное содержание, предусматривающее переход лесного хозяйства всей страны на непрерывное расширенное воспроизводство, в основу которого должно быть положено рациональное использование многогранных полезностей леса, повышение качественной структуры всех его элементов. В первую очередь это относится к основному лесному продукту — древесине, имеющей широкое потребление в народном хозяйстве, а также к все увеличивающемуся значению природоохранной, санитарно-гигиенической и рекреационной роли лесов.

В решении данной проблемы ведущее место принадлежит селекции. Перевод на селекционную основу всех хозяйственных мероприятий — семеноводства, лесных культур, рубок промежуточного и главного пользования — приведет к повышению производительности, устойчивости и качественной структуры новых лесов. За последние годы много сделано в этом направлении. Разработаны теоретические принципы перевода лесного хозяйства на селекционную основу, накоплен большой практический опыт создания селекционно-семеноводческой базы; выделены и изучены перспективные для хозяйства насаждения и формы деревьев.

Предисловие и разделы I.1, II.1, II.4, III.4, IV.7 написаны П. И. Молотковым; II.3, IV.9, IV.12 — И. Н. Патлаем; III.1, III.2, III.3, IV.6 — Н. И. Давыдовой; III.6 — Ф. Л. Щепотьевым; I.2, II.5 — А. И. Ирошниковым; IV.13 — В. И. Мосиным; IV.5 — Д. М. Пирагсом; IV.2 — Л. И. Милютиным.

Совместно написаны следующие разделы: II.2 — И. Н. Патлаем и Д. М. Пирагсом; IV.1 — И. Н. Патлаем, А. И. Ирошниковым, П. И. Молотковым; IV.3 — А. И. Ирошниковым, Д. М. Пирагсом; IV.4 — И. Н. Патлаем, В. И. Мосиным; IV.8, IX.10 — В. И. Мосиным, П. И. Молотковым; III.5, IV.11 — Ф. Л. Щепотьевым, П. И. Молотковым.

Глава I

ЗАДАЧИ И ОСОБЕННОСТИ СЕЛЕКЦИИ ЛЕСНЫХ ПОРОД

1.1. ОБЩИЕ ЗАДАЧИ И ОСОБЕННОСТИ СЕЛЕКЦИИ И СЕМЕНОВОДСТВА ЛЕСНЫХ ПОРОД

Практической селекцией лесных пород начали заниматься с тех пор, как организовалось лесное хозяйство и в лесах стали сознательно проводить хозяйственные мероприятия. Особенно ярко выражена селекционная направленность рубок ухода, в основе которых лежит вырубка худших и оставление лучших деревьев в насаждениях. Рубки ухода сыграли огромную положительную роль в улучшении состояния лесов. Вместе с тем ряд мероприятий эксплуатационного характера, имеющих также селекционную направленность, проводили во вред лесам. Прежде всего это относится к приисковым рубкам, имевшим в прошлом широкое распространение во всех странах мира. При приисковых рубках выбирали в лесах самые ценные деревья без каких-либо мер по их восстановлению. В лесах Карпат таким образом были уничтожены наиболее ценные формы явора со свилеватой древесиной; в лесах Карелии — ценнейшие формы березы карельской; в лесах Средней Азии — каповые формы ореха грецкого; в европейской части страны — лучшие экземпляры дуба и ясеня. Приисковые рубки в северо-западных областях РСФСР повысили фаутиность осины [143]. В результате эксплуатационных рубок значительно снизился генетический потенциал лесов повышенной интенсивности роста. Особенно это относится к малолесным районам.

Отрицательно сказалась на состоянии лесов заготовка семян для лесовосстановления и лесоразведения с деревьев хотя и удобных для сбора (низкорослых, сучковатых), но нередко больных, нежелательных в генетическом отношении. Вероятно, что распространившиеся заболевания хвойных лесов корневой губкой (*Fomitopsis anosa* (Fr.) Karst), серым шютте (*Hendersonia acicola* Muntet Tub.) и др. связаны с этим фактором.

Умело применяя методы и приемы селекции, можно улучшить состояние, устойчивость лесов, повысить их продуктивность. В зависимости от группы лесов, степени их освоенности,

нарушенности состава задачи селекции будут различны. Общая задача селекции — повышение продуктивности, устойчивости и качественной структуры насаждений. В лесах I группы большее внимание должно быть уделено стойкости насаждений против вредителей, болезней и других неблагоприятных факторов внешней среды, устойчивости к рекреационным нагрузкам, повышению санитарно-гигиенических и эстетических свойств лесов; в лесах II и III групп первостепенное значение будут иметь повышение продуктивности и улучшение качественной структуры насаждений. В южных засушливых районах нашей страны на первое место следует ставить задачи повышения засухо- и солеустойчивости древостоев; в северных — повышение морозоустойчивости и т. д.

Большие отличия в задачах селекции и соответственно в селекционных подходах будут связаны с видами древесных пород. Например, одной из важнейших задач селекции в сосновых лесах является наряду с повышением производительности, устойчивости древостоев селекция на смолопродуктивность; в еловых лесах — селекция на резонансные качества древесины; в дубовых — на содержание дубильных веществ и т. д.

Ближайшие задачи селекционеров — изучение формового разнообразия древесных пород, размножение ценных в хозяйственном отношении популяций и форм лесных пород. На это обращали внимание основатели русского лесоводства А. Т. Болотов, М. К. Турский, Н. П. Кобранов и др.

В последние 15—20 лет, после того как сформировалось учение о плюсовых насаждениях и плюсовых деревьях и был разработан метод клоновых семенных плантаций, во многих странах мира начался в больших масштабах отбор лучших по продуктивности и качеству (плюсовых) насаждений (рис. 1). Одновременно стали закладывать клоновые семенные плантации прививкой черенков с плюсовых деревьев. Наиболее интенсивно эти работы развивались в Скандинавских странах. В СССР на 1 января 1978 г. было отобрано 14 883 плюсовых дерева и на их основе заложено 9545 га лесосеменных плантаций¹.

Одна из первоочередных задач лесного хозяйства — окончание закладки клоновых семенных плантаций первого порядка с таким расчетом, чтобы удовлетворить потребность лесного хозяйства в семенах повышенных генетических качеств. Вместе с закладкой клоновых семенных плантаций из плюсовых деревьев должны создаваться семенным путем семейственные плантации.

Для сохранения генетического разнообразия исходных ценных популяций и расширения их семенной базы важно заложить

¹ Новосельцева А. И. Эффективность и качество лесокультурного производства. Лесное хозяйство, 1979, № 2, с. 32—37.



Рис. 1. Плюсовое насаждение сосны в Свесьском лесхоззаге Сумской обл. Фото И. Н. Патлая

жить постоянные семенные участки, используя семена максимально возможного количества деревьев этих популяций. Наряду с отбором насаждений и деревьев по основным хозяйственным признакам — интенсивности роста и качеству стволов следует расширить отбор по качественным показателям древесины, смолопродуктивности, устойчивости к избыточному увлажнению, поражению отдельными болезнями и вредителями,

засухо-, соле-, и газоустойчивости, декоративным качествам деревьев, а также устойчивости к рекреационным нагрузкам и др. По каждому из этих повышенных показателей должны быть созданы специализированные семенные плантации, постоянные лесосеменные участки.

Дальнейшего изучения требуют климатические и эдафические экотипы древесных пород. В последние годы в нашей стране заложена широкая сеть географических культур. В то же время лесотипологических культур, отражающих различия лесорастительных условий данной местности, еще мало. Исследование географических и лесотипологических культур позволит обосновать возможность и целесообразность перемещения семян в географическом аспекте, целесообразность создания сортов древесных пород для определенных типов условий местопроизрастания, типов леса.

Один из главных путей дальнейшего улучшения лесных пород заключается в проверке наследственных свойств плюсовых деревьев по их семенным потомствам и закладке плантаций второго и третьего порядков из элитных деревьев и пар, обеспечивающих гетерозисный эффект. Поэтому очередной важной задачей селекционеров является проверка всех отобранных плюсовых деревьев по их семенным потомствам на основе свободного опыления и направленного скрещивания на плантациях. Эта большая работа может быть выполнена только при специальной ее организации.

Опыт отечественной и зарубежной селекции показывает, что, помимо отбора лучших форм лесных пород, их размножения и дальнейшего селекционного улучшения, большие перспективы имеют отдаленные внутри- и межвидовые скрещивания. Эти методы позволяют в короткий срок получать новые, ценные для лесного хозяйства формы древесных пород [107, 109]. Задача лесных селекционеров — всемерное расширение работ по получению новых, перспективных гибридных и других форм для лесного хозяйства. В ее решении большую помощь может оказать создание в местах гибридизационных работ специальных коллекционных плантаций (пинетумов, пицетумов, кварцетумов и др.).

В селекции лесных пород еще недостаточно используют новые, перспективные методы: индуцированного мутагенеза, полиплоидии, апомиксиса и др. Их широкое внедрение в лесную селекцию также является первостепенной задачей. Необходимо постоянно повышать уровень генетических исследований, использовать при генетическом анализе методы изотерпенов, изоферментов, электронной микроскопии, методы математического моделирования. В решении своих задач лесные селекционеры опираются на общие генетические закономерности, методы, которые применяются в сельском хозяйстве. Вместе с тем лесная селекция имеет свои особенности, имеющие как положи-

тельное, так и отрицательное значение для селекционного процесса.

Все основные лесообразующие породы — многолетние растения, достигающие спелости в 80—100 лет. Плодоношение их начинается обычно в 20—40-летнем возрасте и семенные годы повторяются редко. Естественно, это сильно затрудняет селекционный процесс. Сроки получения результатов селекции (гибриды второго, третьего поколений и др.) без применения специальных методов нередко растягиваются на несколько десятилетий. Имеются трудности в оценке молодых древесных растений по таким важным прямым селективным признакам, как интенсивность роста, качество стволов деревьев. В то же время надежных методов ранней диагностики плюсовых деревьев по косвенным признакам пока нет.

Все основные лесообразующие породы перекрестноопыляющиеся. С этим связана исключительно высокая степень их гетерозиготности, которая в сочетании с поздним сроком репродукции и периодичностью плодоношения затрудняет применение близкородственных скрещиваний для получения чистых линий. Наряду с этими особенностями, затрудняющими и усложняющими селекцию, у лесных пород имеется ряд преимуществ перед сельскохозяйственными культурами. Все лесные породы — дикие виды, не затронутые селекцией и поэтому обладающие большими неиспользованными возможностями улучшения.

Такие древесные виды, как сосна обыкновенная, имеют обширные ареалы. Они произрастают в самых различных климатических, почвенных условиях и поэтому представлены многочисленными климатическими, эдафическими экотипами, популяциями, формами. Это открывает большие возможности для селекции, скрещивания отдаленных климатических, эдафических форм и получения на этой основе гетерозисного эффекта, выведения высокопродуктивных сортов, соответствующих определенным лесорастительным условиям, использования генетических закономерностей популяций, различающихся своими размерами, происхождением, степенью изоляции и др. Та же высокая степень гетерогенности, отрицательное значение которой мы отметили, играет и огромную положительную роль. Она обеспечивает пластичность древесных растений, высокую степень адаптации лесных насаждений к изменяющимся лесорастительным условиям.

Долговечность древесных пород позволяет использовать в селекции одни и те же растения. Это имеет большое значение для гибридизации, создания клоновых семенных плантаций. В отличие от сельскохозяйственных культур гибриды древесных видов, как правило, сохраняют гетерозис во втором поколении. Все эти и многие другие особенности лесных пород требуют применения в лесной селекции специфических методов, приемов, разработки новых подходов.

1.2. ПРИРОДНЫЕ ЗОНЫ И ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫЕ РАЙОНЫ

В распространении, составе и продуктивности древесной растительности наблюдаются значительные различия между отдельными регионами. Это связано с неравноценностью (специфичностью) и неоднородностью условий произрастания, характером конкурентных взаимоотношений с травянистыми растениями, уровнем адаптации и историей расселения разных видов. В распределении на поверхности земли древесных растений, как и других организмов, наблюдаются четкие закономерности, связанные с зональной (на равнинах) и поясной (в горах) сменой природных условий и типов растительности. Каждая зона представляет собой сложную систему региональных единиц — областей, провинций и районов. Кроме того, она может включать азональные или интразональные типы ландшафта (например, верховые болота).

Зональность природных комплексов, давно привлекавшая внимание ботаников, географов, почвоведов, лесоводов, агрономов и экономистов России, нашла наиболее полное выражение в учении В. В. Докучаева [32]. На равнинах северного полушария он выделил следующие зоны и подзоны, последовательно сменяющие друг друга с севера на юг: тундровую (арктическую), полярно-таежную (лесотундру), таежную (лесную), лесостепную, степную (черноземную), пустынно-сухостепную (каштановых и бурых почв), аэральную (лёссовых, песчаных, каменистых и солонцеватых пустынь и полупустынь) и латеральную (субтропическую и тропическую с красноземами). В такой же последовательности, как указывал В. В. Докучаев, только на очень коротких расстояниях, наблюдается смена высотных поясов в горных системах, от их вершин к основанию.

В. В. Докучаев обратил внимание и на провинциальное деление зон по составу растительности. В частности, лесную зону европейской части России он разделял (вслед за ботаниками Р. Э. Траутфеттером, А. Н. Бекетовым, Ф. П. Кеппеном) на 3 естественные области (провинции): западную, или область ясеня, дуба и граба; центральную, или область ели и сосны, и восточную, или область лиственницы и пихты.

Проведенные за последние 80 лет многочисленные разносторонние исследования природных условий и флоры СССР позволили разработать детальное естественноисторическое районирование всей территории страны.

Его составными взаимосвязанными частями, или производными элементами, являются физико-географическое, агроклиматическое, геоморфологическое, почвенно-географическое, зоогеографическое, флористическое, ботанико-географическое (геоботаническое) и лесорастительное районирования. Ф. Н. Мильков [77] выделяет на равнинной территории СССР 12 природных зон:

1. Ледяная зона (с Западной приатлантической, Центральносибирской и Восточной притихоокеанской областями ледяной зоны).

2. Тундровая зона (с Кольской, Восточно-Европейской, Западно-Сибирской, Среднесибирской, Восточно-Сибирской и Дальневосточной тундровыми областями).

3. Зона лесотундры (с Кольской, Восточно-Европейской, Западно-Сибирской, Среднесибирской и Восточно-Сибирской лесотундровыми областями).

4. Зона тайги с 4 областями: а) Карело-Кольской западноевропейской тайги (с Кольской и Карельской провинциями западноевропейской тайги); б) Восточно-Европейской таежной (с 6 провинциями: Двинско-Мезенской, Тиманской, Печорской, Северных Увалов, Низменного Заволжья и Вятско-Камской возвышенности); в) Западно-Сибирской таежной (с Приуральской, Нижнеобской, Тургайской и Приенисейской провинциями); г) Среднесибирской таежной (с Тунгусской, Оленекской, Центральноякутской и Ангаро-Присаянской провинциями).

5. Зона хвойно-широколиственных лесов Русской равнины с провинциями: Приморской моренно-озерной, Белорусско-Валдайского поозерья, Предполеской, Среднерусской и Мещерской.

6. Зона муссонных хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока с 2 провинциями (Среднеамурской и Южноприморской).

7. Лесостепная зона с 2 областями: а) лесостепной Русской равнины (с 7 провинциями: Подольской и Приднепровской возвышенности, Приднепровской низменности, Среднерусской возвышенности, Донецкого края, Окско-Донской равнины, Приволжской возвышенности и Заволжской); б) лесостепной Западной Сибири (с 3 провинциями: Урало-Тобольской, Ишимско-Баранской и Предалтайской).

8. Степная зона с 2 областями: а) степной Русской равнины (с 5 провинциями: Причерноморских степей, Нижнедонской, Западно-Предкавказской, Ставропольской и Заволжской); б) степной Западной Сибири и Северного Казахстана (с 3 провинциями: Тургайской, Казахско-Мелкосопочной и Западносибирской).

9. Зона полупустынь с 2 областями: а) Прикаспийской полупустыни (с 2 провинциями: Ергенинской и Прикаспийской); б) Мугоджаро-Казахской полупустынной (с 3 провинциями: Мугоджарской, Тургайской, Казахско-Мелкосопочной).

10. Зона пустынь умеренного пояса (с 5 провинциями: Северокаспийской, Устюртской, Аральской, Южных песчаных пустынь умеренного пояса и Прибалхашской).

11. Субтропическая пустыня.

12. Средиземноморская зона (с 4 провинциями: Крымско-Кавказской ксерофитных лесов, Колхидской влажнолесной, Куринской сухих редколесий и полупустынь, Ленкоранско-Талышской).

В горных районах СССР Ф. Н. Мильков [77] выделил 10 горных стран:

1. Карпаты, где имеется 5 ландшафтных поясов: а) лесостепи с преобладанием дуба и участием граба и бука, на серых лесных почвах; б) широко-

лиственных и хвойно-широколиственных лесов на бурых лесных почвах (500—1200 м); в) горной тайги из европейской ели на горноподзолистых почвах (1200—1500 м); г) субальпийский (1500—1800 м); д) альпийский (выше 1800 м).

2. Кавказ, где от Прикубанской низменности к высокогорьям Большого Кавказа наблюдается такая смена поясов: а) степной на приазовских черноземах; б) лесостепи с преобладанием дуба на выщелоченных черноземах и северных лесных почвах; в) широколиственных (буковых и дубовых) лесов на горнобурых лесных почвах; г) хвойных лесов из ели восточной и пихты кавказской на горноподзолистых почвах; д) субальпийский; е) альпийский.

3. Урал. С севера на юг эта горная страна пересекает пять широтных природных зон, в соответствии с которыми на ее территории последовательно сменяют друг друга тундровый, лесотундровый, таежный, лесостепной и степной типы высотной поясности. По занимаемой площади первое место принадлежит лесным поясам — горно-таежному, а на юго-западе хвойно-широколиственному.

4. Среднеазиатская горная страна. Ей свойственны два типа высотной поясности: пустынь умеренного пояса и субтропических пустынь. Лесной пояс узкий и развит не везде — только на увлажненных склонах западной и северной экспозиции.

5. Южносибирская горная страна (Алтай и Саяны). Высотная поясность в ней представлена двумя типами: лесостепным и степным. Лесной пояс в виде горной тайги развит хорошо.

6. Путорано-Анабарская горная страна. Характеризуется таежным и лесотундровым типом высотной поясности.

7. Байкальская горная страна (от западных берегов оз. Байкала до Среднего Приамурья и хребта Джугджур). Характеризуется резко континентальным климатом. На юге представлен степной тип высотной поясности, а на севере — лесостепной, выраженный неполно.

8. Южно-Дальневосточная горная страна. Включает среднее Приамурье, Южное Приморье и о. Сахалин. Характеризуется таежным типом высотной поясности на северной окраине и хвойно-широколиственным типом в ее южной части.

9. Якутско-Чукотская горная страна. Для нее характерны резко континентальный климат, вечная мерзлота, таежный и лесотундровый типы высотной поясности.

10. Камчатско-Курильская горная страна.

В лесорастительном районировании СССР, разработанном С. Ф. Курнаевым в 1973 г., выделяется 11 широтных зон.

При эволюционном подходе к степени однородности растительности того или иного региона пока более информативны данные ботанико-географического районирования. Подчеркивая важность синтетического характера ботанико-географического районирования, Е. М. Лавренко [62] указывал, что оно должно отражать флористический состав сообществ на уровне видов и более мелких внутривидовых подразделений, вплоть до ценопопуляций.

Определенный шаг в указанном направлении сделан при разработке лесосеменного районирования главных лесообразующих пород СССР, в котором используются прямые и косвенные данные о дифференциации генофонда отдельных видов в разных частях их ареала в связи с факторами естественного отбора.

В дендрофлоре СССР представлено 74 семейства растений, включающих 315 родов и 2883 вида (часть последних некоторыми авторами рассматривается в ранге подвида или разновидности). По С. Я. Соколову и О. А. Связевой, арборифлора состоит преимущественно из кустарников и полукустарников (табл. 1).

1. Жизненные формы дикорастущих древесных пород (число видов)

Подотдел	Деревья	Кустарники	Кустарнички	Полукустарники	Лианы
Голосеменные	61	22	—	—	—
Покрытосеменные	507	1031	324	885	53

В растительном покрове многих районов СССР доминирует небольшое число видов голосеменных (табл. 2). Значительным богатством флоры и сравнительно высоким процентом эндемичных и реликтовых видов характеризуются лишь отдельные районы страны (преимущественно горные), не подвергавшиеся оледенению и трансгрессии моря в четвертичное время.

Из табл. 2 видно, что к главным лесообразующим породам СССР относится лишь около 20—30 видов. Леса, в которых они преобладают, занимают свыше 90 % лесопокрытой площади страны. Большинство из них имеют важное народнохозяйственное значение, интенсивно эксплуатируются и подлежат восстановлению с использованием методов селекции. В то же время следует иметь в виду, что многие виды, удельный вес которых сравнительно невелик в масштабе общей лесопокрытой площади страны (0,01 %, как у ореха грецкого, фисташки, туранги) или даже низкий (0,001—0,003 %, как у ореха маньчжурского, бархата амурского, груши и др.), являются важными лесообразователями в отдельных регионах и особенно ценятся по свойствам древесины или других продуктов.

Районы с полидоминантными лесами (с несколькими одинаково хорошо растущими главными породами) характеризуются очень высокой продуктивностью. Здесь возможно получение наибольшего эффекта от селекционных мероприятий в связи с исключительно хорошим естественным плодородием почв и благоприятными климатическими условиями. Естественно, что выбор объектов и масштаб работ по селекции определяются комплексной оценкой народнохозяйственного значения и перспектив разведения каждого вида в соответствующем регионе.

2. Наиболее распространенные в СССР роды и виды древесных растений

Род	Число видов (по С. Я. Соколову и др.)	Основные виды	Покрыта лесом площадь, %
<i>Хвойные</i>			
<i>Larix</i>	11	Лиственницы Гмелина (даурская), сибирская, Каяндера и Сукачева	38,5
<i>Pinus</i>	9	<i>Сосна обыкновенная</i> Сосны кедровая сибирская и корейская	17,0 5,9
<i>Picea</i>	9	Кедровый стланик Ели европейская (обыкновенная), сибирская, аянская, восточная и Шренка	3,6 11,5
<i>Abies</i>	8	Пихты сибирская, Нордмана (кавказская), белая и сахалинская	2,1
<i>Juniperus</i>	18	Можжевельник туркестанский	0,04
<i>Лиственные</i>			
<i>Betula</i>	16	Березы повислая (бородавчатая), пушистая (белая) и мелколистная Береза каменная (Эрмана)	12,7 0,8
<i>Populus</i>	15	Березы карликовая, Миддендорфа и овальнолистная Осина	0,7 2,8
<i>Quercus</i>	11	Тополь белый, лавролистный, черный (осокорь) Дубы черешчатый, скальный (сидячецветный), монгольский и пушистый	0,13 1,46
<i>Tilia</i>	18	Липы мелколистная и амурская	0,38
<i>Fagus</i>	3	Буки европейский и восточный	0,37
<i>Alnus</i>	13	Ольха черная Ольха серая	0,25 0,12
<i>Haloxylon</i>	3	Саксаулы черный и белый (песчаный)	0,29
<i>Carpinus</i>	4	Граб обыкновенный	0,12
<i>Fraxinus</i>	12	Ясени обыкновенный и маньчжурский	0,12
<i>Salix</i>	119	Ивы древовидные (белая и ломкая) Ивы кустарниковые (более 110 видов)	0,12 0,06
<i>Ulmus</i>	7	Вязы гладкий и мелколистный, берест	0,08
<i>Acer</i>	32	Клены остролистный, полевой, татарский, мелколистный, приречный и ложноплатановидный	0,06

При общей целенаправленности селекции на повышение продуктивности, качества и устойчивости лесных древостоев в отдельных районах могут решаться и другие задачи — в зависимости от их природных условий и направления хозяйства. Прежде всего следует указать на большой круг вопросов частной селекции на устойчивость к отдельным факторам среды, значительно лимитирующим возможность выращивания полноценных лесных насаждений в тех или иных регионах. Это засухо- и солеустойчивость, морозостойкость, пыле- и газоустойчивость, устойчивость к периодическому избыточному увлажнению, к снеголому и снеговалу, энтомовредителям и болезням. В ряде районов особое внимание должно уделяться селекции орехоплодных на обилие урожая и качество семян, селекции многих видов на повышение выхода химического или технического сырья и др.

Региональные особенности селекции нередко обусловлены экономическими факторами или спецификой генотипического состава древесных растений, влияющих на ее программу. Например, в районах особо интенсивного лесного хозяйства и высокого естественного плодородия почв больший удельный вес должны иметь наиболее эффективные приемы селекции, в частности производство гибридов с гетерозисом роста и потомства элитных деревьев, широкое введение ценных интродуцентов, массовое использование вегетативного размножения. В зонах экстенсивного лесоводства, особенно с преобладанием низкопродуктивных земель, долгое время основное внимание будет уделяться лишь массовому, групповому отбору и в меньшей мере индивидуальному. В регионах с обедненным генофондом (как результат расселения вида или влияния антропогенных факторов) значительное место в программах улучшения генотипического состава лесов должно принадлежать отбору ценных популяций из других районов.

В соответствии с приведенным выше природным районированием [77] селекция основных лесообразующих пород имеет следующие особенности в основных районах выращивания леса. В зоне тайги основной задачей лесоводов является формирование высокопродуктивных морозостойких лесов хвойных пород — сосны обыкновенной, ели, лиственницы, пихты, кедра сибирского. Основное направление селекционно-семеноводческих работ — популяционное, метод — массовый отбор. Важны и перспективны также селекция и размножение ценных форм березы карельской, селекция на урожайность кедрачей. В зоне хвойно-широколиственных лесов Русской равнины наряду с массовым перспективен и индивидуальный отбор, а также методы гибридизации; в равной степени важны популяционное и клоновое плантационное семеноводства. Преимущественным объектом селекции здесь также являются хвойные — сосна обыкновенная, ель, лиственница.

Набор главных пород, которые следует вовлечь в селекционный процесс в муссонных хвойно-широколиственных лесах Дальнего Востока, значительно шире, включает кедр корейский, лиственницы, ели, дуб монгольский и др. Основное реальное направление семеноводства — популяционное на базе массовой и групповой селекции.

В лесостепной зоне страны, помимо продуктивности, качества и устойчивости лесных насаждений, важна водоохранная и почвозащитная роль лесов, что необходимо учитывать при составлении селекционных программ. В этой зоне уже применяются и будут широко развиваться все методы интенсивной селекции и организации лесного семеноводства на научной основе. В области Русской равнины важнейшие древесные породы, которым и впредь будет уделяться основное внимание селекционеров, — дуб черешчатый и сосна обыкновенная; в лесостепи Западной Сибири — сосна обыкновенная.

Эти же древесные породы остаются главными и при степном лесоразведении: на Русской равнине преимущественно дуб, в Западной Сибири и Северном Казахстане сосна. В этой аридной зоне на первый план по значению выходят защитные функции леса, в соответствии с чем изменяются и задачи лесной селекции, которая должна быть направлена на подбор, выведение и выращивание засухо-, солеустойчивых и долговечных водоохранных и почвозащитных лесов и полезащитных лесных полос. Экономически и хозяйственно оправдано применение интенсивных методов лесной селекции.

В горных районах целесообразна более детальная дифференциация программ селекционно-семеноводческих работ в соответствии с быстро изменяющимися лесорастительными условиями. В Крыму, Карпатах и на Кавказе предпочтение отдается интенсивным методам селекции, в остальных горных регионах пока можно ограничиться развитием семеноводства на базе массового и группового отборов.

Глава II

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

II.1. МНОГООБРАЗИЕ ФОРМ, ВНУТРИВИДОВАЯ СИСТЕМАТИКА

Все лесные насаждения состоят из множества форм деревьев, различающихся своими морфологическими, экологическими, физиологическими, фенологическими и другими признаками. В лесу невозможно найти двух совершенно одинаковых деревьев. Среди этого разнообразия имеются формы, обладающие ценными хозяйственными признаками — повышенной интен-

сивностью роста, высокими физико-механическими свойствами древесины, выделяющиеся своей устойчивостью к вредителям, болезням и т. д. В различных частях ареалов древесных пород вследствие своеобразие генетических процессов сформировались популяции, различающиеся между собой по комплексу признаков, в том числе имеющих важное хозяйственное значение (продуктивность, качественная структура древостоев, смолопродуктивность и др.).

Эта огромная изменчивость организмов, их группировок связана с внутренними наследственными и внешними ненаследственными факторами. В первом случае происходят глубокие, затрагивающие генотип организма, мутационные изменения; во втором генотип не затрагивается, изменяется лишь фенотип и эти модификационные изменения не передаются по наследству. Изучены эти изменения лесных пород еще мало. Только в последние годы во многих странах, в том числе и СССР, начаты широкие исследования внутривидовой изменчивости и формообразования лесных пород. Выполняются они по различным программам с использованием различных внутривидовых таксонов, что сильно затрудняет использование результатов исследований. В связи с этим ниже дано описание внутривидовой систематики, таксонов, которые целесообразно применять при изучении лесных пород.

По Н. И. Вавилову [10], вид представляет собой сложную, подвижную морфо-физиологическую систему, связанную в своем генезисе с определенной средой и ареалом. Основной атрибут вида — его приуроченность к определенной географической области. В этом определении очень хорошо отражены основные черты вида. К ним можно добавить: наличие известного числа наследственно-постоянных признаков, отличающих данный вид от близких [52]; устойчивое занятие определенного географического пространства, а в его пределах — определенной экологической ниши [41]; сложность вида, но не сборность его; обособленность и единство [120].

Классификация внутривидовых таксонов принимается по Л. Ф. Правдину [102]. В пределах вида выделяют подвиды, географические экотипы по Г. Турессону, или географические расы по С. И. Коржинскому. Расы вполне сформированные С. И. Коржинский называл видами, а не столь сформированные — подвидами. Близкое определение расы дает В. Л. Комаров [52]. От вида раса отличается меньшей степенью морфологической обособленности, большей однородностью входящих в нее индивидуумов и замкнутостью площади ее распространения. Изменчивость признаков, определяющих подвид, подчинена законам географической изменчивости. Площади распространения подвидов не перекрываются [120].

В пределах подвидов выделяются климатические экотипы. Основанием для этого служат лесосеменные районы, установ-

ленные по результатам исследований географических культур. Эти исследования показали наследственный характер особенностей роста и развития климатипов. Границы их выделения несколько условны в связи с постепенностью климатических изменений [102]. Формирование климатипов происходит главным образом под влиянием климатических условий.

В условных границах климатипов могут выделяться эдафические экотипы, происхождение которых связано с экологической изоляцией, расхождением признаков растений, произрастающих в различных экологических нишах [138]. Исследования Г. Турессона [154], автора термина «экотип», показали, что формы растений, связанные с различными эдафическими условиями, имеют различия приспособительного характера и эти различия нередко имеют наследственный характер. Позже это было подтверждено многочисленными исследованиями в нашей стране. При установлении границ эдафических экотипов может, как правило, использоваться классификация типов условий местопроизрастания в понимании украинских типологов (Д. В. Воробьев).

Следующей, более низкой внутривидовой категорией является популяция, которая объединяет группу родственных организмов одного вида, заселяющих определенную территорию, свободно скрещивающихся между собой, в той или иной степени изолированных от других совокупностей. В экотип могут входить несколько популяций, приспособленных к определенному типу условий местопроизрастания. Каждая популяция представляет собой маленькое единство, характеризующееся определенными отношениями с неорганической средой своего местообитания и с фитоценозом [120].

Самая дробная единица классификации Л. Ф. Правдина — форма как проявление индивидуальной изменчивости. Разнообразие и число форм в популяции определяют степень полиморфизма вида.

II.2. ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ФОРМЫ

Значение географической среды для процессов формо- и видообразования в органическом мире хорошо известно со времен Ч. Дарвина.

В целом под географической изменчивостью, являющейся следствием стабилизирующего отбора [138], понимаются пространственные различия между популяциями всех уровней, которые характеризуются следующими особенностями: каждая популяция отличается от другой генетически, а при применении чувствительных тестов — и биометрически; различия между ними варьируют от незначительных до почти видовых различий; области, занимаемые популяциями, могут быть очень небольшими и весьма значительными; географической изменчивости подвер-

жены все признаки, но они изменяются независимо, поэтому соседние популяции могут быть сходны по одним признакам и сильно различаться по другим; признаки конкретной популяции имеют хоть частично генетическую основу и обнаруживают тенденцию сохранять относительное постоянство на протяжении многих лет; географическая изменчивость в целом адаптивна, но далеко не все фенотипические проявления генетической приспособленности непременно адаптивны; экологическая адаптация локальных популяций ведет к увеличению генетического разнообразия видов и обуславливает постоянную перестройку локальных генных комплексов. Изучение географической изменчивости видов (и родов) в связи с окружающей средой получило название генэкологии.

Большое разнообразие природных популяций можно объединить в следующие три категории структурных элементов вида: а) клинальная изменчивость — ряды постепенно изменяющихся популяций; б) географические изоляты — популяции, обособленные от основной части видового ареала; в) гибридные зоны — гибридные популяции с повышенной изменчивостью, занимающие относительно небольшие пространства в местах контактов видов (по Е. Майру).

О необходимости изучения и использования естественного формового разнообразия лесобразующих пород неоднократно говорили основоположники русского лесоводства М. К. Турский, Д. М. Кравчинский, Г. Ф. Морозов, В. Д. Огиевский, В. Н. Сукачев, А. И. Колесников, Н. П. Кобранов. Изучение изменчивости древесных пород ведется уже более полутора столетий по двум основным направлениям — непосредственно в природе и с помощью эксперимента — испытаний в культурах, а в последние десятилетия и в вегетационных опытах, климатических камерах и т. п. Такие работы по единой методике и в широком масштабе продолжаются в настоящее время.

В последние годы опубликован ряд обобщающих монографических работ по изменчивости важнейших древесных пород: по сосне (Н. Steven, А. Carlisle, Л. Ф. Правдин, А. И. Ирошников), ели (Л. Ф. Правдин, Н. Schmidt-Vogt), лиственнице (Н. В. Дылис, В. П. Тимофеев, М. В. Круклис, Л. М. Милютин), ивам (А. К. Скворцов), дубу черешчатому (В. Б. Лукьянец) и др.

Географическая изменчивость у древесных пород может иметь различную амплитуду вариации. В первую очередь это зависит от размеров естественного ареала данного вида: чем он больше, тем более выражено генетическое разнообразие, и чем из большего числа экотипов состоит вид, тем устойчивее и приспособленнее он оказывается, а его распространение шире. Хорошим примером этому может служить сосна обыкновенная. Следует отметить, что такая страна, как СССР, обладающая обширными лесными массивами ряда пород, имеет и оптималь-

ные условия для анализа процессов эволюции на основе изучения изменчивости признаков и внутривидовой таксономии аборигенных лесообразующих пород.

Следующим важным фактором, определяющим степень внутривидовой вариации признаков, является разнообразие условий произрастания в пределах естественного ареала. Как отмечает Д. В. Райт [109], значительно большая географическая изменчивость наблюдается у видов, произрастающих в равнинных и гористых местностях, в районах с континентальным и приморским климатом и т. п. Еще большие различия по комплексу признаков наблюдаются в случае частичной или полной изоляции части ареала вида. Это третий важный фактор, влияющий на степень географической изменчивости.

Все указанные факторы обычно оказывают влияние на географическую изменчивость в комплексе как между собой, так и вместе с множеством менее существенных факторов. В последнее время неравноценность естественных популяций все в большей степени начинает зависеть от антропогенных факторов.

Исследования в разных странах позволили установить ряд общих закономерностей географической изменчивости древесных пород в направлении север—юг (с изменением фотопериода, температуры и влажности), восток—запад (с изменением континентальности климата), холод—тепло и т. д. [72, 109]. В то же время среди общих закономерностей обнаруживается множество важных исключений и особенностей в отношении характера роста и устойчивости конкретных экотипов отдельных пород, поэтому исследователи приходят к заключению, что следует больше полагаться на фактические данные, чем на общие закономерности, установленные ранее.

Достоверный и надежный метод исследования формового разнообразия древесных пород — изучение их в условиях одинакового произрастания в географических культурах.

Первыми известными посадками сосны из семян разного происхождения можно считать закладку культур сосны во Франции в конце XVIII — начале XIX в. Дюгамелем де Монсо и в 1823—1832 гг. сосны и лиственницы Ф. Андре де Вильмореном. Примерно в то же время первые опыты были заложены Ванселовым в Германии (1804—1840 гг.). Во второй половине XIX столетия подобные более широкие опыты организуются в разных странах (Кинитцем в Германии, Цизляром в Австрии, Энглером в Швейцарии, Шотте в Швеции и др.), в том числе М. К. Турским в 1883—1892 гг. в России. В 1907—1908 гг. эти опыты продолжал Н. С. Нестеров, но особенно широкая сеть географических культур на территории нашей страны заложена под руководством проф. В. Д. Огиевского. В последующем географические посадки проводились в разных странах, мира все в более широком масштабе и с вовлечением большего числа пород. Закладываются серии международных опытов по ели обыкновенной, ситхинской, лиственнице, дугласии, сосне обыкновенной и Муррея и др. (1907—1908, 1933, 1944, 1958—1959, 1967—1972 гг. и др.).

Наиболее широкие обобщения географических испытаний в конце 30-х — начале 40-х годов были сделаны А. Kalela, O. Langlet, В. М. Обновленским, Ф. И. Фоминим, О. Г. Каппером, М. М. Вересиним.

В последние десятилетия работы по закладке и изучению географических опытов ведутся в разных странах с охватом более 50 видов древесных пород умеренной зоны и ряда тропических видов.

К настоящему времени в нашей стране образована довольно развитая сеть географических культур разных пород. Ряд наиболее ценных, уникальных в мировой лесоводственной практике эколого-географических культур сосны обыкновенной создан на территории УССР. Обобщения результатов региональных опытов по изучению формового разнообразия древесных пород в культурах в послевоенных публикациях содержатся у М. М. Вересина, С. А. Ростовцева, Р. И. Дерюжкина, И. Н. Патлая, А. И. Ирошникова, В. Б. Лукьянца и др. Некоторые исследователи при этом выделяли по комплексу признаков климатические экотипы основных лесобразующих пород.

Многолетние разносторонние исследования географических культур разных пород позволяют сделать следующие выводы в отношении общих закономерностей изменчивости, роста и состояния древесных пород в опытах.

Географическое происхождение семян отражается на росте и продуктивности первого поколения культур вплоть до возраста спелости и часто является решающим фактором при создании устойчивых высокопродуктивных древостоев. Различия в энергии роста главных древесных пород достигают 2—3 классов бонитета и более.

Сеянцы, деревья и популяции климатических экотипов существенно различаются по скорости и фенологии роста, устойчивости против морозов, заморозков и засух, навала снега, фито- и энтомовредителей и т. п., характеру плодоношения, морфологии, продуктивности, химическому составу и анатомии хвои и листьев, цвету и величине семян, форме и качеству стволов и крон, очищению от сучьев, физико-механическим свойствам древесины, таксационному строению насаждений, реакции на удобрения, физиологическим и биохимическим особенностям и др.

По большинству показателей определенное преимущество имеют местные формы, по мере удаления места заготовки семян в широтном, высотном-поясном, а также частично в меридиональном направлениях рост и качество культур значительно снижаются. Однако нередки случаи лучшего роста и состояния насаждений от наиболее продуктивных древостоев инорайонного происхождения.

Подобные факты иногда объясняются лесотипологическими особенностями материнских насаждений, историей расселения

видов, иногда обеднением местного генофонда в результате деятельности человека [46]. Географическое происхождение семян продолжает влиять на рост культур во втором и третьем поколениях [17, 96, 114]. Немногочисленные опыты в степных и пристепных районах нашей страны говорят о резко различном росте климатипов сосны и дуба в этих условиях уже с первых лет жизни [66, 69, 91]. Это свидетельствует о настоящей необходимости изучения форм древесных пород для степного лесоразведения.

Различия между климатическими экотипами устойчиво проявляются при разных способах и методах создания культур (посев, посадка, рядовые, площадками; с числом посадочных мест от 2,5 до 32 тыс.) как в жестких лесорастительных условиях, так и в оптимальных условиях роста.

Из комплекса факторов, влияющих на формирование наследственных свойств древесных организмов, рост и состояние в новых условиях более тесно увязываются со среднегодовой температурой и степенью континентальности климата мест происхождения семян. Фотопериодизм играет меньшую роль, а влияние суммарной влажности климата изменяется в зависимости от влажности условий произрастания исходных насаждений и местопроизрастания опыта. Подтверждается также связь роста климатипов в опытных культурах с их биологическим бонитетом в районе заготовки семян.

С возрастом происходит определенная онтогенетическая адаптация экотипов отдаленного происхождения и относительное повышение энергии их роста, однако это, как правило, уже не может существенно компенсировать потери в запасе и качестве насаждений. У различных экологических форм древесных пород имеются довольно широкие возможности для приспособления к новым, более благоприятным условиям и меньше к неблагоприятным. Хотя, как отмечалось выше, изменение свойств главных лесообразующих пород в пределах ареала носит преимущественно клинальный характер, падение высоты и продуктивности культур с изменением географической широты и длины исходных насаждений, будучи непрерывным, не носит плавного характера.

Различные климатипы обладают неодинаковой пластичностью свойств. Например, в большинстве украинских опытов хорошие результаты дает сосна из центрально- и южнорусских районов, рижский климатип, а также дуб из южнорусских и восточноукраинских лесостепных плакорных дубрав. Такие климатипы позволяют более дальние перемещения семян для лесокультурных целей и особенно важны в качестве одной из исходных форм при отдаленных географических скрещиваниях.

Климатипы, приуроченные к центрам естественного происхождения вида, отличаются большим генетическим разнообразием, и их потомство часто более устойчиво в новых условиях

произрастания. Особенно высокий полиморфизм наблюдается в зонах оптимума роста вида, и такие популяции представляют особую ценность с селекционной точки зрения. Другие же климатипы в результате естественного отбора резко обособились и требуют узких экологических условий, в связи с чем погибают или неудовлетворительно чувствуют себя в культурах других районов. Это сосны из ряда районов ГДР, ФРГ и Казахских колхозов, экотипы сосны, дуба, лиственницы из горных районов Урала, Алтая, Крыма, Кавказа и др.

В свойствах потомств отдельных популяций древесных пород одного и того же происхождения наблюдаются большие различия. Это говорит о том, что географические культуры — прекрасный объект для отбора устойчивых высокопродуктивных форм и о необходимости более широкого изучения экотипов на популяционном уровне.

Географические культуры являются обязательным и плодотворным методом испытания пород-экзотов [84, 109]. Изучение географических культур разных пород показывает, что существуют черты параллелизма в норме реакции экотипов ряда пород из одних и тех же районов на новые условия произрастания, что еще раз подтверждает фундаментальную теорию Н. И. Вавилова [10]. У близких видов экологический, физиологический и морфологический параллелизмы изменчивости выражены особенно сильно. Однако, как отмечает Д. В. Райт [109], и в этой закономерности имеются многочисленные исключения.

Опыт показывает, что правильный отбор экотипов для лесовыращивания в конкретных районах и условиях местопроизрастания дает среднее повышение продуктивности до 20—30 (по Р. Krutzsch) и даже до 30—70 % (по А. Nanson), а доля влияния географического происхождения семян в ряду других факторов во всех случаях составляет не менее 25—33 % или даже 60 % [18, 66].

В результате испытания в опытных культурах выделяют пять групп климатипов с точки их практического использования: сортовые климатипы, превосходящие по росту, качеству и состоянию насаждения местных климатипов (семена районированные отборные); местный климатип, обеспечивающий создание нормальных насаждений в местных условиях (семена местные нормальные); климатипы районированные, не уступающие при выращивании в данных условиях местному климатипу (семена районированные нормальные); климатипы, превосходящие или не уступающие местным по устойчивости при несколько пониженном росте (семена районированные специальные); ино-районные климатипы, уступающие по росту, качеству и устойчивости насаждениям местного климатипа (семена не пригодны для десоразведения в месте испытания).

В целом в использовании географической изменчивости лесных древесных пород с целью не только сохранения качества местных лесов, но и их улучшения наметилось четыре направления [46].

1. Получение гибридов с эффектом гетерозиса от отдаленных внутривидовых скрещиваний. С этой целью создаются семенным или вегетативным путем гибридно-семенные плантации.

2. Использование клинальной и прерывистой межпопуляционной изменчивости продуктивности путем перемещения семян из зон с более высоким бонитетом и качеством древостоев.

3. Использование ценных географических форм из районов физико-географического оптимума. Эти оптимумы могут быть близкими, но большей частью они не совпадают, для каждого вида и климатипа имеется свой оптимум.

4. Создание сложных по составу и структуре насаждений, сочетающих в культурах местные и географически удаленные формы.

Важнейшей задачей в настоящее время является сохранение генофонда лесообразующих пород. Одним из методов сохранения и расширения местного генофонда является закладка географических коллекций. В нашей стране была разработана усовершенствованная методика и в 1975—1977 гг. заложена единая государственная сеть географических культур сосны обыкновенной, дуба черешчатого и частично ряда других пород. Новые культуры представляют собой коллекции потомств большого числа лучших заранее отобранных, изученных и охраняющихся естественных популяций по всем ареалам пород. К настоящему времени уже опубликованы первые результаты этих опытов.

Одна из наиболее важных в практическом отношении задач изучения климатипов древесных пород — районирование заготовок и перебросок семян с целью их использования в лесокультурном производстве.

Под лесосеменным районированием понимается разделение ареалов древесных пород на части однородные по природным факторам, обусловившим формирование в процессе эволюции популяций сходного генотипического состава, и регламентация сбора и использования семян лесообразователей в географическом, высотно-поясном и лесотипологическом отношениях. Такая регламентация является основой создания лесосеменной базы в отдельных районах, гарантирующей стабильное обеспечение лесокультурного производства генетически ценными семенами, сохранение, рациональное использование генофонда важнейших пород путем создания семенных участков, организации лесных семенных заказников и резерватов.

При районировании наряду с выращиванием местных наиболее адаптированных популяций предусматривается использование семян инорайонных экотипов. Перемещение посевного

материала для лесокультурных целей допускается в таких случаях: инорайонные семена дают более устойчивые и продуктивные насаждения; семена инорайонных экотипов дают общий результат на уровне местных (перемещение вызвано отсутствием и недостатком урожая в регионе). Помимо этого, использование инорайонных семян возможно с целью выращивания хотя и менее продуктивных и устойчивых, но ценных по другим признакам форм (карельская береза, капокорешковый орех, высокосмолопродуктивные формы сосны и др.); в случае исследования генетической изменчивости видов в селекционных целях; при интродукции лесных древесных пород (и прежде всего при лесоразведении в безлесных районах).

Лесосеменное районирование предусматривает разделение ареалов на лесосеменные районы и подрайоны (с поправкой на сложившееся административное деление), характеризующиеся однородными наследственными свойствами конкретной породы, и рекомендации по использованию семян за пределами границ этих районов. Условно допускается, что климатические экотипы имеют достаточно выраженные границы, что, как отмечалось выше, при клинальной внутривидовой изменчивости большей частью условно.

Районирование семенозаготовок главных древесных пород приобретает особую важность в связи с организацией крупных специализированных семенных хозяйств, для которых должны быть установлены оптимальные сферы обслуживания.

II.3. ЭДАФИЧЕСКИЕ ФОРМЫ

Эдафические формы растений — это экологические формы, возникшие под влиянием конкретных условий местопроизрастания, преимущественно почвенно-гидрологических. Многолетняя практика показывает, что изучение и использование только географической изменчивости в отрыве от экологического разнообразия древесных пород может привести к большим ошибкам и потерям. Эдафическая изменчивость тесно переплетается с географической, но при образовании географических экотипов ведущую роль играют климат, географическая изоляция, процессы расселения вида и т. д. Эдафическая изменчивость проявляется на относительно небольшом пространстве под влиянием различий в рельефе, богатстве и влажности почвы и т. п.

Обычно роли этой изменчивости не придается большого значения, и четкая регламентация использования лесных семян по типам леса все еще отсутствует. Однако вместе с тем имеются многочисленные данные, экспериментально подтверждающие существование в природе эдафических экотипов лесных пород с характерными генетическими особенностями [11, 47, 101, 143 и др.].

Следует подчеркнуть, что наследственные особенности лесных древесных пород формируются под влиянием не одних лишь почвенных условий, а всего комплекса климатических, почвенных, гидрологических факторов, определяющих боровой, суборевый, сугрудковый и другие биологические круговороты веществ в биоценозах [95]. Поэтому точнее было бы говорить не об эдафических, а о лесотипологических экотипах или еще шире — о биогеоценологических [101]. Именно такой смысл вкладывают в понятия «лесотипологические формы» или «почвенно-экологические типы» М. М. Вересин, В. И. Сельчуков и др. В таком понимании и мы будем употреблять термин эдафические экотипы.

Исследования древесных пород в естественных насаждениях с различными условиями местопроизрастания показывают, что значительной изменчивости подвержены все признаки растений. Но различия могут быть неодинаковы и даже менять направление. Естественная изменчивость, связанная с условиями местопроизрастания, изучена у большинства древесных пород умеренной зоны. Однако во многих случаях остается не выясненной до конца степень наследственной устойчивости и условия формирования эдафотипов.

Недостаточная детальность географических культур в большинстве случаев не позволяет выявить спектр изменчивости эдафических и фитоценотических экотипов в пределах большинства географических экотипов. О том, что такая изменчивость бывает значительной, свидетельствуют данные опытов о влиянии лесотипологического происхождения семян, особенно из контрастных типов (лесных биогеоценозов) лесорастительных условий, существенны различия по росту и состоянию внутри отдельных климатипов.

Нетрудно представить возможность генеративной изоляции и формирования экотипов в горных районах. Подтверждение существования таких эдафотипов было получено в результате опытов в конце прошлого столетия [145].

Менее ясен вопрос о наследовании признаков, появляющихся у растений на равнинах в неодинаковых условиях минерального питания и водного режима. Степень обособленности эдафотипа в генетическом плане зависит прежде всего от площади, так как значительная территория обеспечивает достаточную изоляцию и преимущественное переопыление внутри популяции.

Для разных древесных пород такая изоляция может быть различной формы и размеров, что зависит от их биологических свойств [72]. В специальном лесотипологическом опыте, заложенном латвийскими лесоводами, потомство 5-летней сосны, произрастающей на обширном болоте, растет хуже местной сосны из смеси семян суходольного происхождения на

15—20 %, в то же время сосна, растущая на небольшом болоте, мало отличается от местного эдафотипа [64].

Изоляционные барьеры могут быть не только пространственными, но, что более важно, генеративными. Например, между уже упоминавшимися эдафотипами сосны — сухоходольной и болотной в Зауралье наблюдается существенная фенологическая изоляция, усиленная физиологической. Аналогичные сведения сообщает Э. И. Пихельгас [99]. Степень устойчивости эдафотипов зависит от длительности их формирования, стабильности условий роста и степени изоляции от других экотипов.

Многие исследователи выделяют наследственно устойчивые эдафотипы дуба [11, 108, 142 и др.]. К экологическим формам дуба относятся также рано- и позднезасевающиеся феноформы [11, 17, 74, 100, 108, 142 и др.]. Типичным примером является позднезасевающаяся форма ели европейской; ряд эдафотипов выделен у ясеня обыкновенного и других лиственных пород [48, 69, 114].

Экспериментальное изучение эдафотипов в культурах началось значительно позже, чем изучение географического разнообразия, и выполнено в меньших масштабах. Вначале исследовались эдафические экотипы из крайних лесорастительных условий, такие, как болотная, солеустойчивая и меловая формы сосны, и т. д. Опыты подтвердили, что в более жестких, сильно отклоняющихся условиях формируются особенно четко выраженные и выравненные генотипы. В благоприятных условиях произрастания эдафические экотипы не имеют столь выраженных черт и их генотип оказывается более разнообразным [48]. Другая серия исследований была посвящена изучению форм, которые сформировались в обычных условиях наших лесов. Значительные исследования сосны, дуба, ясеня, лиственницы, ели, березы, ивы, осины были в разные годы проведены в ЦЧО РСФСР, на Украине, в Белоруссии (О. Г. Каппер, В. М. Обновленский, Е. И. Енькова, И. Н. Патлай и др.).

Исследования М. М. Вересина, В. И. Носкова и др. показали, что лесотипологическая изменчивость лесных древесных пород, как правило, проявляется в культурах первого поколения и имеет существенное значение для успешности лесных культур. Наличие наследственно устойчивых эдафотипов дуба экспериментально подтверждено опытами М. М. Вересина и др. [11, 69]. Более энергичный рост в нагорной дубраве, как правило, имеют деревья из близких условий произрастания. Слабее растут дубки из суборевого и солонцового дубрав и значительно хуже рост дуба из влажных типов леса, т. е. лучшим ростом отличаются в сухих условиях потомства более близкие по типологическому происхождению [11, 38 и др.]. «Водный» (болотный) и «известковый» эдафотипы определены у ясеня обыкновенного.

О роли эдафического происхождения семян сосны свиде-

тельствуют опытные культуры А. В. Тюрина в Брянской обл., М. Н. Лубяко в БССР, на Краснотростянецкой ЛОС на Украине. В этих культурах, как и в вегетационных опытах Н. П. Кобранова [50], сохранность и рост болотных и пойменных форм значительно уступают экотипам из свежих и суховатых боров и суборей. Тем не менее не всегда в опытах получаются однозначные результаты, и по вопросу о существовании генетически устойчивых эдафотипов до сих пор нет единого мнения [50, 88, 114 и др.]. Причиной таких различных результатов является неодинаковый выбор исходных объектов для исследований.

Обобщая имеющиеся результаты исследований эдафических форм древесных пород в культурах, можно прийти к следующим выводам.

Эдафическое происхождение семян в большинстве случаев существенно влияет на рост и состояние потомства в новых лесорастительных условиях, различия достигают одного-двух классов бонитета и более [11, 65, 66]. Эдафическое происхождение прежде всего отражается на устойчивости и, как результат, на приживаемости и сохранности культур вплоть до полной гибели пойменных и болотных форм в нагорных условиях, песчаной, боровой формы сосны на карбонатно-солончаковой почве и т. п. Влияние эдафического происхождения иногда может проявиться и позже, в фазе жердняка.

Значение почвенного плодородия исходных насаждений в эволюционном плане, по-видимому, не так велико по сравнению с влиянием увлажнения. Например, данные тростянецких культур не подтверждают наличия трех существенно различающихся эдафотипов сосны в зависимости от трофности почв — борового, суборевого и судубравного, но подтверждают связь между энергией роста сосны в культурах и степенью влажности исходных типов леса.

Эдафотипы из влажных и сырых мест, особенно болотные, значительно медленнее растут в суходольных условиях, в то же время сосна и дуб из сухих боров, суборей и дубрав отличаются более равномерным ростом, а быстрорастущие варианты из свежих и влажных условий сильнее реагируют на засушливые и влажные годы, сильно увеличивая свой рост с улучшением увлажненности и богатства почвы.

Различаются эдафотипы в опытных культурах и по качеству стволов, очищению стволов от сучьев, форме и размеру крон. Лучшие результаты обычно у потомств более продуктивных древостоев, худшие — у низкобонитетных, особенно солонцовых, болотных форм или из крайне сухих условий [11, 65, 66, 88]. В целом по большинству показателей преимущество имеют эдафотипы из близких лесорастительных условий данного географического района. Очень низкобонитетные участки леса должны быть, как правило, исключены из лесосеменной базы.

Результаты исследований на Украине свидетельствуют о том, что при необходимости перемещений семян в типологическом аспекте допустим перенос не более чем на одну градацию по трофности и одну по степени увлажнения, причем желательно из более бедных в более богатые и из оптимальных условий увлажнения в участки с недостатком или избытком влаги [79]. Следует также помнить, что аналогичные по наименованию типы леса в разных географических пунктах могут значительно отличаться по своим экологическим свойствам, поэтому при географических перемещениях семян необходимо каждый раз основываться на экспериментальных данных, а не на теоретическом пролонгировании. Особенно это относится к степным районам, нуждающимся в массовом систематическом завозе инорайонных семян.

Влияние эдафического происхождения семян проявляется в культурах при различных схемах посадки, размещения посадочных мест и схемах смешения, хотя конечный результат может несколько меняться при различной густоте посадки и разном породном составе культур. Амплитуда различий между эдафотипами изменяется в зависимости от лесорастительных условий места закладки эксперимента. Например, в пойменных более благоприятных условиях различия в росте между почвенными экотипами дуба менее выражены, чем в нагорной дубраве. В то же время очень существенные различия обнаруживают эдафические фенотипы сосны, дуба, ели в экстремальных условиях, например в морозобойных и других позициях.

Таким образом, свойство быстрого роста у потомства разных эдафотипов проявляется лишь в соответствующих лесорастительных условиях, причем различия в росте тем большие, чем специфичнее и одностороннее условия роста экотипов.

Изучение географических и экологических культур свидетельствует о явно выраженном параллелизме в географической и экологической изменчивости древесных видов, выражающемся в большем полиморфизме экотипов, сформировавшихся в оптимальных условиях произрастания; подобии в изменчивости признаков климатических и эдафических экотипов, хотя эдафическое влияние большей частью выражено слабее, чем географическое; в большей амплитуде различий между климатипами и эдафотипами в жестких условиях по сравнению с оптимальными условиями роста. Это изучение также показало, что медленно растущие формы отдаленного географического и эдафического происхождения в опытных культурах раньше заканчивают рост побегов, имеют более равномерный их рост по годам, слабее реагируют на изменение условий роста.

Наблюдается параллелизм в изменчивости ряда древесных пород с изменением эдафических условий роста — наличие влаголюбивых и засухоустойчивых форм (ясень, дуб, сосна), рано- и позднезаканчивающихся фенотипов (дуб, ель, ясень), солеус-

тойчивых форм (сосна, дуб и др.), карликовых и других отклоняющихся форм. Эти факты параллельности изменчивости различных пород в географическом отношении одних и тех же пород по географической и эдафической изменчивости и ряда пород по эдафической изменчивости подтверждают наследственный характер географических и эдафических изменений древесных пород [11, 66].

Учитывая особенность формирования эдафических экотипов, о которых говорилось выше, недостаточность экспериментальных данных по большинству пород, пока трудно прогнозировать предельно возможную степень улучшения качества и продуктивности насаждений при условии раздельной заготовки и правильного использования семян по типам или группам типов леса. Тем не менее можно гарантировать повышение продуктивности в среднем не менее чем на 10—15 %, а устойчивости еще значительней. Некоторые исследования показывают, что доля влияния эдафического происхождения может быть весьма высокой, к тому же увеличивается с возрастом: например, у дуба черешчатого может достигать к 10 годам более 50 %, к 23 годам — 87 % [69].

Результатом изучения внутривидового разнообразия в экологических культурах является лесотипологическое лесосеменное районирование. Для практического пользования производят группировку сравнительно близких типов леса и эдафотипов.

В пределах каждой группы типов леса сбор семян рекомендуется производить в наиболее продуктивных насаждениях. Однако существующие рекомендации слишком общие и нуждаются в значительно большей конкретизации и уточнении. В последнее время ставится вопрос о необходимости создания комбинированных опытов с одновременным изучением географических, эдафических экотипов и популяций, а также проверкой по потомству лучших деревьев.

Результаты уникального опыта одновременного изучения в географических культурах эдафических форм, заложенного в 1930 г. Краснотростянецкой ЛОС в лесостепи УССР, наглядно свидетельствуют о необходимости учета эдафического происхождения семян при изучении географических экотипов древесных пород. В росте таких отдаленных сосен, как казахстанские, кавказские, карельские и др., наблюдаются большие различия в зависимости от их экологического происхождения, вплоть до полной гибели не подходящих по эдафическому происхождению экотипов [66].

Окончательный ответ на данный вопрос в теоретическом и практическом отношении может быть дан лишь на основании детальных лесотипологических опытов при испытании сортовых климатипов; закладка широкой сети таких культур по единой методике во всех зонах страны — важнейшая задача лесных селекционеров на ближайшие годы.

Все древесные растения произрастают под экологическим воздействием определенных фитоценозов. Поэтому многие авторы [120, 124 и др.] справедливо считают необходимым выделять и фитоценоотические экотипы, которые должны иметь свои особенности. Но для лесных древесных пород исследования ценоэкотипов почти не проводились.

II.4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ

Полиморфизм многих видов древесных растений четко проявляется в изменчивости их внешних морфологических признаков. Микро- и макростробилы, плоды, соплодия, шишки, семена, листья, почки, побеги, ветви, крона, ствол, кора и корка у большинства деревьев каждой популяции существенно отличаются по окраске, строению и структуре.

Многообразие форм древесных пород давно было отмечено ботаниками, садоводами и лесоводами. На первом этапе дендрологов прежде всего интересовали резко отклоняющиеся формы с декоративными свойствами, представляющие особую ценность для зеленого строительства. В течение XVII—XIX столетий в парках и ботанических садах многих стран мира коллекционировали деревья с пирамидальной, плакучей, колонновидной, зонтикообразной, шаровидной, веерообразной, шатровидной, как плотной, так и ажурной, формами кроны; причудливым ветвлением и изгибами стволов, разнообразными наростами и наплывами на ветвях и стволе; гладкой, отслаивающейся или мощной коркой; признаками гигантизма или, наоборот, карликовости; кустовидной или стелющейся формой; золотистой, желтой, сизой, голубой, красной, пурпурной, багряной, пестрой окраской листьев; мелко-, крупно- и разнолистные; с деформацией листьев (рассеченность, скрученность), сильным их опущением; яркой окраской или аномалиями в развитии, размере и форме цветов, микро- и мегастробилов, плодов, шишек и др. Многообразие форм древесных растений отражено в многочисленных сводках систематиков, дендрологов, лесоводов.

При отборе и описании тех или иных форм натуралисты, ботаники и лесоводы отмечали параллельную (аналогичную) изменчивость многих признаков у различных видов древесных растений. Их наблюдения (табл. 3 и 4) и обобщения явились важным исходным материалом при формулировании Н. И. Вавиловым [10] закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. В свою очередь работы Н. И. Вавилова стимулировали дальнейшее планомерное развитие исследований по параллельной изменчивости у древесных растений [3, 54, 61, 72, 101, 103]. В результате систематических наблюдений были выявлены четкие связи между рядом морфологических признаков деревьев, а также условий произрастания насаждений с такими

показателями, как прямо- и косослойность, свилеватость, плотность, смолоносность. Широкую известность у народностей разных регионов бореальной зоны Евразии получили, в частности, две формы сосны обыкновенной: мяндовая (мендовая, сухощепка) и кондовая (рудовая, жаровая, смолка, смолистая).

Развернувшиеся в 30—50-х годах текущего столетия исследования формового разнообразия основных лесообразующих пород СССР дали обширные сведения о представительстве и хозяйственной ценности многих типов деревьев, выделяемых по габитусу кроны и типу ветвления, окраске и строению коры, корки и шишек, а также ряду других признаков. Однако на этом этапе внимание акцентировалось главным образом на контрастных формах. Деревья с промежуточным значением признаков, часто составляющие основную часть популяций, оставались в основном неизученными.

С переходом в 60—70-е годы на популяционно-генетические методы изучения внутривидовой изменчивости значительно расширились представления о формовой структуре лесных насаждений в разных экологических условиях и географических регионах. Морфологические формы в большей мере стали изучаться в связи с физиолого-экологическими свойствами деревьев, их способностью к скрещиванию с другими генотипами и образованию новых, более ценных форм. Они рассматриваются как единицы естественного отбора. При этом оценка той или иной формы дифференцируется в зависимости от ее адаптационной способности в конкретной физико-географической области. Больше внимания стало уделяться влиянию модификационных факторов, сильно проявляющихся в лесных биогеоценозах, а также в связи с возрастной структурой насаждений. В результате исследований выяснилось, что некоторые ранее выделяемые формы оказались фактически сборными группами, генетически неоднородными и хозяйственно-неравноценными.

Крона дерева как носитель фотосинтеза и фактор, влияющий на выход и качество деловой древесины, давно привлекала внимание селекционеров и лесоводов. Например, М. Кинитцем [149] было показано внутривидовое разнообразие форм кроны сосны обыкновенной и их изменение в связи с возрастом насаждений и условиями их произрастания (широта и долгота местности, высота над уровнем моря, сумма осадков, в том числе зимних, средняя температура воздуха в январе). Он отметил, что распространение широко- и узкокронных форм находится в тесной связи с суммой твердых осадков. В дальнейшем было показано влияние мощности снежного покрова на время распускания соответствующих форм у ели европейской.

Наряду с изучением экологических и географических закономерностей распространения отдельных форм деревьев по строению кроны многие исследователи обращали особое внимание на оценку их продуктивности [2, 11, 51, 54, 66, 97, 124].

3. Представленность отдельных форм деревьев у некоторых видов хвойных растений

Форма	Сосна			Лиственница			Ель			Пихта		
	обык- новен- ная	кедро- вая ев- ропей- ская	сибир- ская	евро- пей- ская	Сука- чева	сибир- ская	обыкно- венная	сибир- ская	вос- точ- ная	белая	сибир- ская	кавказ- ская

Формы по окраске и размеру хвои

Glauca; coreulea — голубая, сизая	+	+	+			+	+	+			+	+
Alba nivea — белая, белоснежная	+						+				+	
Aurea — золотистая	+	+					+			+		+
Albo(argenteo)-variegata (spicata) — бело(серебристо)-пестролистная (только кончики)	+						+				+	+
Aureo-variegata (spicata) — желто-пестролистная (только кончики)	+	+							+	+	+	+
Macrophylla — длиннохвойная	+		+			+					+	

Формы по окраске молодых женских шишек

Chlorocarpa — зеленая	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Erythrocarpa — красная	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Bicolor, dichroa — двуцветная	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Формы по характеру роста, ветвления и типу кроны

Tortuosa — спиральная	+		+			+						
Gibberosa, tuberosa — с наплывами на стволе или ветвях	+	+	+		+	+	+	+	+	+		
Multicaulis — многоствольная	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	
Monstrosa — без скелетных ветвей								+			+	
Virgata — змеевидная								+				
Nana, pumila, pygmaea, depressa, humistrata — низкорослая, карликовая	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Repens, prostrata — стелющаяся, распростертая	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
Compacta — плотная	+		+	+		+	+	+	+	+	+	+
Globosa — шаровидная	+	+	+	+		+	+					
Pendula, inversa, viminalis, nutans — плакучая, свисающая, плетевая, пониклая	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Fastigiata, pyramidalis, cupressina — узкопирамидальная, кипарисовидная, веретенообразная	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Columnaris — колонновидная	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

4. Представленность отдельных форм деревьев у некоторых видов лиственных растений

Форма	Дуб		Бук		Береза		Ольха		Тополь		Липа		Клен		Вяз		Ясень обыч- новен- ный	Грaб обыч- новен- ный
	череш- чатый	скальный	европей- ский	восточный	плакучая	пушистая	черная	серая	осина	белый	мелко- листая	крупно- листая	остро- лиственный	явор	гладкий	шерша- вый		

Формы по окраске, конфигурации и размеру листьев

Aurea, Lutescens — золотистая, жел- тая	+	+	+			+	+	+				+		+	+	+	+	+
Rubra, coccinea — красная	+		+		+	+	+						+	+	+	+		+
Purpurea, atropurpureum — пурпур- ная, багрянистая	+	+	+	+	+											+		+
Aureo-marginata — с желтой каймой			+			+							+					
Albo(argenteo) marginata — с белой, (серебристой) каймой	+	+				+							+				+	
Aureo-variegata — желто-пестролист- ная	+	+	+											+	+		+	
Albo(argenteo)-variegata — бело(се- ребристо)-пестролистная	+	+	+	+		+							+	+	+	+	+	+
Albo-marmorata (pinctata) — мрамор- овидная (точечная, крапчатая)	+		+												+			
Heterophylla — разнолистная	+																+	+
Macrophylla — крупнолистная	+		+			+	+	+	+				+	+			+	
Laciniata, dissectur, incisa — рассе- ченная	+	+	+		+		+						+	+		+	+	+
Lanceolata, linearis, oblongifolia, an- gustifolia — ланцетная, линейная, уз- колистная, продолговатолистная	+	+	+														+	
Pinnata, plumosa — перистая	+			+				+									+	
Grispus, undulata — курчавая, волни- стая, вогнутая	+		+														+	
Quercifolia — дуболистная			+				+										+	+

Формы по характеру роста, ветвления и типу кроны

Gibberosa, tuberosa — с наплывами на стволе и (или) ветвях	+				+	+	+	+	+	+					+	+	+	
Nana — низкорослая, карликовая	+	+	+		+			+									+	
Globosa, globularis, sphroides, umbra- culifera — шаровидная																		
Pendula, tristis — плакучая, траурная	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+			+	+	+
Fastigiata, pyramidalis, cupressoides — узкопирамидальная, кипарисовидная	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Columnaris — колонновидная	+												+				+	+

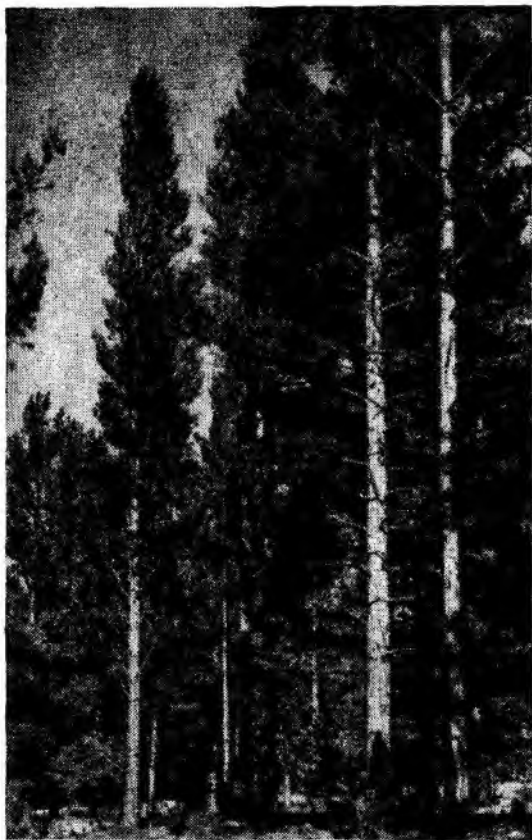


Рис. 2. Сосна обыкновенная узкопирамидальной формы. Селенгинский лесхоз Бурятской АССР. Фото А. И. Ирошникова

Сложившееся у многих лесоводов априорное мнение о повышенной продуктивности лесов, в которых преобладают узкокронные формы деревьев (рис. 2) с относительно меньшей площадью питания на единицу объема ствола, было подтверждено главным образом для отдельных равнинных и горных регионов и популяций таежной зоны. В лесостепи преимущество в росте имеют, как правило, ширококронные деревья. Однако в каждом случае необходим дифференцированный подход к оценке таких конгломератных групп, какими фактически являются эти две формы. Каждая из них включает ряд генетически весьма разнородных и хозяйственно неравноценных форм деревьев. В пределах как узко-, так и ширококронных деревьев имеются высоко- и малоценные генотипы.

Между крайними по габитусу кроны формами деревьев в популяциях представлены все переходы, причем промежуточные формы составляют основную массу деревьев большинства

насаждений. Оценка индивидуума зависит не от одного параметра кроны (ширины), а от большого комплекса ее элементов, определяющих в целом продуктивность и в известной мере конкурентоспособность деревьев.

11.5. ФОРМЫ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД ПО ИНТЕНСИВНОСТИ РОСТА

Высокая наследственная изменчивость живых организмов по характеру роста и развития — общебиологическая закономерность. В лесах на это явление обратили внимание и использовали его для теоретических и практических разработок основоположники лесоведения и лесоводства. Г. Ф. Морозов в «Учении о лесе» писал, что в сомкнувшемся пятилетнем еловом молодняке можно уже видеть различия в индивидуальном развитии составляющих его элементов. Этот индивидуализм в отношении роста, обусловленный наследственными причинами, а не внешними факторами, есть явление общее всему растительному миру.

Помимо наследственных основ, на рост могут влиять многочисленные факторы внешней среды (влажность и трофность почв, погодные условия, микроклимат участка, конкурирующие растения, вредители и болезни и др.), усиливая или сглаживая различия наследственного порядка.

Существует множество классификаций деревьев в лесу по их росту и развитию. Наиболее признанная, хорошо отражающая особенности дифференциации деревьев — классификация Крафта. Она прежде всего отражает степень угнетения деревьев, однако с ней, как правило, тесно связаны формы деревьев по интенсивности роста. Вначале попадают под полог своих соседей в разновозрастных насаждениях медленно растущие экземпляры. Первый класс Крафта составляют только самые быстрорастущие формы. Однако даже в учебниках лесоводства и книгах по рубкам ухода можно найти рекомендации удалять при рубках ухода «волки» в разновозрастных насаждениях — деревья I класса Крафта. Таким образом поступали и поступают лесоводы-практики, нередко уничтожая его самые высокопродуктивные формы.

При таксации разновозрастных лесных насаждений разных пород общий размах варьирования диаметров и высот составляет 6σ . Наибольшие размеры имеют экземпляры, достигшие средних размеров плюс утроенное квадратическое отклонение $M + 3\sigma$, наименьшее $M - 3\sigma$. Экземпляров с высотой $M + 3\sigma$ менее 1 % общего количества. При нормальном или приближающемся к нему распределении деревьев в насаждении в пределах интервалов $M + \sigma$, $M + 2\sigma$, $M + 3\sigma$ будет находиться соответственно 68, 95 и 99,7 % деревьев. Наибольшая высота деревьев разных пород, по данным А. В. Тюрина, Н. В. Третьякова, М. В. Давыдова, на 15—19 % выше средней. Для сосновых

насаждений I класса бонитета самые крупные деревья по высоте превышают среднее дерево на 15 %, а по диаметру на 70 %. Следует отметить, что единичные деревья в насаждениях могут быть и крупнее.

Экземпляры, имеющие высоты, равные $M+3\sigma$ и более, представляют особый интерес для селекции. Их происхождение может быть связано с уникальным сочетанием генов в хромосомах, увеличенным набором хромосом. Сюда относятся обнаруженные гигантские триплоидные осины. К сожалению, выдающихся деревьев в лесах очень мало. В 50—60-е гг. нашего столетия после того, как во многих странах получила признание идея Сирах-Ларсена о создании клоновых плантаций из черенков плюсовых деревьев, начался интенсивный отбор быстрорастущих экземпляров лесных пород с высококачественными стволами. Оказалось, что из-за истощения генетического фонда наших лесов преобладающая часть отобранных деревьев по размерам мало отличается от средних показателей насаждений, в которых они отобраны. Так, в Поводжье превышение высот плюсовых деревьев сосны обыкновенной изменялось от 3 до 21 %, по диаметру — на 15—40 %; лиственницы сибирской соответственно на 5 и 15 %, дуба черешчатого на 15 и 57 % [91]. На Украине с ее благоприятными условиями для основных лесобразующих пород превышение высот плюсовых деревьев сосны обыкновенной колеблется от 3 до 20 %, диаметров — 6—62 %; дуба черешчатого — 2—18 и 17—54 %, дуба скального — 5—11 и 19—20 % [63, 66].

Одновременно с отбором форм по интенсивности роста в 50—60-х годах в СССР были начаты их испытания по семенным и вегетативным потомствам. В настоящее время накопился сравнительно большой материал по особенностям наследуемости роста различных древесных пород. На Украине и в Латвии отмечается повышенная интенсивность роста большей части потомств плюсовых деревьев по сравнению с контрольными группами растений [64, 66], хотя превышения, как правило, невелики и характерны не для всех лесорастительных районов и популяций республик. В Белоруссии быстрый рост отмечен у 18 % семенных потомств сосны обыкновенной и у 26,8 % ели обыкновенной [65], в Великобритании у 25 % потомств сосны обыкновенной (по Faulkner).

Четко прослеживается роль популяций в наследуемости интенсивности роста. Плюсовые деревья из одних популяций отличаются хорошей наследуемостью быстроты роста, из других — слабой. Это было отмечено в Украинской, Белорусской, Литовской ССР. Обычно семенные потомства плюсовых деревьев отличаются повышенной интенсивностью роста и превышают контрольные группы растений по высоте не более чем на 10—20 %. Это соответствует особенностям роста родительских деревьев и может быть объяснено аддитивным действием генов.

В литературе отмечены случаи, когда семенные потомства имели значительно более интенсивный рост.

В Литве стало традицией выделять высочайшую ель республики. От такой ели, имеющей в возрасте 184 лет высоту 40 м и диаметр 90,5 см, были собраны семена, заготовлены черенки и выращены семенные и вегетативные потомства. В двухлетнем возрасте сеянцы высочайшей ели Литвы превышали контрольные по высоте на 28,2 %, диаметру у корневой шейки на 62 %, по текущему приросту в высоту на 52,5—83,1 %. В 14-летнем, возрасте культуры, заложенные из этих сеянцев, отличались хорошим ростом [23]. Могут быть и более высокие показатели интенсивности роста потомств, причем такие показатели отмечаются не всегда у потомств лучших деревьев. Случаи такие, к сожалению, сравнительно редки и обычно связаны с уникальным сочетанием генов у родительских пар, дающих гетерозисный эффект.

Повышенная интенсивность роста потомств обычно проявляется с самого раннего возраста (1—5 лет). В дальнейшем с возрастом она может сохраняться, как это наблюдается в исследуемых культурах дуба на Украине [66], сосны обыкновенной в Белоруссии [65], сосны карибской в США [35]. По наблюдениям А. В. Тюрина и М. М. Вересина, господствующие деревья в старом возрасте в большинстве случаев господствовали и в раннем возрасте.

Интенсивность роста может с возрастом изменяться. По Е. Мюнху, у 14-летних потомств 16 материнских деревьев ели растения с начальным медленным ростом ускорили прирост древесины, а с сильным стали отставать [114], то же отметил В. И. Раманаускас [110] в Литовской ССР для потомств 5 плюсовых, 5 нормальных и 5 минусовых деревьев ели. В. И. Долголиков [34] у подопытных саженцев сосен в период с 7 до 10 лет наблюдал переход из категории медленно растущих в среднюю по интенсивности роста, из средних — в быстрорастущую, из быстрорастущих — в категорию выдающегося роста. В то же время часть растений замедлила свой рост. Предварительные прогнозы дальнейшего роста выдающихся деревьев можно делать к концу второго десятилетия.

Р. Б. Габрилавичюс [13] на основании анализа прироста по диаметру 301 дерева сосны пришел к выводу, что в сосняках-черничниках 6—8-летнего, а в брусничниках 10—13-летнего возраста начинается дифференциация деревьев на плюсовые и минусовые. В дальнейшем подавляющая часть деревьев сохраняет свое положение на протяжении жизни. Но возможны и иные закономерности.

Изменения в особенностях роста деревьев могут происходить на разных этапах развития деревьев. На это давно уже обратили внимание лесоводы. В 1948—1950 гг. М. Д. Даниловым, П. В. Воропановым, В. Г. Нестеровым

были предложены классификации деревьев по росту и развитию, в соответствии с которыми все деревья делятся на категории. Так, в классификации М. Д. Данилова I категорию составляют деревья быстро стареющие, с замедленным ростом; II — с замедленным темпом развития, быстрорастущие или сохраняющие устойчивый рост; III — с восходящей кривой энергии роста; IV — с нарушенным функционированием органов, отмирающими кронами. Позже подобные классификации были предложены в ГДР, ФРГ, Швеции. Согласно классификации шведского исследователя Бакмана в насаждениях выделяется три типа роста: быстрый рост в раннем возрасте, затем постепенное замедление; равномерный рост в течение всей жизни и медленный рост в раннем возрасте, в дальнейшем усиленный [114]. Подобной классификацией пользуются при составлении таблиц хода роста насаждений К. Е. Никитин, М. В. Давыдов. Примерно такие же типы роста деревьев в насаждениях выделяет Р. Б. Габрилавичус [13]: быстрый рост в раннем возрасте, затем постепенное замедление; быстрый рост в раннем возрасте, затем с 20—30 лет равномерный; медленный рост в раннем возрасте, в дальнейшем усиленный и неравномерный рост в течение всей жизни.

Эти изменения роста с возрастом могут быть связаны как с влиянием факторов среды (освещенность; микропочвенные, микроклиматические условия; особенно взаимодействия с соседними деревьями и др.), так, по-видимому, и с наследственными факторами. Все это сильно усложняет прогнозирование, раннюю диагностику по прямым признакам (высоте, диаметру, объему древесины). Для деревьев, проявляющих равномерный рост в течение жизни, такой прогноз вполне возможен. Подобные случаи наблюдаются на Украине, в Латвии [15, 25, 64]. Для других категорий деревьев прогноз на далекое будущее по прямым признакам в самом раннем возрасте затруднителен.

В нашей стране и за рубежом ведутся работы по отысканию косвенных признаков, отражающих хозяйственную ценность дерева в возрасте спелости, по выявлению корреляционных связей между этими признаками. К сожалению, многие косвенные признаки являются следствием интенсивности роста и теряются при ее изменении. Это относится к таким показателям, как биоэлектрический потенциал, импеданс (электрическое сопротивление), поляризационная емкость. Эти показатели очень тесно связаны с интенсивностью роста и могут использоваться для категории деревьев с равномерным ростом параллельно с прямыми показателями [66, 117, 136]. То же, по-видимому, можно сказать о биохимических и физиологических показателях: количестве нуклеиновых кислот, активности ферментов, содержании фосфора и калия в хвое, интенсивности фотосинтеза. Они в пределах одной популяции, одного типа условий местопрорастания непосредственно связаны с процессами роста и обуславливают их [64, 114, 122].

Установлен ряд связей интенсивности роста деревьев с их морфологическими признаками, причем некоторые из них имеют более общий характер, другие тесно связаны с определенными

лесорастительными районами, популяциями, типами условий местопроизрастания. К первым можно отнести массу семян и рост культур: из более тяжелых и крупных семян в первые годы вырастают и более крупные сеянцы [17, 69, 114]; длину гипокотилей, находящуюся в прямой зависимости от роста сеянцев [92]; длину хвои: длиннохвойное потомство сосны обыкновенной, как правило, характеризуется большей энергией роста по сравнению с короткохвойными экземплярами [92]; густоту охвоения у ели: деревья, у которых максимальная интенсивность ассимиляции сочетается с наивысшей густотой охвоения, обладают чрезвычайно высокой энергией роста [114]; количество крупных почек у сосны и ели [65]: большее количество семядолей (6—8 у сосны и 8—10 у ели); треххвойность у сосны обыкновенной. Почти повсеместно установлено, что ели с гребенчатым типом ветвления имеют повышенную интенсивность роста.

К диагностическим признакам популяционного уровня, изменяющимся в различных популяциях, можно отнести цвет семян сосны, форму семенных чешуй у ели, формы кроны деревьев, характер грубой корки, формы листовых пластинок, особенности фенологии и др. Так, по исследованиям И. Н. Патлая [66] в географических культурах сосны обыкновенной северного происхождения лучше сохранились и растут образцы из светлых семян; из сосен южного происхождения, наоборот, лучше растут культуры из темных семян. На преимущество в одних районах сосны темnoseмной формы, в других светлосеменной обратили внимание С. З. Курдиани, Н. П. Кобранов, А. П. Тольский, Л. Ф. Правдин, Е. Г. Орленко, С. А. Мамаев, Е. Г. Пугач и др.

В Белорусском Полесье лучшим ростом на дерново-подзолистой почве отличается ель остроchешуйчатой формы по сравнению с тупочешуйчатой; на торфяно-болотистых почвах, наоборот, преимущество имеет ель тупочешуйчатой формы. В центральной и северной частях Белоруссии наблюдается обратная зависимость [142]. В Украинских Карпатах, западных областях Украины отмечается более интенсивный рост тупочешуйчатой формы ели.

Имеется много отечественных и зарубежных исследований о преимуществах роста узкокronных форм сосен. Это отмечено Е. А. Пугачем для Среднего Урала, Г. М. Козубовым для Карелии, Н. П. Мишуковым для приобских боров, Э. И. Пихельгасом для Эстонии. В то же время в Литовской, Латвийской, Белорусской, Украинской ССР, в Бурятской АССР в одних условиях выделяются по росту узкокronные сосны, в других — ширококronные.

Хорошо проявляется популяционный уровень связей интенсивности роста с характером грубой корки. Обычно в сосновых лесах выделяют чешуйчатую и пластинчатую форму грубой корки с различными переходами. В популяциях Южного Урала,

Левобережной лесостепной зоны УССР, Карпат для более высоких селекционных категорий характерен пластинчатый тип [24, 54, 66]. В то же время в Чехословакии и ФРГ отмечено преимущество в росте чешуйчатокорых деревьев сосны обыкновенной.

У ели обыкновенной хорошо выделяются гладкокорая, чешуйчатокожая и продольно-трещиноватокорая формы. В большинстве случаев лучшим ростом отличаются деревья с гладкой корой. Это было установлено в Белоруссии [142], Украинских Карпатах. В Латвии наибольшие диаметры имели продольно-трещиноватые ели [64]. В популяциях Костромской обл. ели интенсивного роста отмечены с пластинчатой, чешуйчатой и продольно-трещиноватой формами корки (по С. Н. Багаеву). То же можно сказать о связи быстроты роста с характером корки осины и березы. В одних популяциях повышенной интенсивностью роста отличаются зеленокорые осины, в других — с серой, черной или коричневой коркой [110, 143].

Иногда очень важные корреляционные связи наблюдаются между быстротой роста и формой листовых пластинок. М. В. Придня [122] в популяциях пихты кавказской Кавказского заповедника обнаружил экземпляры, у которых хвоинки были заостренные или выемчатые. У первых интенсивность роста значительно выше. Нередко интенсивность роста связана с фенологическими формами деревьев. Причем в различных популяциях и в пределах популяций у отдельных групп деревьев эти связи, как и связи интенсивности роста с морфологическими формами, могут быть различными. Объяснить это можно специфичностью генетических процессов в популяциях.

Селекционеру чрезвычайно важно знать, как наследуются особенности роста. Исследования показывают, что они сильно зависят от древесных пород, особенностей популяций и индивидуальных особенностей деревьев [109].

По данным Д. В. Райта [109], основанным на обобщении большого экспериментального материала в Америке и Европе, у сосен обыкновенной, Банкса, густоцветной, желтой интенсивность роста наследуется слабо, и отбор деревьев на быстроту роста этих пород по фенотипическим признакам малоэффективен. В то же время сосны ладанная, Эллиота, замечательная, веймутова значительно лучше наследуют интенсивность роста, и массовый отбор деревьев этих пород эффективен.

Большие различия в степени наследуемости роста проявляются у древесных пород в популяциях, а в пределах популяций — у разных деревьев. Это было отмечено в Латвии, Казахстане, на Украине, в ГДР, ФРГ и др. Исследования, проведенные на Украине, показывают, что у семенных потомств плюсовых деревьев сосны обыкновенной и дуба черешчатого в первые годы жизни коэффициент наследуемости высоты h^2 составляет всего 0,01—0,1. К 10—17 годам у сосны обыкновенной он уве-

личивается до 0,12—0,18 [66]. У дуба черешчатого к этому возрасту у отдельных семей он достигает 0,50—0,56 [25].

По исследованиям С. А. Петрова [17], h^2 семенных потомств дуба в однолетнем возрасте, выращенных в Иссыкском опытно-показательном дендрарии КазНИИЛХа из желудей 110 случайно отобранных в популяции деревьев, был равен 0,154. Коэффициент наследуемости высоты в этом случае определялся по корреляции между фенотипами материнских деревьев и их потомством. Коэффициент наследуемости высоты h^2 однолетних сеянцев дуба и 2-летних березы на основании дисперсионного анализа составил соответственно 0,217 и 0,166. Автор делает вывод о незначительном аддитивном действии генов в молодом возрасте растений в изученных популяциях и о малой эффективности массового отбора по фенотипу. В Финляндии при расчетах наследуемости высоты для сосны обыкновенной пользуются величиной $h^2 = 0,18$. В Эстонии H^2 клонов сосны в 8-летнем возрасте составил 0,52—0,60 [122].

У ели в 2—4-летнем возрасте в Эстонской ССР коэффициент наследуемости роста в высоту колебался в пределах 0,13—0,44 [122]. По-видимому, у сосны обыкновенной такой количественный признак, как высота, наследуется слабее, чем у ели обыкновенной и дуба черешчатого. Следовательно, от отбора быстрорастущих форм ели обыкновенной и дуба черешчатого на первом этапе селекции можно ожидать большего эффекта, чем от отбора форм сосны обыкновенной.

Наряду с формами древесных пород по росту выделяются формы по физико-механическим свойствам древесины. Из-за сложности и трудоемкости определения многих физико-механических показателей селекционное значение их изучено недостаточно. Одним из основных показателей качества древесины, корреляционно связанного со многими другими физико-механическими свойствами, является плотность древесины. Она определяется не столь сложно и поэтому, изучена лучше. Исследования плотности древесины в географических культурах сосны на Украине, выполненные И. Н. Патлаем [66], показали, что средние значения этого показателя изменяются от 0,438 (Зауралье) до 0,574 (Закавказье). Местная сосна из Левобережной лесостепной Украины имела среднюю плотность 0,532.

Изучение древесины ели в популяциях из 22 географических районов страны в последнее время провел А. Л. Веверис [19]. Средние показатели плотности изменялись от 0,362 до 0,524 г/см³. Наиболее высокой плотностью древесины отличались образцы из Латвийской и Литовской ССР; низкой из Закарпатской и Ленинградской обл. Изменчивость плотности древесины как на межпопуляционном, так и на популяционном уровне характеризуется низкой степенью (2—16 %) и, очевидно, находится под сильным генетическим контролем. В литературе имеются данные о более высокой наследуемости плот-

ности древесины и других показателей физико-механических свойств древесины по сравнению с ростом. Так, Д. В. Райт [109] приводит результаты японских исследователей (Ивакава) по сосне густоцветной. В 12-летнем возрасте у семенных потомств этой породы коэффициент наследуемости высоты составил 0,13, а плотности древесины 0,45. В Латвии при изучении плотности древесины установлено генетически обусловленное влияние материнских деревьев осины на их однолетние потомства при $h^2 = 0,25$. Высокая степень наследования узорчатой древесины березы карельской установлена А. Я. Любавской. Сейчас известен ряд косвенных признаков, по которым можно выделить формы с высокими физико-механическими показателями. В Мордовской АССР и Костромской обл. А. С. Яблоковым [143] выделены гладкокорые ели с высококачественной резонансной древесиной. В Карпатах гладкокорые ели и формы с вытянутыми семенными чешуями обладали более высокими качествами древесины. Повышенные технические свойства древесины имеют сосны с длинными светло-коричневыми чешуями и розоватой окраской коры [2]. В Брянской обл. более высокие свойства древесины отмечены у сосен с груботрещиноватой корой. Имеются многочисленные данные о более высоких технических показателях древесины у поздних форм древесных пород (ели, дуба).

Глава III

МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ И СЕМЕНОВОДСТВА ЛЕСНЫХ ПОРОД

III.1. СЕЛЕКЦИОННАЯ ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ ЛЕСОВ

Интенсивные рубки в прошлом сильно обеднили генофонд лесов, и это не замедлило сказаться на продуктивности, качественных показателях и устойчивости насаждений. Особенно резко проявилось истощение лесов за рубежом (в Скандинавских странах). Здесь и были начаты в широком масштабе работы по селекционной инвентаризации лесов, по переводу лесного семеноводства на селекционную основу. Б. Линдквистом в Швеции были введены понятия «плюсовое», «нормальное» и «минусовое» насаждение; «плюсовое», «нормальное» и «минусовое» дерево и разработана методика их выделения. Эти определения приняты в международной практике лесной селекции. В нашей стране работы по селекционной инвентаризации лесов в больших масштабах проводятся с 60-х годов.

Под селекционной инвентаризацией лесов в настоящее время понимают разделение насаждений и деревьев на категорию плюсовых, нормальных и минусовых.

Отбор насаждений

При селекционной инвентаризации насаждений по принятым в Швеции критериям к плюсовым относят насаждения в основном из хорошо развитых деревьев, высокого и среднего качества. Полнота их 0,6 и выше. Около 50 % деревьев должны быть высококачественными.

В сосновых насаждениях эту категорию составляют узкокронные прямоствольные деревья с тонкими ветвями и хорошо очищенными от сучьев стволами; в дубравах — это деревья прямоствольные с хорошо выраженным стволом, сучьями средней толщины, без водяных побегов.

Нормальные насаждения состоят из деревьев высокого и среднего качества. Количество таких деревьев должно составлять не менее 25 % общего числа деревьев в насаждении нормальной полноты.

Минусовые насаждения характеризуются большим количеством (до 75 %) низкокачественных деревьев. В сосновых насаждениях этой категории преобладают кривоствольные, ширококронные деревья, с толстыми сучьями, больные; в дубовых — это кривоствольные, с толстыми сучьями, двойчатки, пораженные поперечным раком, и т. д. [68]. В СССР шведская классификация принята за основу, но для различных районов в зависимости от целей селекции разработаны конкретные критерии выделения селекционных категорий насаждений.

Для европейской части РСФСР такие придержки предложены М. М. Вересиным [11]. Согласно этим придержкам к плюсовым относят насаждения, в которых участие плюсовых и лучших деревьев максимально. При полноте 1,0 число таких деревьев должно быть не менее 15 %; при полноте 0,9 — 18 %; 0,8 — 21 %; 0,7 — 24 %; 0,6 — 27 % и 0,5 — 30 %. Минусовых деревьев соответственно при полноте 1,0 — менее 50 %; 0,9 — 40 %; 0,8 — 30 %; 0,7 — 20 %; 0,6 — 10 % и 0,5 — единично. В минусовых насаждениях участие минусовых деревьев при полноте 1,0 — до 75 %; 0,9 — 70 %; 0,8 — 65 %; 0,7 — 60 %; 0,6 — 55 % и 0,5 — 50 %. В нормальных насаждениях должны преобладать нормальные средних размеров и среднего качества деревья.

В Латвийской ССР выделяют 4 группы насаждений [64]. Группа А — плюсовые насаждения. Отличаются высокими бонитетами, продуктивностью; деревья стройные, прямые, хорошо очищены от сучьев, узкокронные. Группа Б — семенные насаждения. Высокопродуктивные, но по продуктивности и качеству на класс ниже предыдущей группы. Группа В — обычные насаждения, составляющие основную часть лесов (до 80 %). Группа Г — минусовые насаждения. Состоят из деревьев низкого качества: кривоствольные, сильноосбежистые, с широкими кронами.

На Украине разработана методика селекционной инвентаризации лесов на типологической основе. К плюсовым относят насаждения, имеющие наивысшую для данного типа условий местопроизрастания продуктивность с сомкнутостью не ниже 0,5. Бонитет плюсовых сосновых насаждений свежих и влажных гиротопов (C_2 , C_3) должен быть выше I; в C_1 не ниже II; в B_2 , B_3 не ниже I; в B_4 — B_1 —II. В борах допустимо снижение бонитета еще на одну единицу по сравнению с субориями. В еловых и пихтовых лесах — раменах и пихтачах (D_2 , D_3) бонитет выше Ia, в свежих и влажных сураменах — I; в C_4 не ниже III. В дубравах (D_2 , D_3) бонитет не ниже I и т. д.

Не менее важными являются качественные показатели насаждений. Древостои должны отличаться стройностью стволов, их полндревесностью, малой сбежистостью, хорошим очищением от сучьев. Удовлетворительное состояние, устойчивость против болезней, вредителей также являются непременными требованиями к плюсовым насаждениям. Используются при отборе плюсовых насаждений и придержки М. М. Вересина [11].

Нормальные насаждения характеризуются средней продуктивностью для данных лесорастительных условий. Их бонитет может быть на одну единицу ниже плюсовых. К минусовым относятся насаждения низкой продуктивности. Бонитет обычно ниже на 1—2 единицы по отношению к нормальным насаждениям. Большой процент искривленных, сильносбежистых, сучковатых, больных, поврежденных деревьев.

Плюсовые насаждения рекомендуется отбирать в средневозрастных, припевающих и спелых древостоях, во всех основных типах условий местопроизрастания. После занесения их в Государственный Реестр плюсовые насаждения исключают из лесосечного фонда. В них проводят только селекционные рубки и мероприятия, направленные на повышение плодоношения. Минусовые насаждения исключают из заготовки семян.

Постоянные и временные лесосеменные участки

В переводе семеноводства на селекционную основу на первом этапе важную роль должны сыграть постоянные и временные лесосеменные участки. По классификации, рекомендуемой «Основными положениями по лесному семеноводству в СССР» [93], семена делятся на три категории: сортовые, улучшенные, нормальные. Сортовые (отборные) — это семена, полученные на клоновых семенных плантациях от контролируемого опыления между клонами или от искусственного опыления плюсовых деревьев. Улучшенные — семена, заготовленные в плюсовых насаждениях, заложенных в лучших нормальных насаждениях, на семейственных плантациях: семена с плюсовых и лучших нормальных деревьев. Нормальные — семена, заготовленные в нормальных насаждениях, на ПЛСУ и временных лесосеменных участках.

Постоянные лесосеменные участки (ПЛСУ)— это естественные насаждения или культуры, выделенные или специально созданные для получения улучшенных в генетическом отношении семян в течение длительного времени (не менее 50 лет). Для создания ПЛСУ хвойных пород выбирают молодые естественного или искусственного происхождения высокопродуктивные и высококачественные насаждения 5—8-летнего возраста. Их материнские древостои также должны быть высокой продуктивности и высокого качества. При закладке участков в культурах необходимо знать их происхождение.

Выделение под ПЛСУ молодняков позволит сформировать к периоду плодоношения деревья с низкими, широкими кронами, что значительно облегчит сбор семян, повысит плодоношение. Такие семенные участки в пределах хозяйства закладывают во всех основных типах условий местопроизрастания с расчетом, чтобы сбор семян и их использование выполняли по типам условий местопроизрастания. Формировать их следует таким образом, чтобы деревья находились всегда в свободном стоянии. Для этого систематически производят изреживания. К моменту окончания формирования лесосеменного участка (к 30—40 годам) число деревьев на 1 га должно составлять 200—300 шт., расстояние между кронами не менее 1 м, сомкнутость 0,5—0,6.

Для закладки постоянных лесосеменных участков дуба и бука рекомендуется отбирать высокопродуктивные и высококачественные средневозрастные (40—60 лет) насаждения во всех основных типах условий местопроизрастания. Средневозрастные насаждения дуба уже плодоносят и при улучшении освещения резко увеличивают урожайность. При этом в полной мере проявляются качественные показатели деревьев и легко определить их селекционные категории [93].

При изреживании семенных участков следует соблюдать осторожность, так как резкое увеличение освещенности деревьев может вызвать развитие водяных побегов. Поэтому если полнота 1-го яруса близка к 1, первое изреживание должно снижать ее не более чем на 0,2, вторым приемом изреживания, через 3—4 года, полноту устанавливают 0,6—0,7. Вырубает в первую очередь минусовые деревья (отставшие в росте, кривоствольные, двойчатки, сучковатые, фаутные, с морозобоинами и т. д.). После одного-двух приемов изреживания на 1 га оставляют 300—350 деревьев (ОСТ 56-35—78).

Наиболее ценными в селекционном отношении являются ПЛСУ, созданные из семян, собранных в плюсовых насаждениях и с плюсовых деревьев. Первоначальное размещение на площади посевных или посадочных мест на Украине принято 3×3 м. В дальнейшем за счет селекционных рубок расстояние между деревьями доводят до 6×6 м. Н. А. Коновалов, Е. А. Пугач [54] рекомендуют более редкое размещение деревьев на площади: 5×5 м с последующим изреживанием до 10×10 м.

Для получения частых и обильных урожаев на ПЛСУ проводят мероприятия по увеличению и стимулированию плодоношения: рыхление почвы, внесение удобрений, борьбу с сорняками, борьбу с вредителями, болезнями. Для охраны ПЛСУ от диких животных их необходимо, так же как и семенные плантации, огораживать. На участках хвойных пород, помимо указанных мероприятий, следует обрезать вершины на 2—3 прироста при достижении деревьями высоты 3—5 м.

Временные лесосеменные участки (ВЛСУ) закладывают в высокопродуктивных, здоровых приспевающих и спелых насаждениях перед их рубкой (за 1 ревизионный период). До сбора семян на ВЛСУ проводят мероприятия по улучшению плодоношения и селекционной ценности семян. У хвойных пород (за исключением кедровых сосен) на ВЛСУ семена собирают во время главной рубки, т. е. с поваленных деревьев. Временные лесосеменные участки лиственных пород (дуба, бука) и кедровых сосен, семена которых собирают с земли, можно использовать длительное время — в течение 1—2 ревизионных периодов [93].

Для улучшения селекционной структуры временных лесосеменных участков проводят интенсивные проходные или двухприемные семеннолесосеменные рубки. Удаляют минусовые деревья и деревья других пород. Сомкнутость насаждения должна достигнуть 0,5—0,6. За 5—8 лет до сплошной рубки на участки вносят минеральные удобрения [11, 54, 79 и др.].

Отбор деревьев

При селекционной инвентаризации деревьев в группу плюсовых выделяют деревья, выдающиеся по своим размерам и качественным показателям стволов (рис. 3). Интенсивный рост по высоте и диаметру, высокие качества ствола, отсутствие пороков, высокая устойчивость против болезней и вредителей — вот те показатели, которые являются главными при отборе плюсовых деревьев. Нормальные деревья — деревья средней продуктивности и качества. Они составляют основную массу древостоев. Минусовые деревья — преимущественно экземпляры низкого качества (кривоствольные, сучковатые, многовершинные, фаутные и т. д.) или отстающие в росте (рис. 4).

В основу отбора лучших форм деревьев могут быть положены принципы массового и индивидуального отбора. Массовый отбор наиболее простой. В насаждениях выделяют по желаемым признакам деревья, например, лучшие по росту, смолопродуктивности и др. С них собирают семена и используют для совместного посева. Индивидуальные особенности деревьев при этом способе отбора не учитывают. Примерами массового отбора могут быть отбор и посев крупных семян, отбор и посадка крупномерных саженцев, отбор и оставление

Рис. 3. Плюсовое дерево сосны обыкновенной в Гадячском лесхоззаге Полтавской области УССР. Фото И. Н. Пат-лая



при рубках ухода наиболее крупных высококачественных экземпляров. Все это примеры положительного однократного массового отбора. Если отбирают и удаляют худшие экземпляры (выбраковывают нестандартные сеянцы, вырубает отставшие в росте деревья при рубках ухода и др.), отбор называется отрицательным. Эффективность однократного отбора невысокая. Гораздо большие результаты могут быть получены при много-



Рис. 4. Минусовые деревья дуба черешчатого крымского происхождения в Тростянецком лесхоззаге Сумской обл. УССР. Фото И. Н. Патлая

кратном массовом отборе, т. е. отборе в ряде поколений. Таким образом достигается усиление нужного признака в каждом поколении.

Более перспективным по сравнению с массовым является метод индивидуального отбора, при котором по определенным признакам отбирают отдельные строго фиксируемые экземпляры и у каждого из них проверяют наследственные особенности. Отбор плюсовых деревьев с последующей их проверкой по семенным потомствам является примером индивидуального отбора.

Первая методика для отбора плюсовых деревьев была разработана шведскими учеными, которые при выделении плюсовых деревьев решающее значение придают превышению их по высоте, не исключая качественных показателей ствола, кроны, хорошее очищение от сучьев, здоровье. Плюсовые деревья должны превышать окружающие на 5—6 м, иметь узкие кроны с тонкими сучьями, с хорошо очищенным, полнодревесным, малосбежистым стволом. Превышение по диаметру также должно быть значительным [68].

В Финляндии при отборе плюсовых деревьев сосны обыкновенной и ели используют селекционный дифференциал S — разность по высоте и объему ствола между плюсовым деревом и средним значением соседних деревьев. В ГДР и ФРГ требования к плюсовым деревьям изменяются в зависимости от целей селекции. Выделяют три группы плюсовых деревьев [114]. Плюсовые деревья с высокой продуктивностью по массе должны превосходить соседние одновозрастные деревья по высоте примерно на 15—20 % и по диаметру на 50—70 %; должны иметь прирост по высоте и диаметру выше, чем средний прирост. Плюсовые деревья с высокой добротностью имеют тонкие сучья, узкие кроны, хорошее очищение от сучьев, прямой полнодревесный ствол, в них отсутствуют наросты на стволе и наклон волокон. Плюсовые деревья с высокой устойчивостью должны заметно отличаться в насаждении по стойкости к болезням и вредителям.

Плюсовые деревья, у которых сочетаются признаки высокой продуктивности, добротности и устойчивости, называются комбинированными. Именно такие деревья представляют наибольший интерес для лесного хозяйства. Отбор плюсовых деревьев только по продуктивности или добротности, либо устойчивости к вредителям и болезням имеет узкое применение.

В нашей стране первые придержки для отбора плюсовых деревьев разработал М. М. Вересин [11]. К категории плюсовых он предлагал относить деревья, сочетающие мощный рост, хорошее качество и здоровье. По своим размерам плюсовые деревья должны были превышать средний диаметр одновозрастного насаждения на 60—70 %, высоту на 15—20 %, объем ствола в 2,5 раза и более. Помимо плюсовых, М. М. Вересин предлагал выделять из категории нормальных деревьев лучшие, обладающие сильным ростом и хорошим качеством стволов с превышением диаметров над средними диаметрами насаждений на 15—20 % и более.

С. С. Пятницкий [108] при отборе по интенсивности роста рекомендовал в разряд плюсовых относить наиболее крупные деревья, превышающие средние показатели насаждения по высоте на 10—15 %, по диаметру на 70 %. Стволы таких деревьев на всем протяжении должны быть прямыми, хорошо очищенными от сучьев, с протяженностью бессучковой части не меньше $\frac{1}{3}$ высоты, без механических повреждений. В дальнейшем с учетом состояния лесного фонда методика отбора плюсовых деревьев на Украине несколько изменилась. В настоящее время в республике выделяют плюсовые деревья двух категорий.

К первой категории относят деревья, выделяющиеся своими размерами, формой и качеством стволов, хорошим очищением от сучьев, развитой, компактной кроной, устойчивостью к вредителям и болезням. Превышение по высоте над средним деревом одновозрастного насаждения должно быть не менее 10 %, по диаметру не менее 30 %. Не допускаются пороки стволов (кривизна, многовершинность, наклон волокон, эксцентричность, сбежистость и др.).

К плюсовым деревьям второй категории требования несколько снижаются. По своим размерам они могут незначительно отличаться от средних показателей насаждений, но должны иметь высокие качественные показатели стволов или, наоборот, отличаться значительными превышениями по высотам и диаметрам, но могут иметь некоторые пороки стволов (слабое очищение от сучьев, незначительную кривизну ствола, повышенный сбеж в нижней части ствола, слабой интенсивности наклон волокон и др.). Непременными условиями для выделения плюсовых деревьев первой и второй категорий являются их хорошее состояние, высокая устойчивость к вредителям и болезням. Плюсовые деревья на Украине отбирают для всех основных типов условий местопроизрастания, имея в виду их последующее использование по этим типам [79].

Д. Я. Гиргидовым и В. И. Долголиковым [21] был предложен табличный метод отбора, заключающийся в сравнении диаметров и высот отбираемых деревьев с соответствующими показателями таблиц, составленных на основании местных таблиц хода роста. Этот метод подвергся критике со стороны И. Этверка [122] и Н. А. Коновалова и Е. А. Пугача [54], показавших, что одновременный учет придержек по диаметрам и высотам не всегда возможен и не всегда нужен; табличный метод требует установления истинного возраста отбираемых и соседних с ними деревьев, что не всегда возможно сделать. Есть и еще один недостаток этого метода. Табличные придержки должны составляться для всех основных типов условий местопроизрастания данного района. Однако таблицы хода роста, по которым составляют такие придержки, для большей части регионов страны отсутствуют. И тем не менее предлагаемый методический подход полезно использовать при анализе пригодности плюсовых деревьев. В последующие годы Д. Я. Гиргидов пришел к выводу о целесообразности отбора плюсовых деревьев двух категорий — плюсовых деревьев первой категории и просто плюсовых. Для первых требуется превышение высоты по отношению к среднему дереву насаждения на 15 % и диаметра на 50 %, для вторых — соответственно на 10 и 20 %.

В. Н. Ненюхиным [87] предложена ранговая оценка, согласно которой хозяйственно-ценные признаки плюсовых деревьев оцениваются по рангам. Затем путем суммирования и умножения рангов каждого признака определяют возможность отнесения дерева в категорию плюсовых. Такая оценка при отборе плюсовых деревьев очень желательна, но она не учитывает неравноценность хозяйственно-значимых признаков. Чтобы это учесть, необходим ввод соответствующих коэффициентов перевода.

Согласно «Основным положениям по лесному семеноводству в СССР» [93] плюсовые деревья в одновозрастном насаждении

должны иметь превышение не менее чем на 30 % по диаметру и не менее чем на 10 % по высоте по отношению к средним таксационным показателям насаждения. Деревья должны иметь полнодревесный прямой ствол, хорошо очищенный от сучьев, развитую крону, без признаков наклона волокон, болезней, механических повреждений и т. п. Таковы общие придержки для отбора плюсовых деревьев в нашей стране. В каждом регионе они должны быть уточнены. И это уже сделано для большей части республик. Выше были рассмотрены критерии украинских и ленинградских ученых.

В Белоруссии в качестве плюсовых отбирают деревья с высокими качественными показателями и превышением по высоте не менее 5—10 %, по диаметру не менее 30 % по сравнению со средними показателями насаждений [92]. В Латвии [64] принято превышение плюсовых деревьев по высоте не менее чем на 3 м над рядом растущими деревьями, а по диаметру не менее чем на 20 %.

Л. И. Степанов, Д. А. Стецкая, В. П. Яркин к плюсовым рекомендуют относить деревья с высокими качественными показателями и превышениями по высоте не менее 8 %, по диаметру — не менее 20 %. Особую ценность для селекции представляют деревья, превышающие средние показатели одновозрастных насаждений на 15—20 % по высоте и свыше 30 % по диаметру. В. П. Демиденко, Ю. А. Ильичев, В. М. Урусов при отборе плюсовых деревьев кедра в условиях Горного Алтая ориентируют на следующие придержки: превышение плюсового дерева по высоте не менее 10 %, по диаметру не менее 20 %. М. А. Щербакова, В. И. Ермаков, И. И. Малышев приводят данные плюсовых деревьев сосны обыкновенной, отобранных в насаждениях Карельской АССР. Превышения по высоте составляют 16—20 %, по диаметру 9—26 %. Для условий Карелии превышения по диаметру плюсовых деревьев близки к превышениям по высоте. Это подчеркивает важность регионального подхода к отбору плюсовых деревьев.

Важным показателем отбираемых плюсовых деревьев является их возраст. Большинство исследователей считают, что плюсовые деревья должны отбираться в насаждениях приспевающего и спелого возраста [11, 54, 79, 105, 108, 114], когда наиболее полно проявляются все качества дерева, что облегчает отбор лучших. Верхний возрастной предел отбора Д. Я. Гиргидов [20] предлагает устанавливать по степени годности черенков к прививкам и возможности подъема в крону дерева. Е. П. Проказин [105] в качестве главного критерия предлагает возраст спелости. В ГДР и ФРГ предельным возрастом для сосны, ели, пихты считают 80 лет, лиственницы 60 лет. Н. А. Коновалов, Е. А. Пугач [54] наиболее эффективный отбор относят к возрасту 60—80 лет.

Отбор плюсовых деревьев можно начинать раньше — в 40—50 лет. К этому времени, как правило, стабилизируются ростовые и формообразовательные процессы, начинается плодоношение. Вопрос о плодоношении при отборе плюсовых деревьев также имеет важное значение. По мнению С. С. Пятницкого [108], А. С. Яблокова [143], М. М. Вересина [11], плодоношение должно быть неперменным показателем отбора плюсовых деревьев. Э. Ромедер, Г. Шенбах [114], И. Этверк [122], Н. А. Коновалов, Е. А. Пугач [54] утверждают, что между плодоношением и быстротой роста существует отрицательная корреляция.

Наши наблюдения показывают, что большая часть отобранных плюсовых деревьев основных лесобразующих пород удовлетворительно плодоносит. Особенности плодоношения являются наследственными [17, 18 и др.] и поэтому при отборе они должны обязательно учитываться.

В последние годы начаты работы по отбору плюсовых деревьев в защитном лесоразведении [91 и др.]. Критерии отбора здесь несколько иные. Основное значение придается росту, являющемуся показателем устойчивости деревьев к засухе, низким температурам, засоленности почв и др. Качество стволов, наличие таких пороков, как сучковатость, многовершинность, закомелистость, в жестких условиях защитного лесоразведения может не учитываться. Для полезащитного лесоразведения рекомендуется в качестве плюсовых отбирать быстрорастущие, устойчивые против болезней и вредителей деревья, имеющие низкоопущенные, не слишком густые кроны, для того чтобы создать ажурную конструкцию полос и защитить почву от перегрева. Г. Я. Маттис указывает, что отбор плюсовых деревьев для защитного лесоразведения целесообразен не только в лучших, но и в расстроенных насаждениях, в отдельных сохранившихся куртинах по принципу «лучшие из плохих». Превышение отобранных деревьев по высоте может составлять 15 %, по диаметру до 5—7 %.

III.2. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЛЮСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ

Отобранные и занесенные в Государственный Реестр плюсовые деревья представляют ценнейший генетический фонд наших лесов. Они должны находиться под особой охраной. Отобранные плюсовые деревья могут использоваться для сбора семян и закладки из них семейственных плантаций, постоянных лесосеменных участков, производственных культур, выращивания подвойного посадочного материала; для заготовки черенков и закладки из них клоновых семенных и архивно-маточных плантаций. Плюсовые деревья должны сыграть чрезвычайно важную роль в установлении особенностей наследования признаков их семенными и вегетативными потомствами.

Заготовка черенков

Черенки следует заготавливать с верхней и средней части крон, где расположены репродуктивные почки. Для сосны наиболее целесообразна заготовка черенков в средней части кроны, где обычно представлены мужские и женские стробилы. Наиболее реальное и безболезненное для дерева число заготовленных черенков 50—150 шт. в год.

Черенки заготавливают в виде веток длиной 25—50 см. Их связывают в пучки, помещают в полиэтиленовые мешки и закладывают на хранение до момента прививки. Хранить черенки следует в снежных ямах, ледниках. Если хранение непродолжительно, то можно это делать в холодных погребах, в песке.

Сроки заготовки черенков зависят от срока прививки. Для весенних прививок черенки заготавливают до начала сокодвижения, т. е. в состоянии зимнего покоя; для летних и летне-весенних прививок — за день-два до прививки.

Технология прививок

При прививках древесных пород используют те же способы, что и в плодоводстве. Но для каждой породы имеются специфические особенности. Для хвойных пород наиболее широко применяют прививки вприклад сердцевинной привоя на камбий подвоя, вприклад камбием привоя на камбий подвоя и др.

Залог успеха приживаемости прививок определяется прежде всего совпадением камбиальных слоев прививаемых компонентов, поэтому необходимо тщательно совмещать камбиальный слой привоя с камбиальным слоем подвоя. Не менее важна плотность обвязки. Обвязывать прививки следует плотно, тщательно.

Способ сердцевинной на камбий разработан Е. П. Проказиным [106]. В качестве подвоя выбирают здоровые, хорошо растущие растения высотой 1,0—1,2 м, с диаметром осевого побега 0,7—1,0 см. Для привоя используют однолетние побеги плюсовых деревьев толщиной 3—6 мм. В день прививки из хранившихся или свежезаготовленных ветвей делают черенки длиной 6—8 см. Хвою с черенков обрывают, оставляя только небольшой пучок хвоинок около верхушечных почек. Чтобы не поранить кору черенка, хвоинки обрывают движением руки вверх, по направлению верхушечных почек.

После такой подготовки на черенке лезвием безопасной бритвы делают срез через весь черенок. Срез начинается сразу же под пучком оставленных хвоинок. Лезвие полого заглубляют в сердцевину и скользящим движением через ее середину выводят из черенка, в конце среза оно сходит на нет. Все это надо делать быстро, к поверхности срезов не прикасаться пальцами. Лезвие часто промывают спиртом для очистки от живицы. Одним лезвием делают 30—40 срезов.

Когда черенок готов к прививке, приступают к подготовке подвоя. В верхней части побега подвоя перед прививкой обрывают хвою на протяжении 10—12 см, за исключением небольшого количества хвоинок на вершинке побега (на 2—4 см ниже верхушечных почек). Все почки, кроме центральной, удаляют. На подготовленном таким образом подвое сразу под пучком хвои лезвием безопасной бритвы отделяют полоску коры до камбия. Цвет обнаженного участка побега водянисто-белый. Зеленый цвет среза — признак того, что срез сделан мелким, по лубу.

После того как на подвое сделан срез, к оголенному камбию прикладывают подготовленный черенок и плотно обвязывают нитками типа «шток» (в 3 нитки). Обвязка сначала идет редкими витками по всей длине черенка, т. е. черенок закрепляется на срезе подвоя. Затем витки плотно ложатся один около другого. Нитки накладывают туго, так как от этого зависит приживаемость. После обвязки прививку обмазывают пластилином или садовым варом для защиты от высыхания. Это особенно важно для летних прививок в южных районах.

Вместо ниток для обвязки прививок можно использовать ленты из полиэтиленовой пленки шириной 1,5—2,0 см. В этом случае обмазка не нужна, так как пленка хорошо предохраняет прививки от высыхания. Этот способ дает хорошие результаты при прививках сосны и многих других хвойных пород (рис. 5).

Способ вприклад камбием привоя на камбий подвоя отличается от вышеописанного тем, что черенок срезают не до сердцевины, а до камбия и прикладывают к камбию подвоя. Этот способ дает хорошие результаты при прививке тонких черенков.

Способ в расщеп заключается в том, что на подвое садовым ножом срезают ствол диаметром 1 см и более, который затем расщепляют на глубину 5—6 см. Черенок (или два), заостренный в виде клина, помещают в расщеп. Затем прививку плотно обвязывают и замазывают садовым варом или пластилином. Для защиты прививки от высыхания используют полиэтиленовые мешочки размером 8 × 12 см.

При способе в расщеп верхушечной почки на подвое удаляют хвою на 8—10 см от верхушечной почки, а также боковые почки. Через центральную верхушечную почку делают разрез с продолжением в побеге глубиной 6—7 см. На черенке обрывают хвоинки, лишь на верхушке оставляют несколько штук. Снизу черенок заостряют с двух сторон, придавая ему форму клина. Затем черенок вставляют в расщеп центральной почки и плотно обвязывают нитками или полиэтиленовыми лентами.

Улучшенная копулировка — при этом способе прививки очень важно, чтобы толщина подвоя и привоя была одинаковой, что позволяет совмещать камбиальные слои прививаемых компонентов. Если подвой и привой имеют разные диа-

Рис. 5. Однолетняя прививка сосны обыкновенной



метры, то необходимо строго следить за совмещением камбиальных слоев с одной стороны. Длина черенка 5—7 см. На нижнем конце черенка делают косой срез, такой же срез производят и на подвое. Длина среза на подвое должна соответствовать длине среза привоя. Отступив примерно на $\frac{1}{3}$ от верхнего конца среза подвоя и нижнего конца среза черенка, делают небольшие расщепы, которые вставляют один в другой. Затем прививку туго обвязывают и обмазывают пластилином.

Способ «в мешок» нашел широкое применение при прививках дуба обыкновенного и скального. Разработан Б. М. Сидорченко и усовершенствован В. И. Белоусом [63]. Суть этого способа заключается в следующем: 3—4-летние хорошо развитые, здоровые, без механических повреждений подвой срезают острым садовым ножом на высоте 0,3—0,7 м под углом 40—45°. Затем срез пенька сжимают двумя пальцами, в результате чего в верхней части среза кора, отходя от древесины, образует щель — «мешок». В этот «мешок» вставляют приготовленный черенок (рис. 6). Черенок готовят окулировочным ножом из однолетнего побега непосредственно перед прививкой.

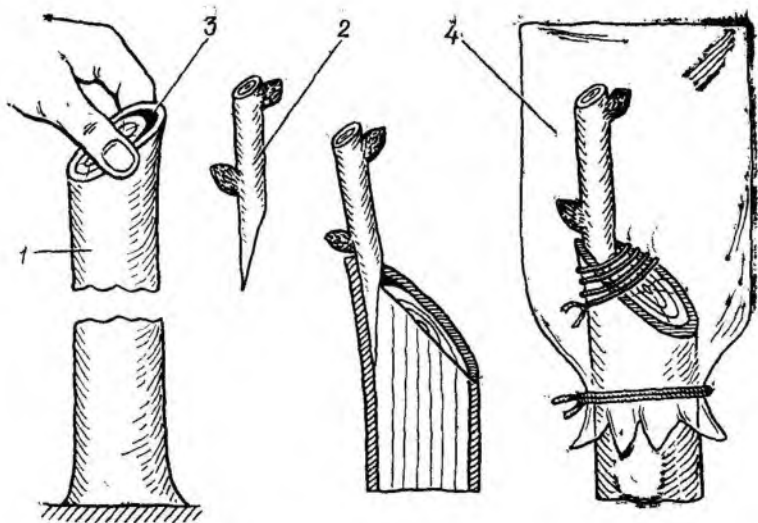


Рис. 6. Схема прививки дуба способом «в мешок» по В. И. Белоусу:

1 — подвой; 2 — привой; 3 — щель; 4 — полиэтиленовый пакет

Длина черенка 4—5 см (длина 1—2 междоузлий). Верхний срез делают над почкой, нижний срез черенка косой (сходящийся на нет), длина его до 2 см. С обратной стороны нижнего среза черенка осторожно снимают кору до камбия.

Вставленный «в мешок» черенок плотно обвязывают нитками «штопка» или полиэтиленовой пленкой. При обвязке нитками место прививки обмазывают садовым варом или пластилином. При использовании полиэтиленовой ленты обвязка не нужна. Затем на прививку надевают полиэтиленовый мешочек (размер 8×12 см) и завязывают ниже места прививки. Внутри мешочка создается благоприятный микроклимат, что способствует лучшей приживаемости.

Через 7—10 дней почки на прививках начинают расти. При достижении прироста 5—7 см следует срезать верх мешочка, а окончательно его снять нужно примерно через месяц. Через такой же промежуток времени снимают и обвязку. Молодые прививки лиственных очень хрупкие, и поэтому по мере роста их необходимо привязывать к колышкам.

При аблактировке или прививке сближением на подвое и привое делают одинаковой длины срезы (4—5 см) с обнажением камбия. Поверхности срезов соединяют, плотно обвязывают и обмазывают садовым варом или пластилином. Характерной особенностью этого способа является то, что соединяемые растения до приживания сохраняют части выше и ниже места соприкосновения.

Прививка за кору заключается в том, что подвой срезают и между древесиной и корой вставляют черенок, нижний конец которого срезан с двух сторон в форме клина. Если кора плотно прилегает к древесине подвоя, то ее разрезают. Место прививки обвязывают и замазывают садовым варом или пластилином.

III.3. ПРОВЕРКА ПЛЮСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ ПО ИХ СЕМЕННЫМ ПОТОМСТВАМ

Плюсовые деревья отбирают по внешним фенотипическим признакам, а, как известно, фенотип дерева обусловлен влиянием наследственной основы дерева и внешних условий произрастания. Для выяснения степени влияния указанных факторов на фенотип необходимо изучение семенных потомств от свободных (полусибсы) или направленных (сибсы) скрещиваний.

Наиболее надежным способом являются направленные скрещивания и изучение сибсов. Но это очень трудоемкий способ и осуществить его можно только на клоновых плантациях, вступивших в фазу репродукции. Более прост и доступен способ получения и изучения полусибсовых потомств, при котором семена от свободного опыления собирают с плюсовых деревьев или их клонов на плантациях и выращивают семенные потомства. Недостаток его — невозможность определения влияния отцовского генотипа на потомство. Однако этот метод позволяет определить очень важный показатель — общую комбинационную способность плюсового дерева. Для этого по оценке многочисленных потомков дерева устанавливают его генетическое качество по какому-либо признаку, например по росту в высоту. Дерево, у которого средние высоты семенного потомства самые высокие по сравнению с контролем, будет обладать наивысшей общей комбинационной способностью.

В отличие от общей специфическая комбинационная способность определяется величиной гетерозиса конкретной пары скрещиваемых растений. Если у этой пары в результате скрещиваний гибридное потомство будет иметь значительно большую высоту, чем можно было предполагать на основании общей комбинационной способности, то говорят о его высокой специфической комбинационной способности. Определяют специфическую комбинационную способность обычно на основе диаллельных скрещиваний, при которых испытываемые плюсовые деревья или их клоны скрещиваются между собой во всех возможных комбинациях. Такой метод скрещиваний наиболее ценен своей широкой генетической информацией, но он чрезвычайно трудоемок. Поэтому на плантациях используют чаще другие методы, в частности топ-кросс. При этом методе пыльцой одного клона (тестера) опыляют все клоны плантации и по результатам скрещиваний определяют общую и специфическую комби-

национные способности. Количество тестеров может быть и большим.

Общую комбинационную способность можно определить, применяя метод поликросса, при котором каждый клон опыляется смесью пыльцы всех клонов плантации. Этот метод дает наиболее ценную характеристику общей комбинационной способности клонов плантации. Многочисленными исследованиями установлено, что в насаждениях материнские деревья в разные годы опыляются различными опылителями и поэтому потомства одного и того же дерева, но разных лет могут существенно отличаться по своим свойствам [114]. Н. В. Кречетовой [122] доказана неоднородность физиологического состояния семян в разные годы. Выявлено влияние погодных условий на качество семян, вследствие чего плюсовые деревья в неблагоприятные для формирования семян годы могут дать сеянцы, растущие значительно слабее, чем сеянцы от минусовых деревьев. Поэтому селекционные работы надо проводить в оптимальные для урожая годы. Для получения наиболее полных данных об особенностях роста и качественных показателях потомств плюсовых деревьев их необходимо выращивать из урожаев нескольких лет. Если потомства разных урожаев одного и того же дерева сохраняют свое превосходство по отношению к контролю, можно говорить о высоких наследственных качествах материнского дерева.

Опытные участки, на которых испытывают семенные потомства плюсовых деревьев, называются участками испытательных культур. Величины площади испытательных культур определяются количеством испытываемых плюсовых деревьев, количеством растений потомств каждого дерева и повторностей. Число сеянцев каждого плюсового дерева для получения статистически достоверных данных в опыте должно быть не менее 300—400. При расстоянии между саженцами 3×1 м на 1 га можно разместить до 7 потомств (семей).

Семена испытываемых плюсовых деревьев собирают, хранят и высевают раздельно. Для сравнения потомств в испытательные культуры вводится контроль, им должны быть сеянцы из того насаждения, в котором растет дерево (контроль № 1), и желательны сеянцы производственного сбора хозяйства, в котором создаются испытательные культуры (контроль № 2).

Выращивать сеянцы можно в открытом грунте и полиэтиленовых или стеклянных теплицах, с открытой или закрытой корневой системой. При выращивании в теплицах увеличиваются всхожесть семян, размеры сеянцев. Поскольку собирать семена с плюсовых деревьев очень трудно и количество их бывает очень ограниченным, предпочтение необходимо отдавать теплицам.

Участок под испытательные культуры выбирают по возможности ровным, с уклоном не более $3-4^\circ$, с однородным почвен-

ным покровом. Тип условий местопроизрастания должен соответствовать экологическим требованиям изучаемой породы. В течение года до посадки (посева) площадь готовится по системе черного пара, включающей пахоту почвы осенью на глубину 27—29 см, весеннее боронование и 3—4 культивации в течение лета.

Свежие лесосеки, отводимые под испытательные культуры, должны быть раскорчеваны и в течение года содержаться в состоянии черного пара. Только после этого их используют для закладки опыта. Потомство каждого плюсового дерева высаживают отдельными участками прямоугольной, лучше квадратной формы. Для того чтобы снять влияние даже незначительных почвенных различий, потомство высаживают в 3—4-кратной повторности.

Одним из немаловажных условий для получения достоверных данных о наследственных особенностях испытываемых потомств является их размещение по площади. В литературе как нашей так и зарубежной рекомендуется ряд схем опытов по испытанию потомства [54, 64, 79, 108, 109, 114]. Самое широкое распространение получила схема рендомизированного полного блока. Эта схема сравнительно проста в исполнении и упрощает статистическую обработку материалов.

По этой схеме участок делится на блоки, каждый из которых представляет собой одну повторность потомств всех плюсовых деревьев. Размещение площадок (делянок) потомств в блоке случайное. Число растений на делянке зависит от повторностей: чем больше повторностей, тем меньше может быть растений в одной делянке. В общей сумме по каждому потомству их должно быть не менее 300—400 шт. При испытании сибсов количество растений в опыте может быть несколько меньше. Делянки могут разграничиваться друг от друга одним рядом кустарниковых пород. Целесообразно размещать сеянцы на площади 3×1 м. Такое размещение обеспечивает в первые годы свободный рост растений и широкое применение механизмов при уходе.

За опытными культурами проводят ежегодные уходы: борьбу с сорняками, вредителями, болезнями, рубки ухода с удалением угнетенных, поврежденных, больных экземпляров. Испытательные культуры представляют собой большую ценность и должны тщательно охраняться. Обязательно огораживание их металлической сеткой или жердевой изгородью (защита от диких животных).

На каждую площадь составляют паспорт и схему опыта. Около участка устанавливают вывеску с указанием породы, года закладки опыта, площади; все мероприятия, проводимые в испытательных культурах, отмечают в паспорте.

На протяжении всех лет изучения потомства проводят ежегодные наблюдения: фенологические, заключающиеся в установ-

лении начала и конца облиствения, начала цветения, времени созревания семян, начала и конца листопада; выявляют устойчивость растений к болезням, вредителям, неблагоприятным условиям среды, оценивают плодоношение. Основными являются наблюдения за ростом сеянцев по высоте и диаметру, за формированием качественной структуры древостоев. Полученные результаты обрабатываются статистически и показатели каждого потомства сравнивают с показателями контроля. При этом определяют показатели достоверности различий, коэффициенты корреляции, коэффициенты наследуемости признаков, показатели эффективности отбора и др.

Коэффициенты наследуемости определяют в узком и широком смысле. Коэффициент наследуемости в широком смысле H^2 представляет собой долю общей генетической изменчивости от общей фенотипической изменчивости. Коэффициент наследуемости в узком смысле h^2 отражает долю аддитивной изменчивости в системе «родители — их потомства» и является основным показателем для установления эффективности отбора. Существует много методов определения коэффициентов наследуемости. При допущении одинакового влияния материнских и отцовских деревьев на признаки у потомств коэффициенты наследуемости могут определяться по коэффициентам регрессии и корреляции. Если требуется выявить отцов и матерей отдельно — применяют метод анализа полных сибсов, основанный на дисперсионном анализе.

Все методы определения H^2 и h^2 имеют свои преимущества и недостатки. Целесообразность применения того или иного из них будет зависеть от конкретных условий. Подробно эти методы описаны в работах Д. У. Снедекора, З. С. Никоро, З. С. Киселевой, Н. А. Плохинского, П. Ф. Рокицкого, В. А. Драгавцева, С. А. Петрова, М. М. Котова, Э. П. Лебедевой и др. Желательно определение коэффициентов наследуемости в каждом конкретном случае несколькими методами.

Для определения показателя эффективности отбора R коэффициент наследуемости умножают на селекционный дифференциал (разность между средним значением признака у отобранных растений и средним значением этого признака для всей популяции, в которой осуществлен отбор).

Сроки испытания потомств широко описаны в литературе. В. Б. Лукьянец [69] пришел к выводу о том, что срок испытания семенных потомств дуба должен быть не менее 10 лет. В. И. Долголиков [34] и др. утверждают, что стабилизация роста семенных потомств достигается к концу второго десятилетия. Э. Ромедер и Г. Шенбах [114] считают, что правильная оценка потомств ели может быть получена в 20—30 лет. В. М. Роне этот период удлинит до 60—100 лет.

С учетом особенностей роста древесных пород (см. главу II) предварительную кратковременную оценку рекомендуется де-

лять в 5—10 лет [79], а долгосрочную — в приспевающем и спелом возрасте [110]. Деревья, потомства которых будут иметь достоверные преимущества перед контролем по росту и качеству стволов, относят в разряд элитных.

III.4. СЕЛЕКЦИОННЫЕ ПЛАНТАЦИИ

Идеи плантационного семеноводства на селекционных основах высказывались лесоведами давно. В нашей стране в той или иной форме они нашли отражение в работах А. Е. Теплоухова, М. К. Турского, В. Г. Высоцкого, Н. П. Кобранова, Н. Померанцева, П. И. Тольского и др. Однако широкое их осуществление началось сравнительно недавно. В настоящее время по плантационному семеноводству проведено множество исследований, предложены различные виды плантаций. Появилась необходимость их классификации. Такую попытку сделали Е. П. Проказин, В. И. Белоус, М. М. Котов. На рис. 7 показана обобщенная классификация.

Все плантации по своему назначению делятся на архивно-маточные и лесосеменные. Каждая из этих групп плантаций подразделяется по способам создания, представительству популяций, фенологическим формам, целевому назначению, генетическому уровню.

Архивно-маточные плантации

Главное назначение архивно-маточных плантаций заключается в сохранении генетического фонда отобранных ценных форм деревьев и их размножении вегетативными способами для создания клоновых семенных плантаций. В связи с трудностью заготовки черенков с высоких деревьев архивно-маточные плантации являются основой для закладки семенных плантаций. Большое значение они имеют и для научных исследований.

По представительству клонов архивно-маточные плантации могут иметь местное значение и охватывать плюсовые деревья одного или нескольких соседних хозяйств, а также областное или республиканское значение и охватывать все плюсовые деревья данной области или республики. Соответственно они будут называться местными, областными или республиканскими. Архивно-маточные плантации могут представлять также определенные лесорастительные или семенные районы.

Очень важно закладывать такие плантации в местах расположения лесосеменных хозяйств, комплексов. На Украине они сосредоточены при селекционно-семеноводческих комплексах, имеющих областной масштаб. Республиканские архивно-маточные плантации создаются, как правило, при соответствующих зональных институтах.

Для создания архивно-маточных плантаций могут использоваться все способы создания клоновых плантаций. Площади

А р х и в н о - м а т о ч н ы е п л а н т а ц и и												
Л е с о с е м е н н ы е п л а н т а ц и и												
По происхождению	клоновые семенные			семейственные		семейственно - клоновые			клоновые гибридизационные			
По способам создания	клоновые из привитого посадочного материала			клоновые на специальных подвойных культурах		клоновые на производственных культурах			семейственные посевом		семейственные посадкой	
По представительству	однопопуляционные	местные многопопуляционные		районные				географические				
		из одного типа условий местопроизрастания	из разных типов условий местопроизрастания	из одного типа условий местопроизрастания	из разных типов условий местопроизрастания	из одного типа условий местопроизрастания	из разных типов условий местопроизрастания					
По фенологическим формам	из ранних фенологических форм				из промежуточных фенологических форм				из поздних фенологических форм			
По целевому назначению	интенсивность роста и качества стволов	физико-механические свойства древесины	смолопродуктивность	устойчивость к болезням	устойчивость к вредителям	засухоустойчивость	морозостойкость	газоустойчивость	устойчивость к запылению	солеустойчивость	декоративность	содержание сахаров в патоке
По генетическому уровню	плантации I порядка по фенотипическим признакам			плантации II порядка по высокой общей комбинационной способности			плантации III порядка по высокой специфической комбинационной способности			плантации последующих порядков		

Рис. 7. Классификация селекционных плантаций

для закладки архивно-маточных плантаций подбирают в оптимальных для данной древесной породы лесорастительных условиях, в наиболее богатых типах условий местопроизрастания. Так, для сосны обыкновенной это могут быть В₂, В₃, С₂, С₃, для лиственницы европейской С₂, для дуба черешчатого D₂, D₃ и т. д. Рельеф площади и расстояние между рядами должны обеспечивать применение механизированного ухода за плантацией. Целесообразное расстояние между рядами для большей части лесообразующих пород 5—6 м. В ряду расстояние между прививками может быть 3—5 м.

Клоны отдельных популяций, районов, областей желательно располагать отдельными блоками. Число прививаемых деревьев каждого клона 10—20. Желательный возраст для подвоев сосны 3—5, для дуба 4—6 лет. В качестве подвоев выбирают здоровые, повышенной интенсивности роста растения. За плантациями должен вестись интенсивный уход, заключающийся в постепенном удалении ветвей подвоя; вырубке соседних непривитых деревьев с таким расчетом, чтобы кроны привитых экземпляров не затенялись; в систематическом рыхлении почвы. Возможно засеивание междурядий почвоулучшающими травами (клевером, люпином и др.). Необходима также систематическая и своевременная обрезка вершин с целью снижения роста деревьев в высоту и образования широких густых крон. Полезно применение удобрений. Эксплуатация (заготовка черенков) может начинаться с 4—5-летнего возраста. В этом возрасте с одного привитого дерева можно заготовить по 3—5 черенков.

Лесосеменные плантации

В отличие от архивно-маточных семенные плантации предназначены для получения семян повышенных генетических качеств. Это определяет особенности их создания. Есть ряд общих требований к закладке лесосеменных плантаций всех типов. Располагать их целесообразно концентрированно, преимущественно в лесосеменных хозяйствах, в местах с хорошими подъездными путями, с близкими источниками воды. Так, в Швеции рекомендуется семенные плантации создавать в пределах ареала данной древесной породы, но в местах с несколько более мягкими климатическими условиями, положительно влияющими на урожай. Эта рекомендация была поддержана рядом селекционеров в других странах, в том числе и в СССР.

Иногда рекомендуется создавать плантации южнее пределов ареала древесной породы. Опасность таких рекомендаций связана с возможностью неблагоприятного влияния нехарактерных для данной породы условий среды и в связи с этим поражением плантаций инфекционными заболеваниями, повреждениями вредителями и др. По-видимому, правильно создавать семенные

плантации в оптимальных для данной древесной породы условиях, где насаждения отличаются не только наивысшей продуктивностью, но и устойчивостью. Площади под плантации должны подбираться с ровным рельефом для максимально возможной механизации трудоемких процессов. При подборе площадей необходимо избегать морозобойных мест, участков, не защищенных от суховея. Почвы желательны с облегченным механическим составом (супеси, суглинки), средние по плодородию или даже с пониженной трофностью. Это позволит снизить рост вегетативных органов, а стимулирование генеративных процессов возможно путем применения различных удобрений. Очень важен благоприятный режим влажности почв. Избыточно увлажненные и сухие площади для плантации большей части древесных пород не подходят. В засушливых условиях должно быть обеспечено орошение.

На всех лесосеменных плантациях размещение деревьев должно быть таким, чтобы в максимальной мере обеспечить между ними перекрестное опыление. В противном случае может происходить самоопыление и связанное с ним падение жизнеспособности, снижение интенсивности роста (инцухт-депрессия). Перекрестное опыление может быть достигнуто путем определенного размещения деревьев, обеспечивающего максимальное расстояние между деревьями одного клона или одного семейства. Схемы такого размещения клонов и семенных деревьев были предложены И. Лангнером и К. Штерном, Э. Ромедером, Г. Шенбахом, С. Ларсеном, М. М. Вересиним, Я. Я. Гайлисом, Д. Я. Гиргидовым, Г. П. Озолиным, Г. Я. Маттисом, И. В. Калининой и др. Исследования, посвященные схемам размещения деревьев на плантациях, были проведены С. С. Пятницким. Ниже приведены основные способы размещения: линейный, прямоугольный, спиральный и рассеянно-сбалансированный.

Линейное размещение

1-й ряд 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20
 2-й ряд 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 1 2 3 4 5 6 7
 3-й ряд 15 16 17 18 19 20 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14

и т. д.

Прямоугольное размещение

1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
6	7	8	9	10	6	7	8	9	10
11	12	13	14	15	11	12	13	14	15
16	17	18	19	20	16	17	18	19	20
1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
6	7	8	9	10	6	7	8	9	10
11	12	13	14	15	11	12	13	14	15
16	17	18	19	20	16	17	18	19	20

Спиральное размещение

1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
10	9	8	7	6	10	9	8	7	6
11	12	13	14	15	11	12	13	14	15
20	19	18	17	16	20	19	18	17	16
1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
10	9	8	7	6	10	9	8	7	6
11	12	13	14	15	11	12	13	14	15
20	19	18	17	16	20	19	18	17	16

В приведенных схемах регулярного смещения клонов или семенных деревьев многократно повторяются одни комбинации. Это их существенный недостаток, которого нет в схеме рассеянно-сбалансированного размещения, составляющейся таким образом, чтобы на всей площади не встретились одни и те же сочетания клонов.

Рассеянно-сбалансированное размещение

12	11	20	1	6	15	19	7	8	14	16	4	10	13	17	2	5	9	18	3
17	18	4	3	16	12	8	6	19	2	9	14	20	11	10	15	1	13	5	7
6	15	11	17	7	14	5	1	20	13	10	19	4	18	12	8	3	16	9	2
8	20	6	9	5	19	2	13	10	18	7	15	14	3	4	17	11	1	12	16
19	3	13	11	20	9	14	8	17	1	2	6	18	10	7	12	16	4	15	5
11	6	19	7	12	3	20	4	2	5	18	10	1	15	16	13	9	14	17	8
3	7	8	18	14	5	11	16	15	12	4	20	13	17	1	6	10	19	2	9
9	17	1	4	2	16	10	14	13	19	5	3	12	8	18	7	15	11	6	20
2	5	14	8	3	1	13	17	4	6	15	16	9	20	11	10	19	18	7	12
7	12	16	10	13	4	15	11	3	9	30	1	17	2	5	18	8	6	19	14
18	14	3	20	19	6	17	12	16	7	8	5	15	4	9	11	13	2	1	10
5	19	15	12	4	18	3	10	1	20	13	9	6	14	2	16	7	8	11	17
13	1	2	16	10	8	9	18	11	15	14	17	7	19	6	5	12	20	3	4
15	4	10	6	1	17	7	2	12	16	3	11	8	9	14	20	18	5	13	19
20	13	9	14	18	11	1	19	5	8	12	2	16	6	3	4	17	7	10	15
4	10	17	2	9	7	18	15	6	11	19	8	3	5	20	1	14	12	16	13
14	16	7	5	11	20	4	3	9	17	1	13	2	12	15	19	6	10	8	18
10	9	12	19	15	13	6	20	7	4	11	18	5	16	8	3	2	17	14	1
1	2	18	13	3	10	16	5	14	3	17	12	11	7	19	9	4	15	20	6
16	8	5	15	17	2	12	9	18	10	6	7	19	1	13	14	20	3	4	11

Применяется также случайное, рендомизированное размещение клонов, когда саженцы для посадки берут без определенной последовательности. При такой схеме ухудшается порядок размещения клонов. Нередко одноименные клоны могут встретиться рядом или на близком расстоянии.

Расстояние деревьев в рядах и между рядами в зависимости от особенностей древесной породы может изменяться от 5 до 10 м. Наиболее целесообразным размещением для большинства главных лесообразующих пород следует считать 5×5 и 6×6 м. Такое размещение позволяет удалять часть клонов или семенных деревьев, не нарушая общую структуру плантации. В то же время повышенное количество деревьев даст возможность в течение 2 десятилетий получать урожай в 2—4 раза больший, чем с плантаций с размещением клонов 10×10 , 12×12 м. Это имеет большой смысл и для улучшения опыления.

Чтобы получить на семенной плантации высокий эффект генетического улучшения семян, необходимо соблюдать несколько важных условий: количество клоновых и семенных

деревьев должно быть значительным, исключаящим или снижающим до минимума самоопыление; площадь плантации должна обеспечить высокую концентрацию собственной пыльцы; залет пыльцы со стороны должен быть минимальным; цветение деревьев — относительно одновременным; мужское и женское цветение — относительно сбалансированным.

В нашей стране принято делать прививки черенков или высаживать семенные потомства не менее чем от 20—25 плюсовых деревьев. Такая рекомендация записана в «Основных положениях по лесному семеноводству в СССР» [93]. Она была предложена С. С. Пятницким [108] на основании анализа данных других ученых. Чем больше на плантации будет представлено плюсовых деревьев, тем лучше может быть обеспечено перекрестное опыление, на более высоком уровне будет поддерживаться гетерогенность семенных потомств плантаций. Однако это не означает, что при меньшем количестве клонов произойдет инцухт-депрессия. По данным Ч. Ли, в результате инбридинга снижение гетерозиготности в каждом поколении примерно составляет $\frac{1}{2}N$, где N — число деревьев в селектируемой популяции. При самоопылении одного дерева снижение гетерозиготности этого дерева составит 0,5, или 50 %. Если число деревьев увеличить до 20, как это предусмотрено при создании лесосеменных плантаций, то снижение гетерозиготности составит 0,025, или 2,5 %. Это незначительная величина. Опыты показывают, что при самоопылении одних и тех же древесных растений (при 50 %-ном снижении гетерозиготности) снижение роста потомства не всегда удастся уловить. Чаще инцухт-депрессия сказывается на полнозернистости семян.

Очень важно, чтобы семенные плантации были защищены от попадания пыльцы из соседних насаждений. У большей части древесных пород расстояние, в пределах которого оседает преобладающая часть пыльцы, достигает 30—50 м. В то же время потоками воздуха пыльца может переноситься на тысячи километров [109, 114]. Однако для успешного опыления необходима высокая ее концентрация. Опыты, поставленные А. А. Дрейманисом [19], показали, что наибольшее количество семян образуется в шишках сосны при максимальном количестве пыльцы — 13 810 пыльцевых зерен на 1 см²; при 2—3 тыс. на 1 см² в шишках образуется 40 % семян. Искусственное доопыление повысило количество семян на 13 %. Залетающая пыльца, как правило, имеет невысокую концентрацию и существенного влияния не оказывает. Большее количество собственной пыльцы на плантации получить возможно, как уже отмечалось, увеличением густоты посадки и площади плантации. По данным финского селекционера Коски-Вейко, минимальная площадь семенных плантаций должна быть 3—4 га. Чем больше по площади плантация, тем меньше влияние на генеративные процессы будет оказывать пыльца, залетевшая со стороны. Заманчивым в этом

отношении (защита от посторонней нежелательной пыльцы) является разработка способов регулирования сроков цветения деревьев на плантациях, в первую очередь способов химического воздействия на растения.

По возможности семенные плантации должны закладываться среди насаждения других пород. Если такой возможности нет, то несколько снизить залетание пыльцы с соседних насаждений можно созданием вокруг плантации растительных фильтров — полос из быстрорастущих и высокорослых пород (березы, ивы, дуба красного и др.). Тополь для ограждения плантаций сосны не годится, так как на нем поселяется вредитель — сосновый вертун. Желательная ширина полос 15—30 м.

В соседних с плантациями насаждениях необходимо провести селекционные рубки, заключающиеся в вырубке минусовых деревьев, не желательных для использования в качестве опылителей. Соседство же с плантацией плюсовых и лучших средних насаждений некоторые селекционеры (Е. П. Проказин и др.) считают желательным.

Наблюдения на лесосеменных плантациях показывают, что, рано вступая в фазу репродукции, они плодоносят обычно в первое десятилетие недостаточно интенсивно. Один из путей повышения плодоношения лесосеменных плантаций — использование для их закладки плюсовых деревьев, обладающих наряду с основными показателями (интенсивностью роста, качеством стволов, здоровьем) высокой интенсивностью плодоношения.

Нельзя не учитывать при закладке плантаций фенологические формы, которые, как и формы по особенностям плодоношения, имеют наследственный характер. У большей части основных лесообразующих древесных пород имеются фенологические формы по срокам распускания листвы, цветения. У одних пород разница в сроках цветения достигает 2—3 недель (дуб черешчатый), у других 3—10 дней (сосна, бук). В то же время готовность к опылению у большинства наших древесных пород продолжается 3—5 дней. Вот почему семенные плантации или блоки этих плантаций должны создаваться по фенологическим формам, определяемым продолжительностью периода возможного опыления.

Нельзя не учитывать также при создании семенных плантаций то, что в насаждениях одинаковых пород встречаются деревья различных типов сексуализации — с преобладанием женского, мужского цветения и промежуточные формы. Эти типы хорошо выражены у сосны обыкновенной и имеют наследственный характер.

Широко распространено среди древесных пород явление ди-хогамии. Чаще встречаются деревья, у которых на несколько дней раньше развиваются женские генеративные органы (протогеничные экземпляры), реже мужские (протоандричные экземпляры). Наиболее желательно на плантации одновременное

цветение. Однако для специальных целей могут закладываться плантации из деревьев с хорошо выраженной диогогамией [17], различными типами сексуализации и фенологии цветения.

Клоновые семенные плантации

В связи со слабой укореняемостью черенков основных лесообразующих пород (сосны, лиственницы, пихты, дуба и др.), трудностями отводкового размножения, для создания клоновых плантаций этих пород обычно используют прививки. Из трех способов создания клоновых плантаций прививкой — посадкой на постоянное место уже привитых саженцев с необнаженной корневой системой, прививкой специально созданных с редким размещением подвойных культур и прививкой обычных производственных культур — больше преимуществ имеет первый способ. Он позволяет получить высокую приживаемость прививок в теплицах, а затем высокую приживаемость привитых саженцев с закрытой корневой системой на плантациях. В то же время этот способ требует создания специальных теплиц, выращивания привитых саженцев. Два других способа предполагают прививки заранее созданных лесных культур обычными способами и в этом отношении они проще в использовании и дешевле. Однако приживаемость прививок на открытом месте, как правило, значительно ниже и поэтому такие плантации требуют многократных дополнительных прививок. Кроме того, на этих плантациях необходим очень трудоемкий уход за привитыми деревьями — частые обрезки, вырубка соседних мешающих деревьев. Поэтому большая часть лесных селекционеров относится к ним критически, но есть и их сторонники. Так, Е. П. Проказин отдавал предпочтение этим способам.

Общим преимуществом клоновых семенных плантаций является их более высокий генетический уровень в связи с полным сохранением генетической структуры материнского дерева. По данным В. А. Чудного, М. И. Докучаевой, у привитых деревьев сосны биохимическое влияние подвоя сказывается, пока имеются его собственные ветки, после их обрезки оно не улавливается. По-видимому, биохимическое влияние подвоя можно использовать для усиления плодоношения, регулирования его в отношении сроков, соотношения мужского и женского цветения и др.

Клоновые плантации по сравнению с семейственными на несколько лет раньше вступают в стадию репродукции, плодоносят обильнее и обычно ежегодно, хотя и с разной интенсивностью. По данным Ю. П. Ефимова и В. М. Белобородова, в 19-летнем возрасте интенсивность плодоношения привитых деревьев сосны под Воронежем была значительно выше, чем у непривитых. Общая величина урожая семян без применения специальных мер стимулирования плодоношения, как правило, бывает невелика. В 10—15-летнем возрасте с 1 га клоновых

семенных плантаций сосны обыкновенной собирают обычно 3—5 кг семян, дуба черешчатого 200—300 кг. Но в отдельных случаях урожай может быть значительно выше. Так, в Латвийской ССР на плантации сосны обыкновенной, заложенной в 1960—1961 гг., в 1973 г. получен урожай семян 14 кг/га [19].

Опыты по стимулированию плодоношения, поставленные в различных районах страны, показали, что, применяя основные (*N*, *P*, *K*) удобрения, можно повысить урожай в 2—3 раза. Дозы удобрений всякий раз будут зависеть от конкретных условий.

По данным ЛитНИИЛХа, микроэлементы (бор, цинк), вносимые в виде внекорневой подкормки, увеличили семеношение на семенной плантации сосны в 1,5—2 раза, а удобрения N_{100} , $P_{200-250}$, $K_{100-150}$ в 2,5 раза. Для стимулирования плодоношения можно использовать фитогормоны (гиббереллины). В Свердловской обл. в опытах Н. А. Коновалова, В. А. Шаровского, М. М. Сурина, А. Л. Клебанова, В. В. Удилова, О. А. Петерсона при ранневесеннем опрыскивании деревьев сосны гиббереллиновой кислотой в концентрации 5 % количество шишек увеличилось в 2,8 раза. Более ощутимые результаты дает применение удобрений на бедных почвах по сравнению с богатыми.

Увеличить плодоношение и одновременно снизить высоту плантации можно, применяя умеренную обрезку крон деревьев. Шишки и семена с клоновых плантаций обычно имеют большие размеры, чем у материнских деревьев; качество семян высокое. Следует отметить, что и рост клонов, независимо от возраста деревьев, с которых были взяты черенки, отличается повышенной интенсивностью. Очевидно, с прививками связано некоторое омолаживание привоев.

Наряду с положительными сторонами клоновые семенные плантации имеют и недостатки. Не всегда наблюдается хорошая совместимость компонентов прививки, выражающаяся в различной интенсивности роста подвоя и привоя. Происходит это главным образом при использовании в качестве подвоя слаборослых экземпляров. У таких привитых деревьев уже в молодом возрасте на месте прививок нередко происходят изломы. В. И. Белоусом предложен простой способ улучшения состояния таких деревьев. Для этого делают продольные разрезы коры (до древесины) через начинающие разрастаться утолщения мест прививок.

На клоновых семенных плантациях сосны обыкновенной, как было отмечено, первые годы наблюдается образование только женских стробил, но могут быть случаи и более раннего появления мужских. В Сомовском лесхозе Воронежской обл., по данным [17], клоновая семенная плантация сосны обыкновенной только в 12—13-летнем возрасте была обеспечена достаточно хорошо мужским цветением. В Красноярской лесо-

степи отмечается недостаточное количество пыльцы для перекрестного опыления на 12-летних клонах. То же можно сказать об опыте на Украине.

Иногда отмечается усиленное образование мужских стробил при сильной обрезке деревьев, случайных обломах вершин. В Карелии М. А. Щербакова, В. М. Ермаков, И. И. Малышев установили, что клоны меньшей высоты шишек не имеют, а образуют только пыльники. На Украине из двух клоновых плантаций, заложенных в 1968—1969 гг., на одной перегущенной плантации с несвоевременным уходом преобладает мужское цветение, а на второй при более редком стоянии деревьев — женское. Эти наблюдения говорят о возможности направленного регулирования соотношения генеративных органов на плантациях. В последнее время появились сообщения о возможности изменить соотношение генеративных органов путем удобрений. По-видимому, это наиболее перспективный путь регулирования генеративных процессов на клоновых семенных плантациях. Заслуживает внимания предложение Е. П. Проказина чередовать клоновые семенные плантации с семенными потомствами плюсовых насаждений.

Помимо сосны обыкновенной, несбалансированное цветение наблюдается и у других пород в молодом возрасте. В опыте, проведенном под Харьковом, привитые деревья сосны кедровой в 3—8-летнем возрасте образуют только мужские стробилы; сосен густоцветной, черной, Муррея, скрученной — только женские, а сибирская и европейская кедровые сосны, а также румельская и веймутова — мужское и женское одновременно.

Клоновые семенные плантации, закладываемые на основе фенотипического отбора плюсовых деревьев до проверки их по семенным потомствам, называются плантациями первого порядка. По своему целевому назначению они могут предусматривать повышение продуктивности древесины, качества стволов деревьев и устойчивости насаждений (основные направления) или иметь специальное назначение — создание специализированных хозяйств на высокую смолопродуктивность, определенные качества древесины, устойчивость против некоторых болезней и вредителей и т. д. Принципы и методы создания всех видов плантаций остаются одни и те же.

После проверки плюсовых деревьев по семенным потомствам клоны деревьев, не выдержавшие испытаний, должны быть исключены из дальнейших работ. Отбирают лишь клоны с высокой общей комбинационной способностью, хорошо передающие по наследству свои высокие качества. Такие деревья и созданные из них плантации второго порядка могут называться элитными. Исключаться должны также клоны, не образующие нормальных генеративных органов или очень слабоцветущие и плодоносящие. В связи с тем, что отбраковке может подлежать значительное количество клонов плюсовых деревьев (20—

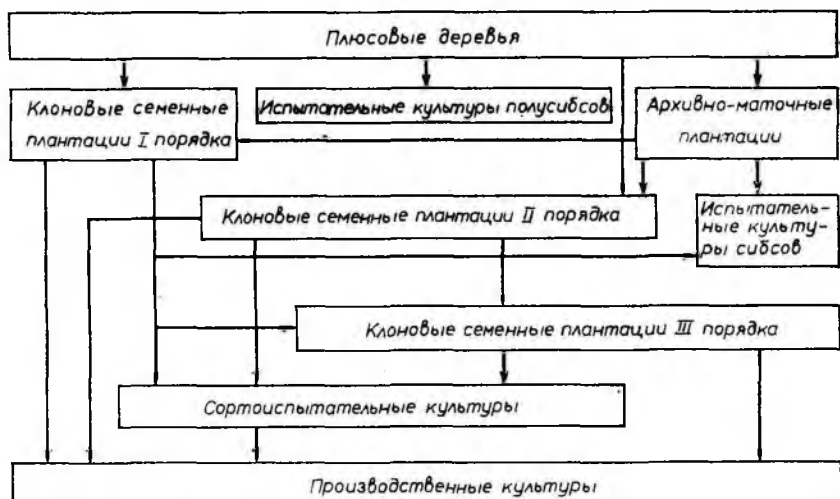


Рис. 8. Схема развития семеноводства на основе клоновых семенных плантаций

30 % и больше), на плантациях первого порядка клонов должно быть больше.

Плантации второго порядка могут создаваться заново, а при достаточно густом размещении деревьев (5×5 м) на плантациях первого порядка последние можно реконструировать в плантации второго порядка. Равномерное размещение клонов поможет это сделать без нарушения общей структуры. В США такие плантации называют «одновременными» в отличие от «задержанных», созданных заново после испытания семенных потомств.

Обобщая результаты отечественных и зарубежных исследований, можно ожидать повышения продуктивности насаждений наших основных лесообразующих пород, созданных из семян плантаций первого порядка, на 10—15 %. По дубу черешчатому оно будет больше, по сосне обыкновенной меньше; несмотря на близость их селекционных дифференциалов, наследуемость роста у дуба выше, чем у сосны. Плантации второго порядка за счет повышения коэффициента наследуемости, по-видимому, позволят повысить продуктивность новых лесов на 20—30 %.

На Украине рекомендуется клоновые семенные плантации первого и второго порядка закладывать на типологической основе [79], имея в виду создание клоновых семенных плантаций из плюсовых деревьев определенных типов условий местопроизрастания, группируя их по экологической близости и хозяйственной значимости. Так, для сосны обыкновенной предлагается такая группировка типов условий местопроизрастания:

A₀, A₁; B₀, B₁; B₂, B₃; C₂, C₃; A₄, B₄, C₄. Для дуба: B₂, B₃; C₂, C₃; C₁, D₁; D₂, D₃; C₄, D₄. Такой подход позволит получить из семян посадочный материал, наиболее приспособленный для определенных лесорастительных условий. Можно предполагать, что в этих условиях будет проявляться наибольшая степень продуктивности и устойчивости насаждений.

Для создания плантаций третьего порядка должна быть проведена большая работа по изучению комбинационных способностей клонов на диаллельной основе, заложены испытательные культуры и по результатам их исследований созданы клоновые плантации из пар, дающих высокий гетерозисный эффект. Очень важно при создании плантаций всех порядков соблюдать фенологическую близость деревьев. Семена от всех порядков плантаций поступают в производственные культуры. Они могут передаваться и в сортоиспытание. Схема развития семеноводства на основе клоновых плантаций показана на рис. 8.

Семейственные плантации

В отличие от клоновых семейственные плантации имеют семенное происхождение и представлены не клонами, а семействами плюсовых деревьев, в происхождении которых могут принимать участие различные опылители. В связи с этим генетический уровень их может быть ниже. Семейственные плантации могут создаваться посевом семян в площадки на постоянное место. При этом на каждую площадку высевают по несколько семян одного плюсового дерева. Используется этот способ для создания плантаций из пород с крупными семенами (дуб, бук, каштан). Такие плантации могут создаваться и посадкой лучших сеянцев, предварительно отобранных из каждой семьи в питомниках или саженцев из школ. В последнем случае отбор производят двукратно — вначале в посевном отделении питомника отбирают лучшие сеянцы, а затем в школьном отделении лучшие саженцы. Наконец, из нескольких посаженных в площадке саженцев отбирают один лучший.

Такой отбор при создании семейственных плантаций желателен, так как семьи плюсовых деревьев отличаются от клонов значительной разнородностью. По этой же причине количество семей на плантациях должно быть большим, чем количество клонов на клоновой плантации, и выбраковка представителей семей будет более интенсивной. Большим сторонником семейственных плантаций в нашей стране был Е. П. Проказин. Он доказывал, что эти плантации по срокам цветения и своему генетическому уровню близки к клоновым семенным. В то же время они значительно дешевле. По его данным, после 8—10-летнего возраста разница в плодоношении клоновых и семейственных плантаций быстро сглаживается. Однако, как уже отмечалось, и в 20-летнем возрасте разница эта иногда остается суще-

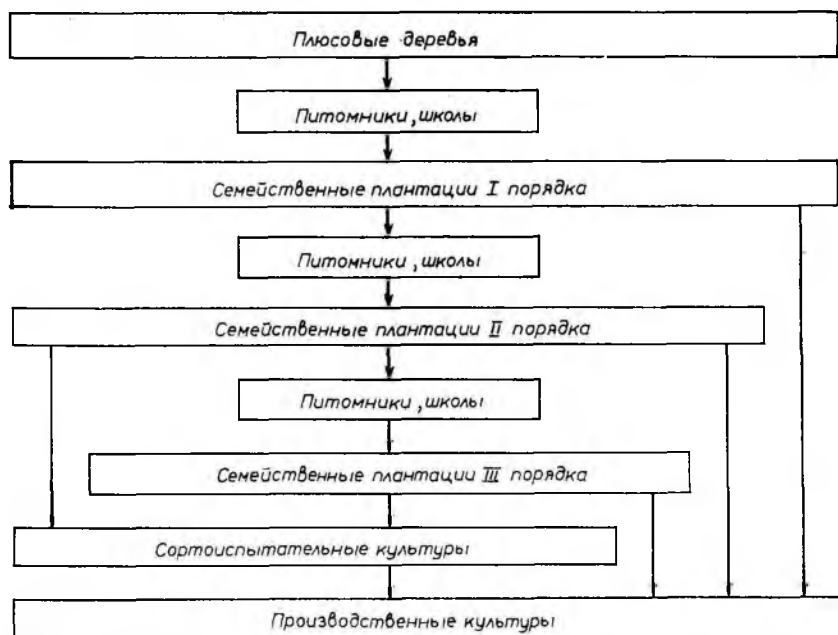


Рис. 9. Схема развития семеноводства на основе семейственных плантаций

ственной. В то же время сбалансированность цветения на семейственных плантациях сосны обыкновенной более высокая.

Что касается генетического уровня, то он будет существенно увеличиваться с повышением порядка плантации, так как создание каждой семейственной плантации более высокого порядка будет проходить через отбор на плантациях предыдущего порядка, питомниках, в школах (рис. 9).

В селекционном отношении схема развития семеноводства на основе семейственных плантаций близка к схемам индивидуально-семейственного отбора, используемым в селекции перекрестноопыляемых сельскохозяйственных культур. Роль испытательных культур здесь выполняют сами семейственные плантации. Для создания производственных культур используют плантации всех порядков. В сортоиспытание поступают семена от плантаций второго и третьего порядков.

Семейственно-клоновые плантации

Этот предлагаемый нами тип плантации объединяет принципы создания клоновых и семейственных плантаций. Первые ничем не отличаются от клоновых семенных плантаций первого порядка. Одновременно создаются из семян плюсовых деревьев испытательные культуры. В возрасте 15—20 лет, когда

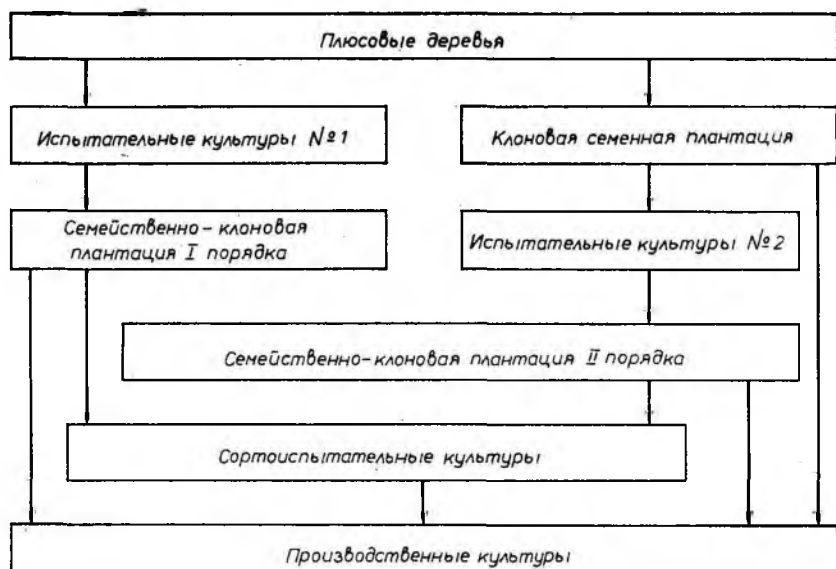


Рис. 10. Схема развития семеноводства на основе семейственно-клоновых плантаций

уже хорошо выделяются в семьях быстрорастущие экземпляры, в испытательных культурах проводят вторичный отбор выдающихся по росту и качеству плюсовых деревьев. Из этих деревьев заготавливают черенки и создают семейственно-клоновую плантацию первого порядка. Это будет клоновая плантация лучших экземпляров семей плюсовых деревьев от их свободного скрещивания. Из семян семейственно-клоновой плантации первого порядка закладывают испытательные культуры № 2, и когда они достигнут 15—20 лет, в семьях производят третий отбор выдающихся деревьев, из них и создают семейственно-клоновую плантацию второго порядка, т. е. клоновую плантацию лучших деревьев семей плюсовых деревьев от скрещиваний между собой (рис. 10). Суть семейственно-клоновых плантаций в том, что отбор лучших деревьев ведется в семьях, а размножаются эти деревья вегетативно. Такие плантации в отличие от семейственных несут большую генетическую информацию плюсовых деревьев и раньше вступают в фазу репродукции. В то же время они положительно отличаются и от клоновых плантаций многократным отбором в семьях выдающихся экземпляров. Селекционно-генетический потенциал их должен быть выше.

Испытательные культуры, в которых производят отбор выдающихся экземпляров для их вегетативного размножения, в дальнейшем можно превратить в семейственные плантации. Для этого из испытательных культур удаляют все отстающие



Рис. 11. Плантация гибридных форм дуба в Даниловском опытном лесхозе. Фото И. Н. Патлая

в росте деревья и изреживание производят в семьях с таким расчетом, чтобы соседствовали представители разных семей. Такие плантации рекомендуются в США и их называют «совместными» [109]. Первоначальные схемы испытательных культур должны это предусматривать.

Клоновые гибридизационные семенные плантации

Плантации для получения гибридных семян от скрещивания видов, географических и экологических форм, инцухтных линий по предложению Е. П. Проказина называют гибридизационными (рис. 11). Главная задача при их создании заключается в получении гибридных форм первого порядка. На таких плантациях предусматривается спонтанное или направленное скрещивание между определенными деревьями или группами деревьев. С этой целью предназначенные для скрещивания экземпляры высаживают по соседству друг с другом. Во избежание инбридинга те или иные виды или формы должны быть представлены значительным количеством деревьев из различных популяций.

На Украине при создании гибридизационных плантаций были использованы следующие принципы. Одна из плантаций создавалась из реликтовых форм сосны обыкновенной — меловой и карпатской. Каждая из этих реликтовых форм была представлена 10 деревьями из нескольких популяций. На каждом

из подвойных деревьев, размещенных на площади 5×5 м, прививались по черенку от обеих форм с противоположных сторон. Число сочетаний клонов этих форм равнялось 100. После того, как прививки сделали в нескольких рядах и сочетания были исчерпаны, начиналось повторное их размещение.

На второй плантации для скрещивания отдаленных географических культур использовалось блочное их размещение. В каждом блоке по соседству размещались клоны 10 деревьев одной и второй формы или географической формы и местных плюсовых деревьев. Может применяться и рядовое размещение, когда ряды деревьев разных происхождений одного вида будут чередоваться с рядами другого вида.

III.5. ГИБРИДИЗАЦИЯ

Гибридикация в широком понимании — основа всего разнообразия живых существ на земле, и в том числе лесных пород. Чем ближе по своей биологической организации лесные породы, тем легче происходят между ними скрещивания. В одной популяции скрещивания между особями ничем не ограничены. Здесь можно говорить о панмиксии. Чем больше начинают различаться формы деревьев одного вида в связи с их географической или эдафической изоляцией, тем больше появляется барьеров для скрещиваний. Еще в большей мере это относится к различным видам одного семейства. Преграды для скрещиваний могут иметь генетический, физиологический, фенологический, анатомический, морфологический характер. Преодоление этих преград у различных пород имеет свои трудности. Так, в роде *Pinus* скрещивания между видами, принадлежащими к разным секциям, но имеющими одинаковое количество хромосом, крайне затруднены. В то же время в роде *Quercus* скрещивания межсекционные удаются сравнительно легко [107]. Еще легче осуществляются скрещивания в роде *Salix*, в том числе видов с различной плоидностью хромосомных наборов [66].

Наибольший интерес представляют отдаленные внутривидовые скрещивания. Они нередко приводят к получению высокопродуктивных гибридов, обладающих ценными хозяйственными качествами. На это обратил внимание еще в 1765 г. Кельрейтер, указав на мощностъ гибридов первого поколения. Это явление было названо Шеллом «гетерозис». В настоящее время гетерозис понимается шире. По А. Густафсону, различают три вида гетерозиса — соматический, характеризующийся высокой интенсивностью роста, адаптивный, который проявляется в повышенной устойчивости к неблагоприятным условиям среды, и репродуктивный по обилию плодоношения. Природа гетерозиса не вполне ясна, и управление им пока невозможно. Однако использовать возможность получения гетерозисных гибридов чрезвычайно важно. Следует отметить, что

Рис. 12. Изоляция женских стробил сосны обыкновенной на клоновой плантации в Готвальдовском лесхоззаге Харьковской обл. Фото И. Н. Патлая



у древесных пород нередко гетерозис проявляется у гибридов второго и третьего поколений. Это было отмечено для гибридов лиственницы, вяза, клена [2], дуба [66], сосны [109] и др.

Техника гибридизации лесных пород имеет свои особенности. Пыльцу для опыления собирают, когда пыльники созрели и начинают лопаться. Собранные пыльники раскладывают на бумаге в хорошо освещенном и прогреваемом месте. Высыпавшуюся пыльцу собирают в пробирки с ватными пробками. В них она может храниться сравнительно длительное время в обычных холодильниках. Лучшие результаты дает применение самой свежей пыльцы.

На ветки с женскими цветками за несколько дней до их раскрытия, после удаления мужских соцветий (кастрации) надевают изоляторы (рис. 12). Оправдывают себя изоляторы из пергамента размерами 25—40×20—30 см. По длинным сторонам их прошивают. Верхнюю короткую сторону дважды загибают и закрепляют 2—3 канцелярскими скрепками. Нижнюю сторону изолятора накладывают на предварительно обмотанное

ватой место ветки и плотно обвязывают шпагатом. Опыление производят в первые 2—3 дня после раскрытия женских цветков (шишек). Для этого снимают скрепки с изоляторов и кисточкой осторожно наносят пыльцу на рыльца цветков. Для нанесения пыльцы на цветки могут использоваться и другие способы (впрыскивание пыльцы при помощи шприцев и других приспособлений, нанесение пыльцы препаративными иглами с насаженными на них косо срезанными кусочками пробки, ватными помазками и др.). Снимают изоляторы обычно через 10—12 дней.

Древесные породы с коротким периодом созревания плодов (тополя, ивы, ильмовые) могут скрещиваться в лабораторных условиях на срезанных ветвях. Ветви для этой цели заготавливают перед цветением (лучше за 1—2 дня) и помещают в сосудах с водой в комнатные условия с температурой 18—22 °С. Сосуды с мужскими и женскими побегами содержат в различных комнатах. Через несколько дней цветочные почки распускаются, и можно приступать к гибридизационным работам. Чтобы получить пыльцу заранее, выгонку ее необходимо начинать на несколько дней раньше.

Перед скрещиваниями важно проверить жизнеспособность пыльцы. Наиболее простым и эффективным способом является проращивание пыльцы в подвешенных каплях 10—20 %-ного раствора сахарозы или на агаре. Число посеянных зерен в одной капле должно быть более, 100—200 шт. Температура проращивания 25 °С. Через несколько часов после посева обычно начинается проращивание. Полный его учет производят через 12 ч и более в 5 полях зрения, в трехкратной повторности [107, 108, 143]. Последнее время успешно применяют для проращивания пыльцы целлофановую пленку, наклеенную крахмалом на предметное стекло и простерилизованную спиртом. На такую пленку после ее увлажнения дистиллированной водой высевают пыльцу. Проращивание производят в чашке Петри, на дно которой наливают воду или 2—16 %-ный раствор сахарозы. Предметное стекло с наклеенной пленкой в чашке Петри должно находиться на стеклянных подставках [86].

Особенности внутривидовой гибридизации

Внутривидовая гибридизация может применяться для получения гибридных растений от скрещиваний родительских пар, растущих в идентичных условиях, даже в одной популяции, или в резко различных климатических, эдафических условиях. В первом случае перед гибридизацией обычно ставится задача сочетания полезных в хозяйственном отношении признаков, которыми обладают родительские особи. Например, скрещивая быстрорастущую особь сосны обыкновенной, не отличающуюся высокой смолопродуктивностью, с деревом высокосмолопродуктивным, но умеренного роста, можно при последующем

отборе выделить гибриды, удачно сочетающие быстрый рост и высокую смолопродуктивность. Очень важно бывает объединить в гибридных растениях признаки интенсивности роста и устойчивости к болезням и вредителям, признаки продуктивности и качества древесины и т. д.

Нередко перед внутривидовой гибридизацией деревьев из близких условий произрастания будет стоять задача усиления того или иного признака родительских пар, например интенсивности роста и качества стволов плюсовых деревьев, устойчивости к болезням и др. Во всех этих случаях расчет делается на аддитивный эффект, т. е. на суммарное выражение однозначно действующих полимерных генов.

При скрещивании отдаленных географических и экологических форм деревьев ставится задача получения высокого гетерозисного эффекта гибридного потомства за счет уникального сочетания генов. Примеров проявления гетерозиса при отдаленных внутривидовых скрещиваниях лесных пород накопилось довольно много.

В УкрНИИЛХА получены внутривидовые гибриды сосны обыкновенной с хорошо выраженным гетерозисом роста при скрещивании климатических экотипов — полоцкого с саратовским, полоцкого и брянского с местным. Известны гетерозисные внутривидовые гибриды ели, березы, осины и др. (см. главу IV). В результате отдаленных внутривидовых скрещиваний может быть получен и высокий аддитивный эффект. Например, в Северной Швеции при скрещивании ели обыкновенной местного происхождения, отличающейся морозоустойчивостью, с быстрорастущей, но не морозостойкой елью из Средней Европы получены внутривидовые гибриды, сочетающие морозостойкость с высокой интенсивностью роста.

По мнению А. С. Яблокова [143], подбор производителей должен осуществляться в пределах сравнительно небольших расстояний (несколько сот километров или даже меньше) и отбирать следует в каждом районе по 5—10 экземпляров (женских и мужских) в хороших условиях роста из средневозрастных или приспевающих насаждений. В каждом случае родители должны быть по всем показателям (росту, качеству стволов, здоровью) самые лучшие, т. е. это должны быть плюсовые деревья. Если у данной древесной породы выражена дифференциация пола, то в качестве материнских деревьев должны подбираться особи, у которых преобладают признаки женской сексуализации, а в качестве отцов — экземпляры мужской сексуализации.

Исходя из учения И. В. Мичурина [76], А. С. Яблоков, С. С. Пятницкий, А. В. Альбенский считают, что чем старше возраст дерева, тем оно будет сильнее передавать при скрещивании свои свойства гибридам. Поэтому при желании усилить в гибридах свойства отцовского растения в качестве опылителей необходимо брать плюсовые деревья старшего возраста

и наоборот. Местные формы всегда сильнее передают наследственные задатки.

Определенный интерес для лесной селекции представляет метод межлинейных скрещиваний, оказавшийся столь эффективным в селекции сельскохозяйственных культур. При этом методе путем самоопыления добиваются получения однородных и генетически разных линий, скрещивание которых нередко приводит к возникновению гибридов с хорошо выраженным гетерозисом. Трудности применения этого метода к лесным породам связаны с длительностью выведения чистых линий. С. С. Пятницкий считает, что для выведения гомозиготных растений необходимо пять и больше генераций. В Дании однородное потомство лиственницы было получено в третьем инцухтированном поколении. Э. Ромедер и Г. Шенбах [114] считают возможным переходить к межлинейным скрещиваниям уже в первом инцухтном поколении.

Развитие методов внутривидовой гибридизации, проверка сделанных лесными селекционерами предложений представляют чрезвычайную важность для селекции лесных пород.

Особенности межвидовой гибридизации

Методы межвидовой и особенно межродовой гибридизации позволяют получать совершенно новые формы, новые виды растений. И это издавна привлекало селекционеров. В настоящее время известно несколько сотен межвидовых гибридных форм лесных пород спонтанного и экспериментального происхождения. Они имеются почти во всех родах древесных пород. Но количество их невелико, а гибридов, имеющих большую ценность для лесного хозяйства, известно всего несколько. К ним можно отнести гибриды сосен жесткой и ладанной, елей — обыкновенной и сибирской, ситхинской и белой, ситхинской и обыкновенной; лиственниц — европейской и японской, японской и европейской; дубов — обыкновенного со скальным, крупнопыльничкового с черешчатым, белым, крупноплодным и северным. Эти гибриды описаны в соответствующих разделах главы IV.

Из межродовых гибридов можно отметить гибриды орехов из рода *Juglans* и различных видов *Carya*; между родами *Picea* и *Tsuga*, *Cupressus* и *Chamaecyparis* и др.

Описанные Ф. Л. Щепотьевым, Л. Н. Лебеденем, С. С. Калмыковым гибриды ореха грецкого с пеканом отличаются высокой морозо- и засухоустойчивостью, урожайностью, энтомоустойчивостью и ценными плодами. О возможностях межродовой гибридизации говорят также многочисленные опыты И. В. Мичурина. Им были получены ценные гибриды между рябиной, грушей и яблоней; рябиной и боярышником; абрикосом и сливой, черешней и вишней, вишней и черемухой, миндалем и персиком и др.

Сравнительно небольшое количество экспериментально полученных межвидовых и межродовых гибридов лесных пород объясняется большой трудоемкостью работ по организации межвидовых скрещиваний, нередко плохой скрещиваемостью, получением очень небольшого количества гибридных семян с плохой всхожестью.

Для преодоления нескрещиваемости в нашей стране широко используются методы, разработанные И. В. Мичуриным [76]. Одним из таких приемов является опыление смесью пыльцы, которая может быть с различных деревьев одного и того же вида, разных видов одного рода или даже с деревьев, относящихся к различным семействам. Однако наряду со стимулирующим влиянием смеси она может тормозить оплодотворение. Поэтому состав смеси всякий раз должен подбираться экспериментально.

Оригинальным методом для облегчения гибридизации трудноскрещиваемых видов является метод вегетативного сближения. Суть его заключается в прививке черенка одного вида в крону дерева другого вида — будущего опылителя. Когда черенок разовьется и на побегах появятся цветки, их опыляют. Физиологическое влияние подвоя положительно сказывается на скрещивании. Не менее оригинален метод посредника, при котором один из двух нескрещиваемых видов вначале скрещивается с более близким видом, а затем полученный гибрид (посредник) скрещивается со вторым видом. Таким образом А. С. Яблокову удалось скрестить осину с бальзамическими тополями. При скрещивании различных видов дубов С. С. Пятницкий успешно применял мичуринский прием нанесения перед опылением на рыльце цветка материнского растения кусочков рыльца мужского экземпляра.

Очень важен, как и при внутривидовой гибридизации, вопрос подбора пар для скрещивания. В его решении также возможен мичуринский подход — использование в качестве материнских деревьев молодых растений первого цветения. Преодоление нескрещиваемости в каждом отдельном случае должно базироваться на исследованиях особенностей цветения, плодоношения видов, их кариотипов [107].

Для расширения работ по межвидовой гибридизации необходима широкая сеть коллекционных плантаций — пинетумов, квэрцетумов и др. Их можно создавать семенным путем и прививкой. Прививочные коллекции имеют то преимущество, что вступают в фазу репродукции значительно раньше. Такие коллекции создаются в настоящее время на Украине.

Следует заметить, что далеко не все полученные межвидовые или межродовые гибриды будут отличаться гетерозисом, но все они будут представлять интерес для исследований и дальнейшей селекции. Поэтому из гибридных растений целесообразно создавать лесные культуры, опытные участки.

III.6. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АПОМИКСИСА, ПОЛИПЛОИДИИ И МУТАГЕНЕЗА

Апомиксис

Апомиксис растений — сложное биологическое явление образования зародышей семян без оплодотворения завязи. Апомиксис с теоретической точки зрения имеет большое значение в области эволюции, видообразования и эмбриологии растений. Исключительно велика ценность апомиксиса для генетики и селекции растений, в том числе и древесных пород. Любая апомиктическая форма будет легко размножаться семенами с сохранением в потомстве материнских признаков. Это объясняется тем, что у апомиктов отсутствует стадия мейоза (редукционное деление ядра перед образованием зародышевой клетки), а в связи с этим выключается весь механизм расщепления признаков при образовании бесполого потомства.

Явление апомиксиса широко распространено в растительном мире. С. С. Хохлов обнаружил его у 754 видов, относящихся к 290 родам 80 семейств покрытосеменных растений. Известны апомиктические формы и у многих видов древесных растений из семейств березовых, бобовых, ореховых, смородиновых, розоцветных, цитрусовых, аралиевых и др.

Н. К. Вехов наблюдал явление апомиксиса в сем. Rutaceae у бархата амурского и птелен.

В. Н. Сукачев наблюдал апомиксис у *Salix* при скрещивании следующих видов: *S. phylicifolia* × *S. viminalis*; *S. dasyclados* × *S. viminalis*. Первое поколение растений, выращенных из семян от этого скрещивания, было сходно с материнскими экземплярами. Второе поколение также не отличалось от родительских форм. Завязывание плодов у *S. viminalis* без опыления цветков наблюдалось В. Н. Сукачевым в Ленинграде при сверхпозднем цветении этого вида (25 июня), когда никакой пыльцы к этому времени уже не было.

Наибольшее количество исследований по апомиксису у древесных растений было проведено с орехом грецким и другими видами *Juglans*.

Первые исследования по апомиксису у ореха грецкого были сделаны А. Ф. Зарубиным в 1948 г. в условиях Южной Киргизии. Этот исследователь в период с 9 по 12 мая изолировал 135 пестичных цветков на 12 деревьях ореха грецкого, из которых 72 цветка на 6 протогиничных особях и 63 на 6 протоандричных. Через 2 месяца после изоляции цветков (в середине июля) изоляторы были сняты и произведен подсчет молодых плодов. Выяснилось, что на протогиничных особях из 72 изолированных от пыльцы цветков образовалось 36 плодов, т. е. 50 %, а на протоандричных деревьях не было ни одного плода.

При проведении исследований по биологии цветения и плодоношения ореха грецкого в 1965—1966 гг. в Северной Буковине (г. Черновцы, Опытная станция садоводства и виноградарства) были также получены положительные результаты. Число апомиктических плодов достигало 1—2,5 %. При этом

тенденция к апомиксису в большей степени проявилась у протоандричных деревьев.

Опыты по апомиксису у шести видов *Juglans* и у гибридов этих видов были проведены в 70-х годах на Веселобоконьковской селекционно-дендрологической опытной станции П. П. Бадаловым. Впервые были получены апомиктичные плоды у орехов — сердцевидного, Зибольда, серого и маньчжурского. Особенно успешно завязываются плоды в изоляторах без опыления у ореха серого. Получены также апомиктичные плоды у орехов грецкого и черного. Высокий процент завязываемости апомиктичных плодов был получен при использовании в качестве изоляторов ватных тампонов и применении стимуляторов плодообразования: цементной пыли, мела, талька, охры, черноземной пыли. Из выращенных апомиктов на Веселобоконьковской СДС создана плантация.

С. О. Гусейнова в опытах в условиях Баку получила от 2 до 5 % апомиктичных плодов ореха черного.

Опыты по апомиксису ореха грецкого в условиях ФРГ были проведены Шандерлем. Полноценных, содержащих зародыш апомиктичных плодов, было получено от числа изолированных цветков 18,5 %. В отдельные годы урожайность апомиктичных плодов составляла 57 %. Высокую завязываемость апомиктических орехов обеспечил способ изоляции цветков ватными тампонами, обернутыми влагонепроницаемой бумагой.

В результате эмбриологических исследований Шандерль пришел к выводу, что апомиксис, наблюдаемый у ореха грецкого, относится к апоспорическому типу. Зародыш при этом возникает не из зародышевого мешка, который отсутствует, а из клеток нуцеллуса, лежащих вблизи микропиле.

По данным С. С. Хохлова, полиплоидия и апомиксис возникают на основе одного и того же явления — образования нередуцированных гамет. При этом развитие таких гамет без оплодотворения ведет к апомиксису, а оплодотворение их — к полиплоидизации. Основная масса полиплоидных видов и форм у покрытосеменных растений появляется путем спонтанного оплодотворения нередуцированных гамет.

Рассмотренные вопросы позволяют прийти к выводу о необходимости расширения исследований проблемы апомиксиса у лесных древесных растений.

Полиплоидия

Полиплоидия — это естественный природный процесс видо- и формообразования, ведущий к улучшению существующих и возникновению новых, более совершенных форм растений. При полиплоидии в ядрах клеток происходит увеличение числа хромосом. В половых клетках набор хромосом одинарный (гаплоидный), обозначаемый латинскими буквами n или x , а в соматических (сома — тело) он двойной — $2n$. При полиплоидии число хромосом в ядре обычно увеличивается в кратном отношении к гаплоидному числу. При этом с увеличением хромосом на один набор ($2n + 1n = 3n$) появляются триплоидные растения, при двойном увеличении ($2n + 2n = 4n$) возникают тетраплоиды и т. д. Увеличение числа наборов хромосом в ядрах

клеток может быть неограниченно большим, но чаще всего наиболее эффективны небольшие величины их на уровне три- и тетраплоидов.

Полиплоиды у растений в естественных условиях возникают под влиянием различных природных факторов, прежде всего резких смен температуры, например при возвращении морозов весной или при лесных пожарах, под влиянием естественной земной или космической радиации, ионизации, сильных грозových явлений, бурь, ливней, градобоя, массовых грибных заболеваний, нападений энтомовредителей и т. п. Очень часто полиплоиды возникают при естественной гибридизации видов и форм растений. Полиплоидам растительного мира свойственны гигантизм всего растения и его частей, повышенное содержание ценных веществ в плодах, семенах, большая устойчивость к неблагоприятным условиям существования, низким температурам, засухе и т. д. В процессе стихийной, а затем научной селекции были выделены лучшие сорта и формы культурных растений, которые оказались полиплоидами (пшеница, картофель, овес, лен, сахарный тростник, банан, кокосовая пальма, табак и др.).

Впервые искусственно полиплоидия у растений была вызвана в нашей стране в опытах И. И. Герасимова в конце прошлого века. В лесном хозяйстве полиплоидия открывает широкие перспективы повышения продуктивности лесов, улучшения существующего генного фонда лесных пород путем открытия в природе естественных полиплоидов и искусственного получения новых ценных полиплоидных форм.

Полиплоидия свойственна всем классам и семействам древесных пород. Меньше полиплоидов встречается среди хвойных и значительно больше среди лиственных. Знаменитые секвойи, живущие тысячелетиями и достигающие огромных размеров, являются полиплоидами. В частности, секвойя вечнозеленая — гексаплоид ($6n = 66$). Найдены естественные триплоиды и тетраплоиды среди лиственниц, криптомерий, можжевельников и других родов.

Получение искусственных полиплоидов среди хвойных показывает, что в этой группе древесных пород полиплоиды также возникают легко и отличаются высокими показателями по росту и развитию. По данным А. М. Манжос и Л. К. Позднякова, лиственница даурская легко образует триплоиды в результате гейтеногамного опыления цветков в пределах одного и того же дерева. Известно появление быстрорастущих триплоидных растений лиственницы в результате отдаленной гибридизации лиственницы европейской и американской. Отмечено также произвольное появление полиплоидных всходов ели на лесных питомниках в Швеции и Финляндии. Особенно много полиплоидных форм было получено у различных видов хвойных пород искусственно после открытия метода колхицирования. Первые тетраплоиды у сосны были получены Мировым и Стокуэллом в 1939 г. Затем появились тетраплоиды у секвойи гигантской в опытах Н. Jensen and A. Levan. Д. А. Комиссаров получил триплоидные растения у сосны обыкновенной. В ГДР в 1951 г. в результате колхицинирования семян выявлены тетраплоиды у ели

обыкновенной, а у 9 видов пихты получили как тетраплоиды, так и октоплоиды.

Значительно шире полиплоидия распространена среди лиственных древесных пород. Особенно много полиплоидных форм отмечено в семействах *Salicaceae* — ивовые, *Betulaceae* — березовые, *Rosaceae* — розоцветные, *Fabaceae* — бобовые и др.

В семействе буковые представляют интерес исследования по полиплоидии дуба. У большинства видов его гаплоидное число хромосом равно 12, а диплоидное 24. Однако у ряда североамериканских видов (дубы — каштановый, виргинский, мерилендский, Мишо) гаплоидное число хромосом равно 6, а диплоидное 12. Наличие в роде *Quercus* двух различных групп по кариотипу дает основание считать, что виды с $2n=24$ являются тетраплоидами, а с $2n=12$ диплоидами. Таким образом, считающийся диплоидным *O. Robur* L. должен быть отнесен к тетраплоидным. Можно даже говорить о полиплоидном ряде в роде *Quercus*, учитывая, что дальневосточный и японский дуб зубчатый (*Q. dentata* Thunb.) имеет 48 хромосом и его следует относить не к тетраплоидам, как это считалось ранее, а к октоплоидам при $n=6$.

Спонтанные полиплоиды дуба обыкновенного возникают и из многозародышевых желудей. Первые такого типа триплоиды дуба были обнаружены в Швеции. Исследования спонтанной полиплоидии у проростков многозародышевых желудей дуба были проведены в лесах Донецкой обл. Собранные желуди проращивали и по морфологии проростков определяли число зародышей в них. Всего исследовано 365 желудей, встречаемость триплоидов среди них ($3n=36$) достигала 1,2 %. Такая же цифра обнаруженных триплоидов в желудях была в опытах, проведенных в Швеции.

Таким образом, выделение спонтанных триплоидов среди проростков многозародышевых желудей может служить одним из методов селекции дуба обыкновенного на полиплоидию. Искусственная полиплоидия дуба обыкновенного с помощью колхицина была проведена в Швеции в 1939 г., при этом были получены миксоплоидные ткани с тетраплоидными ($4n=48$) клетками. Опыты в нашей стране с дубом провела Н. В. Мацкевич. Проростки дуба обыкновенного обрабатывали 0,15 %-ным раствором колхицина в течение 48 ч, но видимых изменений у сеянцев не наблюдалось.

Наши опыты по экспериментальной полиплоидии дуба начаты в 1969 г. В течение 3 вегетационных периодов колхицировано 946 растений. На точки роста 509 проростков наносили капли раствора колхицина 0,5- и 1,0- % ной концентрации в течение 10—30 суток. Кроме этого, проросшие желуди замачивались в растворе колхицина 0,1- и 0,2 %-ной концентрации в течение от 1 до 9 суток. Проростки и желуди контроля обрабатывали дистиллированной водой. Как показали результаты цитологических исследований, из 228 опытных однолетних дубков обнаружено 7 миксоплоидных растений, отдельные клетки которых были тетраплоидными ($2n=48$). Опытные сеянцы под влиянием колхицина сохраняют полученные морфологические изменения

в течение многих лет. Путем расхимеривания получены интересные колхиплоиды.

Особенно большое значение в лесном хозяйстве получают полиплоидные формы осины. Толчком к этому послужило открытие в Швеции в середине 30-х годов XX в. триплоидной гигантской осины (Nilsson—Ehele) с хромосомным набором $3n=57$. Шведская триплоидная осина отличалась высокой производительностью, превышающей диплоидную нормальную осину на 36 %.

В нашей стране в 1938 г. А. С. Яблоковым был найден интересный клон исполинской осины в Шарьинском лесхозе Костромской обл., оказавшийся триплоидом. Шарьинская осина превышала диплоидную по запасу древесины более чем в 2 раза. В Обоянском лесхозе Курской обл. С. П. Иванниковым была описана также триплоидная быстрорастущая форма осины. В 1958 г. в Угорском лесничестве Мантуровского лесхоза Костромской обл. Н. В. Мацкевич и О. П. Шершуковой были найдены исполинские деревья осины, достигавшие в 60-летнем возрасте 30 м высоты и по размерам устьиц на коже листьев относящиеся к полиплоидным. Имеются указания на наличие полиплоидных форм осины и в других пунктах нашей страны. Известны также природные триплоиды тополей белого, серого и черного и тетраплоиды тополя бальзамического.

Опыты по искусственной полиплоидии у лесных древесных пород в нашей стране были начаты в 1934 г. С. С. Пятницким. Применяя метод декапитации Йоргсена, он получил из калюса полиплоидные побеги у катальпы, ясеня, тополя бальзамического и др. Искусственное получение полиплоидных форм тополей путем колхицинирования семян было начато в СССР в Москве на Весело-Боковеньковской селекционно-дендрологической опытной станции (Кировоградская обл. УССР).

В наших опытах получено несколько сотен опытных растений — амфидиплоидов осины и тополя белого гибридного происхождения, растущих на плантации станции. Многие из них отличаются интересными морфологическими признаками, большой силой роста, достигая в засушливых степных условиях в 5-летнем возрасте высоты более 6 м. В 1964 г. эти тополя перешли к плодоношению, и изучение их продолжается. У полиплоидов тополя белого отобрано 15, у осины 17 оригинальных форм: тополь белый плакучий, осина плакучая, осина круглолистная плакучая, тополь белый мелколистный, тополь белый серебристый, осина пирамидальная «вьющаяся», осина широкопирамидальная, осина пирамидальная канделябровидная, тополь белый карликовый, тополь белый низкий, осина карликовая разнолистная. Большой интерес представляют также крупнолистные полиплоиды (тополя белого и осины) с листьями оригинальной формы — осины березолистная, сердцевиднолистная и др.

Интересны полиплоиды у ив (*Salix*). Ивы очень легко образуют естественные гибриды, в связи с чем полиплоидные формы относятся к наиболее ценным аллополиплоидам и амфидиплоидам, т. е. полиплоидам гибридного происхождения, отличающимся обычно ярко выраженным гетерозисом. У всех видов ив и тополей гаплоидное число хромосом равно 19, а соматическое диплоидное 38. У древовидных ив, образующих ценные леса в плавнях, по берегам рек, озер, прудов и т. д., обнаружены тетраплоиды ($4n=76$) — белая ива, а у ломкой ивы и гексаплоиды ($6n=114$), отличающиеся от диплоидных особей большей силой роста и интересными морфологическими признаками. У козьей ивы, растущей как высоким кустарником, так и деревом, имеются триплоидные и тетраплоидные особи. Очень много полиплоидов найдено среди многочисленных видов кустарниковых ив.

Большой интерес для селекции представляет сем. *Betulaeae* — березовые. В этом семействе полиплоиды встречаются в родах березы, ольхи и граба. Распространенные в наших лесах виды белой (пушистой) и бородавчатой березы цитологически хорошо различаются между собой. Береза пушистая, образующая леса в более суровых северных и высокогорных условиях, является тетраплоидом ($4n=56$), в то время как более южный вид (береза бородавчатая), распространенный в лесостепи, относится к диплоидам ($2n=28$). Другие северные виды обладают еще более высокой валентностью; так, береза желтая (*B. lenta*) гексаплоид ($6n=64$), даурская сектипloid ($7n=98$). Очень интересен триплоидный гибрид между березами пушистой и бородавчатой, обнаруженный в лесах Дании и Швеции, он превышает исходные формы по продуктивности на 36 % и имеет крупные ствол, побеги и листья.

Ценный материал для экспериментальной полиплоидии представляет род *Alnus* — ольха. Шведский ученый Ионсон с успехом колхицинировал семена ольхи черной и получил вначале тетраплоиды, а затем путем гибридизации с диплоидами вырастил мощные по силе роста триплоидные растения, превосходящие диплоидный контроль по продуктивности древесины на 55 %. Большая и плодотворная работа по получению полиплоидных форм шелковицы белой ведется в нашей стране и Японии.

Среди полиплоидов в роде *Aesculus*, сем. конско-каштановые (*Hippocastanaceae*), следует отметить высокодекоративный тетраплоидный конский каштан красноцветный (*A. rubicunda* Lois.), имеющий $4n=80$. Этот тетраплоид произошел в результате спонтанного скрещивания двух диплоидных видов — конского каштана обыкновенного (*A. hippocastanum* L.) — $2n=40$ и конского каштана красного (*A. pavie* L.) — $2n=40$. В результате последующей гибридизации тетраплоидного вида (*A. rubicunda*) с диплоидным (*A. pavie*) возник новый, уже триплоидный гибрид *A. plantierensis* ($3n=60$).

Из других семейств древесных пород, представляющих не только биологический интерес, но и важных для лесного хозяйства и имеющих в своем составе полиплоиды, отметим *Asagaseae* — кленовые и *Tiliaceae* — липовые.

Большую ценность представляют полиплоиды облепихи.

Мутагенез

К наиболее мощным мутагенам относятся ионизирующие излучения (лучи рентгена, гамма-лучи, альфа-частицы, нейтроны, протоны и др.). Наибольшее количество мутаций в генах вызывают гамма-лучи. Сущность мутагенного действия ионизирующих излучений заключается в том, что все виды его обладают огромной энергией элементарных частиц (фотонов, электронов, нейтронов), глубоко проникающих не только в ткани и клетки их, но легко нарушающих молекулы органелл клетки и ядерного вещества ее. Свою колоссальную энергию элементарные частицы передают молекулам, сообщая им огромную химическую реактивность, превращая их в так называемые свободные радикалы. Последние по принципу цепной реакции моментально стремятся прореагировать с соседними молекулами клетки, а также молекулами воды, кислорода, образуя гидроперекиси, перекиси, хиноны. Начавшиеся в клетках новые реакции могут привести к их усиленному делению или задержке его и вызвать в целом значительные клеточные изменения, ведущие к новообразованиям. Если ионизирующие излучения действуют на молекулы ДНК в половых клетках, то возникают наследственные изменения — мутации потомства. Опыты показали, что сильные дозы воздействия ионизирующих излучений на семена вызывают мутации, слабые же повышают всхожесть их и стимулируют рост и развитие растений. В связи с этим применение ионизирующих излучений в растениеводстве и лесном хозяйстве может быть двояким: генетико-селекционным — для получения мутаций и выделения новых, улучшенных форм растений и агротехническим — с целью повышения всхожести семян и выращивания высококачественного посадочного материала древесных пород.

Первые опыты по влиянию лучей рентгена на мутационный процесс различных видов и гибридных форм ив были проведены в 1933 г. В. Н. Сукачевым. В 89 опытах было облучено более 5 тыс. черенков, а также облучались цветки и семена ив. Черенки с раскрывшимися листовыми почками при облучении находились в сосудах с водой, после этого их пересаживали в горшки с землей, а после укоренения переносили с комом в гряды питомника. Было обнаружено, что большие дозировки облучения безвредны для черенков и летальны для семян. Сильные дозировки даже стимулировали рост побегов и черенков. В. Н. Сукачев описал две мутации по листьям в результате облучения черенков: узколистность и курчавость, обнаруженные у четырех видов ив.

Опыты И. Никитина по влиянию лучей рентгена на семена березы, сосны

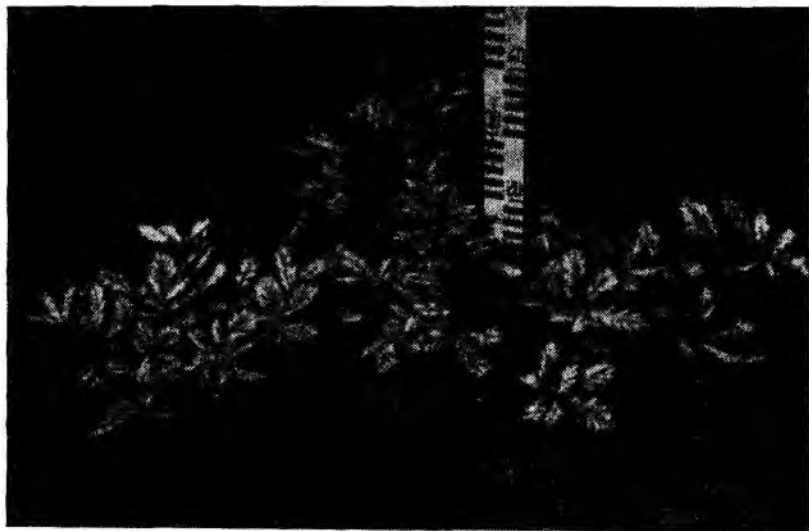


Рис. 13. Мутант дуба черешчатого стелющейся формы. Фото Ф. Л. Щепотьева

и ели, а также на пыльцу липы, розы иглистой и чубушника показали повышение всхожести семян у первых двух видов. Лучи рентгена стимулировали прорастание пыльцы липы. Опыты по получению мутаций у лесных древесных растений под воздействием ионизирующих излучений были возобновлены у нас только в конце 50-х годов. Большое многолетнее исследование влияния ионизирующих излучений проведено М. А. Кудиновым в Белоруссии. Испытывалось 49 видов лесных и декоративных деревьев и кустарников. Установлены дозы, стимулирующие прорастание семян, и летальные. Отмечена очень высокая радиоустойчивость семян у некоторых кустарников. Например, ракитник русский и барбарис амурский имели повышенную всхожесть семян при облучении их в 60 000 рад. Хвойные породы, особенно ель обыкновенная, имели низкую всхожесть уже при 100 и 200 рад.

Большой интерес представляют опыты по экспериментальному мутагенезу лесных древесных пород, проводимые в Донецком ботаническом саду АН УССР Ф. Л. Щепотьевым [141]. В результате многолетних исследований выведены многочисленные мутанты дуба, тополя, каштана конского, биоты восточной, шиповника, айвы японской, облепихи и других пород. Мутанты плодоносят, в результате этого получено второе поколение M_2 .

В опытах с дубом желуди, заготовленные осенью 1967 г. в Славянском лесхоззаге, перед посевом весной 1968 г. были обработаны гамма-лучами Co^{60} в дозах от 1 до 6 тыс. рад на гамма-установке «Луч». В процессе наблюдения выделены следующие мутантные формы по характеру крон и особенностям роста: плакучая, пирамидальная, флаговидная, чашевидная, стелющаяся (рис. 13), карликовая, кустарниковая, быстрорастущая.

Средняя высота опытных дубков в 7-летнем возрасте равна 307,8, максимальная 384 см, в контроле средняя высота достигает 82, максимальная 173 см,

средний диаметр равен 6,9, максимальный 8 см, в контроле соответственно 2,3 и 4,9 см.

В опытах 1967 г. с кленом серебристым семена донецкого происхождения были облучены перед посевом гамма-лучами на аппарате «Луч» в дозах 579, 1158 и 1544 рад. В 10-летнем возрасте выделены следующие мутантные формы: клен Донецкий ботанический — пестро-золотистая декоративная форма; пушистый плакучий с поникающими ветвями и побегами, разрезно-узколопастными листьями; краснолиственный. Эти формы легко размножаются вегетативно, что облегчает их внедрение в лесное хозяйство и зеленое строительство. Опыты с тополем волосистоплодным были поставлены весной 1963 г., черенки облучены гамма-лучами в дозах 50, 100 и 150 рад и посажены в Донецком ботаническом саду АН УССР. Выделенный пестролистный мутант очень декоративен и назван тополем Донецким золотым, он легко черенкуется и быстро растет.

В 1969 г. были поставлены опыты с конским каштаном обыкновенным, семена его облучали гамма-лучами Co^{60} в дозах от 6000 до 11 000 рад. Выделены следующие мутации: хлорофильные, с перистыми листьями, дважды-пальчатосложными листьями. Многие мутации имеют преимущественно теоретическое значение, однако пестролистные формы конского каштана вполне пригодны для размножения в зеленом строительстве.

В опытах 1968 г. с шиповником стратифицированные семена шиповника обыкновенного были перед посевом облучены гамма-лучами Co^{60} в дозах от 3 до 21 кр. Взошли они только через год. Дозы облучения от 3 до 10 кр стимулировали всхожесть, а высокие дозы — 18—21 кр понижали ее. Начиная с 3-летнего возраста началось цветение опытных и контрольных растений. Выделены красивоцветущие мутантные формы. Интересно появление мутантов с крупными и очень мелкими плодами, без шипов на побегах и листьях, а также с различной формой листьев — крупных и мелких, опушенных, с округлыми и продолговатыми листочками и т. д. Особый интерес представляет появление мутантов с повышенным содержанием аскорбиновой кислоты в плодах и масла в семенах. Если в плодах контрольных кустов обнаружено 7,5 % аскорбиновой кислоты, то у большинства мутантов оно превышало 12,5 %, а у отдельных опытных растений достигало 15—20 %.

Среди факторов, вызывающих изменения наследственности у живых организмов, в том числе и у растений, большое место занимают различные химические вещества — мутагены. В результате успешной работы по синтезу этих веществ и их мутагенному действию И. А. Рапопорт [111] выделил и рекомендовал ряд химических мутагенов. К их числу относятся этиленимин (ЭИ), диэтилсульфат, 1,4-бис-диазоацетилбутан, 1,6-бис-диазоацетилгексан, диазоалкан и супермутагены нитрозометилмочевина, нитрозоалкилуретаны и некоторые другие нитросоединения.

Согласно данным И. А. Рапопорта, ионизирующие излучения увеличивают выход мутаций в сотни раз по сравнению с появлением их в природе. Химические же мутагены повышают выход мутаций в сотни, тысячи и десятки тысяч раз.

Лесные исследовательские учреждения начали селекционную работу с древесными породами с помощью химических мутагенов в Воронеже, Харькове, Ленинграде, Киеве, Донецке, Брянске и других местах. В Донецком ботани-

ческом саду с 1967 г. и по настоящее время проводят опыты по влиянию супермутагенов — диметилсульфата (ДМС) и этиленимина на некоторые лесные древесные породы. ДМС относится к сильным мутагенам, вызывающим по одной и более мутаций в каждой хромосоме обработанной клетки. ДМС испытан в ряде опытов с сельскохозяйственными, плодовыми, лесными и декоративными растениями; во всех случаях получены интересные результаты с точки зрения мутационной селекции.

В опытах с дубом обыкновенным применялся раствор ДМС концентрацией от 0,01 до 0,05 %. Желуди урожая 1967 г. были взяты из Славянского лесхоззага Донецкой обл. После зимнего хранения они обработаны растворами ДМС и посеяны весной 1968 г. в питомнике Донецкого ботанического сада. Весной 1969 г. однолетние сеянцы дуба были пересажены в школьное отделение питомника и вслед за этим расхимерены, т. е. посажены на пенёк с целью получения из поросли интересных мутаций. Начиная с их четырехлетнего возраста удалось выделить ряд мутантов, которые отличались сильной изменчивостью габитуса и формой листьев. По форме кроны выявлены растения стелющиеся, плакучие, колонновидные, карликовые и быстрого роста. По листьям описаны хлорофильные мутации, мелко- и крупнолистные с различной формой лопастей и др.

Особый интерес представляют быстрорастущие мутанты — деревца сильного роста, достигающие в 12-летнем возрасте высоты 7 м, 14—15 см в диаметре и 6—7 м в поперечнике кроны.

Помимо дуба, опыты по химическому мутагенезу проведены с биотой восточной. Семена биоты были получены из восточной части Крыма (Планерская) в сентябре 1967 г. и хранились до весны 1968 г. в стеклянной посуде с притертой пробкой. В середине марта семена были застратифицированы в комнатных условиях; 19 апреля 1968 г. они были извлечены из песка, отмыты и обработаны раствором супермутагенов в течение 18 ч, после чего промыты в проточной воде и подсушены для подсева. Контрольные семена были помещены на такой же срок в дистиллированную воду. Применялись в опыте следующие мутагены: диметилсульфат (ДМС) в концентрации водного раствора 0,01; 0,02; 0,03 и 0,05 % и этиленимин — 0,02; 0,03 и 0,05 %. В каждом из этих вариантов и в контроле находилось по 300 шт. семян.

Посев опытных и контрольных семян был проведен 24 апреля 1968 г. в грядки на глубину 3 см. Всхожесть семян биоты под влиянием сильных мутагенов была ниже, чем в контроле, особенно от действия растворов более высокой концентрации.

Было также установлено, что растения в опыте с ЭИ сохранились значительно хуже, чем в вариантах с ДМС. В 4-летнем возрасте растения биоты во всех вариантах перешли к цветению и семеношению. В 1974 г. была изучена изменчивость биоты по форме кроны под влиянием химических мутагенов. Отчетливо выявлены 4 типа формы кроны биоты — пирамидаль-

ная, яйцевидная, шаровидная и овальная. Наибольшее количество из 138 изученных опытных растений биоты имеет пирамидальную форму кроны, затем следуют растения с яйцевидной и шаровидной кроной. Самое меньшее количество растений имеет овальную форму кроны. Наибольшее число растений с указанными типами формы кроны наблюдается в вариантах опыта ДМС — 0,02 % и ДМС — 0,03 %.

Результаты обмера опытных и контрольных растений биоты восточной показали хороший рост опытных растений под влиянием деметилсульфата. Явно стимулирующей рост биоты дозой мутагена (ДМС) является 0,02 %. Рост биоты под влиянием других доз ДМС не отличается от роста контрольных растений. Растения под влиянием этиленimina отстают в росте.

Глава IV

СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ОСНОВНЫХ ЛЕСНЫХ ПОРОД

IV.1. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО СОСНЫ

Род сосны объединяет около 100 видов в лесах умеренного пояса Северного полушария и в горах южных широт. В нашей стране естественно произрастает 11 видов. Самый распространенный, занимающий обширную территорию в Евразии вид, — сосна обыкновенная (*Pinus silvestris* L.). В Крыму и на Кавказе естественно произрастают сосны крымская (*P. Pallasiana* (Lamb.)), эльдарская (*P. eldarica* Medw.), пицундская (*P. pithyusa* Stev.), Коха (*P. kochiana* Klotsch); в районе Карпат горная стланиковая (*P. mughus* Scop.) и кедровая европейская (*P. cembra* L.), в лесах Сибири и Дальнем Востоке — сосны кедровые: сибирская и корейская (*P. sibirica* (Rupr.) Mayr., *P. koraiensis* Sieb. et Zucc.), сосна погребальная (*P. funebris* Kom.) и кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Rgl.).

Сосна обыкновенная. Важнейшее народнохозяйственное значение имеет сосна обыкновенная, занимающая до 18 % лесопокрытой площади нашей страны. Разнообразные достоинства древесины сосны делают эту породу основной в строительном деле, промышленном использовании. Д. В. Райт [109] считает ее наиболее ценной древесной породой в мире.

Сосна обыкновенная в целом одна из наиболее изученных пород. Глубокие региональные исследования лесоводственных свойств сосны выполнили в разные годы С. Соколовский в Польше, Х. Стевен и А. Карлайл в Шотландии, Линдквист и Ланглет в Швеции, К. Рубнер в ГДР и ФРГ и др. Фундаментальное обобщение многолетних исследований большого коллектива авторов в нашей стране выполнено Л. Ф. Правдиным [101].

Сосна обыкновенная чрезвычайно пластична в экологическом отношении. Это быстрорастущая, светолюбивая порода, малотребовательная к почвенным условиям. Ее ареал естественного произрастания интразонален и наиболее обширен по сравнению со всеми другими видами древесных пород земного шара. Он простирается от Пиренеев до Охотского моря и от 37 до 70,5° с. ш. с юга на север. В горах сосновые леса достигают 2000—2100 м, заходя наиболее высоко в Пиренеях, Альпах и на Кавказе.

Кроме сосны обыкновенной, большой хозяйственный интерес представляют сосны сибирская кедровая и крымская. Для облесения сухих склонов на Кавказе и в среднеазиатских республиках пригодна сосна эльдарская, на Дальнем Востоке — погребальная; в прибрежных районах Черного моря могут быть успешны культуры сосны пицундской. Из интродуцированных видов заслуживают внимания сосны веймутова (*P. strobus* L.), желтая (*P. ponderosa* Dougl.), румелийская (*P. peuce* Gris.), черная австрийская (*P. nigra* Arn.).

Разнообразные исследования сосны обыкновенной, начатые около 200 лет назад и ведущиеся широко в разных странах в настоящее время, дали богатый материал по фенотипической изменчивости этой породы как в естественных лесах, так и в условиях эксперимента. Амплитуда внутривидовой географической изменчивости роста, продуктивности, морфолого-анатомических и эколого-физиологических свойств сосны обыкновенной достигает высокой степени [72, 109].

Многочисленные опытные культуры подтверждают наличие у сосны обыкновенной отчетливо выраженных наследственно устойчивых географических форм. Уже первые опытные посадки сосны разного происхождения начала XIX столетия во Франции и Германии показали существенные различия в росте и качестве сосны из разных мест ареала, например высокое качество в ряде опытов рижского климатипа и др. Результаты широкого использования семян немецкого происхождения были неудовлетворительными в различных странах.

Многочисленные случаи плохого роста и даже гибели культур из-за несоответствия происхождения семян послужили причиной начала более широкого изучения наследственных свойств климатических форм главных лесобразующих древесных пород в экспериментальных условиях. В конце XIX—начале XX вв. была заложена серия опытных географических культур сосны обыкновенной в Германии, Швеции, Чехословакии, Австрии, Швейцарии, Бельгии, Голландии, Венгрии [142, 145 и др.], а также в России (в Охтенском лесхозе, под Брянском и Москвой). Эти опыты послужили первым шагом в познании и использовании внутривидовой изменчивости сосны [114, 148], хотя и страдали отсутствием единого плана, апробированной методики и замкнутостью узкими пределами границ отдельных стран [131]. Большая международная серия опытов по сосне обыкновенной была заложена в ряде стран в 1938 г.

В последние годы в зарубежных странах уделяют основное внимание следующим направлениям в изучении и использовании внутривидового разнообразия сосны обыкновенной и других важнейших аборигенных и экзотических пород: а) детальному сравнительному испытанию относительно близких по географическому происхождению потомств высокопродуктивных устойчивых популяций; б) комплексному изучению форм древесных пород с приме-

нением новейших методических приемов и приборов в полевых условиях и в контролируемых условиях вегетационных опытов и климатических камер; в) скрещиванию географических форм; г) изучение в некоторых странах (Франция, ФРГ, Швеция, США) формового разнообразия интересующих селекционеров пород по всему ареалу, в том числе на территории зарубежных стран, с целью улучшения и расширения генофонда в своих лесах.

На значение происхождения семян в России указывал в 1766 г. А. Т. Болотов. Проф. Харьковского университета Н. В. Черняев в 1857 г. различал сосну смолистую, или смолку, рудовую и сухощепку [53]. Исследование влияния происхождения семян на рост культур и изучение формового разнообразия древесных пород на территории Советского Союза было начато в 1878 г., когда М. К. Турский впервые провел планомерные работы по закладке географических культур в Подмоскowie на строго научной методической основе. По своему разнообразию и возрасту эти культуры не имеют себе равных в мире. На основании имевшегося к тому времени опыта в 1898 г. были изданы первые «Правила о заготовке и пересылке семян древесных и кустарниковых пород», которые, как и некоторые последующие указания в дореволюционный период, как правило, не выполнялись.

1910 год можно считать важнейшим годом в истории изучения географического разнообразия древесных пород, и прежде всего сосны обыкновенной в нашей стране. По инициативе и под руководством проф. В. Д. Огиевского в 1910—1916 гг. были посажены опытные культуры сосны из различных географических районов России в Охтенском, Брянском, Фашевском, Боровском, Северном, Казанском, Заокском лесничествах, а также в Никольском и Собичском на Украине. В этот период появляются первые работы Н. С. Нестерова, В. Д. Огиевского о влиянии местопроисхождения семян сосны на рост насаждений [90 и др.].

После 1917 г. исследованию формового разнообразия древесных пород (сосны, лиственницы, ели, дуба и др.) и изучению влияния географического и экологического происхождения стало уделяться большое внимание. В 1928—1930 гг. заложены уникальные по числу вариантов, методической глубине и тщательности работ опытные географические культуры сосны в Краснотростянецкой ЛОС на Украине.

В 1948—1949 гг. Л. Ф. Правдин заложил опыт с сосной различного происхождения в Серебряноборском лесничестве; в 1936 г. П. Г. Трошанин в Брянском лесхозе; в 1956 г. Н. С. Андреев под Казанью; в 1954, 1959 и 1963 гг. П. И. Войчал в Архангельской обл.; в 1964—1965 гг. Э. И. Пихельгас и Р. Коллист в Эстонской ССР; в 1964—1966 гг. А. И. Ирошников в Южной Сибири и др.

В 1951—1957 гг. под руководством А. С. Яблокова были созданы географические культуры сосны и дуба в разных пунктах степи, лесостепи и зоны смешанных лесов в Краснодарском и Ставропольском краях, Воронежской и Московской областях, Башкирской АССР, а также в Латвии. Значительное число опытов с сосной заложили в конце 60-х годов работники союз-

ной сети контрольных семенных станций под руководством С. А. Ростовцева.

Широкие и всесторонние исследования в последние 2 десятилетия выполнены по сосне в БССР, на Украине, в Казахстане, на Урале и особенно в южных районах Сибири, а также Дальнем Востоке.

Особую научную и практическую ценность представляет новая государственная сеть географических культур основных лесобразующих пород, созданная в 1975—1977 гг. на высоком научном уровне и по единой методике. В 36 пунктах нашей страны по сосне представлены потомства лучших популяций со всего ареала. Эти опытные культуры, кроме использования для решения практической задачи по региональному и всесоюзному лесосеменному районированию бесценны в качестве генных банков [17, 65, 66 и др.]. Опытные культуры показали, что сосна различного географического происхождения во всех случаях имеет существенные различия в особенностях роста и развития, которые нельзя не учитывать при лесоразведении. Установлены различия в реакции климатипов на изменения метеорологических факторов [17, 66].

Северные сосны довольствуются меньшим количеством тепла, так как начинают свой рост в культурах раньше местных и южных [64, 66, 119], поэтому страдают от поздних весенних заморозков. Они же раньше оканчивают вегетацию [145] и в связи с большим количеством тепла на юге зачастую дают вторичные побеги, которые не успевают одревеснеть и повреждаются ранними заморозками.

При дружной весне вегетация может наступить почти одновременно [66, 82], а заканчивают рост слаборастущие географически отдаленные климатипы раньше, в результате чего северные и восточные сосны вегетируют значительно более короткий период. Цветение сосен северного и северо-западного происхождения также начинается обычно на 3—5 дней раньше и быстрее заканчивается, но различия по срокам цветения невелики и в большинстве случаев не исключают естественную гибридизацию между климатипами.

Южные сосны на севере уже с первых лет могут страдать от морозов, вплоть до гибели культур [17, 90, 119 и др.]. Лучшими показателями по росту и устойчивости к низким осенне-зимним температурам и фитопатогенам отличаются сеянцы, у которых физиолого-биохимические ритмы соответствуют климатическим. Специальные исследования посадочного материала в холодильных камерах подтверждают различную наследственную морозостойкость климатипов сосны [66].

Сосна из разных мест неодинаково реагирует на засушливые периоды. Исследования, выполненные в УкрНИИЛХА в культурах 40 лет и в вегетационных опытах, свидетельствуют о том, что сильнее засуха влияет на быстрорастущие формы и

значительно меньше на климатипы медленного роста, в том числе северные [66].

Масса, энергия прорастания и всхожесть семян в географических культурах, как и в естественных условиях, повышаются к югу [47, 66, 119]. Семена северных сосен дольше сохраняют всхожесть. Процент содержания масел уменьшается, а количество влаги в семенах возрастает с севера на юг и с востока на запад [66, 101]. Семена западных климатипов быстрее теряют жизнеспособность при длительном хранении. Число семядолей коррелирует с массой семян и увеличивается с севера на юг и с востока на запад, являясь стабильной величиной в конкретных популяциях. Размеры сеянцев и масса их хвои увеличиваются с севера на юг [145 и др.], интенсивность транспирации с запада и северо-запада на восток и юго-восток [66]. В то же время, по данным Л. И. Гладковой, наиболее высокая интенсивность транспирации в 5—7-летних культурах под Москвой наблюдается у северных сосен, меньшая у сосен южного происхождения. Интенсивность фотосинтеза, напротив, выше у южных климатипов. В высокогорных условиях Киргизии местные формы значительно экономнее расходуют влагу.

Различна реакция сеянцев климатипов на удобрения [66].

Сосна из районов с более мягким и влажным климатом при перемещении в другие районы оказывается в первые годы жизни менее устойчивой против повреждения обыкновенным [90, 145, 149 и др.] и снежным шютте. Некоторые климатипы значительно сильнее поражаются ржавчиной, например сосны французского происхождения в ГДР и ФРГ. Сеянцы южных сосен больше выпревают под действием гриба *Sclerotinia graminea* Elen. (Брянская обл.). Полная неустойчивость сосны из ленточных боров Сибири к фузариозу в условиях Ростовской обл. отмечена в опытах С. П. Заозерского [2]; менее устойчивы к полеганию в БССР оказались местные и северные варианты.

По данным Р. И. Дерюжкина, северные и северо-восточные сосны оказались более устойчивыми по сравнению с южными и даже местными соснами против повреждения сосновым вертуном.

Различную резистентность против вредителей показывают климатипы сосны обыкновенной в опытах американских ученых: уральские устойчивы против пилильщика и точильщика сосны веймутовой, но неустойчивы к корневому долгоносику; иберийские, наоборот, легко переносят повреждения долгоносиком, но неустойчивы против пилильщика [109]. Значительно удаленные на север климатипы сосны в целом малоустойчивы и частично или полностью погибают. Слабо устойчивыми являются также крайние восточные и южные климатипы [31, 66, 82, 119, 127 и др.]. Следовательно, чем более отличается климат района естественного произрастания материнских древостоев, тем менее устойчивы создаваемые насаждения. Рост

Рис. 14. Географические культуры сосны 1930 г. в Тростянецком лесхоззаге. Слева — слаборастущая сосна из Архангельской обл.; справа — высокопродуктивная сосна из БССР. Фото И. Н. Патлая



в высоту и по диаметру тесно связан с географическим происхождением. Северные и северо-восточные сосны во всех случаях показывают замедленный рост. То же относится к соснам восточного и южного происхождения.

Исследования последних лет свидетельствуют, что со временем происходит некоторое усиление роста инорайонных сосен и относительное выравнивание их таксационных показателей с более быстрорастущими климатипами, но это не может оказать существенного влияния на продуктивность насаждений.

В целом рост и продуктивность культур тем ниже, чем дальше расположен район заготовки семян, и различия могут достичь двух-трех классов бонитета и более (табл. 5, рис. 14). Максимальный прирост деревьев в высоту наступает у южных климатипов раньше [66, 114]. Таксационное строение слаборастущих экотипов, как правило, отличается более высокой вариабильностью таксационных параметров отдельных деревьев.

Большей кривоствольностью отличаются южные и восточные климатипы [66, 131, 145 и др.]. Кроны южных сосен раскидистые, широкие, сформировавшиеся в процессе конкуренции с лиственными породами. Сосны северного происхождения имеют

5. Рост и продуктивность сосны обыкновенной в 50-летних географических культурах Сумской обл. Украинской ССР

Географическое происхождение сосны	Материнское насаждение			Основная часть насаждения		Все насаждение					
	тип услов- ный место- произра- стания	бони- тет	возраст, лет	средний диаметр, см	средняя высота, м	число деревьев, шт.	сумма площадей сечения, м²	запас стволовой древесины, м³	общая продук- тивность, м³	прирост, м³	
										средний	текущий
Архангельская	B ₁	V	150	10,8	9,4	946	8,5	46	—	—	—
				15,5	12,7	725	13,7	88	98	2,5	5,2
				18,1	15,1	579	15,1	117	145	2,9	4,7
Кировская (Вят- ская)	C ₃	II	135	13,5	13,4	1740	23,8	164	—	—	—
				17,3	17,2	1196	28,9	238	268	6,7	10,4
				20,3	21,5	978	31,8	315	371	7,4	10,3
Бобруйская	B ₂	II	80	15,5	13,6	2716	49,4	349	—	—	—
				20,1	20,4	1728	53,1	503	606	15,2	25,7
				24,3	22,9	1173	54,4	565	775	15,5	16,9
Ульяновская	D ₁	II	125	14,9	14,3	1716	29,0	212	—	—	—
				18,6	18,5	1349	35,2	313	332	8,3	12,1
				22,0	21,9	1022	38,8	390	446	8,9	11,4
Целиноградская (Акмолинская)	C ₁	IV	110	12,7	11,8	2665	32,3	210	—	—	—
				17,0	16,0	1686	35,3	274	344	8,6	13,4
				19,5	19,0	1251	37,3	339	444	8,9	10,0
Житомирская	C ₃	I	95	14,1	14,6	2350	34,1	253	—	—	—
				18,0	19,3	1600	38,8	353	400	10,0	14,7
				21,0	22,9	1200	41,6	434	526	10,5	12,6
Сумская (местная)	B ₃	II	100	17,3	14,9	1862	43,6	328	—	—	—
				21,1	20,2	1296	45,2	430	513	12,8	18,5
				23,8	23,3	1110	48,4	520	637	12,7	12,4
Крымская	D ₁	II	50	17,1	12,5	1377	31,6	210	—	—	—
				19,9	14,8	697	21,8	157	303	3,6	9,3
				23,4	18,9	580	24,9	225	473	9,5	9,5
Армянская	D ₀	IV	45	12,2	11,5	870	10,2	63	—	—	—
				13,9	12,8	579	9,8	60	88	2,2	2,5
				18,8	15,6	217	6,0	46	107	2,1	1,9

Примечание. Таксация в 30, 40 и 50 лет.

конусообразные низкоопущенные кроны, устойчивые против навала снега, что и способствовало их отбору на севере. Эти их особенности сохраняются в опытных культурах.

Различаются климатипы сосны также по строению корневых систем: центрально-европейские климатипы имеют разветвленные, мощные корни, южные — компактные и плотные, причем сеянцы сосен южного происхождения имеют на корнях больше микоризы.

Хвоя у северных форм короче, жестче, шире, покрыта более толстым слоем кутикулы. Продолжительность жизни хвои увеличивается к востоку. Хвоя северного и горного происхождения, особенно из восточных районов, осенью раньше и значительно интенсивнее желтеет [145 и др.], что объясняется наличием меньшего количества хлорофилла. В опытах, проведенных под Москвой, в БССР и на Украине, установлены наследственные различия между экотипами сосны по динамике изменения содержания хлорофилла в течение года [65, 66, 101].

Исследованиями последних лет определены наследственные различия в содержании в хвое макро- и микроэлементов и по многочисленным биохимическим показателям. Изучение анатомического строения хвои показало, что мощность проводящих тканей у деревьев повышается к югу [66]. Кутикулярные ткани более толстые не только у северных, но и у крайних южных экотипов — кавказских и др.

Относительное число смоляных каналов, их расположение в хвое и т. д. сохраняется при выращивании даже в очень отдаленных районах. Например, сосна кахетинская имеет одну и ту же анатомию хвои у себя на родине и в культурах под Москвой, казахстанская — на Украине и т. д. Л. Ф. Правдин считает, что число и расположение смоляных ходов в хвое и продолжительность ее жизни являются наиболее устойчивыми диагностическими признаками форм сосен в естественных насаждениях. Это подтверждается достоверной корреляционной зависимостью между числом смоляных каналов у климатипов в географических культурах первого поколения и его вегетативного потомства (прививки); $r=0,820 \pm 0,125$ ($t=6,6$) и семенного потомства (географические культуры второго поколения): $r=0,564 \pm 0,261$ ($t=2,1$).

Все инорайонные слаборастущие формы сосны имеют массу хвои и ее продуктивную способность ниже местной и других быстрорастущих сосен. Плодоношение сосен также находится в тесной связи с происхождением посевного материала. Значительно раньше и интенсивнее плодоносят во всех опытах северные, восточные и южные сосны. Передачи по наследству периодичности плодоношения не установлено.

Географическое происхождение семян оказывает определенное влияние на качество древесины. В географических культу-

рах преимущество, как правило, имеют местные формы. Большинство перечисленных выше признаков и свойств климатипов сосны сохраняются во втором и третьем семенных поколениях [66, 82, 96].

Многие ученые пришли к выводу, что наилучшие результаты при лесоразведении дают культуры из семян местного происхождения или из ближайших районов, сходных в климатическом отношении с районом выращивания культур [48, 66, 82, 113, 131 и др.]. Однако все больше накапливается данных о том, что местные формы далеко не всегда бывают наилучшими по своему качеству, устойчивости и скорости роста [31, 48, 66, 82].

Важнейшей задачей изучения формового разнообразия древесных пород является классификация и всесторонняя характеристика внутривидовых форм. Выделением географических форм (рас) и климатипов сосны в нашей стране и за рубежом занимались многие исследователи. Р. К. Schott выделил 9 климатических экотипов сосны в Европе, Wilkomm добавил к ним еще четыре формы, G. Vincent одну, T. Stastny четыре формы. Довольно детальную характеристику внутривидового разнообразия сосны приводят J. Klika, F. Novak и P. Svoboda.

На территории СССР три макроклиматических экотипа впервые были выделены С. А. Самофалом [119]. Затем 7 географических форм, помимо основной центральнорусской, выделил В. Л. Комаров. Более экспериментально обоснованными были 14 климатипов Ф. И. Фомина [131] и 21 климатический экотип В. М. Обновленского.

Обобщив предшествующий зарубежный и отечественный опыт и обширные исследования в естественных условиях, стройную и наиболее полную внутривидовую классификацию сосны обыкновенной предложил Л. Ф. Правдин [101]. Он выделяет 5 подвидов, или географических рас сосны:

1. *Pinus silvestris* L. subsp. *silvestris* L. — обыкновенная лесная. Произрастает в европейской части СССР и в Западной Европе, южнее 62° с. ш., кроме Крыма и Кавказа. Хвоя зимой желтеет, весной восстанавливает зеленую окраску. В Западной Европе имеет 20 климатических экотипов. На территории европейской части СССР выделяют следующие климатические экотипы:

1) северо-западный, занимает Ленинградско-Калининский район; 2) центральнорусский — Казанско-Горьковский и центральные районы; 3) белорусский — Белорусский район и юго-восточная часть Южной Прибалтики; 4) полесский — Полесский район и восток Западно-Полесского района; 5) южнорусский — Орловский, Тульский, Курско-Воронежский и Пензенско-Ульяновский районы; 6) западный — Привислянский, западная половина Западно-Полесского и Прибалтийские районы; 7) башкирско-татарский — Башкирско-Татарский район; 8) юго-

западный — украинская лесостепь и правобережная степь; 9) климатипы островных боров южных степных районов; 10) климатип островных боров заволжской степи — оренбургско-куйбышевский район. Результаты исследований опытов на Украине свидетельствуют о том, что на территории европейской части СССР имеется не менее 16 естественных климатипов сосны, в азиатской части не менее 7.

II. *P.s.ssp. hamata* (Steven) Fomin — крючковатая. Растет в Крыму и на Кавказе; включает три климатипа — среднегорного, высокогорного и субальпийского поясов. Хвоя зимой не желтеет.

III. *P.s.ssp. lapponica* Fries — северная лапландская. Произрастает севернее 62° с. ш. Шишки мелкие, хвоя небольшая, сильно желтеет зимой. Подвид условно разделен на две климатические разновидности — западную и восточную.

IV. *P.s.ssp. sibirica* Ldb. — сибирская. Произрастает в основном в Азии между 52 и 62° с. ш. Один из отличительных признаков — продолжительный срок жизни хвои — 6—7 (9) лет; выделяется 5 климатических экотипов.

V. *P.s.ssp. kulundensis* sukaczew. — кулундинская, или южная, степная. Произрастает в изолированных степных борах азиатской части страны южнее 52° с. ш. Отличительные признаки — крупные шишки и семена, значительная продолжительность жизни хвои, большое количество смоляных каналов, часто встречаются каналы паренхиматические.

Широкие экспериментальные исследования последних лет, выполненные лабораторией селекции Сибирского отделения АН СССР, свидетельствуют о том, что в сибирских лесах к пяти подвидам сосны можно дополнительно выделить два подвида — в Якутии на вечной мерзлоте и в Забайкалье в области даурской флоры [46].

В сибирских лесах, по А. И. Ирошникову, выделяют следующие 17 климатических экотипов сосны: 1) кулундинский; 2) североалтайский; 3) верхнеобский; 4) чулымо-енисейский; 5) среднеобский; 6) саянский; 7) ангарский; 8) среднеенисейский; 9) прибалтийский; 10) селенгинский; 11) юго-восточно-забайкальский; 12) зейский; 13) верхнеленский; 14) тунгусский; 15) витимо-олекминский; 16) алдайский; 17) центрально-якутский.

В пределах каждого климатического экотипа сосны обыкновенной можно выделить почвенные или эдафические экотипы. У подвида сосны лесной выделена сосна меловая, растущая на меловых склонах на юге европейской части СССР, и слаборастущая болотная форма сосны.

Сосна меловая (*P. silvestris* L. ssp. *silvestris* L. var. *cretacea* Kalinicz) имеет более короткую толстую хвою, зонтообразную низкоопущенную крону, некрупные шишки, существенно отличается своей экологией — способностью выносить бедные и

сухие меловые отложения в Курской, Воронежской и Харьковской областях [53, 124].

Болотная форма сосны (*P. silvestris* L. ssp. *silvestris* L. f. (var.) *pallas*) сильно отличается по своему внешнему виду и физиологическому состоянию. В. Н. Сукачев детально описал три морфологические формы болотной сосны, а Р. И. Аболин четыре. Все они отличаются слабым ростом и плодоношением. Н. И. Кобранов, Г. И. Поплавская считали болотную сосну ненаследственной экадой, однако ряд опытов определенно подтверждает существование малоустойчивого, медленно растущего болотного экотипа сосны [11, 88, 96 и др.].

У подвиды сосны кулундинской по ряду эколого-физиологических признаков выделяется солеустойчивая форма сосны, названная И. А. Крупенниковым «солончаковым» экотипом. Внешних отличий у этой формы не установлено, но выявлена биохимическая специфичность и характерные анатомические особенности строения хвои [101], а также различия в строении корневых систем.

Многочисленные исследования свидетельствуют о существенном влиянии происхождения семян на последующий рост и состояние культур из насаждений различных типов условий местопроизрастания [65, 66, 82, 88, 99]. Экспериментально доказана значительная вариабильность наследственных свойств отдаленных популяций сосны, проявляющаяся при их совместном выращивании в различных лесорастительных условиях по устойчивости к вредителям и болезням, росту и продуктивности, качеству древесины и другим хозяйственно-ценным признакам [48, 65, 66, 82]. С. А. Мамаев различает формы сосны из влажных, свежих и сухих боров. В. И. Сельчуков в Бузулукском бору выделяет почвенные экотипы: 1) A_0 ; 2) A_1 ; 3) A_2 ; 4) B_1-B_2 ; 5) C_2 . Таксационные данные по культурам сосны в Тростянецком лесхозаге Сумской обл. от материнских насаждений разных бонитетов показывают, что во всех вариантах бонитеты материнских насаждений и, следовательно, типы условий местопроизрастания проявились в их семенных потомствах.

Наиболее обоснованной для семеноводческих целей является общая группировка сосняков, предложенная М. М. Вересиным [11, 82] с учетом рекомендаций В. М. Ровского [113]:

1. Комплексная субборева (сложносудубравная) группа:
а) B_2, B_3, C_2, C_3 ; б) B_0, B_1, C_0, C_1 .
2. Свежие боры: A_2-A_3 .
3. Лишайниковые и лишайниково-травянистые степные боры:
 A_0, A_1, A_2-B_1 .

Важнейшим практическим результатом изучения внутривидового разнообразия лесообразующих древесных пород является лесосеменное районирование. По сосне в нашей стране районирования разрабатывались С. А. Самофалом, И. П. Тольским, В. М. Ровским, П. Д. Никитиным, Ф. И. Фоминым,

М. М. Вересиным. При перемещении семян сосны для лесокультурных целей следует придерживаться таких общих правил. Прежде всего необходимо наиболее полно использовать семена местных естественных насаждений, а где естественные древостои отсутствуют, максимально использовать семена из устойчивых высокопродуктивных лесных культур старшего возраста. В ценных массивах в урожайные годы должен обеспечиваться полный сбор семян для последующего использования их в годы неурожая. Семена сосны следует использовать с учетом условий местопроизрастания, не допуская снижения бонитета материнских древостоев больше чем на один класс по сравнению с потенциальным бонитетом места посадки.

При необходимости географических перемещений для культур в условиях с достаточным увлажнением на территории европейской части СССР можно использовать семена из северо-западных и западных районов с более мягким климатом; в сухих условиях местопроизрастания предпочтительнее посевной материал из более континентальных восточных и северо-восточных районов. В качестве общей приержки для лесокультурного производства следует ограничить перемещение семян сосны с севера на расстояние 300—400 км, востока и запада на 400—500 км и с юга — до 400 км [11, 17, 66].

При использовании семян от плюсовых апробированных насаждений указанные расстояния могут быть расширены до 1,5 раза. В районах с вертикальной зональностью допустимые перемещения семян необходимо ограничить вертикальной высотой ± 200 м. При создании сосновых культур на песках безлесных степных районов необходимо особенно тщательно учитывать соответствие почвенно-климатических условий района заготовки семян. На засоленных почвах хорошие результаты дает выращивание солевыносливых форм сосны, на перегнойно-карбонатных и меловых — меловой формы. Нельзя использовать семена болотных форм сосны.

В лесосеменном районировании по сосне обыкновенной на территории европейской части СССР выделен 31 лесосеменной район в пределах ареала, 6 интродукционных лесосеменных районов и 45 подрайонов; в азиатской части — 45 районов и 105 подрайонов, учитывающих природноклиматическое, лесохозяйственное районирование, природную структуру основных лесов и административное деление страны. Для каждого лесосеменного района (подрайона) предусматривается использование семян из популяций определенного географического происхождения. Перемещения, как правило, ограничиваются территорией своего района и между смежными районами и подрайонами. В пределах лесосеменного района семена заготавливают по названным выше хозяйственным группам типов леса. Не допускается перемещение семян из районов с генетически менее ценными популяциями в районы с более ценным генофондом.

У сосны обыкновенной хорошо проявляется параллельность в изменчивости различных признаков [66, 72, 109].

У сосны обыкновенной имеются многочисленные формы по характеру крон [101 и др.]. Наибольшее практическое значение имеют узко- и ширококронные формы (в спелом возрасте конусовидные и зонтикообразные), которые встречаются в различных частях ареала. Во многих районах большое хозяйственное значение придается узкокронной форме. Тонковетвистые узкокронные формы считаются более ценными в ГДР и ФРГ [149], Прибалтийских странах. Лучший рост узкокронных форм отмечен Г. М. Козубовым в Карельской АССР; С. А. Мамаевым на Среднем Урале; Б. Д. Жилкиным, Л. С. Василевской, З. С. Поджаровой, Ю. Н. Азиевым в БССР, Н. П. Мишуковым в Приобских борах, П. И. Молотковым в Карпатах. Р. Б. Габрилавичюс установил, что в Латвии у узкокронных сосен больший процент ядровой древесины по сравнению с ширококронными. В то же время в некоторых насаждениях БССР, Бурятской АССР ширококронная форма растет лучше. Не обнаружена зависимость роста сосны от типа кроны в многочисленных исследованиях в УССР, где встречаются популяции с преимуществом в росте как одной, так и другой формы [53 и др.].

Кроме этих двух основных типов крон, встречаются и некоторые другие, в том числе декоративные формы сосен с узкопирамидальной или колонновидной кроной, плакучими или сильно извилистыми ветвями, а также ряд карликовых форм, всего более 17 [46 и др.]. Л. Ф. Правдин [101] различает по форме кроны и ствола еще больше форм — до 30. Имеются данные о высокой степени наследственной устойчивости формы кроны сосны.

Высока степень варьирования деревьев в сосновом лесу по форме и качеству стволов. Этот признак также наследственен, хотя часто является не показателем врожденной кривоствольности, а наследственной неустойчивости к грибным болезням и вредителям, заморозкам и навалу снега, ветроустойчивости и т. п.

Перспективен индивидуальный отбор сосны по качеству древесины. Имеются данные о значительной изменчивости деревьев сосны по проценту ядровой древесины. Отмечен строгий генетический контроль плотности древесины, длины волокон, содержания целлюлозы и выхода древесной массы у сосен обыкновенной и приморской.

Многочисленны формы сосны, различающиеся по окраске и строению тонкой и грубой коры. Окраска коры изменяется от светло-желтой до красновато-коричневой и серой. На Южном Урале отмечено преимущество в росте желтокорой формы по сравнению с серококорой [94]. По форме грубой коры различают пластинчатокорые, чешуйчатокорые, ракушниковые типы. Х. Стевен и А. Карлайл выделяют, кроме того, гребенчатый и отслаи-

вающийся типы коры. Разновидностью последней, вероятно, является иногда встречающаяся в Брянских лесах и на западе Украины так называемая «воротничковая», или «козырьковая», сосна.

Исследователи неоднократно отмечали, что характер коры может быть диагностическим признаком того или иного роста и качества деревьев. По К. Т. Тихомирову, лучшим качеством древесины отличаются деревья с серой окраской коры и прямоугольной формой пластинок [2]. Г. М. Агаев установил, что у сосны крючковой выше качество древесины пластинчатокорой формы. Более слабый рост, но лучшее качество древесины у сосен с пластинчатой корой отмечали А. Денглер в ГДР и ФРГ, К. Гейтманек в Чехословакии. На Среднем Урале несколько лучше растут в высоту сосны с продольнобороздчатым типом строения коры. Широкие исследования в этом направлении, как уже отмечалось, выполнены в лесах Украины. В целом они показывают, что в различных популяциях можно встретить преимущество чешуйчато- и пластинчатокорых сосен и их качественное равенство [24, 66].

Исследования хвои свидетельствуют о ее большой изменчивости в пределах ареала по размерам, анатомическим признакам, густоте охвоения. Неоднократно выделялись многочисленные разновидности сосны, основным отличием которых является разная длина и ширина хвои. Установлена закономерная изменчивость длины хвои с изменением географического происхождения и экологического местопроизрастания. Длина хвои, как правило, увеличивается с севера на юг: в Швеции в среднем с 25—35 до 40—50 мм, Польше от 53 до 63 мм, в нашей стране от 31—45 до 60 мм и более. Снижаются размеры хвои с увеличением высоты над уровнем моря — от 65 до 35 мм в ГДР, ФРГ и Франции, с 40 до 32 мм в Шотландии, очень сильно в Болгарии — с 80 до 15 мм. Имеются данные об увеличении размеров хвои с улучшением эдафических условий произрастания.

Важным диагностическим признаком форм сосны являются анатомические особенности строения хвои, прежде всего число и расположение смоляных каналов. Число смоляных каналов варьирует у сосен в Швеции от 2 до 15 шт., в Польше в среднем от 11,37 до 13,57, в Шотландии от 7,0 до 10,25, в СССР, по П. Я. Соколову, от $7,93 \pm 0,27$ до $13,52 \pm 0,33$ с лимитами от 3 до 19 шт. в хвоинке. Детальный анализ эндогенного, внутривидового, экологического, географического и возрастного варьирования числа и расположения в тканях хвои смоляных каналов, основанный на обширном материале, приведен в работе Л. Ф. Правдина [101]. Среднее число их изменяется в отдельных районах от 8,86 до 15,55 (меньше у сосны крючковой, больше у кулундинской), предельное число от 5 до 23 шт. В реликтовых микропопуляциях Карпат при среднем количестве смоляных ходов 10,3 выделена микропопуляция в Зелен-

ском лесничестве со средним числом смоляных ходов 14,7 [66]. Хорошим диагностическим признаком является соотношение паренхиматических и периферических смоляных каналов. Вторые обычны для сосны на основной части ареала, паренхиматические же каналы характерны для сосен кавказских, якутских, бурятских и особенно казахстанских. О наследственной устойчивости этого признака свидетельствуют результаты анатомических исследований хвои в географических культурах первого и второго поколений на Украине. Относительное число и расположение смоляных каналов в тканях хвои повторяется с небольшими отклонениями из года в год и сохраняется у семенного и вегетативного потомств.

Формы сосны различаются также по характеру роста, цвету хвои: с одиночно растущими хвоинками, с короткой хвоей (10—15 мм) на тонких ветвях, с длинными сильно скрученными хвоинками, с беловатыми или желтовато-беловатыми иглами в перемешку с зеленой, золотисто-желтой хвоей, переходящей к осени в зеленый цвет или, наоборот, с зеленой окраской хвои, переходящей к осени в золотисто-желтую, с молочно-белой хвоей, постепенно переходящей в грязно-зеленую, с серебристой хвоей и т. п.— всего выделено до 20 форм [47, 101].

Большая часть деревьев сосны однодомна, но у одних индивидуумов больше формируется женских, у других мужских шишек. Цветение деревьев в пределах одной популяции сосны проходит сравнительно одновременно у всех деревьев и длится до 7—10 дней, при этом мужское пыление несколько более растянуто и раньше начинается.

В то же время имеются индивидуальные отклонения, например начало пыления отдельных сосен может растягиваться на 3—5 дней. В любом древостое сильно варьируют степень плодородия отдельных деревьев. Это свойство у сосны наследственно закреплено, что необходимо учитывать при отборе маточных семенных деревьев. Встречаются «гроздешишечные» формы, особенно на севере нашей страны и в Казахстане.

Различия в окраске мужских пыльников послужили основанием для выделения у сосны обыкновенной двух форм — краснопыльниковой (f. (var.) *crythranthera* Sanio.) и желтопыльниковой (f. *sulfuranthera* Kozubow.). Обе формы встречаются в сосновых лесах повсеместно [51], причем краснопыльниковая форма составляет 1—5 % деревьев [101]. В Шотландии выделены три разновидности — со светло-желтыми, фиолетовыми и фиолетово-красными пыльниками. Женские шишки перед опылением также варьируют по окраске от светло-красной до серо-зеленой.

Важными систематическими и селекционными признаками у сосны обыкновенной являются морфологические особенности и строение шишек. Длина шишек обычно находится в пределах

2,5—7,6 см. Реже встречаются мелко- и крупношишечные формы [101].

Размеры шишек варьируют внутри кроны [47] и значительно между отдельными деревьями в популяциях. К. П. Форшелл установил, что каждое дерево отличается определенной длиной шишек. Исследования, проведенные под руководством Л. Ф. Правдина, подтверждают, что размеры шишек несколько уменьшаются в средней и нижней частях кроны и снижаются с возрастом [47]. С размерами шишек положительно коррелирует число семенных чешуй.

В географическом отношении размеры шишек сосны снижаются к северу; разница между наибольшей средней длиной шишек на юге и севере европейской части СССР достигает 15,4 мм, в азиатской — 10 мм, для средних широт она невелика [101]. В сухих и болотистых местах их размеры часто меньше [47], но как указывает Л. Ф. Правдин, далеко не всегда. Таким образом, можно считать установленным, что размер шишек сильно варьирует в зависимости от окружающих условий роста, и поэтому их изучение должно проводиться в строгой увязке с конкретными внешними условиями.

Хорошим диагностическим и селекционным признаком разновидностей сосны обыкновенной является форма чешуй шишек, которых в целом выделено три типа — *f. plana* — апофизы гладкие, *f. gibba* — апофизы в виде пирамидок, *f. reflexa* — апофизы в виде крючка. Различные сочетания этих признаков характерны для ряда географических форм. Л. Ф. Правдин выделил еще пять подгрупп в зависимости от размещения апофиз с пирамидами и крючками шишек. Необходимо также различать три степени выпуклости пирамидок. Форма апофиз послужила признаком для выделения крючковой сосны в Крыму, на Кавказе и в Шотландии. В целом все три формы поверхности семенных чешуй встречаются в пределах всего ареала. Но в то время как доля наиболее распространенной *f. gibba* везде примерно одинакова, *f. plana* чаще встречается на севере, *f. reflexa* в южных лесах.

Специфической для географических форм и климатических экотипов сосны может быть окраска зрелых шишек. Их цвет индивидуален и всегда одинаков в пределах кроны одного дерева, а в популяциях варьирует и может быть серым, зелено-коричневым, красно- и желто-серым со всеми промежуточными оттенками. В различных частях ареала сосны отмечены характерные доли участия форм сосны с тем или иным цветом шишек. Л. Ф. Правдин объединил изучаемые образцы шишек в три группы по окраске — серые, коричневые и беж. В северных районах несколько чаще встречаются шишки более светлых тонов, к югу коричневые. У шишек всех цветов апофизы могут быть любой формы.

Масса семян сосны обыкновенной сильно варьирует в географическом разрезе и несколько менее внутри отдельных популяций. В Швеции масса 1000 семян увеличивается с севера на юг от 2,5 до 4—5 г, в Шотландии $4,96 \pm 1,06$. В СССР средняя масса семян также закономерно увеличивается с севера на юг с 5—6 до 8—9 г [101]. Выделяются популяции ленточных боров Алтайского края и островных боров Западного Казахстана, где масса и размеры семян достигают максимальной величины 10—12 г. Масса семян не постоянна в пределах кроны одного дерева и зависит от условий местопроизрастания — с улучшением условий роста увеличивается [47]. Лесоводов давно интересует вопрос о возможной связи массы семян с их посевными качествами и наследственными достоинствами. Общий вывод большинства работ в конечном счете сводится к тому, что крупность семян положительно сказывается на росте сеянцев в первые годы жизни, но не является существенным фактором успешного роста культур в дальнейшем [11, 66, 82]. Имеются данные, что масса семян плюсовых деревьев бывает ниже, чем у минусовых. Изучение селекционного значения крупности семян в опыте на Украине подтверждает, что устойчивость и продуктивность культур не зависят от массы семян. В то же время масса семян может считаться формовым признаком сосны в географическом отношении.

Связь между средней массой семян в географической культуре и в естественных условиях выражается достоверным коэффициентом корреляции $r = 0,688 \pm 0,156$ ($n = 23$, $t = 4,4$). С массой семян в определенной мере коррелирует число семядолей, а сеянцы сосен с большим числом семядолей, как отмечают В. М. Жариков и В. Я. Попов, растут быстрее. Семена сосны имеют различный цвет оболочки — от черного до белого с разнообразными промежуточными оттенками. Некоторые исследователи считают, что рост сосновых культур находится в определенной связи с цветом семян.

З. С. Курдиани, Н. П. Кобранов и Э. И. Пихельгас отмечали преимущество в росте потомства черносеменных форм сосны; А. П. Тольский, С. А. Мамаев — напротив, светлосеменных форм. Связи эти имеют популяционный уровень. Есть также сведения, что сеянцы, выращенные из черных семян, устойчивее против полегания. Д. И. Литвиновым, А. П. Тольским, Э. И. Пихельгасом выделен ряд форм по цвету семян. А. М. Соболев выделил 72 модификации цвета семян, которые не могут быть устойчивыми и надежными признаками формовых разновидностей сосны. В настоящее время установлено, что на севере преобладают семена более светлой окраски, к югу их цвет темнеет и у южной границы ареала преобладают деревья с черными семенами.

В. Л. Черепнин и Э. И. Пихельгас установили, что цвет семян сосны зависит от влажности условий местопроизрастания

древостоев: в сухих типах преобладают светлоокрашенные семена, во влажных темные. А. П. Тольский считал, что у сосен, для которых характерны черные или темные семена, белые или светлые будут недоразвитыми. В других же случаях светлые семена будут естественными. В. И. Долголиков и Р. Ф. Осмина говорят о перспективности селекции светлоокрашенных форм на северо-западе РСФСР. С. А. Ростовцев сообщает о большей устойчивости черной и темноокрашенной расы против побеговьяюнов, клопа и хвоегрызущих и стволовых вредителей [133].

Специальный фундаментальный опыт по изучению селекционного значения цвета семян был поставлен одновременно с закладкой географических культур сосны в 1928—1929 гг. в Тростянецком лесозагае на Украине. Семена из разных географических районов были разделены на 12 групп по окраске и выращенный из них посадочный материал высажен отдельно в культуре на площади 11,7 га. Результаты исследований показывают, что цвет оболочек и интенсивность окраски семян передаются по наследству потомству, но сохранность и продуктивность цветосеменных форм различаются незначительно. Хуже сохранились и имеют меньшую продуктивность лишь культуры, выращенные из белых семян, которые, вероятно, были недоразвитыми. В то же время исследования, выполненные под Воронежем, показали преимущество светлосеменных форм сосны [54]. Сильно изменчива окраска крылышек у семян сосны.

Высок биохимический полиморфизм в популяциях сосны обыкновенной, при этом установлена связь между распределением генотипов и морфоанатомических признаков. А. С. Мамаев выделяет деревья с повышенным и пониженным содержанием хлорофилла.

Большое практическое значение имеет селекция смолопродуктивных форм сосны. Смолопродуктивная способность сосны варьирует в широких пределах — от 0,12 до 4,9 кг за сезон с одного дерева. Г. С. Ваганов выделил на Урале особо смолопродуктивные формы сосны, в 10 раз и более превосходящие средние показатели. У таких деревьев кроны были широкие, овальные, кора трещиновато-пластинчатая, поднимающаяся по стволу на 8—12 м. А. И. Савченко, А. С. Васильев установили положительную зависимость выхода живицы от размеров кроны, а также корреляцию морфологических признаков шишек и цвета семян со смолопродуктивностью. Выявлено у деревьев с высокой смолопродуктивностью большее содержание углеводов, хлорофилла, меньшее — ксантофилла, пероксидазы и каталазы. Ряд исследований показывает высокую степень наследования смолопродуктивных свойств материнских деревьев при свободном опылении, что подтверждает перспективность селекции по этому признаку [94, 106, 135 и др.].

Значительно варьирование индивидуальной устойчивости сосны к болезням. В пределах пораженных насаждений неоднократно находили деревья, не пораженные пузырчатой ржавчиной. В опытах В. П. Гавриса [14] в Швеции сеянцы сосны, выращенные из более крупных семян с большим числом семян-дочерей, значительно меньше поражались сосновым вертуном. На различную степень устойчивости потомства отдельных деревьев к обыкновенному шютте неоднократно указывали Е. Lederbauer, A. Dengler, J. Busse, P. S. Schütt, к снежному шютте Е. Bjerkman. Устойчивые формы сосны обыкновенной к поражению шютте выделила И. С. Андрюшкявичене. Е. И. Ладейщикова и сотрудники обнаружили устойчивые деревья сосны к корневой сосновой губке. Все это свидетельствует о перспективности индивидуального отбора у сосны обыкновенной на фитоустойчивость.

Работ по отбору устойчивых форм сосны обыкновенной против энтомологических вредителей проводилось мало. В Латвии выявлены устойчивые формы сосны к повреждениям побеговыми и подкорным клопом. Там же отмечены случаи резистентности отдельных деревьев к повреждению лосями. Исследования в этом направлении имеют большие перспективы. Индивидуальные различия по ряду фенотипических признаков и наследственных свойств отдельных деревьев обусловлены различиями их наследственных физиологических и биохимических характеристик, в частности по качественному составу мономеров и белков [17, 18, 66 и др.].

Семейство Pinaceae в целом отличается стабильностью кариотипа по числу хромосом. Различия между формами сосны наблюдаются по форме и размерам отдельных хромосом. Изучение кариотипа сосны в Швеции выполнили А. Т. Натараан и др. В нашей стране широкие исследования кариотипа хвойных выполнены лабораторией лесоведения [83, 101]. Ими была установлена и изучена определенная изменчивость в строении хромосом в пределах ареала. У сосны из Тувинской АССР обнаружено три пары хромосом со спутниками против пяти пар в Швеции, нет у тувинской сосны разноплечих хромосом, но просматривается большее количество (четыре пары) коротких хромосом, в то время как у сосны из шведских лесов их только две. Изучая кариотип сосны кулундинской, В. А. Бударягин обнаружил различия в их строении у разных популяций по числу хромосом со вторичными перетяжками от четырех до шести пар. От других подвидов кулундинская сосна отличается наличием трех — X, XI, XII идентифицирующихся хромосом.

В кариотипе сосны крючковатой на Кавказе перетяжки встречаются у трех пар хромосом большего размера, и с увеличением высоты над уровнем моря отмечена тенденция уменьшения числа хромосом со вторичными перетяжками. Детальные изучения некоторых популяций европейского подвида сосны

обыкновенной, выполненные Т. Л. Абатуровой [83] и О. И. Кириченко [66], показывают, что для данного подвида типичным является наличие вторичных перетяжек в метацентрических и переходных от субметацентрических к метацентрическим хромосомам (I, II, III, X), а также неоднородность спирализации хромосом как в пределах одной популяции, так и между популяциями.

Особое место в ареале подвида занимает ленинградская сосна, несущая в себе, как показывают исследования, генетическую информацию северных и южных популяций сосны. Сравнительное изучение кариотипа обыкновенной и меловой форм сосны выполнили воронежские ученые [17], которые пришли к выводу, что сосна меловой формы по этому признаку может считаться самостоятельным видом. По нашему мнению, эти различия, направление которых неоднозначно, все же не очень существенны. Имеются попытки увязать кариотип с морфологическими особенностями отдельных форм, например со строением коры (по В. А. Николаюку и О. И. Кириченко).

Семеноводство сосны развивается в двух направлениях — популяционном и клоновом. Перед популяционным направлением стоят задачи сохранения и умножения генетического популяционного разнообразия породы. Решаются они путем отбора и сохранения лучших естественных насаждений, создания резерватов, закладки географических и лесотипологических культур, создания и эксплуатации ВЛСУ, ПЛСУ и т. п. Однако основным, более экономически и хозяйственно-целесообразным направлением является клоновое.

Помимо отбора плюсовых деревьев по продуктивности, качеству стволов и устойчивости в насаждениях сосны обыкновенной, необходим отбор ценных форм на смолопродуктивность. Признаки, по которым можно отбирать деревья-«рекордисты» по смолопродуктивности, разработаны в ряде зон страны. В значительном масштабе такой отбор выполнен в Латвийской ССР. Очень важно отобрать плюсовые деревья ценных географических и эдафических форм, в частности солончаковой, меловой, горных реликтовых и др. От скрещивания таких форм возможно получение высокогетерозисных растений.

Лучший способ создания клоновых плантаций для сосны — посадка на постоянное место привитых в полиэтиленовых теплицах саженцев с закрытой корневой системой. Прививка в теплице выполняется на 2—3-летних сеянцах или саженцах. Полесской АгЛОС (г. Житомир) успешно применяется прививка однолетних сеянцев сразу после посадки в полиэтиленовые цилиндры. Размещение посадочных мест на плантациях применяется от 5×5 до 10×10 м. При летней прививке используют черенки, заготовленные непосредственно перед прививкой. Хранение в погребах возможно в течение нескольких дней. При весенних прививках также бывает период от 5 до 7 дней, когда

можно воспользоваться свежезаготовленными черенками. Правильное хранение привойного материала сосны до и во время работ гарантирует самую высокую приживаемость.

Наиболее надежным технологически простым способом, испытанным в различных зонах страны, является прививка сосны вприклад сердцевинной черенка на камбий подвоя, по Е. П. Проказину. Черенки прививаются на центральный осевой (лучше) или центральный боковой побег подвойной сосны. Плотная обвязка прививок выполняется нитками «шток» или полиэтиленовой лентой. При обвязке нитками необходима дополнительная защита садовым варом, пластилином или парафином. М. В. Бондарцев и В. И. Мосин успешно применяют защиту жилицей.

Всеной прививки можно начинать сразу после устойчивого перехода температуры воздуха через 0°C . Вполне возможно и продление сроков прививки после начала роста побегов. Хорошие результаты дают прививки неодревесневшими черенками на неодревесневшие побеги подвоя способом вприклад косым срезом на косой срез побега подвоя со срезанием верхушечной почки подвойного побега [79] и обвязкой полиэтиленовой лентой. Этот способ удобен при ремонтах и дополнениях плантаций. Возраст материнских деревьев и их экологическое происхождение на приживаемость прививок существенного влияния не оказывают.

Уход на семенных плантациях заключается в систематической обработке почвы, уходе за прививками (на клоновых плантациях) и проведении мероприятий по стимулированию и стабилизации цветения и урожая шишек. Осветление прививок и обрезку кроны подвойных сеянцев выполняют постепенно по мере формирования кроны привоя. Места срезов желательно защитить от нападения инфекции замазкой или масляной краской. Обрезку кроны сосен целесообразно выполнять на два прироста по достижении высоты 2,5—3 м. При этом должно остаться не менее 3—4 мутовок привитой части. Такая обрезка способствует формированию широких низкоопущенных кроны и усиливает плодоношение [17, 20, 79, 82, 83, 103]. Улучшения цветения сосны можно достичь также с помощью стимуляторов и ингибиторов. Обязательны мероприятия по борьбе с вредителями и болезнями — подкорным клопом, вредителями шишек и семян и т. п.

Одновременно с закладкой клоновых семенных плантаций проверяют наследственные достоинства плюсовых деревьев по потомству [79, 97]. Испытание потомства плюсовых деревьев сосны [4, 15, 17, 65, 66, 79, 82] показывает, что эффективность индивидуального отбора по фенотипу и коэффициент наследования h^2 у сосны обыкновенной ниже, чем, например, у дуба, тем не менее по высоте он составляет к 10—17 годам 0,12—0,18 и более, причем с возрастом имеет тенденцию к увеличе-

нию [99]. В Финляндии для сосны h^2 принимают равным 0,18. Индивидуальный отбор может дать более интенсивный рост потомства (на 21 % и более). Из отобранных плюсовых деревьев сосны в элиту, как отмечает Е. Г. Орленко, обычно можно отнести не более 12—18 %, но с возрастом число потомств плюсовых деревьев, превосходящих по росту контроль, увеличивается.

Важную роль в улучшении семенного дела сосны должны играть лесосеменные участки [93]. В роде *Pinus* довольно широко распространена интрогрессивная гибридизация. У сосны обыкновенной она отмечена в зонах контактов с сосной черной австрийской. Причем гибридные экземпляры обладают гетерозисом. А. Редер указывает на существование гибрида *P. mugo* Turra \times *P. silvestris*, известного под названием *P. rhaetica* Brugg.

Признаки гибридов *P. silvestris* \times *P. nigra* и *P. nigra* \times *P. silvestris* очень сильно варьируют и обычно носят промежуточный характер, хотя и не во всех случаях. Гибридизация оказала гетерозисное влияние на гибридное потомство этих сосен с решающей ролью материнских деревьев. Как отмечает Л. Ф. Правдин [101], многие географические популяции сосны обыкновенной, например в Казахстане, имеют гибридогенный характер. Известны случаи интрогрессивной гибридизации между сосной Банкса и сосной Муррея, сосной жесткой и поздней, ладанной и жесткой, Джеффрея и Культера [109], жесткой и ежовой. Работы по искусственной гибридизации в нашей стране были начаты давно. С. З. Курдиани опылил сосну обыкновенную пыльцой сосен Банкса и горной. А. И. Колесников получил гибриды от скрещиваний сосен австрийской и крымской, австрийской и пицундской. Успешные результаты гибридизации были у Н. В. Колеговой, выполнившей большой объем межформовых и межвидовых скрещиваний под руководством А. С. Яблокова. Гетерозис в ее опытах по мощности роста проявили гибриды *P. silvestris* \times *P. contorta*, *P. silvestris* \times *P. murgaua*, хотя выход гибридных семян был очень невелик.

Высокий гибридизационный эффект ряда вариантов скрещивания был также получен на Камышинском опорном пункте [91]. Основное внимание было уделено реципрокным скрещиваниям сосны обыкновенной с сосной крымской, а также сосной Банкса. В 18-летнем возрасте гибриды сосны обыкновенной с сосной крымской и сосны обыкновенной с сосной Банкса имели в среднем несколько меньшую высоту, чем сосна обыкновенная, но больше, чем крымская и Банкса. Вместе с тем среди гибридов отдельные экземпляры значительно превосходили высотой сосну обыкновенную, например максимальный по высоте гибрид сосна обыкновенная \times сосна крымская достиг 9,7 м против 8,2 м у максимального дерева сосны обыкновенной. У гибридов выше показатели водоудерживающей способ-

ности и жаростойкости, и поэтому они рекомендуются к внедрению в защитные насаждения Нижнего Поволжья.

В 1966—1967 гг. межвидовые скрещивания сосен обыкновенной, горной, крымской, Банкаса, Муррея были проведены Л. В. Храмовой [134] в Ивантеевском дендрарии ВНИИЛМа и получены полноценные семена от следующих вариантов скрещиваний: сосна обыкновенная × сосна горная, сосна обыкновенная × сосна крымская, сосна обыкновенная × сосна Банкаса, сосна обыкновенная × сосна Муррея, т. е. удачными были как внутри-, так и межсекционные скрещивания.

В УкрНИИЛХА последние годы для гибридизационных работ под Харьковом создан прививочный пинетум и в нем осуществлены различные варианты как внутри, так и межсекционных скрещиваний. В небольшом количестве из полноценных семян выращено в 1980 г. 20 сеянцев при скрещивании сосны Муррея с сосной Банкаса. В первый год жизни гибридные растения по росту не отличаются от сеянцев сосны Банкаса.

Наиболее широкие гибридизационные работы по межвидовой гибридизации сосен ведутся в Пласервилле в Институте генетики (Калифорния, США). Здесь осуществлены многочисленные варианты межвидовых скрещиваний. Они показали, что сравнительно хорошо скрещиваются и дают большое количество полноценных семян в секции *Strobus*: веймутова, веймутова горная, веймутова мексиканская, мелкоцветная, гималайская и румелийская; в секции *Eupitys*, к которой относится и сосна обыкновенная: густоцветная, Тунберга, юннаньская, смолистая, тайваньская, Массонова, китайская и островная; сосна черная австрийская, густоцветная; черная австрийская, горная кустарниковая, обыкновенная между собой, но дают мало семян; в секции *Banksia*: сосна Банкаса с сосной Муррея и сосна виргинская с сосной закрытой; в секции *Pseudostrobus*: желтая, аризонская, Монтезумы, Джеффрея; в секции *Taeda*: поникшая, Грега, яйцеплодная, теокота, Лавсона [109]. В целом межвидовая гибридизация у сосен затруднена. Особенно тяжело осуществляется гибридизация между видами различных секций.

Передки случаи, когда скрещивания в одном месте удаются, в другом — нет. Это свидетельствует о неодинаковой генетической пригодности разных биотипов и экотипов вида для межвидового скрещивания. Результаты могут быть различные не только в разных местах, но и изменяться по годам. Гетерозис чаще проявляется в определенных «гибридных» местопроизрастаниях, причем чаще тогда, когда ареалы видов являются соседними, а не общими и не сильно отдаленными [109].

Из особо удачных гибридов в США необходимо выделить гибрид сосны жесткой с сосной ладанной. Он отличается быстрым ростом, высокой морозостойкостью, устойчивостью к вредителям и широко культивируется в Корее.

Большая мощность роста сочетается с высокой морозо- и засухоустойчивостью у гибрида между соснами уточненной и замечательной. Этот гибрид также широко используется в США. Гибриды ряда вариантов скрещивания показывают хорошие результаты по форме стволов, морозостойкости и др. Как правило, у межвидовых и межформовых гибридов сосен наблюдается промежуточное наследование. Но при реципрокных скрещиваниях А. Денглера [114] *P. silvestris* × *P. montana* наблюдалось полное преобладание признаков сосны обыкновенной по охвоению и полное доминирование восприимчивости сосны обыкновенной к шютте. Гибриды сосны густоцветной и сосны обыкновенной обладают быстрым ростом, но очень слабо плодоносят [109].

Перспективными являются внутривидовые скрещивания деревьев сосны обыкновенной разного происхождения [11, 17, 31, 66, 114]. При скрещивании внутри вида интересные результаты можно получить в повышении качества древесины, засухоустойчивости, приспособлении к особым условиям роста (меловые, засоленные почвы), в повышении смолопродуктивности, жизнестойкости и иммунитета к болезням и т. д. [143]; скрещивать не рекомендуется слишком отдаленные по происхождению климатипы. Первый удачный опыт межформового скрещивания у сосны обыкновенной провел С. А. Самофал. Гибридные сосны росли лучше родительских северной и южной форм как под Ленинградом, так и под Воронежом, но в последнем случае у сеянцев развилось больше признаков, присущих южным формам. Ряд гибридов различных европейских климатипов сосны обыкновенной получил в 1923—1924 гг. А. Денглер [2]. Общий вывод свидетельствует о том, что иногда скрещивание географически мало удаленных форм между собой дает более высокий лесоводственный эффект, чем местная сосна, в то же время гибриды отдаленных климатипов, как правило, значительно отстают в росте.

В Белоруссии в качестве материнской формы при скрещивании рекомендуется сосна из центральных областей (Москва, Ярославль), а в качестве опылителей — быстрорастущие южные климатипы, например волынская [65].

В опытах на Украине по отдаленной гибридизации климатипов сосны с 1970 г. ежегодно достигают высокой завязываемости и сохранности шишек и получают достаточное количество семян и сеянцев любых вариантов скрещивания. Рост гибридных саженцев сильно варьирует в зависимости от комбинации скрещивания — слабо растут и малоустойчивы большинство северных форм как от искусственной, так и от спонтанной гибридизации, за исключением вятской сосны, оказавшейся хорошим компонентом для скрещивания в качестве материнской и отцовской форм.

Для решения вопросов массового получения межвидовых и особенно межформовых гибридов в F_1 рекомендуется создание гибридно-семенных плантаций или участков [65, 66].

Гибридно-семенные плантации могут создаваться вегетативным, семенным и смешанным вегетативно-семенным способами [17, 31, 65, 66]. Ряд таких плантаций сосны обыкновенной заложен к настоящему времени в Подмоскowie, Ленинградской, Воронежской областях, БССР и УССР.

Сосна крымская. Ценный вид с хозяйственной и лесоводственной точек зрения для юга нашей страны. Естественно произрастает на относительно небольшой площади в Крыму (до 1300 м над ур. м.) и в Западном Закавказье. Сосна крымская — крупное дерево высотой до 30 м, устойчивое к жаре и засухам, малотребовательно к почве, является кальцефильным растением с прочной, высокомолистой древесиной. В культурах южных районов Украины, Приазовья, Предкавказья более устойчива, чем сосна обыкновенная, хотя растет в молодом возрасте несколько медленнее [91]. Сосна крымская относительно теневынослива и значительно менее морозостойка по сравнению с сосной обыкновенной, хотя имеются хорошо растущие культуры этого вида в Белоруссии, под Орлом и Воронежем [47, 132]. Однако в географических культурах в лесостепи Сумской обл. все 33 варианта сосны крымской по происхождению оказались неустойчивыми против морозов, особенно из нижнегорных районов Крыма. Большинство из них погибло полностью. Оставшиеся экземпляры тоже растут слабее, чем сосна обыкновенная. О недостаточной устойчивости сосны крымской в лесостепи УССР сообщает также В. В. Гурский.

В то же время сосна крымская имеет значительную межпопуляционную изменчивость по устойчивости к морозам. Специально поставленным опытом подтверждается, что нижнегорная сосна значительно меньше устойчива, чем сосна из среднего и особенно верхнего пояса крымских гор. Это позволяет говорить о наличии по крайней мере двух высотно-поясных экологических форм сосны, произрастающих до 700 м над ур. м. и выше. По данным В. С. Щичко, перемещение семян для лесокультурных целей из верхней горной зоны (около 800 м над ур. м.) в нижнюю (150 м над уровнем м.) и наоборот существенно снижает энергию роста и устойчивость культур, т. е. перемещения семян по вертикали не должны превышать 300—400 м. Наиболее высококачественны сосняки среднего пояса (около 400 м над ур. м.). Популяции среднего пояса Крымских гор продуцируют и более жизнеспособные семена.

Плодоносить сосна крымская начинает довольно рано — в 10 лет в нижнегорном поясе, где урожай бывает почти ежегодно, но в верхнем поясе периодичность урожая достигает 5 лет. Несмотря на небольшую площадь (около 8 тыс. га), которую занимают естественные насаждения сосны крымской, этот вид имеет значительное внутривидовое разнообразие по ряду признаков и свойств. А. В. Хохрин установил, что в популяциях соотношение энантиоморф (правое и левое вин-

товое расположение хвои) примерно одинаково, причем правые формы ежегодно дают на 20—50 % больше шишек. Проявляется межпопуляционная и индивидуальная изменчивость размеров хвои, причем замечено, что у семенных и вегетативных потомств сохраняются размеры хвои, характерные для материнских плюсовых деревьев.

В лесах Крыма отобрано 158 плюсовых деревьев сосны крымской. Получены данные о преимуществе в росте сеянцев, выращенных из семян плюсовых деревьев, что свидетельствует о перспективности клоновой селекции этого вида. Методы и принципы клонового семеноводства сосны крымской разработаны Г. И. Мальцевым, С. С. Пятницким, В. С. Щичко, П. И. Молотковым, И. Г. Яковенко и др.

Большая жесткость коры черенков и подвоя сосны крымской создает дополнительные трудности при выполнении срезов и требует более тугий увязки привоя с подвоем. К особенностям сосны крымской относится также ее высокая смолопродуктивность, что усложняет прививочные работы, особенно в жаркое время. Поэтому оптимальным сроком проведения работ по прививкам является весенний период, во время интенсивного сокодвижения и минимального смолыделения — до начала и в период распускания почек. Летние прививки выполняют в августе, лучше после дождя или в пасмурную погоду.

Подвоем для сосны крымской должны быть трехлетние саженцы этой же породы, допустимы подвой и из сосны обыкновенной. При прививке, как и у сосны обыкновенной, следует учитывать сексуализацию побегов. Лучше других приживаются женские и более тонкие ростовые черенки, заметно выше приживаемость черенков от тонковетвистых плюсовых деревьев. Успешны результаты выращивания посадочного материала сосны крымской в теплицах. Кроме защиты прививок пластилином, желательно применять также мешочки из полиэтилена размером 25×12 см, которые сшивают нитками и неплотно завязывают внизу на побеге подвоя. Ранневесенние прививки не защищают ни пластилином, ни мешочками.

Сосна пицундская. Распространена только в СССР: на Черноморском побережье — от Анапы до мыса Пицунды и в двух пунктах Южного Крыма — около мыса Айя и вблизи Судака. Иногда крымскую разновидность сосны пицундской возводят в ранг вида (*P. Stankewiczsi* (Sum.) Fom.). Растет в прибрежной полосе, занимает нередко крутые, скалистые участки с мелкими сухими почвами и в этих условиях достигает высоты 10—20 м. Единственным местом долинного расположения является мыс Пицунда. В благоприятных климатических и почвенно-грунтовых условиях достигает 35—37 м высоты. Сосна пицундская — порода приморского климата, требовательна к теплу и свету.

Кроны у молодых деревьев конусовидные, у старых — раскидистые, кора коричневато-буро-серая глубокотрещиноватая, толщиной до 10—12 см. Древесина устойчива против гниения. По смолопродуктивности и выходу скипидара превосходит сосну обыкновенную. Сосна пицундская отличается декоративностью и высокими санитарно-гигиеническими качествами и поэтому широко культивируется в приморских районах Кавказа и Крыма, вводится в лесные культуры. Обстоятельно изучена систематика сосны пицундской. Анализ, сделанный А. И. Колесниковым, позволяет утверждать, что кавказская и крымская разновидности незначительно отличаются друг от друга.

Некоторые различия имеются в размерах и формах щитков шишечных чешуй, но различия не постоянны и не могут служить основанием для разделения на отдельные виды. Ю. К. Подгорный на основании изучения географической изменчивости хвои, шишек, репродуктивных органов, содержания и состава эфирных масел, роста и развития, экологической устойчивости выделяет 5 подвигов сосны пицундской — пицундский, туапсинский, анапский, судакский и батилиманский. Нам представляется, что сосну пицундскую на Кавказе и в Крыму следует делить не на подвиды, а на климатические экотипы. Такое мнение было высказано О. Г. Каппером [47], хотя он выделил сосну пицундскую на Кавказе и сосну Станкевича в Крыму в отдельные виды. Лесоразведение сосны пицундской должно проводиться с учетом экотипов. По утверждению А. И. Колесникова, в местах, где сосны пицундская и крымская растут вместе, обнаруживаются гибридные формы между этими видами с промежуточными признаками.

Семеноводство сосны пицундской должно быть в первую очередь направлено на восстановление этой ценной породы, на расширение ее площадей. В сохранившихся насаждениях должны быть отобраны лучшие по росту, качеству стволов, состоянию дерева. О плюсовых деревьях в обычном понимании здесь говорить нельзя. Первый отбор таких деревьев в Крыму сделан Крымской ГЛОС. В ближайшее время они должны быть размножены вегетативным и семенным путями, на этой основе созданы архивно-маточные и семенные плантации.

Сосна эльдарская. Имеет очень незначительное распространение, но большое хозяйственное значение. Местонахождение ее на хребте Эйляр Оуга в Эльдарской степи (восточная часть Центрального Закавказья). Занимает самые каменистые места на крутых северных и северо-восточных склонах, приурочиваясь к расщелинам плит сарматского песчаника и известняка. Годовая сумма осадков не превышает 200 мм и выпадают они главным образом ранней весной и поздней осенью. Хорошо переносит сухость воздуха, но не терпит заморозков, ветроустойчива, светолюбива. Эти экологические особенности сосны эль-

дарской делают ее ценнейшей породой для лесоразведения в самых трудных лесорастительных условиях Кавказа и Крыма, для облесения сухих, каменистых склонов. В последние годы ее культуры в горах Черноморского побережья получили широкий размах.

Общее количество деревьев сосны эльдарской в Эйляр Оуга в 1941 г., по данным А. А. Гроссгейма, было около 2500. Растут они отдельными экземплярами в виде редколесья, достигают высоты 12—15 м и в диаметре около 60 см. Лесные культуры растут хорошо. И. М. Ахун-заде и П. А. Шустов выделяли крупношишечную форму сосны эльдарской, а А. И. Колесников описал плакучую форму.

Семеноводство сосны эльдарской, как и пицундской, необходимо направить на всемерное расширение ее площади. В основе должно лежать плантационное семеноводство — создание клоновых и семейственных плантаций из лучших деревьев коренного древостоя.

Кедровые сосны. Из семи видов сосен, относимых к группе кедровых (*Сембра*), четыре произрастают на территории СССР: сосна кедровая европейская, или кедр европейский, сосна кедровая сибирская, или кедр сибирский, сосна кедровая корейская, или кедр корейский, и сосна кедровая стланиковая, или кедровый стланник.

Все кедровые сосны имеют, как правило, не перекрывающиеся ареалы. Исключение составляют небольшие участки в Прибайкалье и Юго-Западной Якутии, где кедр сибирский произрастает совместно с кедровым стлаником. Большинство кедровых сосен хорошо отличаются друг от друга по внешним признакам и экологическим свойствам. Морфологически очень близки между собой лишь кедр европейский и кедр сибирский, что давало основание ряду ботаников считать их разновидностями, географическими расами или подвидами одного вида. Длительная пространственная изоляция и довольно различные природные условия произрастания кедра в Альпах, Татрах и Карпатах, с одной стороны, и на северо-востоке и в Сибири — с другой, способствовали их дифференциации до видового ранга. Поэтому эти два близкородственных вида в последних разработках систематиков относятся к одному видовому ряду (серии) *Sibiricae* Bobr.

Видовая самостоятельность всех кедровых сосен СССР подтверждена кариологическими, биохимическими или анатомическими исследованиями. При этом показано, что кедр корейский, относящийся к серии *Koraiensis* Bobr., распространенный в маньчжурской флористической области кедрово-широколиственных лесов, по комплексу признаков более близок к сосне Арманда (*P. armandii* Franch.), чем к кедру сибирскому. Третий ряд (*Pumilae* Bobr.) секции *Сембра* в СССР представлен кедровым стлаником, адаптированным к холодным почвам и

резко континентальному климату Северо-Восточной Азии. Последний длительный период рассматривался как разновидность, экологическая модификация или очень близкородственный (викарирующий) вид кедра сибирского. Характеризуясь высоким содержанием Δ^3 -карена в смоле, оба вида существенно различаются между собой по ряду других биохимических показателей, анатомии хвои, а также по морфологии и структуре хромосом. По комплексу признаков кедровый стланик ближе к сосне мелкоцветной (*P. parviflora* Sieb. and Succ.).

Кедровые сосны являются представителями сравнительно древней группы голосеменных растений. В процессе эволюции они проявили высокую конкурентоспособность, устойчиво занимая значительные пространства в наиболее влагообеспеченной части бореальной зоны. Имеющиеся суждения о кедровых соснах как вымирающих, эволюционно неперспективных видах недостаточно обоснованны. О высоком потенциале кедровых сосен свидетельствует также значительный полиморфизм большинства видов, проявляющийся в географической и особенно в их внутрипопуляционной изменчивости.

Из эколого-географических категорий у кедра европейского выделены альпийский, татрский и восточно-карпатский климатипы, а также высокогорный кустарникообразный экотип. В его природных популяциях и ботанических садах выявлены такие формы, как колонновидная, коническая, с очень плотной кроной, низкорослая кустарникообразная, с нерасходящимися хвоинками, ярко-зеленой хвоей, золотистой хвоей, светло-зеленой хвоей, с пятнистой желтой окраской хвои, зеленоошишечная, с белой древесиной (*alba* Panz.).

У кедра сибирского, имеющего наиболее обширный ареал и сравнительно лучше изученного среди кедровых сосен, выделено значительное число эколого-географических категорий и внутрипопуляционных форм. К ним относятся полустелющаяся, малорослая приземистая, горный кедр, «рямовый» кедр (*turfosa dorodk.*), а также климатипы, выделенные в 1953 г. П. Свободой среди равнинных и плоскогорных кедровников (уральский, западносибирский и якутский) и в горных регионах (алтайский, западносибирский, восточносибирский, прибайкальский и Яблонового хребта). В природных популяциях кедра сибирского описаны формы с крючковатым, бугорчатым и плоским апофизом семенных чешуй у шишек; соснововидно- и елововидно-корые; с цилиндрическими, конусовидными, яйцевидными и шаровидными шишками; крупно- и мелкошишечные; крупно- и мелкосемянные; раноплодоносящие; рано- и поздноцветущие; скороспелые и позднеспелые; с крайне неравномерным, неравномерным и равномерным плодоношением в многолетнем цикле; ускоренным развитием шишек; формированием брахибластов только в верхней части побегов. В культурах выявлена

форма, у которой хвоя на всех побегах образует пучкообразные скопления и свисает вертикально вниз.

У кедра корейского выделена засухоустойчивая форма, произрастающая на скалистых гребнях водоразделов и очень крутых склонах гор на побережье Японского моря. Кроме того, в его популяциях отмечены тонкокорая, плитчатокорая и чешуйчатокорая формы; с пестрой и курчавой хвоей, а также формы, различающиеся по строению апофиза (гладкий, бугорчатый и крючковатый) и типу шишек (шаровидные, цилиндрические, эллипсоидные, конусовидные).

У кедрового стланика особое внимание исследователей привлекли его жизненные формы: древовидная, полудревовидная, чашеподобная и стелющаяся. В то же время для кедрового стланика, как и для других видов кедровых сосен, характерны скоро- и позднеспелые формы; крупно- и мелкошишечные; слабо- и обильноплодоносящие и др.

Значительное формовое разнообразие кедровых сосен особенно типично для зоны оптимума видов. Здесь сосредоточен и наиболее ценный их генофонд. Широкие перспективы разведения кедровых сосен требуют всемерного сохранения и рационального использования их большого генотипического потенциала. Семена (орешки) кедровых сосен отличаются высокими вкусовыми качествами и калорийностью. Они содержат 55—70 % жира, 15—19 % азотистых веществ и 15—20 % углеводов (от сухого ядра), не уступая по этим показателям различным видам орехов. По содержанию витамина Е (токоферолов) кедровое масло в 1,5—2,0 раза превосходит грецкий орех и миндаль. Кедровые орешки представляют интерес и как источник незаменимых аминокислот, а также йода и ряда микроэлементов. Все это свидетельствует о том, что кедровые сосны прежде всего должны использоваться как ценные орехоплодные породы. Удовлетворение потребности народного хозяйства в пищевых кедровых орешках может быть обеспечено при создании специальных высокоурожайных промышленных плантаций. Однако наряду с селекцией кедровых сосен на обилие урожая и качество семян для них столь же актуальны задачи по селекции на высокую продуктивность, смолоносность и устойчивость.

Программа генетико-селекционной инвентаризации кедровников и организации семенной базы кедровых сосен включает те же этапы и элементы, что и при соответствующих работах с сосной обыкновенной. При этом особый акцент делается лишь на отбор высокоурожайных форм деревьев с хорошим качеством семян.

Плюсовые деревья древовидных кедровых сосен, сочетающие комплекс признаков, должны превышать средние деревья насаждения по высоте и диаметру не менее чем на 2 среднеквадратических отклонения, иметь прямые стволы без наклона

волокон и фаутиности, высокую (более 2,0) энергию плодоношения (среднее число шишек на плодоносящий побег), хорошо развитый генеративный женский ярус кроны, крупные шишки и полноценные семена.

При отборе плюсовых деревьев для формирования промышленных орехоплодных плантаций наряду с обилием урожая и качества семян важное значение имеют и такие признаки, как стабильность плодоношения, раннее вступление в половую репродукцию, одновременность фаз цветения и пыления, сроки созревания шишек, пищевые и товарные качества семян. Определенное сочетание отдельных форм деревьев на таких плантациях позволяет создать оптимальные условия как для пыльцевого режима, так и сбора шишек. Характерная особенность отбора плюсовых деревьев кедра на урожайность семян — необходимость повторной или даже многократной оценки отдельных признаков. Последнее относится главным образом к качеству семян, энергии и равномерности плодоношения. Однако энергия и стабильность плодоношения могут определяться и по следам шишек на модельных ветвях, взятых при заготовке черенков.

В целом большинство признаков, характеризующих репродуктивную деятельность дерева, довольно устойчиво, что позволяет за сравнительно короткий период проводить отбор не только плюсовых, но и элитных деревьев. При отборе плюсовых деревьев в неоднородных смешанных по составу и сложных по структуре кедровниках предпочтение следует отдавать таким признакам, как рост в высоту и энергия плодоношения. При этом оценивать деревья в разновозрастных насаждениях следует раздельно по поколениям, с учетом истории их формирования.

Кедровые сосны размножаются семенами. Хотя они обладают способностью образовывать придаточные корни (особенно кедровый стланик), но укореняемость черенков и брахибластов у них довольно низкая (5—8 %). Как свидетельствует более чем 100-летний опыт, основным приемом вегетативного размножения кедровых сосен является их прививка на близкородственные подвои. При создании прививочных плантаций в пределах ареала кедровых сосен в качестве подвоя должны использоваться эти же виды, как наиболее адаптированные к местным почвенно-климатическим условиям и обеспечивающие хорошую совместимость прививочных компонентов. При формировании плантаций за пределами их ареала (особенно в условиях неустойчивого или недостаточного увлажнения) в качестве подвоя можно использовать сосну обыкновенную. Однако необходимо иметь в виду, что в этих случаях у 15—20 % прививок наблюдаются явления несовместимости. Прививку кедровых сосен технически более удобно проводить тремя способами: в разрез верхушечной почки, в разрез побега и вприклад сбоку сердцевинной на камбий.

В связи с медленным ростом сеянцев кедровых сосен в качестве подвоев целесообразно использовать растения в возрасте 5—7 лет при выращивании их в питомнике и 3—4 лет — в теплице. При прививке на лесокультурной площади возраст подвоев может достигать 6—12 лет. Прививки проводят в весенний и позднелетний периоды. Первый начинается с активации апикальных меристем, проявляющейся в освобождении почек от смолы и некотором их удлинении, и продолжается до начала резкого увеличения роста побегов. В позднелетний период прививки проводят после прекращения роста побегов в длину и частичного их одревеснения. Для прививки используются преимущественно зимние черенки.

Прививки кедровых сосен должны широко использоваться при создании лесосеменных плантаций вегетативного происхождения, промышленных орехоплодных клоновых плантаций, а также в процессе «окультуривания» жизнеспособного подроста и редкостойных культур на вырубках и гарях кедровников.

Лесосеменные плантации вегетативного происхождения предназначены для производства семян от клонов плюсовых (на первом этапе селекционных работ) и элитных деревьев. Плантации закладывают главным образом путем посадки привитых саженцев с их размещением 3×8 м, т. е. 420 шт. на 1 га. С учетом отпада, а также браковки малоценных клонов к 20—30-летнему возрасту на плантации будет 200—250, а к 50-60 годам 120—150 деревьев на 1 га.

Промышленные орехоплодные клоновые плантации создаются для производства пищевых семян. На них концентрируют клоны ценных селекционных форм, характеризующиеся ранним вступлением в плодоношение, обильным урожаем и высокими товарными свойствами семян. На плантациях целесообразно выделять отдельные блоки, на которых подбирают клоны сравнительно близких селекционных категорий (отвечающих требованиям, предъявляемым к сорту). Например, скоро-, средне-, позднеспелые, крупно- и среднеплодные, относительно равномерно или неравномерно плодоносящие, совпадающие по срокам цветения и пыления. Указанный подход к формированию генотипического состава клоновых плантаций обеспечит наиболее оптимальный пылевой режим, стабилизацию качества семян и повышение производительности труда при их эксплуатации.

Получение генетически ценных семян или пищевых орешков обеспечивают также плантации семенного происхождения (семейственные плантации). Они создаются из семян плюсовых или соответственно элитных деревьев. Причем наибольшую ценность представляет потомство, полученное при контролируемом скрещивании этих категорий деревьев. При закладке плантаций отбирают лучшие саженцы каждой из 20—25 семей. Схема сочетания и размещения последних на семенных плантациях такая же, как и при создании клоновых плантаций.

При определении генотипического состава лесосеменных плантаций и использовании семян для создания культур важно считаться с эколого-географической дифференциацией генофонда кедровых сосен, отраженной в их лесосеменном районировании. На плантациях, как правило, должны быть представлены плюсовые или элитные деревья того же лесосеменного района. Предпочтение семенам местного происхождения следует отдавать и при выращивании лесных культур. Как уже отмечалось, географические изменения генотипического состава природных популяций кедровых сосен изучены еще слабо. Более четко выявлено лишь влияние высотной поясности у кедра европейского и кедра сибирского, а также влияние широтной зональности у последнего вида.

Ближние показатели роста и сохранности культур кедра, как правило, наблюдаются у потомства из одного высотного пояса в пределах 300—400 м. В равнинных регионах существенные различия в росте потомства четко прослеживаются между отдельными подзонами. Меньше материалов имеется по дифференциации роста в связи с долготой местности. Поэтому при лесосеменном районировании кедра сибирского расчленение его ареала на меридианные секторы проводится с учетом границ физико-географических, климатических и геоботанических областей и провинций.

При интродукции кедра сибирского в европейскую часть СССР необходимо ориентироваться на заготовку его семян и черенков в южнотаежной подзоне, а также в низкогорьях Южной Сибири, характеризующихся наиболее высоким полиморфизмом и продуктивностью популяций. Кедр корейский имеет меньше перспектив для интродукции в связи с его низкой устойчивостью во многих регионах.

IV.2. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ЕЛИ

Род елей насчитывает около 45 видов. В число лесообразующих пород нашей страны, по Е. Г. Боброву [9], входят 8 видов ели: европейская (обыкновенная) — *Picea abies* (L.) Karst. (*P. excelsa* (Lam.) Link.); сибирская — *P. obovata* Ldb.; Шренка (тяньшанская) — *P. schrenkiana* F. et M.; Глена — *P. glehni* (Fr. Schmidt) Mast.; корейская — *P. koraiensis* Nakai; аянская — *P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. et Carr.; восточная — *P. orientalis* (L.) Link; а также гибридный комплекс — ель финская (*P. × fennica* (Rgl.) Kom.).

Наиболее детально с генетико-селекционной точки зрения изучена ель европейская, несколько хуже ели восточная, Шренка и финская. Недостаточно исследована ель сибирская и практически нет сведений о елях аянской, корейской и Глена.

Ель европейская. Одна из основных лесообразующих пород как в европейской части СССР, так и в ряде зарубежных стран

Европы. Произрастая на обширной территории в самых различных лесорастительных условиях и обладая большой морфологической изменчивостью, ель не могла не привлечь внимания лесных селекционеров.

Особенно большое число исследований посвящено формовому разнообразию данного вида, что частично нашло отражение в ряде работ [103, 153]. Можно говорить о большом разнообразии географических форм ели, имеющих хозяйственное значение. В XIX столетии широко практиковался безразборный завоз семян ели различного происхождения в западно-европейские страны, особенно в Германию. В это же время семена ели из Чехословакии, Австрии были завезены в карпатские районы Украины. Последующее изучение лесных культур, созданных из этих семян, показало их слабую устойчивость против ветровалов, снеголомов, грибных заболеваний. Преобладающая часть ельников, выращенных в Карпатах из семян австрийского происхождения, сильно поражена корневой губкой.

Изучение климатипов ели европейской в целях ее лесосеменного районирования в нашей стране имеет более чем столетнюю историю. В 1868 г. А. Н. Бекетов на основании измерения прироста ели по диаметру выделил три пояса произрастания ели: 1) полярный, где ширина среднего годового слоя меньше 1 мм; 2) холодный с шириной годового слоя от 1 до 2 мм; 3) умеренно-холодный, где ширина превышает 2 мм. Географические культуры ели европейской в нашей стране начали создаваться с 90-х годов XIX в. Сейчас они имеются в Московской, Ленинградской, Воронежской, Свердловской, Брянской областях, в Белоруссии, Казахстане, Карелии.

В лесной опытной даче под Москвой еще М. К. Турским и Н. С. Нестеровым была установлена большая хозяйственная ценность местной подмосковной ели по сравнению с елью германского происхождения, которая хотя и растет значительно быстрее местной, но более подвержена снеголому и ветровалу, страдает иногда от зимних морозов, дает древесину низкого качества. Последующие исследования географических происхождений ели под Москвой, Ленинградом, Воронежем, в Свердловской обл., под Брянском, в Казахстане показали различную интенсивность роста и устойчивость различных климатипов ели, но почти во всех случаях лучшим ростом отличались юго-западные и западные климатипы, особенно прибалтийского, белорусского и украинско-полесского происхождения. Высокую продуктивность эти климатипы также проявили в Швеции и ГДР. В то же время сеянцы ели западного и юго-западного происхождения в Подмоскovie подмерзали из-за более продолжительной вегетации.

По-видимому, на юго-западе и западе СССР сформировались уникальные популяции климатипов ели, обладающие генетически обусловленной высокой продуктивностью и адаптацией

к новым условиям. Общей закономерностью является замедление роста климатипов с запада на восток. Имеется случай, когда один и тот же климатип в близких условиях ведет себя совершенно различно. Чаще всего это, очевидно, связано с влиянием эдафотипов. Об этом пишут также Э. Ромедер, Г. Шенбах [114]. А. Калела [148], подводя итоги изучения климатипов ели европейской, отмечал, что чем теплее, мягче и влажнее климат на родине климатипа ели, тем сильнее уменьшается его зимостойкость; более возрастает его энергия роста и величина приростов; позднее начинается он вегетацию весной и позднее заканчивает ее осенью; длиннее и многочисленнее его сучья. шире крона; хвоя длиннее и отличается более голубоватым оттенком; она гуще, дольше держится на ветвях и больше содержит в себе воды, толще его кора, больше шишки и тяжелее семена.

Эти выводы можно дополнить обобщением М. Хагнера, что в результате переноса семян ели с юга на север рост сеянцев усиливается. Поэтому для культур рекомендуется брать семена из более южных районов, но не более чем на 2—3° по широте южнее места лесных культур. На основании обобщения большого экспериментального материала Л. Ф. Правдин [103] приходит к выводу, что ель лучше, чем сосна, переносит перемещения из теплого климата в холодный и обладает большей адаптационной способностью к новым условиям.

Лесосеменное районирование ели европейской, сибирской и финской было разработано в 1979 г. В СССР выделено 33 лесосеменных района: Мурманский, Карельский, Северо-Архангельский, Южно-Архангельский, Северо-Коми, Южно-Коми, Северо-Вологодский, Южно-Вологодский, Северо-Западный (Ленинградская, Псковская и Новгородская области), Центральный таежный (Костромская обл.), Центральный смешанных лесов (Владимирская, Ивановская, Калининская, Московская, Ярославская области), Западный смешанных лесов (Смоленская, Брянская, Калужская области), Центральный лесостепной (Тульская, Рязанская, Орловская области), Кировский, Волго-Вятский смешанных лесов (Горьковская обл., Марийская АССР), Центрально-Черноземный (Курская, Белгородская, Воронежская, Липецкая, Тамбовская области), Средневожский (Пензенская обл., Татарская АССР), Башкирский, Камский (Пермская, Свердловская области), Удмуртский, Южно-Уральский лесостепной (Челябинская, Курганская области), Полесский (Волынская, Ровенская, Житомирская области), Восточно-Полесский (Киевская, Черниговская области), Правобережно-Лесостепной (Тернопольская, Винницкая, Хмельницкая, Черкасская области), Карпатский, Северо-Белорусский (Витебская обл.), Средне-Белорусский (Гродненская, Минская, Могилевская области), Южно-Белорусский (Брестская, Гомельская области), Литовский, Калининградский, Латвийский, Эстонский, Грузинский. Перемещение сеянцев, как правило, допускается в пределах одного района и между соседними.

У ели европейской по времени распускания хвои хорошо выделяются фенологические формы. Разница между крайними

сроками распускания хвои достигает 10—20 дней. По исследованиям А. Л. Вевериса, ход распускания хвои в популяциях ели более или менее точно отражается кривой нормального распределения. Это, по-видимому, можно отнести и к многим другим древесным породам.

Начало изучения фенологических форм ели европейской связано с именами Ж. Г. Бэкмана, Э. Пуркинэ. Они считали коррелятивно связанными начало распускания вегетативных почек и окраску молодых женских шишек; для ранораспускающихся форм свойственна красная или темно-фиолетовая окраска шишек; для позднораспускающихся — светло-зеленая.

Большинство авторов приходят к выводу, что цвет шишек не вполне устойчивый признак для выделения фенологических форм ели. Исходя из этого, Л. Ф. Правдин [103] по аналогии с дубом и другими видами называет ранораспускающуюся форму ели — *f. praesox*, позднораспускающуюся — *f. tardiflora*.

Ранораспускающаяся форма ели европейской, по данным многих авторов, отличается большей требовательностью к почве, большим светолубием и ксерофитностью. Она больше подвержена влиянию весенних заморозков, менее устойчива против снеголома и ожеледи, сильнее поражается монашенкой, но более устойчива против елового пилильщика. Имеющиеся сведения указывают на большую производительность ранораспускающейся формы ели. По данным И. Вилькончюса, в Литовской ССР ранораспускающаяся ель в молодом возрасте растет быстрее, однако в 50 лет отстает в росте от позднораспускающейся, которой свойственны более высокие и полнодревесные стволы и часто гребенчатый тип ветвления. Г. А. Харитонов установил, что в сосняке лещиновом больший прирост по высоте дала ранораспускающаяся форма, в ельнике-черничнике — позднораспускающаяся.

По данным Ф. И. Акакиева [1], у фенологических форм ели нет различий в таких показателях, как выход семян из шишек, масса 1000 семян, процент их подзернистости. Однако у семян ранораспускающейся формы период покоя значительно меньший, а энергия прорастания большая. Многие авторы отмечают у позднораспускающейся формы большую объемную плотность и повышенные технические свойства древесины. Наследуемость раннего и позднего распускания ели изучал Реус. По его данным, у 60 % семенных потомств признаки раннего и позднего распускания хвои передавались по наследству. Имеются сведения о том, что роль ранораспускающихся елей уменьшается, а позднораспускающихся увеличивается с севера на юг.

Очень много исследований посвящено морфологическим формам ели, их хозяйственному значению. Возвращаясь к формам ели по цвету шишек, нельзя не отметить их важного хозяйственного значения. Б. В. Гроздов отмечал, что ель зеленошишечная с гребенчатым типом ветвления самая быстрорастущая

в условиях юго-западной части ареала. Красношишечная ель чаще встречается в пониженных местах и отличается менее стройными стволами. Большую сбежистость стволов красношишечной ели отмечают Г. И. Зайков и др. для Марийской АССР. Лучшим ростом, по их данным, отличаются ели переходной формы. В. И. Пчелин для того же района, наоборот, отдает преимущество красношишечной ели, имеющей более полнодревесные и превосходящие по объему стволы, более высокие физико-механические свойства древесины. Это говорит о популяционном уровне этих связей. А. В. Москвитин, Е. Г. Орленко и А. В. Русанова отмечают большую засухоустойчивость красношишечной ели.

Исследования встречаемости зелено- и красношишечной форм ели в различных районах нашей страны показывают, что во всех частях ареала ели европейской преобладает красношишечная форма, однако доля зеленошишечной формы по мере продвижения к югу возрастает. По-видимому, не лишена оснований гипотеза Н. С. Нестерова о том, что зеленошишечная форма ели имеет родину в Западной Европе и распространилась в европейскую часть СССР с юго-запада, тогда как красношишечная ель расселилась с северо-востока, Урала.

Много форм ели европейской выделено по типу семенных чешуй; только в Швеции описана 51 форма [2]. Следует отметить, что многие из этих форм являются промежуточными между елью европейской и сибирской. Тип семенных чешуй служит главным диагностическим признаком видов ели, и очень трудно резко отграничить гибриды от форм морфологических.

Известны следующие основные формы ели по типу семенных чешуй: а) *var. acuminata* Beck. отличается очень узкими чешуями с суженными, острыми, зубчатыми верхушками; б) *var. eugorea* Terpl. имеет ромбические чешуи, суженные в середине или в верхней трети, концы чешуй усеченные, закругленные или зубчатые; в) *var. deflexa* характеризуется чешуями, загнутыми назад так сильно, что концы их скрыты под вышерасположенными чешуйками. Эта форма встречается редко и не приурочена к определенной территории; г) *var. squagrosa* Jacob. с мягкими и дряблыми, сильно волнистыми чешуями с завернутыми наружу краями.

В. Н. Сукачев отмечает как аберрацию, т. е. резкое отклонение от обычных форм, *var. triloba* Asch. et Graebn. с чешуями, разделенными на три лопасти. К ней близка *var. biloba* с чешуями, разделенными на две лопасти. И. К. Пачоский, проводя исследования в Беловежской пуще, выделил *var. obtusata* Racz. с широкими, тупыми, на вершине немного вырезанными или усеченными чешуями; ей присущи узкие, к концу дугобразно загнутые, удлинненные чешуи с зазубренными или вырезанными вершинами.

М. А. Голубец объединяет *var. acuminata* Beck., *var. ligulata* Pacz., *var. squarrosa* Jacob., *var. biloba* Dom., *var. montana* Beck. и другие формы с вытянутыми заостренными семенными чешуями в подвид — ель остроchешуйчатую, или юго-западную (*Picea excelsa* subsp. *acutesquamata*). Все формы и разновидности, приближающиеся к *var. obtusata* Pacz. (именуемые в нашей литературе *var. eugoraea* Terl.) и имеющие широкие тупые или ромбические чешуи шишек, объединяются в подвид — ель тупочешуйчатую, или северо-восточную (*P. excelsa* subsp. *obtusquamata*).

По данным М. А. Голубца, в карпатских ельниках тупочешуйчатая ель отличается большей длиной шишек, большей массой семян, лучшей продуктивностью. В то же время для нее характерна меньшая устойчивость к ветровалам, поражению корневой губкой по сравнению с остроchешуйчатой, сосредоточенной в высокогорье. Последнюю С. Н. Кондратюк [53] описал как самостоятельный вид — ель горную, а еще раньше (1851 г.) это сделал Ф. Шур.

Очень детально формы ели по типу семенных чешуй изучались В. И. Парфеновым в Белорусском Полесье. В этом районе он выделил также две разновидности ели — *P. excelsa var. eugoraea* Terl. и *Picea excelsa var. acuminata* Beck.

По наблюдениям В. И. Парфенова, в Полесье остроchешуйчатая форма доминирует в насаждениях на песчаных и супесчаных почвах с глубоким уровнем грунтовых вод, в то время как тупочешуйчатая больше распространена на торфяно-болотных почвах. В крайних по сухости лесорастительных условиях произрастает исключительно остроchешуйчатая ель. Следовательно, эти разновидности в Белорусском Полесье можно рассматривать и как экотипы, причем остроchешуйчатая форма выступает как более засухоустойчивый экотип. Такую же экологическую приуроченность этих разновидностей отмечал в Мордовской АССР А. В. Москвитин.

С разновидностью *acuminata* коррелируются многие хозяйственно-ценные свойства. Причем эти связи явно имеют популяционный уровень и экологическую основу. В благоприятных условиях произрастания *var. acuminata* значительно превосходит по росту *var. eugoraea*. Разница в значениях средних таксационных показателей этих разновидностей в возрасте 40—70 лет составляет по высоте 14—25 %, по диаметру 14—32 %. В худших условиях произрастания на торфяно-глеевых почвах с застойным увлажнением *var. acuminata* не имеет преимуществ перед *var. eugoraea* и в более старом возрасте (с 50 лет) уступает по всем показателям роста последней. Это говорит о том, что выращивание этих разновидностей должно производиться с учетом экологических условий.

Формы ели, различающиеся по типу ветвления, выделил и описал Н. Сильвен, установивший для одного из районов

Южной Швеции следующие типы: гребенчатый, характеризуется горизонтальным расположением ветвей первого порядка, от которых свешиваются гребенчато вниз ветви второго и следующих порядков; неправильный гребенчатый, отличается от предыдущего не столь правильно свешивающимися тонкими, не однородными по длине ветвями; компактный, ветви первого порядка средней длины более или менее горизонтальны, обыкновенно с плотными боковыми ветвями; плосковетвистый, у которого ветви первого порядка горизонтально неправильно широко разветвлены; щетковидный, отличается тем, что ветви первого и второго порядков расположены горизонтально, ветви же третьего порядка свисают перпендикулярно к ним. По данным Н. Сильвена, эти формы имеют наследственный характер.

Б. В. Гроздов, Л. И. Милютин, Е. Г. Орленко и др. считали возможным ограничиться тремя типами ветвления: гребенчатым, плосковетвистым, щетковидным. И. И. Шишков разделял гребенчатый тип на гребенчатый и среднегребенчатый.

Почти все исследователи отмечали важные лесоводственные отличия между елями разных типов ветвления. Наилучший рост, устойчивость к гнилям и навалу снега ели гребенчатой отмечает Н. Сильвен. На лучший рост гребенчатой ели указывают Б. В. Гроздов, И. И. Шишков, А. В. Альбенский и др. Б. В. Гроздов, кроме того, установил у ели гребенчатого типа ветвления более эффективное прохождение процесса опыления.

Г. Прихойсер, И. В. Розен отмечают более быстрый рост гребенчатой и щетковидной елей. В то же время авторы указывают на то, что щетковидные ели боятся ветров, чувствительны к снеголому и страдают от ожеледи; плосковетвистые ели растут медленнее, но они более устойчивы против ветра, не страдают от навала снега и ожеледи, глубже укореняются и меньше подвержены красной гнили. Гребенчатая ель, по данным этих авторов, как и щетковидная, отличается сильным ростом, но более устойчива к ветровалу. Однако она, так же как и щетковидная, чувствительна к снеголому. Имеются данные о том, что ели различных типов ветвления отличаются качеством древесины. Наблюдается коррелятивная популяционного уровня зависимость между типом ветвления и другими морфологическими признаками ели.

Следует также отметить, что гребенчатые ели составляют большую часть плодоносящих деревьев. По наблюдениям в Брянской обл., гребенчатые ели составляли 58 % всех плодоносящих елей, тогда как щетковидные лишь 22 % и плосковетвистые 20 %. Аналогичные данные получены и в Латвийской ССР [115]. Можно считать установленным, что гребенчатый и щетковидный типы ветвления характеризуют наиболее ценные формы ели, отличающиеся наилучшим ростом и другими хозяйственно-важными свойствами.

Изучение форм ели европейской по характеру коры началось сравнительно недавно и проводилось в основном в нашей стране. В. П. Гаврись [14] в Костромской и Ленинградской областях выявил тесную связь между степенью и характером шероховатости коры и плотностью древесины, а следовательно, и резонансовыми свойствами. По его данным, встречаются в столетнем и даже в более старшем возрасте гладкокорые ели, имеющие по коре большое сходство с пихтой. Древесина их в большинстве случаев отличается малой плотностью ($0,35—0,40$ г/см³) и высокой акустической константой — это резонансовые формы ели. Семена у гладкокорых елей чаще бывают тяжелее и крупнее. Гладкокорая форма довольно широко распространена в наших лесах, но в старых (100 лет и больше) встречается единично.

От гладкокорой формы ствола сильно отличается сосновидная форма. Деревья с сосновидной корой имеют обычно высокую плотность древесины ($0,45—0,52$) и низкую акустическую константу. Основываясь на материалах В. П. Гаврися, А. С. Яблоков [143] рекомендует для выращивания высококачественной резонансовой древесины ели отбирать плюсовые деревья гладкокорых форм, а для выращивания строевой древесины — сосновиднокорые формы ели. Как полагает А. С. Яблоков, лучшую балансовую древесину должны давать формы ели, имеющие кору средней шероховатости. В противоположность выводам В. П. Гаврися, И. В. Розен и Л. И. Милютин выявили большую плотность древесины у гладкокорой ели.

Формы ели по характеру коры выделялись в Белоруссии, Литве, Латвии, Брянской обл. и других районах нашей страны, а также в ГДР, ФРГ, Австрии, Швеции. Большинство исследователей (И. В. Розен, Л. И. Милютин, Э. Ронис и др.) сообщают о том, что наиболее быстрорастущими являются чешуйчатокорые (шероховатокорые) ели, однако имеются и противоположные выводы (по Д. С. Голоду). Такая противоречивость, как уже указывалось, объясняется специфичностью генетических процессов в популяциях, а также, по-видимому, тем, что характер коры обусловлен не только генетическими особенностями, но и экологическими условиями, возрастом деревьев.

Однако следует подчеркнуть, что прямая связь между степенью трещиноватости коры и ростом обнаружена у многих древесных пород (сосны обыкновенной, кедра сибирского, псевдотсуги и др.). Чем сильнее рост деревьев, особенно в толщину, тем более растрескивается кора, образуя трещины и чешуйки.

Некоторые авторы считают характер коры у ели важным отличительным признаком ее экотипов. А. В. Москвитин, например, подчеркивает, что чешуйчатая утолщенная кора характеризует засухоустойчивую боровую ель. Ель европейская образует также большое число форм по габитусу кроны, форме и

цвету хвои, многие из которых широко и эффективно используются в зеленом строительстве.

Виды ели, в том числе и ель европейская, подверглись сильнейшей интрогрессивной гибридизации. Обобщив большой материал исследований изменчивости популяции ели, Л. Ф. Правдин [103] составил карту-схему макрорайонов, на которой выделено 3 зоны: А — зона с безраздельным господством ели сибирской; Б — зона господства ели европейской; В — зона интрогрессивной гибридизации ели сибирской и ели европейской. Последняя занимает широкую полосу Восточно-Европейской равнины — от Уральских гор до Среднерусской возвышенности и представлена симпатрическими популяциями гибридных форм, описанных под названиями *P. ×fennica* Rgl, *P. ×uralensis* Terl., *P. medioxima* Nyl., *P. ×uwarowii* Kaufm. С. Г. Бобров объединил все эти гибридные формы под общим названием ель финская. Родительских видов в этой зоне, по данным Л. Ф. Правдина, нет, они были вытеснены гибридной формой. Уже одно это говорит о перспективности гибридов елей обыкновенной и сибирской. Специфической особенностью ели финской является большая вариабельность особенностей роста, плодоношения, наличие деревьев, обладающих соматическим и репродуктивным гетерозисом. Интрогрессия между елью европейской и елью сибирской наблюдается в Скандинавии, между белой и Энгельмана — в Западной Канаде [109].

О больших перспективах искусственной меж- и внутривидовой гибридизации писал А. С. Яблоков [143]. Он считал, что путем межвидовой гибридизации можно получить растения с могучим ростом, высокой продуктивностью, декоративностью, хорошим качеством древесины. Им были выведены обладающие гетерозисом роста и большой декоративностью гибриды между елью колючей и канадской, колючей и европейской. Перспективными для скрещиваний, по А. С. Яблокову, явились северные виды (европейская, сибирская, аянская) с южными (Шренка, восточная); северные виды с американскими (колючая, Энгельмана, ситхинская, сербская, Мориндова, канадская, белая и др.). Э. Ромедер и Г. Шенбах [114] выделяют как особо перспективные скрещивания ели европейской с сербской, обладающей узкой кроной и устойчивостью к засухе и дыму. Об исключительно интенсивном росте в молодом возрасте гибридов между елями — ситхинской и белой, ситхинской и европейской сообщает В. Лангнер. Большие работы по гибридизации ели ведутся в США и Канаде.

Данные о внутривидовых гибридах ели европейской незначительны. Ценные гибриды получены в Швеции в результате скрещиваний елей различного географического происхождения. Перспективными по своему росту и морозоустойчивости оказались гибриды между происхождениями из Швеции и Советского Союза [12]. Детальная характеристика естественных внутри-

видовых гибридов (комбинаций) между различными формами ели дана Г. Прихойсером.

Сведения о мутантах ели немногочисленны. Известны полиплоидные экземпляры, полученные в результате обработки семян колхицином, особи с золотисто-желтой хвоей и др. [114]. Мутантами являются, по-видимому, некоторые из очень многочисленных декоративных форм ели европейской, о чем свидетельствует, например, название одной из таких форм «*Mutabilis*». Кариологические исследования ели европейской проведены во многих районах: Литве, Эстонии, советских Карпатах, Польше и др. Во всех популяциях кариотип имеет одинаковое число хромосом: $2n = 24$. В отличие от ели сибирской добавочные хромосомы не обнаружены. Число хромосом со вторичными перетяжками равно 4 (во II, III, IV и X парах). Не выявлено существенных кариотипических отличий между морфологическими формами, выделяемыми по типу чешуй var. *europaea* Terpl. и var. *acuminata* Beck, f. *deflexa*.

Ель европейская являлась одним из первых объектов при отборе плюсовых насаждений и деревьев. Общие принципы селекционной инвентаризации еловых насаждений не имеют существенных отличий по сравнению с насаждениями других пород. При отборе плюсовых деревьев, безусловно, нужно учитывать формовое разнообразие ели. Однако следует помнить, что отбор и последующее размножение какой-то одной, даже очень ценной формы обедняет генофонд создаваемых насаждений, и только полиморфизм популяций обеспечивает их устойчивость и высокую продуктивность. Поэтому, например, на пониженных морозобойных участках следует формировать насаждения из позднораспускающихся особей, но принадлежащих к разным формам по другим признакам.

При вегетативном размножении плюсовых деревьев ели наиболее эффективны способы прививки сердцевинной на камбий и камбием на камбий, на Украине (по В. Б. Логгину) хорошие результаты получены при использовании способа прививки в расщеп верхушечного побега.

Н. А. Коновалов, Е. А. Пугач [54] рекомендуют при создании прививочных плантаций учитывать быструю потерю жизнедеятельности черенков, поэтому заготавливать их надо за 10—15 дней до распускания почек и сразу приступать к прививке. Свежезаготовленные черенки используют и при летних прививках (конец июля — начало августа). Для привоев ели свойственно сохранение характера роста той ветви, с которой взят черенок (явление топофизиса). Привитое дерево сохранит вертикальный рост, если черенок взят с центрального побега. Если же черенок взят с боковой ветви, то отмечается горизонтальный рост, крона формируется медленно, плодоношение незначительно. Наряду с прививками для ели перспективно укоренение черенков.

Общие принципы создания лесосеменных плантаций ели в целом аналогичны принципам создания плантаций других хвойных пород. В связи с наличием у ели хорошо выраженных фенологических форм по распусканию и цветению создание семенных плантаций должно производиться с учетом этого фактора.

Опыт закладки клоновых плантаций ели в нашей стране и за рубежом показал, что клоны ели плодоносят слабо и неравномерно. По американским данным, клоновые плантации ели европейской начинают образовывать значительное количество стробил в 12 лет, а семенные деревья в 30—40 лет. В связи с этим приобретают особую актуальность способы стимулирования семеношения. По сообщению Э. Я. Рониса [115], полное удобрение ($N_{50}P_{100}K_{50}$) повысило количество микро- и макростробил в 2—3 раза. Урожай семян с 1 га плантации по разным данным может достигать 15—50 кг.

Из мер ухода за плантациями ели оправдывается обрезка части верхушечного побега. Она мало влияет на семеношение, но на 50 % снижает прирост в высоту [115].

Ель сибирская. Полиморфизм ели сибирской изучен значительно хуже, чем ели европейской. Немногочисленны, например, данные о фенологических формах этого вида. М. С. Некрасов на Среднем Урале выделил рано- и позднераспускающуюся, а также переходную формы. Разница в сроках распускания довольно значительна (22—23 дня). Преобладает позднераспускающаяся форма (в среднем 52 %). М. С. Некрасов считает эту форму более ценной, причем особо важное значение она приобретает в горных условиях Среднего Урала, так как менее подвергается влиянию поздневесенних заморозков.

На Среднем Урале выделены также формы ели сибирской по цвету молодых женских шишек: красно- и зеленошишечная, переходная. По данным М. С. Некрасова, в этом районе лучшим ростом характеризуется ель красношишечная.

А. И. Ирошников [46] проанализировал структуру популяций ели сибирской в ряде районов Сибири по встречаемости деревьев с различным цветом шишек. По его данным, во всех изученных районах: в лесотундре на севере Красноярского края, в Западном Саяне на высоте 1600 м над ур. м., в лесах подтаежной зоны в Тувинской АССР преобладают деревья с переходной окраской шишек, а красно- или зеленошишечные деревья составляют лишь 1—2 %.

Формы ели сибирской по цвету шишек встречаются и в других районах ее ареала: в Алтайском крае, Иркутской обл., Забайкалье и др. По типу семенных чешуй у ели сибирской наблюдается меньший полиморфизм, чем у ели европейской, если не рассматривать гибридные формы между этими видами. М. С. Некрасов на Среднем Урале выделил по этому признаку следующие формы:

1. *F. orbiculata*. Семенные чешуи почковидной округлой формы с цельным слабо зазубренным или волнистым верхним краем. Указанная форма чешуй для ели сибирской наиболее характерна.

2. *F. angulata*. Семенные чешуи неясно-треугольной формы. Край их цельный, иногда слабо зазубренный. Шишки, как и у предыдущего типа, 5—7 см длины встречаются относительно часто (до 15 %).

3. *F. spathulata*. Верхняя часть чешуи лопатчатая, край ее слегка зазубренный или волнисто-зубчатый. Шишки такой формы встречаются редко (3—4 %).

По типу ветвления у ели сибирской выделяются те же формы, что и у европейской. В ельниках Среднего Урала, по данным М. С. Некрасова, лучшим ростом характеризуются ели с компактным типом ветвления, худшим — с плосковетвистым. Компактная форма имеет наибольшую длину и ширину трахеид древесины, а плосковетвистая — наибольшую их толщину.

В ельниках Алтая, по сведениям В. И. Щербатенко, наиболее распространена (до 80 %) и встречается повсеместно неправильно-гребенчатая форма ели. Форма гребенчатая встречается редко, растет в основном по долинам рек. Отличается наибольшей шириной кроны (форма кроны ширококонусовидная), наибольшим количеством ветвей на 1 м, большой массой и размерами хвоинок, лучшим качеством семян. Ель с компактным типом ветвления распространена еще реже, чем гребенчатая, встречается в приподнятых поймах рек, на пологих склонах южных экспозиций с умеренным увлажнением почвы. Форма кроны — ширококонусовидная, хвоя с сизоватым налетом, жесткая. Плосковетвистая и щетковидная формы встречаются также редко. Первая произрастает в заболоченных местах с мелкими бедными почвами, избыточным увлажнением и плохой аэрацией; вторая — на пойменных участках с избыточным увлажнением и торфяно-перегнойными почвами.

По характеру коры на Среднем Урале выделены гладкокорая, пластинчатокорая и продольнотрещиноватокорая формы ели сибирской. Наиболее ценными являются деревья с продольнотрещиноватой корой: они характеризуются более быстрым ростом, лучшим очищением от сучьев, большими размерами шишек, лучшим качеством семян. Продольнотрещиноватокорая форма значительно превосходит гладкокорую по длине и ширине трахеид древесины, но уступает по толщине стенок трахеид.

Как отмечает С. А. Мочалов, смолопродуктивность ели сибирской закономерно возрастает от гладкокорой формы к продольнотрещиноватокорой и от плосковетвистой к щетковидной.

Из других форм ели сибирской следует прежде всего указать на форму с сизой хвоей. Эта форма, впервые отмеченная на Алтае русским ботаником А. Н. Красновым в 1883 г., была

затем выделена в 1915 г. П. Н. Крыловым под названием *Picea abovata* var. *altaica* f. *glaucescens*. Ель сизая в ельниках Алтая составляет примерно 3—5 % всех деревьев ели. Она приурочена здесь к местообитаниям с высокой степенью освещенности: опушкам леса, изреженным древостоям на аллювиальных почвах.

Кроме Алтая сизая форма сибирской ели отмечалась и в других районах, в частности на южном побережье Байкала, где она произрастает только в долинах рек. Растет одиночно и группами, чистых древостоев не образует. Ель сизая существенно отличается от ели сибирской не только высокими декоративными свойствами, но и большей длиной хвои и шишек, несколько лучшим ростом и более высокими показателями качества семян.

У ели сибирской выделены формы и по габитусу кроны: узкокронная, приземистая и др. Методы селекционной инвентаризации насаждений ели сибирской и закладки лесосеменных плантаций этого вида практически не разработаны. По-видимому, они будут сходны с методами, применяемыми при селекции ели европейской, но будут иметь и отличия, обусловленные эколого-географическими особенностями ели сибирской. О широкой интрогрессивной гибридизации ели сибирской с европейской было сказано в предыдущем разделе. На северо-восточной границе она, по предположению Л. И. Милютин и Е. Г. Боброва, естественно скрещивается с елью аянской.

У ели сибирской в результате обработки семян различными лучами и колхицином получен ряд соматических мутаций, затрагивающих рост в высоту, развитие кроны, размеры хвои и содержание хлорофилла. Кариотип ели сибирской детально изучен М. В. Круклис. Исследования двух популяций в Красноярском крае показали, что основной кариотип *P. abovata* характеризуется постоянным гаплоидным числом хромосом, равным $12(2n=24)$, причем девять хромосом являются изобрахильными и три гетеробрахильными.

В отличие от европейской у ели сибирской впервые для голосеменных растений были обнаружены добавочные хромосомы (почти одновременно они были выявлены еще у одного вида ели — ситхинской). В хромосомных наборах 25—30 % особей изученных популяций насчитывалось по 1—3 добавочные хромосомы (В-хромосомы). Каких-либо фенотипических отличий у особей с добавочными хромосомами не обнаружено. Наличие добавочных хромосом у ели сибирской подтвердилось и в результате исследований на Алтае, где встречаемость особей с такими хромосомами была несколько ниже — 17 %.

Ель восточная. По данным Т. Г. Чинчаладзе, ель восточная отличается значительным полиморфизмом, причем наблюдается изменчивость, параллельная изменчивости других видов ели. Выделены ранняя и поздняя фенологические формы ели восточ-

ной, которые отличаются друг от друга сроками начала распускания почек и цветения на 15 дней и более.

Отмечены формы ели восточной по типу ветвления. Выявлено, что в нижней части елового пояса (400—1100 м) распространены ели с гребенчатыми и щетковидными типами ветвления; в средней (1100—1300 м) — гребенчатая, щетковидная и плосковетвистая формы; в верхней (1400—1800 м) — щетковидная и плосковетвистая формы с узкоконусовидными кронами. Анализ хода роста указанных форм показал, что до 30 лет различий по диаметру и высоте между деревьями гребенчатой, щетковидной и плосковетвистой форм практически нет. После 30 лет наиболее высокими показателями роста отличается форма с гребенчатым типом ветвления, ель плосковетвистой формы значительно отстает от нее.

У ели восточной, как и у других видов ели, встречаются красно- и зеленошишечная формы. В Восточной Грузии первая из них составляет 80—85 % всех елей, вторая 15—20 %; в Западной Грузии соответственно 90—95 и 5—10 %. Зеленошишечная форма в условиях Восточной Грузии произрастает преимущественно в поясе выше 1000—1100 м над ур. м.

Исследование кариотипа ели восточной проводилось в двух популяциях, расположенных на высоте 1800 и 750 м над ур. м. Кариотипы изученных популяций мало отличаются друг от друга. Число хромосом $2n = 24$. Первая пара хромосом примерно вдвое больше последней. Четко выделяются крупные хромосомы (их три пары), средние по размеру (шесть пар) и сравнительно небольшие (три пары). Хромосом со вторичными перетяжками, по данным Т. Г. Чинчаладзе, в высокогорных популяциях отмечено четыре пары, в низкогорных три пары.

Ель Шренка (тяньшанская). Внутривидовые формы ели Шренка в основном сходны с формами других видов ели, тем более что по морфологическим признакам ель Шренка очень близка к ели сибирской. В частности, у ели Шренка выделены фенологические формы: ранняя и поздняя. По данным Э. А. Березина, ель с гребенчатым типом ветвления побегов является одновременно ранней формой, а плосковетвистая ель — поздней формой. Эта особенность проявляется не только в различии сроков наступления ранних фаз вегетации при совместном произрастании этих форм, но и в распределении их по профилю склонов: ранняя (гребенчатая) форма больше тяготеет к нижней части елового пояса, поздняя (плосковетвистая) — к верхней.

Формы ели Шренка по типу ветвления представляют особый интерес. Анализ хода роста елей, относящихся к гребенчатой, щетковидной и плосковетвистой формам, показал, что в условиях Заилийского Алатау они резко различаются между собой по скорости и продуктивности. В 130-летнем возрасте объем ствола елей с гребенчатым ветвлением побегов в среднем в 1,5—2 раза больше объема ствола елей щетковидной и плосковетви-

стой форм. Описание этих форм, проведенное в Киргизии Н. К. Камчибековым, показало, что гребенчатая форма представлена деревьями высотой до 40 м с колонно-конусовидной кроной; неправильно-гребенчатая — деревьями до 30 м высотой с конусовидной кроной; щетковидная форма — до 28 м высотой с довольно плотной узкой кроной; компактная форма — высотой до 24 м с довольно редкой темно-зеленой хвоей; плосковетвистая форма — высотой до 22 м с плотной симметричной хвоей.

По данным Э. А. Березина, в распределении этих форм по профилю склона наблюдается определенная закономерность: в нижней части елового пояса почти нет елей плосковетвистой формы, а в верхней части пояса мало елей гребенчатой и неправильногребенчатой форм.

Определение физико-механических свойств древесины елей с гребенчатым, щетковидным и плосковетвистым типами ветвления показало, что наиболее широкослойную и мягкую древесину дают деревья гребенчатой формы, тогда как древесина плосковетвистых елей более мелкослойна и тверда. Древесина елей плосковетвистой формы из средней части елового пояса характеризуется более высоким сопротивлением сжатию поперек волокон как в радиальном, так и в тангентальном направлениях. Гребенчатая, щетковидная и плосковетвистая формы имеют древесину с хорошими резонансными свойствами, независимо от высоты их произрастания над уровнем моря.

Ель Шренка образует формы по окраске молодых женских шишек красно- и зеленошишечную. А. И. Федоров указывает, что редкая встречаемость зеленошишечной формы и низкая всхожесть ее семян свидетельствуют, по-видимому, о малой приспособленности этой формы к существованию в горных условиях. В то же время по скорости роста зеленошишечная форма не отличается от красношишечной.

У ели Шренка выделены формы по цвету и строению коры (Федоров, Камчибеков): красно- и серокорая, формы с гладкой, продольнотрещиноватой и чешуйчатой корой. По данным А. И. Федорова, формы по цвету коры имеют существенные различия в приросте по диаметру и высоте, серокорая ель отличается лучшим ростом. Эти формы различаются также по размерам и форме шишек, по форме и цвету семян: у серокорой ели семена светлые, а у краснокорой — темные. В еловых лесах Казахстана серокорая ель обычно имеет конусовидную крону, а краснокорая — узкоцилиндрическую.

Исследования распространения форм ели Шренка по цвету коры в Киргизии показали, что краснокорая ель приурочена в основном к средней и верхней частям елового пояса. В нижней части ельников, наоборот, преобладает серокорая ель. Краснокорая форма в большинстве случаев, по данным Н. К. Камчибекова, имеет узкопирамидальную крону с непра-

вильногребенчатощетковидным типом ветвления. Ствол в сомкнутых насаждениях значительно лучше очищается от сучьев по сравнению с серокорой елью. Серокорая ель, приуроченная к увлажненным пониженным местам, по-видимому, более требовательна к теплу и влажности почв. Она имеет колонновидно-конусовидную крону с неправильногребенчатым типом ветвления. Ствол даже в высокополнотных насаждениях плохо очищается от сучьев.

Как отмечает Н. К. Камчибеков, в еловых лесах Прииссыкулья чаще всего встречаются ели с чешуйчатой корой, значительно меньше представлены гладкокорые ели, а ели с продольнотрещиноватой корой найдены в единичных экземплярах. Выявлено, что в отдельных насаждениях обычно преобладает одна форма коры, и только в редких случаях две формы представлены относительно одинаково.

Наблюдается определенная зависимость встречаемости форм ели Шренка по характеру коры от возраста насаждений: в более молодых (60—80 лет) древостоях доминируют гладкокорые ели, а в старых (140—180 лет) ели с чешуйчатой корой. Однако в отдельных возрастных группах встречаются все три формы коры, что позволяет их сопоставить. Установлено, что в 80—120-летнем возрасте средний диаметр стволов продольнотрещиноватой формы в 1,3 раза превосходит диаметр гладкокорой и в 1,1 раза диаметр ствола чешуйчатокорой формы.

Ель Шренка, как и сибирская, по-видимому, относительно мономорфна по типу семенных чешуй шишек. У нее выделены формы, различающиеся по габитусу кроны: с конусовидной, узкоконусовидной и колонновидной кроной, а также высокогорная стелющаяся форма. Выявлены также формы по цвету хвои: со светло-зеленой, зеленой и сизой (на верхней стороне листа) хвоей; по окраске семян: серой, светло-коричневой, бурой и темно-бурой.

Исследования изменчивости ели Шренка послужили основой для составления рекомендаций по селекционной оценке насаждений, отбору плюсовых деревьев и выделению семенных участков этого вида. В нижней части елового пояса плюсовые деревья выделяются в насаждениях II и III классов бонитета, главным образом среди елей гребенчатой и неправильногребенчатой формы (плюсовые деревья I категории) а также среди деревьев щетковидной формы (плюсовые деревья II категории).

В средней части елового пояса плюсовые деревья выделяются в насаждениях I и II классов бонитета среди елей гребенчатой, неправильногребенчатой и щетковидной форм; а в верхней части елового пояса — среди елей плосковетвистой и щетковидной форм.

Наилучший способ прививки ели Шренка — сердцевинной на камбий.

Ель аянская. Сведения о внутривидовом полиморфизме ели аянской практически отсутствуют. Е. Г. Бобров предполагает, что ель аянская естественно гибридизирует на границах своего ареала с елью сибирской и корейской.

Исходя из закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова, можно предполагать, что у ели аянской должны выделяться примерно такие же морфологические формы, как и у ели европейской. Кариотип ели аянской наиболее детально изучен О. П. Шершуковой. В результате ее исследований установлено, что ель аянская в диплоидном наборе имеет число хромосом $2n=24$. Ввиду трудности идентификации хромосом в диплоидном наборе можно выделить 4 группы: I—VIII, IX, X—XI, XII пары. Таким образом, индивидуально идентифицируются только IX и XII пары хромосом. Вторичные перетяжки с различной частотой встречаемости наблюдаются во всех группах хромосом, кроме XII пары.

IV.3. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ЛИСТВЕННИЦЫ

Род *Larix* Mill. при сравнительной малочисленности видов широко распространен в бореальных областях Северной Америки и Евразии. Особенно он доминирует в лесном покрове резко континентальных районов Восточной Сибири, Центральной Азии и Дальнего Востока, занимая до 70—90 % их площади. От других представителей семейства сосновых род *Larix*, как и *Pseudolarix*, отличается опадением осенью однолетней хвои.

Общее число видов лиственницы, признаваемое отдельными системами, изменяется от 6 до 29, а произрастающих на территории СССР — в пределах 3—15. Столь значительные колебания в таксономической дифференциации рода *Larix* связаны с тем, что одни ботаники наряду с видами в этот же ранг выделяют климатические экотипы или гибридные формы, возникшие в зоне контакта ареалов, а также полученные при искусственном скрещивании, а другие не признают видового статуса даже за многими географически обособленными популяциями, четко отличающимися по комплексу морфофизиологических признаков.

Быстрота роста, высокое качество древесины, практически неограниченная возможность отдаленных скрещиваний, при значительном гетерозисе гибридного потомства, широкие перспективы интродукции за пределы ареала многих видов давно привлекли внимание лесоводов, ботаников и селекционеров к лиственнице. На первом этапе исследований оценка отдельных ее свойств проводилась в ботанических садах и парках, в которых были представлены разные ее виды, формы и спонтанные гибриды. Однако решающее значение в завоевании лиственницей широкой популярности как породы, способствующей повышению продуктивности лесов, имели ее культуры, созданные во второй половине XVIII и XIX столетий в ряде регионов,

вне области современного естественного распространения рода. Информация о росте искусственных посадок в европейской части России была довольно обширной и убедительной. Здесь в первую очередь необходимо отметить эксперименты и труды Ф. Х. Майера, Ф. Кеппена, И. Н. Шатилова, К. Ф. Тюрмера, П. И. Левицкого.

Характерно, что выявленные в ботанических садах гибридные формы и работы по искусственному скрещиванию лиственниц [2, 61, 82, 143, 150 и др.] были приурочены главным образом к зоне, где лиственница интродуцирована, т. е. с первых шагов использования лиственницы в культуре особое место принадлежало разработке вопросов интродукции и гибридизации, что сказалось на специфике ее селекции и семеноводства.

Искусственные насаждения длительный период являлись преимущественным объектом исследования формового разнообразия лиственниц. Лишь с 40—50-х годов предметом более систематического изучения становятся их природные популяции. Одновременно увеличивается интерес и к процессам естественной гибридизации лиственниц в зоне контакта ареала отдельных видов [9, 17, 37, 54 и др.], которые прежде были освещены лишь фрагментарно А. Ф. Миддендорфом, В. Н. Сукачевым и В. Шафером.

Лиственничные леса СССР занимают 38,5 % лесопокрытой площади. Причем абсолютное господство в них принадлежит трем видам — лиственнице сибирской (*Larix sibirica* Ldb.), даурской (*L. gmelinii* Rupr.) и Каяндера (*L. kajanderi* Mayr.). Другие виды имеют сравнительно небольшой ареал (лиственницы Сукачева (*L. sukaczewii* Dyl.), курильская (*L. kurilensis* Mayr.) и Чекановского) или занимают крайне ограниченные разрозненные участки (лиственницы ольгинская *L. olgensis* A. Henry), Любарского, польская (*L. polonica* Racib.) и приморская (*L. maritima* Suk.). Такие виды, как лиственницы европейская (*L. decidua* Mill.), японская, американская, западная, Рупрехта и Потанина, представлены лишь искусственными насаждениями или отдельными деревьями в ботанических садах и парках. Лиственница Лайэля, аляскинская, Гриффица и Мастерса до последнего времени в СССР практически не интродуцировались.

Виды рода *Larix* далеко не равноценны по перспективам их разведения и селекции в отдельных регионах страны. Генофонд лиственниц СССР, как и видов, представляющих интерес для интродукции или гибридизации, изучен с разной полнотой. Тем не менее имеющиеся сведения о формовом разнообразии наиболее ценных лиственниц являются достаточной основой для планомерного использования их генотипического потенциала.

Лиственница сибирская. Большая часть ареала вида приурочена к области с низкой влажностью воздуха в континентальных горных районах Южной Сибири. Лиственница сибир-

ская занимает более холодные местообитания по сравнению с лиственницей Сукачева. В то же время по холодостойкости она значительно уступает лиственнице даурской. Граница между ними совпадает с юго-западным пределом сплошного распространения длительно мерзлотных грунтов. В зоне соприкосновения ареалов лиственниц сибирской и даурской сосредоточены гибридогенные популяции этих двух видов, именуемые лиственницей Чекановского.

В результате изучения гербарных сборов В. Шафер выделил алтайскую форму лиственницы сибирской. Последующие исследования, проведенные В. Н. Сукачевым и Н. В. Дылисом, показали дифференциацию лиственницы сибирской на алтайскую, верхнеенисейскую (саянскую), верхнеленскую, прибайкальскую и субарктическую географические расы. В разное время последние рассматривались как разновидности, климатические (географические) экотипы или подвиды.

Значительный полиморфизм этого вида был подтвержден более детальным изучением ее генофонда в природных популяциях и географических культурах. Особое внимание лесоводов привлекла резко выраженная неравноценность популяций лиственницы сибирской из разных высотных поясов гор Южной Сибири. В результате исследований была уточнена географическая дифференциация генофонда вида.

Наиболее ценный генофонд лиственницы сибирской сосредоточен в равнинных, предгорных и низкорослых популяциях верхнеенисейско-обской и саяно-ангарской рас. Культуры, созданные из семян этих регионов, характеризуются наиболее высокими показателями роста и устойчивости и часто не уступают при ее интродукции в европейскую часть страны лиственнице Сукачева. Поэтому лиственница сибирская, имеющая большие семенные ресурсы в природных популяциях Южной Сибири, длительный период будет использоваться за пределами ее ареала.

При использовании лиственницы в зоне ее оптимума в целях селекции и организации семенной базы необходимо иметь в виду интенсивную эксплуатацию лучших насаждений, а также наличие в ряде районов генетически малоценных популяций. Последние приурочены к сухим лесостепным районам с мелкими скелетными почвами. Здесь произрастают низкорослые куртинные насаждения. Напряженный водный режим в данных условиях стал фактором отбора адаптированных, но менее ценных генотипов (по показателям роста и качества). Этим популяциям свойствен сравнительно быстрый рост в первые годы, что является важным преимуществом в конкурентных взаимоотношениях с кустарниковой и травянистой растительностью. В отдельных районах высокий удельный вес малоценных генотипов в популяциях обусловлен широким распространением условно-сплошных рубок.

Горные популяции лиственницы сибирской (выше 900 м над ур. м.) должны удовлетворять потребность в семенах лишь соответствующих по природному районированию высотных поясов.

Нарушение этих требований ведет к резкому снижению продуктивности и устойчивости искусственных насаждений.

В популяциях лиственницы сибирской отмечены те же формы, что будут указаны для лиственниц европейской и Сукачева. Однако отдельные регионы существенно отличаются по представительству тех или иных форм. Определенные сдвиги в генотипическом составе происходят в связи с изменением широтной зональности и высотной поясности (например, в представительстве форм с сильно развитыми кроющими чешуями узкоовальных или заостренных семенных чешуй). Повышение в популяциях частоты толстокорой формы отмечается с усилением континентальности климата. Представительство отдельных форм в разных частях видового ареала позволяет выявить как их адаптивное значение, так и пути расселения лиственницы в послеледниковый период.

Селекционное значение отдельных форм лиственницы сибирской изучено еще слабо. Имеющиеся оценки, в частности зелено- и красношешечных форм, довольно противоречивы. В большинстве случаев давалась оценка формам, представляющим различные популяции (а иногда даже виды). При этом практически сравнивается адаптация форм и популяций к определенным условиям среды. В полиморфных популяциях, особенно с преобладанием промежуточных типов, гетерозиготные особи часто характеризуются более высокими показателями роста, чем исходные или гомозиготные. Вместе с тем отбор ценных особей следует проводить в пределах большинства форм по прямым признакам.

Среди активных приемов повышения продуктивности насаждений лиственницы сибирской, как и других видов *Larix*, широкие перспективы имеет межвидовая гибридизация. Лучшие результаты, как показали эксперименты Ф. Д. Аврова в Ужурской лесостепи, достигаются при ее скрещивании с лиственницей Сукачева и дальневосточными видами: лиственницей ольгинской и Любарского. В то же время скрещивания с лиственницей европейской и японской не перспективны (в связи с низкой устойчивостью потомства к морозам). Менее ясен вопрос об эффективности отдаленных внутривидовых скрещиваний. Небольшие по длительности опыты по гибридизации лиственницы сибирской не позволяют делать окончательные выводы и тем более давать практические рекомендации. Не помогают в этом отношении и спонтанные гибриды, отмеченные в ботанических садах и парках, в частности гибрид между лиственницей курильской и сибирской, выявленный в 1929 г. Э. Л. Вольфом, — *L. hians* Egb. Wolf.

Описанные ранее опыты по гибридизации лиственницы сибирской [2, 143] относятся в основном к лиственнице Сукачева. Определенное влияние на результаты опытов оказывает присущая лиственницам индивидуальная изменчивость по признакам самофертильности и самостерильности, а также совместимости отдельных особей. Поэтому разработка приемов подбора родительских пар при скрещивании лиственниц остается весьма актуальной.

Лиственница даурская. Вид занимает большую часть Среднесибирского плоскогорья, Восточного Забайкалья, Северного Китая и восточной части МНР, характеризующихся резко континентальным климатом и распространением длительно- или вечномерзлотных грунтов. На юго-западной границе гибридизирует с лиственницей сибирской, на северо-восточной — лиственницей Каяндера и на юго-восточной — с дальневосточными видами (главным образом с лиственницей курильской). Четко отличается от лиственницы Каяндера более закругленной формой и меньшим углом отклонения семенных чешуй от оси шишек, овальной формой и более плотной консистенцией последних.

Для популяций вида характерна как географическая, так и индивидуальная изменчивость. В популяциях лиственницы даурской встречаются мелко- и крупношишечные формы, зелено- и красношишечные, а также промежуточные по окраске шишек формы, кустарниковидные, стелющиеся и др. В юго-западной части ареала лиственницы даурской наблюдается преобладание зеленошишечной формы. Однако их представительство резко снижается в центральных и особенно северных районах Якутии.

При интродукции лиственницы из низкогорных популяций юго-восточной части ее ареала в регионы с более умеренным климатом лиственница даурская характеризуется очень высокими показателями роста в первые 15—25 лет. Однако в дальнейшем она оказывается слабоустойчивой или сильно замедляет темп роста. Поэтому для интродукции и гибридизации необходим отбор устойчивых и быстрорастущих форм в зоне оптимума вида.

Северные популяции лиственницы даурской совершенно неустойчивы при их интродукции в западные или южные районы. В целом климатические расы этого вида еще не изучены.

Лиственница Каяндера. Большинство ботаников не признают видовой статус лиственницы Каяндера. В частности, В. Л. Комаров считал ее северной, более континентальной расой лиственницы даурской. Ареал вида в значительной части совпадает с областью устойчивого якутского антициклона и самых низких в северном полушарии зимних температур воздуха. В зоне контакта с лиственницей даурской А. П. Абаимовым и И. Ю. Коропачинским отмечены гибридогенные популяции этих видов. На юго-восточной границе своего распростра-

нения лиственница Каяндера скрещивается с лиственницей курильской. Лиственница, произрастающая в центральных районах Камчатки, Е. Г. Бобровым [9] отнесена к лиственнице Каяндера. Однако Н. В. Дылис [37] выделяет ее (а также лиственницу с охотского побережья и Северного Сахалина) как северную, охотско-камчатскую расу лиственницы курильской *L. kurilensis* ssp. *glabra* Dyl.

У лиственницы Каяндера выделен ряд форм по типу кроны, окраске, размеру и типу шишек и семенных чешуй. В целом же географическая и внутрипопуляционная изменчивости вида изучены еще слабо. Испытания потомства отдельных популяций лиственницы Каяндера за пределами ее ареала свидетельствуют о неперспективности интродукции вида: в районах с менее континентальным климатом ее культуры характеризуются очень низкой устойчивостью и слабым ростом.

Лиственница Сукачева. Вид занимает определенные, довольно ограниченные экологические ниши на северо-востоке Европы и в Зауралье — в районах с умеренно-континентальным климатом. Ареал лиственницы Сукачева назван А. П. Ильинским сокращающимся сетчатым (или регрессирующим продырявленным). По ряду морфологических признаков и биологических свойств она четко отличается от своих ближайших соседей — лиственницы польской с юго-запада и лиственницы сибирской с востока. С последней лиственница Сукачева практически контактирует лишь в северо-восточной части ареала — в низовьях р. Оби. Здесь более ярко выражена зона интрогрессии этих двух видов по сравнению со средне-, южнотаежными и лесостепными районами обширной Западно-Сибирской низменности, где они вкраплены фрагментарно среди темнохвойных, сосновых, осиновых и березовых лесов. При этом лиственница Сукачева приурочена к более теплым местообитаниям, чем лиственница сибирская.

В результате влияния антропогенных факторов представительство лиственницы Сукачева сократилось в несколько раз в западной части ее ареала. Хотя она исчезла из ряда районов уже в историческое время, лиственница Сукачева в послеледниковый период не имела сколько-нибудь значительного контакта с лиственницей польской.

Первоначально лиственница Сукачева характеризовалась Н. В. Дылисом как сравнительно мономорфный вид со слабой внутри- и межпопуляционной изменчивостью. Более детальное изучение ее природных популяций, проведенное Е. А. Пугачем, Н. В. Куприяновым, В. Н. Никончуком и др., показало специфику генотипического состава лиственничников Горьковского Заволжья, Верхней Камы, Северного, Среднего и Южного Урала. Выявились определенные генетические связи насаждений Удмуртии и Горьковского Заволжья с популяциями северной части Среднего Урала.

Наряду с выделением по комплексу морфологических признаков региональных рас была показана дифференциация вида на ряд климатических экотипов: зонально-провинциальных на северо-востоке Европы и зонально-поясных на Урале. Климатические (физиологические) расы лиственницы Сукачева были установлены в результате испытания потомства отдельных ее популяций в географических культурах, созданных в разное время в Московской, Воронежской, Сумской, Ленинградской, Брянской, Свердловской областях, Башкирской и Удмуртской АССР. Эти же опыты явились основой для разработки лесосеменного районирования лиственницы Сукачева. Как показали исследования, особенно ценный ее генофонд сосредоточен в зоне смешанных и южнотаежных лесов европейской части страны, а также на Среднем Урале. Его использование дает высокий эффект и в лесостепных районах Западной Сибири, Северного Казахстана и европейской части СССР. В более тепло- и влагообеспеченных районах лиственница Сукачева уступает в продуктивности лиственницам европейской и польской.

Для популяций лиственницы Сукачева (по данным А. С. Яблокова, А. И. Ирошникова, Н. В. Куприянова и В. Н. Никончука) типично абсолютное преобладание зеленошишечных форм по всему ареалу вида. Красношишечные и переходные по окраске незрелых женских шишек деревья представлены в популяциях, как правило, единично. По окраске макростробилов в период цветения выделены следующие формы: бледно-зеленая, беловатая, розовая и фиолетово-карминовая.

По всему ареалу вида, по данным Н. В. Дылиса, встречаются две формы, хорошо выделяющиеся характером семенных чешуй у шишек. Одна из них имеет чешуи округлые или почковидные, на верхушке широко закругленные; другая — широкояйцевидные, на верхушке тупотреугольные. Между этими формами во всех популяциях имеется ряд тонких и постепенных переходов.

На Среднем и Южном Урале, а также в Удмуртии очень редко в популяциях встречается отогнуто-чешуйчатая мелкошишечная форма, сходная с шишками лиственницы японской. В культурах лиственницы Сукачева Б. В. Гроздовым выявлена крупношишечная форма. Как показал В. Н. Никончук, в насаждениях имеются формы с низким (3 %) и высоким (до 17 %) выходом семян из шишек. По времени созревания и вылета семян выделяют скоро- и позднеспелые формы. По степени проявления полового диморфизма во всех популяциях представлены особи трех типов: обоеполые (свыше 80 %), мужские (макростробилов слабо представлены) и женские (с преимущественным развитием макростробилов).

По характеру роста, форме кроны, окраске, форме и срокам опада хвои у лиственницы Сукачева выделены следующие формы: с узкопирамидальной или колонновидной кроной; по-

вислыми (плакучими) ветвями; плотной мелковетвистой кроной; отклоняющейся вершиной, часто неотделимой от верхних горизонтальных боковых сучьев; сильнорослые; елевидные; с сизовой хвоей; очень длинными иглами; тонковетвистые; грубосуковатые; мало- и сильнозакомелистые; с ранним и поздним опадением хвои осенью.

По форме корки на Урале Е. А. Пугачев выделены деревья с мелко- и крупнобороздчатой корой. Однако между ними имеются переходные типы. В. Н. Никончук указывает лишь на четыре формы, не имеющие промежуточных типов: жесткокорую, толстокорую, плитчатокорую и глубокобороздчатую. В связи с отсутствием четко обозначенных границ между многочисленными формами, выделяемыми по структуре корки у лиственницы, он считает целесообразным использовать классификацию типов ее изменчивости. Все различия по коре сводятся к следующему двум основным группам типов ее строения: а) гребенчатая кора (широко- и узкогребенчатый типы, толсто- и грубо-, глубокобороздчато- и плитчатокорая формы); б) чешуйчатая кора (широкочешуйчатый тип с ольховидным, толстокорым и сосновидно-пластинчатым подтипами, а также узкочешуйчатый тип).

Исследованиями на Среднем и Южном Урале было установлено, что по продуктивности, скорости роста, физико-механическим свойствам древесины и качеству семян более высокие показатели свойственны деревьям мелкобороздчатой формы [54 и др.]. Однако в культурах, созданных в центральной лесостепи, по данным В. И. Бирюкова, более высокие показатели роста, качества ствола и устойчивости против насекомых имела крупнобороздчато-, малиново- и рыхлостебельная, а также зеленошешечная формы.

В. Н. Никончук указывает на следующий комплекс морфологических признаков, присущих деревьям лиственницы Сукачева (в культурах Смоленской обл.), характеризующихся повышенной скоростью роста и хорошим качеством ствола: плотная (густая) раскидистая крона из толстых сучьев, направленных горизонтально или слегка вверх, и мощный закомелистый ствол, покрытый толстой плотной (грубой) коркой. Окраска последней на разрубе малиновая или красно-бурая.

Для лиственницы Сукачева, как и для других видов, справедливо положение о различной оценке тех или иных форм в разных регионах. Во всех случаях при селекции быстрорастущих или других ценных особей важно использовать комплекс признаков. Кроме того, отбор должен проводиться среди большинства форм, чтобы обеспечить создание полиморфных искусственных насаждений (как наиболее продуктивных и устойчивых).

Лиственница Сукачева широко представлена в культурах в европейской части страны. Во многих случаях, особенно

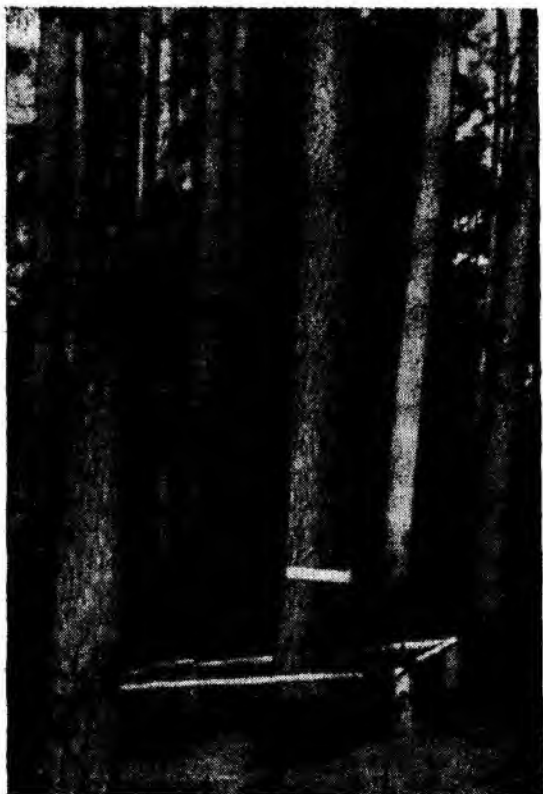


Рис. 15. Плюсовое дерево лиственницы в Линдуловской роще под Ленинградом. Фото П. С. Пастернака

в старых посадках, она фигурирует под именем сибирской. Отдельные культуры представляют генофонд исчезнувших особо ценных природных популяций. Культуры лиственницы Сукачева представляют интерес и для разработки теории интродукции, уточнения лесосеменного районирования, оценки генотипического потенциала вида и создания семенной базы (рис. 15). Поэтому после уточнения происхождения посадок важно проведение в них генетико-селекционной инвентаризации. Это позволит максимально привлечь ценные культуры и лучшие их деревья для заготовки семян и черенков, а также определить генетические резерваты (например, Линдуловская роща, культуры в Поречье, Моховом, Новодугино и др.).

В тех случаях когда лиственница Сукачева в посадках растет в непосредственной близости или в смеси с другими видами лиственницы, ее семена могут использоваться как дополнительный источник получения гибридного потомства. Особый интерес для отбора ценных спонтанных гибридов представляют старые культуры второго поколения, созданные из смеси обычных и гибридных семян в ряде центральных областей и При-

балтике. Быстрая оценка и вегетативное размножение особей с эффектом гетерозиса значительно ускорят селекционный процесс.

Спонтанные гибриды лиственницы Сукачева (сибирской) первоначально привлекали ботаников как резко уклоняющиеся декоративные формы. В частности, Ф. Кеппен, анализируя в 1885 г. разновидность лиственницы европейской (*var. pallidiflora*), выделенной М. Вилькоммом в Дерптском ботаническом саду (г. Тарту), считал, что она является гибридом лиственницы европейской и сибирской. Спонтанные гибриды лиственницы японской и лиственницы Сукачева были описаны в 1917 г. в Швейцарии (*Larix marschlinsii* Coaz.). В 16 лет они имели высоту 7—8 м и характеризовались голубовато-зеленой хвоей. Высокая эффективность межвидовой гибридизации лиственницы Сукачева с лиственницами японской и европейской была показана во многих опытах [2, 143 и др.].

Лиственница польская. В пределах СССР естественные популяции этого вида представлены лишь несколькими небольшими участками в украинских Карпатах. Все они расположены в верхнем горном поясе, характеризующемся умеренно холодным климатом. Ареал лиственницы польской А. П. Ильинский относит к фрагментарному (дизъюнктивному) типу. Резкое сокращение площади, занимаемой этим видом, связано с деятельностью человека.

Несмотря на крайне ограниченные площади лесов с участием лиственницы польской, последняя давно уже широко представлена в культурах в Западной Украине, Калининградской обл. и Литовской ССР. Большинство искусственных насаждений лиственницы польской характеризуется исключительно высокой продуктивностью и является ценным объектом для ее селекции. Однако генетико-селекционные работы с этой породой широко развернуты лишь в Литовской ССР и Калининградской обл. Во всех случаях важно идентифицировать ее насаждения.

Лиственница польская представлена двумя географическими (климатическими) расами, различными по комплексу морфологических признаков и условиям произрастания: типичная (*var. typica* Sz.), произрастающая в центральных и северо-восточных районах Польши (в прошлом и на территории западных областей СССР), и горная (*var. pienina* Sz.), встречающаяся в Карпатах, Татрах. От лиственниц европейской и сибирской она отличается значительно меньшим размером микро- и макростробилов. В то же время преобладание зеленошишечной формы и строение семенных чешуй свидетельствуют об определенной генетической связи лиственницы польской (особенно ее типичной расы) с лиственницей Сукачева. Не исключено, что на юго-восточной границе своего распространения она (горная раса) гибридизирует с лиственницей европейской. Однако

относить лиственницу польскую к гибридным лиственницам (*L. decidua* × *sibirica*), как это делает Е. Г. Бобров [9], нельзя, так как для этого не имеется достаточных оснований. Ее популяции (особенно привислянские) довольно мономорфны и не содержат промежуточных или предполагаемых родительских форм. К тому же особи лиственницы польской существенно отличаются от имеющихся гибридов лиственниц европейской и Сукачева. История и филогения лиственницы польской требуют дальнейшего изучения с более широким привлечением гибридологического анализа естественных и интродуцированных популяций.

Лиственница европейская. Наряду с идентификацией лиственницы польской важно уточнить происхождение и лиственницы европейской, которая широко представлена во многих районах европейской части страны. В западных и ряде центральных областей она, как и лиственница польская, часто превосходит по продуктивности культуры лиственницы Сукачева и сибирской (иногда уступая им в качестве древесины).

Поскольку ареал лиственницы европейской приурочен главным образом к разным горным поясам Альп и Татр, то ее популяции очень неравноценны. На рост и устойчивость потомства лиственницы европейской прежде всего оказывает влияние положение материнских насаждений над уровнем моря, а также дифференциация ее генофонда по отдельным географическим провинциям, существенно отличающимся по их истории и перспективам интродукции. В частности, в украинских Карпатах худшими показателями роста и устойчивости характеризуются культуры из семян Тирольских популяций (по данным З. Н. Живицкого).

Высокий генотипический потенциал лиственницы европейской характеризует и значительная внутрипопуляционная изменчивость. При скрещиваниях она дает потомство с эффектом гетерозиса (в частности, с лиственницами японской, Сукачева, американской, даурской). Планомерная работа по производству гибридного потомства лиственницы европейской (особенно от ее скрещивания с лиственницей японской) проводится во многих странах мира. Наибольший опыт в этом отношении имеется в Дании, Англии, ГДР и ФРГ. СССР располагает разносторонними экспериментами, начиная с пионерных работ С. З. Курдиани [61], который в 1909 г. получил 55 гибридов от опыления лиственницы европейской пылью лиственницы японской. В 3-летнем возрасте они имели среднюю высоту 80 см, в то время как потомство лиственницы японской лишь 47 см. Часть гибридных особей (17 %) характеризовалась высоким гетерозисом, другие же (19 %) депрессией роста. Годичный прирост в высоту в 1913 г. колебался у гибридных сеянцев от 10 до 100 см. С. З. Курдиани отметил высокую устойчивость гибридов против лиственничного хермеса и в то же время большую

их чувствительность к осенним заморозкам (вследствие длительного периода вегетации у высокорослых гибридов отмерзали верхушки). В дальнейшем в Шотландии А. Генри были выявлены спонтанные гибриды лиственниц японской и европейской, получившие наименование *Larix eurolepis* А. Непгу и привлекавшие внимание селекционеров.

В природных популяциях и ботанических садах выявлено много форм лиственницы европейской, в частности по окраске макростволов: пурпуровые или красные, розовые, зеленовато-белые, зеленоватые, серо-желтые; по форме семенных чешуй, величине и окраске шишек: округленные, выемчатые, прямо срезанные, слабо мисковидно-выпуклые, мелкошишечные, крупношишечные, с пролиферацией шишек, зеленоплодные, красношишечные; по характеру роста, форме кроны и окраске хвоя: колоннообразные с восходящими ветвями, с пониклыми неправильно расположенными ветвями, со свисающими ветвями, шаровидные карликообразные, стелющиеся, кустарниковидные, многоствольные, с голубой хвоей; по окраске древесины: красные, желтые. Большинство указанных форм могут использоваться главным образом в зеленом строительстве.

Лиственница курильская. Помимо указанной выше северной расы, Н. В. Дылис [37] выделил еще южную, островную расу, которая распространена на южных Курильских о-вах (Шикотан и Итуруп) и большей части Сахалина. Лиственница курильская типично приморская форма. Помимо двух географических рас, у нее выделено несколько форм по типу шишек.

Вид широко испытан в культуре лишь в Прибалтике, где показал хороший рост. Особенно высокие показатели роста отмечены у гибридов лиственницы курильской с лиственницей европейской в Ленинграде [37]. Однако здесь они оказались слабо устойчивыми к морозам. Аналогичный гибрид (*L. eurokurilensis* Rohmeder et Dimpfelmeier) в условиях ФРГ (Бавария) имел в возрасте 17 лет высоту 15 м. Эти эксперименты свидетельствуют, что в более тепло- и влагообеспеченных районах СССР лиственница курильская может использоваться при селекции быстрорастущих форм.

Лиственница ольгинская. Вид имеет крайне ограниченный ареал — *area solitaria*, по А. П. Ильинскому (т. е. сводится к одному очень ограниченному географическому пункту), занимающая прибрежную полосу от бухты Валентина до залива Владимира.

У лиственницы ольгинской еще в середине XIX в. А. Ф. Будищевым была отмечена повышенная встречаемость косослойных деревьев. В дальнейшем И. К. Шишкин и Б. П. Колесников выделили у нее ряд морфологических форм и экотипов. Однако еще не ясно, связано ли это с полиморфизмом вида или же с процессом естественной гибридизации лиственницы ольгинской с другими дальневосточными видами. Г. В. Гуков считает, что

лиственница ольгинская — порода более теплолюбивая, чем все остальные виды лиственниц Сихотэ-Алиня. По его мнению, она является малоустойчивой жизненной формой (в связи с медленным ростом, сильной повреждаемостью вредителями и грибными болезнями, низким качеством семян, слабой конкурентоспособностью с другими породами).

Как отмечалось выше, лиственница ольгинская при ее скрещивании с лиственницей сибирской дает быстрорастущее в первые годы гибридное потомство. Можно полагать, что генофонд вида сильно обеднен в результате интенсивной полуторавековой эксплуатации и периодических пожаров. Поэтому требуется тщательная охрана сохранившихся участков и проведение интенсивного отбора быстрорастущих устойчивых форм. Необходимо также проведение широких испытаний ее потомства и гибридов в областях с теплым и влажным климатом.

Лиственница приморская. Одна из наименее изученных лиственниц СССР. Видовой ее статус довольно спорный. Е. Г. Бобров [9] рассматривает лиственницу приморскую как естественный гибрид между лиственницей Каяндера и камчатской (курильской). Ее ареал, по данным Г. В. Гукова, очень ограничен: в бассейне рек Коппи и Ботчи, впадающих в Татарский пролив. В культуре лиственница приморская изучена еще недостаточно, и данные о ее росте противоречивы. Г. В. Гуков считает, что это одна из наиболее быстрорастущих пород Дальнего Востока. Она почти не повреждается грибными болезнями.

Выше уже отмечались процессы естественной гибридизации на соприкосновении ареала ряда видов. Одни систематики рассматривают гибридогенные популяции как самостоятельные виды, другие — как гибридные лиственницы. На территории СССР Н. В. Дылис [37] выделил 4 гибридные группы: лиственницы Чекановского, охотскую, амурскую и Любарского. Кроме того, он указывал на гибридизацию лиственниц в зоне контакта ареалов лиственницы сибирской и Сукачева.

Е. Г. Бобров [9] выделяет 5 групп лиственниц, сложившихся в процессе интрогрессивной гибридизации: Чекановского, приморскую, Любарского, польскую и гибрид лиственниц Каяндера и камчатской.

Из гибридогенных видов наиболее полно изучена лишь лиственница Чекановского, для которой показаны специфика интрогрессии признаков в популяциях родительских видов в связи с влиянием изолирующих механизмов (в первую очередь экологических барьеров), а также характер комбинирования и расщепления признаков в гибридогенных популяциях. Установлено, что этот естественный гибрид не имеет своего видоспецифичного кариотипа. Повышенный уровень изменчивости у гибридогенной лиственницы Чекановского характерен только для качественных признаков [58]. Такие виды независимо от занимаемой ими

площади представляют интерес для селекции особей с эффектом гетерозиса.

Для производства семян лиственниц с ценными наследственными свойствами требуется последовательная планомерная работа по отбору и охране лучших природных популяций и искусственных насаждений, плюсовых и элитных деревьев, спонтанных гибридов, созданию маточников и семенных плантаций. Большинство видов лиственниц характеризуется ранним и довольно обильным плодоношением, а также практически неограниченной способностью к межвидовым скрещиваниям с образованием высококачественных семян. Они хорошо размножаются прививкой при использовании близкородственных подвоев, а в молодом возрасте — черенкованием. Лучшие результаты дает прививка способом камбием на камбий, сердцевинной на камбий и улучшенной копулировкой. Все отмеченные свойства лиственницы позволяют довольно быстро обеспечить производство семян на семенных участках и семенных плантациях.

Стабильное производство гибридных семян с длительным эффектом гетерозиса требует проведения целенаправленных экспериментов по подбору исходных родительских компонентов для каждой лесокультурной зоны страны, где лиственница может произрастать.

IV.4. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ПИХТЫ

В роде пихта (*Abies* Hill.) насчитывается около 50 видов. В СССР в естественных условиях встречается 9 видов — пихта сибирская (*A. sibirica* Ldb.); белая (*A. alba* Mill.); кавказская (*A. nordmanniana* (Stev.) Spach.); в горах Средней Азии — пихта Семенова (*A. semenovii* Fedtsch.), вид, близкий к пихте сибирской; в Приморском крае — цельнолистная (*A. holophylla* Maxim.) и в горах Дальнего Востока — белокорая (почкочешуйчатая, амурская, или охотская, *A. nephrolepis* Maxim.); на Сахалине близкие виды — пихта Вильсона (*A. wilsonii* Miyabe et Kudo) и сахалинская (*A. sachalinensis* Mast.) и, наконец, произрастающая в единственной роще на востоке Камчатки пихта камчатская, или тонкая (*A. gracilis* Kom.). Из интродуцентов представляют определенный интерес североамериканские виды — быстрорастущая, но теплолюбивая пихта великая (*A. grandis* Lindl.), декоративные пихты — одноцветная (*A. concolor* Lindl. et Gord.) и бальзамическая (*A. balsamea* Mill.). Последняя имеет большое значение для оптической промышленности, из ее живицы получают канадский бальзам.

Пихты самые теневыносливые из хвойных пород, высокопродуктивны, очень декоративны, но требовательны к почвам.

Пихта сибирская. Один из важнейших видов, слагающих темнохвойные леса. Распространение ее связано с горными районами, где она может подниматься до 2000—2100 м над ур. м.,

доходя до верхней границы лесного пояса. На равнинных местах пихта сибирская чаще приурочена к долинам рек и их возвышенным берегам.

Дерево высотой до 30(40) м и до 50 см в диаметре с узкоконической, до старости острой, низкоопущенной кроной при свободном стоянии. Очень теневынослива, зимостойка. Весной рано трогается в рост, поэтому в западных областях СССР, а иногда и в Сибири изредка повреждается поздневесенними заморозками, что обуславливает многовершинность деревьев. К почвам довольно требовательна, избирает достаточно дренированные участки или горные склоны северных экспозиций.

Корневая система глубокая, имеется микориза. Растет в первые годы довольно медленно, затем рост ее усиливается и не прекращается до глубокой старости. Живет до 250 лет. Древесина белая с желтым оттенком, со смоляными клетками (без смоляных ходов), безъядерная, используется для приготовления целлюлозы, тары. Из коры (смолистость до 15 %) добывают пихтовый бальзам, из пихтовой лапки (6—10 т с 1 га) — пихтовое масло для производства камфоры.

Ареал пихты сибирской весьма обширен и почти совпадает с ареалом кедра сибирского, лишь немного уступая ареалу ели сибирской [57, 19 и др.]. Географическое внутривидовое разнообразие изучено недостаточно, почти не исследовались различные климатипы этой породы, хотя, несомненно, они на таком обширном ареале имеются [124]. Установлены существенные различия в экологических особенностях пихты в высотно-поясном отношении. Велика изменчивость урожайности и периодичности плодоношения пихты сибирской в разных частях ареала: 20—142 кг/га, 2—6 лет. Масса 1000 шт. семян также колеблется от 6 до 20 г.

В последние годы выполнены работы по закладке первых географических культур пихты. Географические культуры из 19 пунктов созданы в 1977 г. в Лениногорском лесхозе на Алтае. В 3—4-летнем возрасте сеянцы пихты разного происхождения различаются по продолжительности периода вегетации, росту в высоту и накоплению биомассы (в 1,5—2 раза). Наилучшим ростом отличаются климатипы с ранним распусканием почек и коротким периодом роста. Помимо местных, хорошо себя чувствуют и быстрее других растут сеянцы пихты из Восточного Казахстана, Джунгарского Алатау, Среднего и Южного Урала, Новосибирской и Кемеровской областей. Эти исследования экспериментально подтвердили наличие в пределах ареала пихты наследственно устойчивых географических форм и перспективность селекции пихты сибирской на эколого-географической основе.

Составлено первое лесосеменное районирование пихты в нашей стране, в основу которого положено лесорастительное районирование ареалов пихты и производственный лесокультур-

ный опыт. У пихты сибирской выделены разновидности по размерам и форме кроны (от узко- до ширококонусовидной), окраске пыльников (с желто-зеленым, красным и промежуточным цветом), окраске, размерам и форме шишек (овально-цилиндрические, тупоконечные, остроконечные и овально-заостренные), характеристике семян, строению и окраске коры (темно-серая, серая, пепельно-серая) и другим признакам.

По кроне и типу роста у пихты сибирской встречаются следующие формы: *f. condelabrum* Schröder — нижние ветви дают параллельно стволу восходящие побеги с мутовчатым ветвлением; *f. monstrosa* Schröder — с короткими ветвями, собранными в пучки; *f. pendula* Schröder — с плакучими свисающими ветвями; *f. pyramidalis* hort — с пирамидальной кроной и ветвями, направленными вверх; *f. pumila* Schröder — низкая кустарниковая. По хвое различаются формы с сизой или серебристой хвоей, ярко-зеленой хвоей, желтовато-белой хвоей на части побегов, с хвоей более длинной, чем у типичной формы, и с более резко выраженными белыми полосами снизу.

Наиболее важными для селекции и семеноводства являются формы по строению коры (гладкокорые, трещиноватокорые и чешуйчатокорые или еловиднокорые) и цвету шишек (светло-зеленошишечные, темно-зеленошишечные и черношишечные). Эти формы в той или иной мере распространены повсеместно.

На Алтае встречаемость деревьев со светло-зелеными шишками составляет 48—73 %. Энергия прорастания семян у них на 18—19 % выше, чем у темно-зеленошишечной формы, абсолютная всхожесть на 10 % выше [42]. Встречаемость деревьев с гладкой до самого основания корой колеблется в пределах 21—45 %. Гладкокорые формы к возрасту рубки (80 лет) превосходят трещиноватокорые по высоте на 19—27 %, по объему ствола на 71—92 %, а по высоте 3-летнего потомства на 8—21 %.

Большой вред пихте приносит корневая губка. Количество пораженных деревьев может достигать 100 %. По свидетельству А. М. Соловьева, на Алтае одновозрастные гладкокорые деревья поражаются губкой всего лишь на 20—28 %, а трещиноватокорые на 66—68 %.

Таким образом, отбор более быстрорастущих и менее поражаемых корневой гнилью гладкокорых форм весьма перспективен, причем при преимущественном сборе шишек со светло-зеленой окраской представляется возможность заготавливать семена повышенных посевных кондиций. Отмечены очень большие индивидуальные различия пихтовых деревьев по урожаю шишек — за 10 лет коэффициент вариации достигает 105 %, в отдельные годы 195 %. В популяциях выделяются деревья с крупными шишками и повышенным выходом семян. Высокоурожайные деревья продуцируют основную массу пихтовых семян почти ежегодно.

К плюсовым относят деревья пихты, превышающие средние показатели насаждения по высоте более 20 %, по диаметру ствола на высоте 1,3 м более 70 %, к нормальным лучшим — соответственно на 10—20 и 70—30 %, очищенность ствола и протяженность кроны, ее ширина не учитываются. Наиболее ценной является гладкокорая форма пихты. Поэтому при прочих равных условиях предпочтение отдается участкам с повышенным представительством таких особей.

В плюсовом насаждении должны быть плюсовые деревья; общая численность деревьев с гладкой корой в древостоях IV класса возраста более 90 %, V более 60 %, VI класса более 25 %; в нормальном лучшем количестве гладкокорых деревьев по классам возраста соответственно 90—80, 60—50 и 25—20 %, в нормальном — 79—70, 49—40 и 19—15 %. Плюсовые насаждения не должны иметь деревьев, зараженных корневой губкой более 25 %, нормальные лучшие — более 40 %. Организация лесосеменного хозяйства пихты сибирской может быть основана на создании и эксплуатации клоновых семенных плантаций.

Заготовку привойного материала пихты следует выполнять с женского (верхние 5—10 мутовок) и мужского (средняя часть кроны) ярусов. Женских черенков лучше использовать на плантации в 2 раза больше, чем мужских. Плантации закладывают на 7—10-летних специально выращенных культурах высотой 80—100 см. В равнинных местоположениях для закладки плантаций могут быть использованы также производственные культуры. На каждом гектаре прививают до 500 шт. женских и до 250 шт. мужских черенков. Технология прививок обычная для хвойных пород.

Помимо клоновых семенных плантаций, на первом этапе развития семеноводства большую роль должны сыграть постоянные лесосеменные участки, которые закладывают в насаждениях III и IV классов возраста и создают путем изреживания, а также временные лесосеменные участки.

Шишки у пихты сибирской после созревания в конце августа — октябре рассыпаются. Поэтому сбор шишек пихты необходимо проводить в сжатые сроки. Семена, заготовленные несколько раньше их полного созревания, следует хранить в отапливаемых помещениях при температуре воздуха 16—18 °С, где они к весне дозревают.

Пихта белая (европейская, гребенчатая). Произрастает в горах Средней Европы, в нашей стране в Карпатах на высоте от 200 до 1300 м над ур. м. и в небольшом количестве в западных районах Украины и Белоруссии (Беловежская пуща). Дерево крупное, высотой до 30—50 м, теневыносливое, приурочено к богатым глинистым рыхлым почвам и мягкому климату, страдает от весенних и осенних заморозков. Древесина исполь-

зуется как строительный материал и ценится в производстве музыкальных инструментов.

В первых опытах, выполненных в Швейцарии А. Энглером [145], не было обнаружено различий в скорости роста и морозостойкости потомства пихты с разных высот над уровнем моря. В 1925 г. Ravagi по исследованиям географических культур в Италии доказал существование климатипов у пихты европейской. Пихта из сухих районов произрастания растет значительно лучше других и теряет это преимущество в культурах, произрастающих в более влажных условиях. Испытания 20 климатипов в опытных культурах Дании показали, что существуют значительные, обусловленные происхождением, различия в устойчивости к хермесу; значительно более устойчивыми оказались климатипы из горных районов юга и юго-востока Европы, особенно из Карпат. Дальнейшие исследования показали, что климатипы пихты гребенчатой существенно различаются в опытных культурах по продолжительности и ритму вегетации, многочисленным морфологическим и биологическим признакам — размерам хвои и апикальных почек, длине побегов, характеру ветвления, морфологии семян и проростков, физиологическим признакам, биомассе и росту. Ценным считается восточнопольский климатип пихты, к которому относится, очевидно, и пихта западнобелорусских районов [114].

Установлена отрицательная зависимость между массой семян пихты белой и географической широтой (на 1° масса семян снижается на 1 г) и положительная между массой семян и восточной долготой (на 5° к востоку масса увеличивается примерно на 2 г (по А. Laffers)). Успешность селекции пихты обеспечивается также высокой меж- и внутрипопуляционной изменчивостью [114].

У гребенчатой пихты следует упомянуть формы по характеру кроны: пирамидальную, колонновидную, плакучую, с плакучей кроной и почти не разветвленными побегами; известны также несколько форм карликового роста и пестролистная форма.

В нашей стране дендрологические, лесоводственные и генетико-селекционные исследования пихты проводились в разные годы в Карпатах. Выделены формы пихты белой по габитусу кроны — конусовидная, пирамидальная, колонновидная, овальная, островершинная и гнездовидная. Конусовидные кроны в предгорных и нижнегорных поясах и пирамидальные в высокогорье характерны для более высоких селекционных категорий деревьев — плюсовых и лучших нормальных. Островершинная и гнездовидная формы характерны в основном для минусовых категорий деревьев.

По окраске коры выделяют форму: светлую, серо-коричневую, серую, коричневую и зеленоватую; по характеру поверхности — гладкую, чешуйчатую и продольнотрещиноватую. Все

эти формы встречаются в разных высотных поясах, но доля участия таких деревьев в насаждениях различна. Преобладает обычно светлокора́я форма, участие которой снижается с увеличением высоты над уровнем моря. Чаще других встречается гладкокора́я форма деревьев. Плюсовые и лучшие нормальные деревья характеризуются большей частью гладкой корой со светлой окраской.

В основу будущего семеноводства пихты гребенчатой должно быть положено клоновое семеноводство: отбор плюсовых деревьев, проверка их наследственных достоинств, закладка клоновых архивных и семенных плантаций. Особенно важным признаком при отборе плюсовых маточных деревьев пихты является их здоровье.

Клоновые семенные плантации закладывают по лесосеменным районам, которых в зоне Карпат выделено четыре: Закарпатский горный — высота 400—1300 м над ур. м.; Карпатский горный, разделенный на три высотных пояса; Прикарпатский предгорный — до 800 м над ур. м. (два высотных пояса) и Львовский островной. Перемещение семян пихты рекомендуется применять в пределах высотных поясов. При закладке плантаций также должны учитываться высотные ступени и типы местопроизрастаний. Технология прививок пихты белой обычна. Хорошие результаты дает прививка по способу сердцевинной на камбий. Следует лишь помнить, что подвоем могут служить только саженцы этого же вида. На пихте белой успешно приживаются и растут прививки других видов пихт, в том числе ряда декоративных форм.

Пихта кавказская. Произрастает естественно в лесах западной части Кавказа, поднимаясь в горы до 2000 м; особенно продуктивны пихтовые леса на высоте 1200—1500 м (запас до 2000 м³/га). Это очень крупные деревья высотой до 50 м и 1—2 м в диаметре, более быстрорастущие в молодом возрасте, чем другие виды аборигенных пихт. Пихта кавказская требует богатых и хорошо, но не избыточно увлажненных почв, теплолюбива, технические свойства древесины ее выше, чем у других видов пихт и ели.

Детальное изучение шести различных экотипов пихты кавказской во Франции показало, что этот вид весьма перспективен для замены пихты гребенчатой в низинных местообитаниях. При этом отмечена положительная корреляция между быстротой роста и поздним распусканием, а также неравноценность пихты в зависимости от происхождения семян. В качестве перспективной породы для лесоразведения и селекции пихта кавказская включена в основной исходный фонд в Дании. У нее имеются различные эколого-географические формы, и дальнейшее изучение их имеет большую перспективу. Как отмечает Г. Шенбах [114], существование рас у пихты кавказской под-

тверждается различной устойчивостью разных ее форм к хермесу в западноевропейских опытах.

У пихты кавказской имеются формы, отличающиеся по цвету хвои: с сине-зеленой, золотисто-желтой хвоей, с хвоей, верхняя треть которой золотисто-желтая; встречается плакучая форма.

В двух районах Грузии обнаружены существенные различия между трещиноватой и гладкокорой формами пихты кавказской по величине радиального прироста, фотосинтетической активности, транспирации и ряду морфологических признаков. По всем параметрам форма с трещиноватой корой, в отличие от пихты сибирской и белой, имеет преимущество перед гладкокорой, что обеспечивает ее господствующее положение в древостое.

Семеноводство пихты кавказской также должно развиваться на основе создания и эксплуатации клоновых плантаций. Принципы отбора плюсовых деревьев и закладки плантаций те же, что и для пихты гребенчатой — то и другое должно приурочиваться к определенным лесосеменным районам и высотным поясам. Прививки пихты кавказской не вызывают затруднений.

Важным методом селекции рода пихта на продуктивность и особенно на устойчивость против вредителей и болезней могут быть межвидовая и межформовая гибридизации. В Дании и ФРГ получен ряд гибридов, которые проявили гетерозис по сравнению с родительскими видами как по скорости роста, так и по жизнестойкости [114, 143]. Удачны варианты скрещиваний *A. veitchii* × *A. alba*; *A. concolor* × *A. procera*; *A. nordmanniana* × *A. veitchii*; *A. grandis* × *A. lowiana*. Высокую продуктивность показывают гибриды с участием пихты кавказской во Франции. Были получены ценные результаты скрещиваний пихты также в следующих комбинациях: *A. cephalonica* × *A. pectinata*; *A. cephalonica* × *A. pinsapo*; *A. concolor* × *A. grandis*; *A. nordmanniana* × *A. pinsapo*; *A. pectinata* × *A. pinsapo*; *A. sibirica* × *A. veitchii*.

Особо следует отметить перспективность испытания в культурах и в качестве одного из исходных видов при скрещиваниях пихты великой. В последние годы получены многочисленные данные об очень высокой продуктивности этого вида в культурах ряда европейских стран. Интересны в лесоводственном и селекционном отношении также пихта Вича и пихта балзамическая, имеющие значительную внутривидовую изменчивость. В нашей стране представляет интерес скрещивание устойчивых форм отечественных видов пихты между собой и с американскими, а также другими видами [143].

Все виды пихты содержат по 24 хромосомы ($2n=24$). У пихты европейской отмечены в северных районах естественные формы тетраплоидов с 48 хромосомами. Возможно, это связано с определенной перестройкой организма в сторону большей холодостойкости.

IV.5. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ДУГЛАСИИ

Одним из важнейших древесных интродуцентов для СССР является такая быстрорастущая порода, как дугласия (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), лесные насаждения которой в некоторых районах европейской части нашей страны показывают исключительно высокую продуктивность и устойчивость.

Ареал естественного распространения дугласии очень большой и неоднородный. Он охватывает обширные территории на западе Северной Америки, простираясь с севера на юг на 3600 км и с запада на восток на 1800 км. Самые производительные насаждения растут в прибрежной полосе у Тихого океана. В штате Британская Колумбия дугласия поднимается в горы до высоты 1000 м, в Каскадных горах — до 1600 м, в Калифорнии — до 2250 м. Отдельные насаждения дугласии растут в горах даже на высоте 3350 м. В связи с этим у нее наблюдается высокая вариабельность. На основании различий в ряде признаков выделены три разновидности — зеленая (*Ps. menziesii* var. *viridis* Franco), серая (*Ps. menziesii* var. *caesia* Franco) и сизая (*Ps. menziesii* var. *glauca* Franco).

Дугласия зеленая в естественных условиях произрастает в прибрежной полосе, поднимаясь до хребтов Сьерры—Невады и Каскадных гор; дугласия серая растет главным образом в штате Британская Колумбия и к востоку от Каскадных гор, а дугласия сизая — в центральных районах США и Мексики (Скалистые горы). Следует отметить, что на родине дугласии между ареалами той или другой разновидности нет четко выраженных границ, часто встречаются переходные формы. Окраска хвои, угол ветвления и другие признаки сильно варьируют уже в пределах одной разновидности. На основании этого дендрологами выделен ряд форм дугласии декоративного характера.

На территории СССР культивирование дугласии в лесах началось еще в конце прошлого столетия. В парках и садах ее начали разводить несколько раньше — с середины XIX в.

Разновидности дугласии интродуцированы в европейскую часть РСФСР (Карельская АССР, Ленинградская, Московская, Брянская, Орловская, Липецкая, Калининградская и другие области, Краснодарский край), Грузинскую ССР (Абхазская АССР), Молдавскую и Украинскую ССР (Закарпатская, Ивано-Франковская, Львовская, Винницкая области), Белорусскую ССР и республики Прибалтики. Лучший прирост, продуктивность отмечены у дугласии зеленой, но в северной части указанного региона интродукции хорошо растет и дугласия серая.

При оценке и размножении дугласии различного происхождения для потребностей лесного хозяйства, создания лучших лесных культур как в естественных условиях, так и в районах интродуцирования в пределах вида выделяются географические

формы, климатипы, которые характеризуются в основном только географическими координатами происхождения.

Мероприятия по всестороннему изучению изменчивости являются и основой работы по улучшению и селекции дугласии, решению вопросов семеноводства данного вида. Так как естественный ареал распространения дугласии находится в Северной Америке, основные исследования селекционного характера проведены канадскими и американскими учеными. В Европе, в том числе и в Советском Союзе, первые работы по изучению дугласии были связаны с интродукцией этой породы. В последнее время в странах Европы и в СССР проводятся опыты селекционного характера.

Комплексные исследования изменчивости и наследования признаков осуществлены в ЛатНИИЛХПе [98]. Здесь изучалось около 350 партий семян и соответственно потомств дугласии как местного, так и зарубежного происхождения. Используемое разнообразие семян дугласии всех разновидностей проанализировано по районам произрастания материнских деревьев. Размер и масса семян больше у дугласии, произрастающей в естественных условиях. Отдаление от мест произрастания в естественном ареале ведет к снижению этих параметров. Во всех случаях семена дугласии из южной части данной зоны отличаются более высокими показателями как по размерам, так и по массе. В условиях западных регионов СССР дугласия начинает плодоносить в 10—20-летнем возрасте, дает удовлетворительные урожаи семян и может обеспечить лесное хозяйство этих районов значительным количеством местного семенного материала. Хорошие урожаи семян повторяются здесь примерно через 3—4 года. Менее выраженное плодоношение наблюдается и в другие годы [98]. В урожайные годы можно заготовить 8—10 кг семян с 1 га (по Т. М. Бродовичу). Отмечается большая изменчивость семеношения насаждений и отдельных деревьев. Всхожесть семян дугласии в Эстонской ССР достигает 40 %, в условиях Украины 39—59 %, в Латвии 30—60 %.

У сеянцев дугласии различных происхождений выявлены существенные различия наследственного характера по признакам: размерам хвои, количеству хлорофилла, длине семядолей. Изменчивость параметров прироста молодых растений дугласии в значительной мере определяется их происхождением. Менее выражено влияние отдельных полусибсовых семей. Сделан вывод о возможности и целесообразности фенотипической селекции.

Прирост и морозоустойчивость молодых растений дугласии коррелируют с фенологическими их характеристиками. Такая взаимосвязь признаков в потомстве обеспечивает возможность комплексной селекции. Следует отметить, что селекция дугласии в отношении морозостойкости в западных регионах СССР

является весьма значительным фактором. Различия по этому показателю у сеянцев дугласии отмечены уже в однолетнем возрасте и опыты подтверждают сохранение данного показателя и в дальнейшем.

В ФРГ, ГДР, Дании и Голландии одной из основных задач по селекции дугласии является отбор резистентных форм, так как в этих странах дугласия часто подвергается грибным заболеваниям. В Закарпатской обл. также были случаи массового поражения культур дугласии грибными заболеваниями. Резистентные экземпляры рекомендуется размножать путем прививки.

В настоящее время в Латвии испытывается более 250 климатипов дугласии (два комплекта семян было получено из коллекции ИУФРО). Около 140 их представляют территорию естественного ареала вида от $25^{\circ}17'$ до $45^{\circ}52'$ с. ш. и от $100^{\circ}35'$ до $127^{\circ}27'$ з. д. при высоте над уровнем моря от 3 до 2480 м.

Средние величины прироста климатипов в первые годы жизни весьма различны. Лучшим приростом характеризуются климатипы с западной, приморской части естественного ареала, меньше показатели у континентальных образцов, особенно с горных районов. Отмечены существенные корреляции между высотой двухлетних саженцев и географическими координатами мест происхождения семян — западной долготой ($r=0,44$), широтой ($r=-0,55$), а также высотой над уровнем моря ($r=-0,54$).

Небольшая, но существенная связь отмечена между показателями высоты растений и продолжительности вегетационного периода. Растения тех климатипов, которые характеризуются ранним распусканием вегетативных почек, раньше заканчивают прирост осенью ($r=0,35$). Это присуще образцам более северного происхождения. От мороза больше страдают образцы южного и западного происхождений, а также из равнинных местностей.

Оценку климатипов дугласии в известной мере можно провести уже в молодости. Основные критерии оценки молодых растений дугласии — показатели прироста и морозоустойчивости. В ЛатНИИЛХПе такая оценка проведена в течение 3 вегетационных периодов комплексно по сумме баллов обоих показателей.

Выявлены лучшие, наиболее приспособленные к местным условиям произрастания климатипы дугласии. С учетом сохранности растений к таким климатипам из комплекса ИУФРО можно отнести: № 1001, Стоунер; № 1003, Александрия; № 1005, Виллиамс Лейк; № 1006, Татла; № 1007, Клирвотер; № 1008, Голден; № 1010, Берриер; № 1012, Клина Клины; № 1013, Ревелстоун; № 1014, Игл Бей; № 1017, Сквиллак; № 1018, Семен Арм; № 1019, Монти Крик; № 1020, Пиллер Лейк; № 1022, Бли Хилл; № 1028, Меррит (все провениенции из штата Британская Колумбия, Канада); № 1047, Коренит; № 1048, Рипаблик; № 1052, Твисп; № 1055, Ньюпорт; № 1065, Споукейн; № 1068, Чивакум; № 1078, Кле Элум; № 1082, Римрок (все провениенции

из штата Вашингтон, США); № 1105, Мк Леод Лейк; № 1109, Данстер; № 1111, Хорсфлай (все климатипы из Британской Колумбии, Канада).

Перспективными являются также 11 климатипов из комплекса ИУФРО по средним показателям и несколько образцов из акклиматизировавшихся посадок дугласии в западных регионах СССР.

Территория естественного ареала дугласии, где растут рекомендуемые провениенции, охватывает районы от 45 до 55° с. ш. Это районы Канады (Британская Колумбия) от 117 до 125° з. д. и районы США (штаты Вашингтон и Орегон) от 117 до 123° з. д., за исключением прибрежной зоны шириной около 100—150 км.

В Америке опыты по гибридизации дугласии начаты в 60-х годах. Скрещивались *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *P. macrocarpa* Mayr. из Калифорнии и *P. Wilsoniana* Hayata с о-ва Тайвань. Положительных результатов по межвидовой гибридизации в большинстве случаев не было получено. Более успешно проходят опыты по внутривидовой гибридизации между отдельными разновидностями. В ГДР скрещивания между быстрорастущей, но не морозоустойчивой дугласией зеленой и дугласией сизой, которая отличается хорошей морозостойкостью, но медленным ростом, дали быстрорастущее и морозоустойчивое потомство. Гибриды между сизой и зеленой разновидностями показали хорошее качество и в опытах, проведенных в Латвийской ССР [98].

Весьма большой потенциал имеют исследования по внутривидовой гибридизации между отдельными провениенциями дугласии. Хорошие результаты получены в соответственных опытах в Канаде. Лучший прирост отмечен у тех гибридов, отцовские деревья которых представляют более южную провениенцию. Известное внимание при скрещивании дугласии уделяется и методу инбридинга. В дальнейшем намечается образование инбредных линий, отбор их и скрещивания между ними.

В ходе исследований дугласии в условиях Прибалтики проведено ее диаллельное скрещивание с целью определения варьирования некоторых морфологических, физиологических и фенологических признаков на уровне гибридного потомства, выявления комбинационной способности родительских деревьев, а также выяснения влияния этих деревьев на проявление того или другого признака в гибридном потомстве.

Анализ различных вариантов скрещивания показывает, что генетическая обусловленность признаков шишек и семян определяется главным образом материнскими деревьями. Влияние материнских деревьев в отношении длины шишек составляет 61,3 %, диаметра шишек — 57,4 %. Комбинации различных родительских деревьев по качеству семян значительно различаются. К резкому снижению полнозернистости семян (28 %) привело самоопыление. Инбридинг привел к прекращению развития

эмбрионов и образованию рецессивных летальных и полуметальных генов. Определен общий груз этих генов. Установлено, что в условиях Прибалтики одно растение дугласии в среднем носит 13 летальных эквивалентов, а 98 % потомства самоопыления будут гомозиготны по меньшей мере с одной из 13 рецессивных аллелей.

Высота гибридных сеянцев по вариантам скрещивания весьма изменчива, коэффициент вариации колеблется от 14,2 до 29,9 %. Депрессия инбридинга у дугласии по высоте составляла для потомства самоопыления 25,4 %, что весьма близко к теоретически ожидаемому результату. В США на основании опытов по самоопылению дугласия отнесена к группе древесных пород, у которых инбридинг наиболее резко сказывается на росте потомства и урожае семян [109]. В опытах ЛатНИИЛХПа, используя метод ранжирования, дана также оценка комбинационных способностей при гибридизации дугласии по основным результативным признакам.

Следует заключить, что при осуществлении различных способов гибридизации (проводя скрещивание между разновидностями, климатипами, между специально отобранными родителскими деревьями с высокой комбинационной способностью) возможно получить высокопродуктивный гибридный материал сеянцев дугласии для массового его использования в лесных культурах. Этот метод наряду с плюсовой селекцией дугласии, отбором лучших ее климатипов может создать прочную базу селекционного семеноводства данного вида.

В последние десятилетия в ряде стран начались мероприятия по организации улучшенного семенного хозяйства дугласии. В Канаде такая программа реализуется уже с 50-х годов. По общепринятым принципам отбирают лучшие насаждения (рекомендуемый возраст 70—80 лет), где выявляют плюсовые деревья. Путем их вегетативного размножения создают клоновые семенные плантации. Такие же плантации заложены в западных штатах США (Вашингтон, Орегон). Лесосеменные плантации дугласии заложены и в регионах интродукции дугласии в СССР, Швеции, Италии, ВНР, и других странах.

В нашей стране клоновые лесосеменные плантации дугласии на сравнительно небольших площадях созданы в Украинской, Литовской и Латвийской республиках. Плюсовые деревья отбирают по общепринятым принципам.

Главное внимание при отборе должно уделяться форме и высоте ствола. Следует отметить, что прямостоятельность у дугласии оказалась в значительной мере генетически контролируемой. Некоторые зарубежные специалисты иногда меньше внимания уделяют оценке деревьев в отношении урожая шишек. По нашему мнению, этот критерий является одним из важнейших и по нему рекомендуется оценка и браковка клонов в уже созданных лесосеменных плантациях. Требования по отношению

к устойчивости против заболеваний и вредителей пока имеют больше профилактический характер.

По технологии, разработанной в ЛатНИИЛХПе, прививку дугласии проводят в покрытых полиэтиленовой пленкой теплицах. Подвой выращен в полиэтиленовых, наполненных субстратом из торфа, цилиндрах. Используется способ прививки сердцевинной на камбий, приживаемость прививок очень хорошая (95—100 %). В более мягких условиях произрастания на Украине приживаемость 95 % достигнута при прививках дугласии в открытом грунте.

Для закладки семенных плантаций рекомендуются почвы повышенного плодородия. Следует избегать таких мест, где угрожает опасность повреждения побегов, а также цветков заморозками. Расстояния между деревьями в связи с незначительным распространением пыльцы не должны быть более 5×5 м [109]. Так как дугласия подобно ели в первые годы слабо плодоносит, в плантациях следует применять методы стимулирования цветения.

В опытах по проверкам дугласии в Латвии выяснено, что существуют выраженные генотипические различия материнских деревьев, которые в известной степени передаются потомству. С пятилетнего возраста появляется существенная корреляция между приростом материнских деревьев и полусибсов ($r = 0,62—0,69$).

С увеличением возраста у растений дугласии наблюдается увеличение дисперсии межсемейной фенотипической вариабельности. В трехлетнем возрасте при 10 %-ном положительном межсемейном отборе получена относительная эффективность 29—51 %. Наилучший эффект достигается при комбинированном индивидуальном и межсемейном отборе.

В лесосеменных плантациях дугласии должны быть представлены те ее разновидности, которые рекомендованы для данных условий произрастания. Так, для массового размножения в Эстонской ССР предназначается серая дугласия, в Латвийской ССР — зеленая и серая, а дальше к югу — в центральных районах РСФСР и на Украине в основном рекомендуется только зеленая дугласия. Сизая разновидность больше рекомендуется для декоративных целей при осуществлении мероприятий по зеленому строительству.

В пределах соответствующих разновидностей очень большое значение имеет отбор наиболее продуктивных климатипов для данных условий произрастания. Такие исследования осуществляются как в естественном ареале, так и в районах интродуцирования, в том числе и в СССР.

Диплоидный набор хромосом у дугласии необычен для семейства сосновых $2n = 26$. В то время как у всех других родов сосновых он составляет 24. Недавно обнаружены анеуплоидные формы дугласии ($2n = 27$). Они имеют вид карликов [109].

IV.6. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ДУБА

Род *Quercus* — наиболее многочисленный в семействе *Fagaceae* и в настоящее время представлен приблизительно 600 видами и разновидностями. Большинство видов сосредоточено в Северной и Центральной Америке, Восточной Азии и Средиземноморье. В СССР естественно произрастает 19 видов и 43 вида интродуцировано. В европейской части СССР широко распространены 2 вида дуба, являющиеся важными лесообразующими породами: дуб черешчатый (*Q. robur* L.) и дуб скальный (*Q. petraea* Liebl.). В Закарпатской обл., кроме этих двух видов, имеются небольшие местонахождения дубов пушистого (*Q. pubescens* Willd.), многоплодного (*Q. policastra* Schur.), Далешампе (*Q. dalechampii* Ten.), бургундского (*Q. cerris* L.). Более широко дуб пушистый распространен в Молдавии. Здесь же встречается дуб Фраинетто (*Q. frainetto* Ten.). На Кавказе естественно произрастают дубы крупнопольниковый (*Q. macranthera* F. et M.), имеретинский (*Q. imeretina* Stev.), эруколистный (*Q. erucifolia* Stev.), длинноножковый (*Q. longipis* Stev.), ножкоцветный (*Q. pedunculiflora* C. Koch), Гартвиса (*Q. hartwissiana* Stev.), каштанolistный (*Q. castanefolia* C. A. M.), понтийский (*Q. pontica* C. Koch), араксинский (*Q. agraxina* (Trautv.) Crossh.), Воронова (*Q. woronowii* Maleev), пушистый, скальный, черешчатый и др. В Крыму — дуб пушистый, скальный, черешчатый. На Дальнем Востоке аборигенными видами являются дуб монгольский (*Q. mongolica* Fisch.) и зубчатый (*Q. dentata* Thunb.), распространенные в южной части Приморского края по побережью Японского моря.

Дуб черешчатый. Самый широкий ареал имеет дуб черешчатый, или обыкновенный, летний. Северная граница его ареала проходит около Ленинграда, Тихвина, южнее Вологды, до Кирова, Перми, за Урал не переходит. Восточная граница идет по западному склону Урала, по р. Урал до Волгограда. На юге дуб заходит в северную часть степи, образуя байрачные леса. По поймам рек опускается до Азовского и Черного морей. Широко распространен на Кавказе и в Крыму.

Дуб черешчатый — одна из основных лесообразующих пород лесостепи. Он отличается средней требовательностью к почвенному плодородию, высокой засухоустойчивостью, морозостойкостью, солеустойчивостью. Наибольшей производительности достигает на темно-серых и серых оподзоленных суглинках, деградированных черноземах. Самые ценные дубовые леса сосредоточены на Волыни, в Подолии, Белоруссии, лесостепной части Украины, Центральной черноземной полосе европейской части СССР. Лесорастительный оптимум находится в D_2 , но может произрастать и в бедных суббореальных условиях В. К характерным экологическим особенностям дуба черешчатого относится

его высокое светолюбие. Обладает очень ценной с высокими физико-механическими свойствами древесиной, широко используемой в строительстве, мебельном, паркетном, бочкотарном производствах и др. Высокое содержание дубильных и других химических веществ делает его ценной породой для химической переработки. Дуб черешчатый — главнейшая порода для полезного лесоразведения в тяжелых условиях степи.

Широкий географический и особенно экологический ареал произрастания дуба черешчатого говорит о его большой пластичности. Дуб черешчатый отличается исключительно большим полиморфизмом, образует множество форм — географических, экологических, фенологических, морфологических. Многочисленные исследования показали, что в пределах своего ареала дуб под влиянием разнообразных климатических условий произрастания образует климатические формы. Климатические расы на уровне подвидов у дуба черешчатого не выделены. Климатических экотипов выделено много. В основу их выделения положены исследования географических культур. Первые географические культуры дуба в 1877 г. были заложены в Германии Киницем. Э. Ромедер, Г. Шенбах [114], обобщая данные исследований, пришли к выводам о характере различий по продуктивности, ритму роста, форме ствола и кроны, фенологии, устойчивости к болезням. Климатипы из районов с теплым морским климатом менее морозоустойчивы, более склонны к образованию водяных побегов и поражению мучнистой росой.

В России первые географические культуры дуба были заложены В. В. Огиевским в 1910—1916 гг. в «Тульских засеках». В 1950 г. такие культуры закладываются в Шиповом лесу М. М. Вересиным; в 1951—1954 гг. под руководством А. С. Яблокова в Московской обл. (Пушкинский опытно-показательный лесхоз), Башкирской АССР (Давлекановский лесхоз), Воронежской обл. (Воронцовский лесхоз), Краснодарском крае (Армавирский лесхоз) и Калмыцкой АССР (Элистинский лесхоз); в 1954—1958 гг. в Курской обл. (Центрально-Черноземный заповедник) А. М. Шутяевым; в 1964 г. в Винницком лесхозе Д. Д. Лавриненко; в 1967 г. в Велико-Анадольском лесхозе В. Б. Лукьянцем; в 1975 г. в Краснодарском крае и Дагестанской АССР Л. М. Зубаревой. В 1977—1978 гг. по единой союзной методике создается сеть географических культур (21 культура), охватывающая весь ареал дуба в СССР.

Наиболее тщательные и долговременные исследования культур проведены в Центрально-Черноземной обл., Белоруссии, лесостепной части УССР, в Краснодарском крае, Ростовской обл. [38, 66, 69, 82 и др.]. Культуры, созданные из желудей северо-восточных и восточных климатипов в Воронежской обл., отличаются устойчивостью и прямоствольностью, но рост их значительно отстает от роста местных дубков. Западные климатипы имеют хороший рост, но неустойчивы к неблагоприятным

условиям и по качеству значительно хуже местных [63, 69, 122, 139]. Плохо растут и имеют низкие качественные показатели южные климатипы (Дагестанская и Чечено-Ингушская АССР). Не отличаются также высокими количественными и качественными показателями культуры из семян Литовской ССР, Татарской и Башкирской АССР, Краснодарского и Ставропольского краев, Московской, Ярославской, Оренбургской, Куйбышевской, Ленинградской, Новгородской, Свердловской, Донецкой, Днепропетровской, Херсонской и Закарпатской областей.

В противоположность данным о том, что северные климатипы сосны начинают свой рост раньше местных и южных, у дуба климатипы северного происхождения начинают вегетацию позже и оканчивают раньше местных и южных, образуют меньше летних приростов, отстают в росте от местных (по Е. И. Еньковой и А. М. Шутяеву). Различна степень морозоустойчивости климатипов дуба: число дубков с подмерзающими верхушечными побегами увеличивается от северных и восточных климатипов к западным и южным. Неоднозначна и реакция дубков различного происхождения на засуху. Менее сильно на засуху реагируют климатипы северные и северо-восточные. Засухоустойчивость культур увеличивается с северо-запада на юго-восток.

Исследования 30—40-летних географических культур дуба в лесостепи Украины (Тростянецкий лесхозаг Сумской обл.) показали, что в условиях нагорной дубравы украинской левобережной лесостепи хорошо растут дубки местного происхождения, существенно хуже (на 1—2 класса бонитета) — климатипы из северо-западных и ряда центральных областей РСФСР, Прибалтийских республик, из Чувашской, Татарской, Башкирской АССР, Ульяновской обл. Несколько лучшим ростом по отношению к местным отличаются культуры из семян Черкасской, Запорожской и Кировоградской областей. Высокими качественными показателями древостоя отличаются культуры из Белорусского и Украинского Полесья. Результаты исследований украинских географических культур дуба свидетельствуют о том, что на территории европейской части СССР произрастает не менее 14 климатических экотипов дуба [66].

В Белоруссии на основании изучения географических культур выделено 9 климатипов дуба. Наиболее интенсивным ростом отличаются дубы белорусского южного происхождения; для северо-западного происхождения характерен замедленный рост.

В Краснодарском крае в географических культурах под Армавиrom лучше местного степного экотипа растут воронежский и харьковский климатипы; на уровне местного — винницкий, брянский, брестский, саратовский и предгорный краснодарский; хуже местного — куйбышевский, ростовский, рязанский, оренбургский, волгоградский. Значительные различия здесь уста-

новлены в связи с типами условий местопроизрастания и фенологическими формами материнских насаждений [122, 139].

В географических культурах Ростовской обл. низкой сохранностью, продуктивностью и низким качеством стволов отличались варианты из местных байрачных и пойменных местоположений. Лучшими были варианты из Сумской, Гомельской, Воронежской областей и района г. Майкопа.

Таким образом, не всегда местные климатические экотипы имеют лучший рост и состояние, хотя общая закономерность преимущественного роста и лучшего состояния местных форм имеется. Отклонения от нее чаще всего, по-видимому, связаны с недоучетом эдафических форм или эдафических экотипов. У дуба черешчатого они хорошо прослеживаются.

М. М. Вересин [82] выделяет 5 экологических форм дуба: 1) пойменная форма — насаждения пойменных дубрав; 2) боровая форма, произрастающая в суборевых насаждениях вместе с сосной во 2-м ярусе; 3) нагорная форма, образующая насаждения высокого качества в нагорных дубравах; 4) тальвеговая форма, произрастающая по широким тальвегам и делювиальным шлейфам глубоких оврагов на влажных почвах; 5) солонцовая форма образует низкокачественные древостои (V бонитет) по опушкам солонцовых полей в нагорных дубравах.

Наиболее ценна нагорная форма, которая характеризуется засухоустойчивостью, хорошей энергией роста, прямоствольностью. И. Н. Лигачев для условий Северного Кавказа выделяет 4 эдафотипа дуба: долинный, равнинный, нижнегорный и горный.

Многими исследователями было установлено влияние типов условий местопроизрастания и типов леса на рост, состояние, качество стволов, устойчивость насаждений дуба черешчатого при изучении географических и экологических культур [11, 63, 66, 69, 82, 96, 122, 139 и др.].

Наибольший интерес представляют исследования экологических культур В. Б. Лукьянца. Он доказал, что в условиях нагорной дубравы Воронежской обл. имеют лучший рост и наибольшую продуктивность культуры из осоковой дубравы. Слабым ростом характеризуются культуры из пойменной дубравы. Культуры из суборевой и солонцовой дубрав занимают промежуточное положение. По качеству стволов в этих условиях лучшие показатели имеют культуры из снытевой дубравы; худшие — из пойменных типов.

При выращивании экологических культур в пойменных условиях различия в росте различных происхождений выражены слабее и разница в бонитетах нагорного и пойменного экотипов составляет 0,3 класса. Лучшим ростом и качеством стволов в морозобойных местоположениях отличается поздний нагорный дуб.

Следует отметить, что влияние типов условий местопроизрастания, типов леса на рост и состояние культур стало превалировать лишь к 23-летнему возрасту. Краткий анализ (выводы) по работам А. М. Шутяева (Краснодарский край, Ростовская обл.) показывает, что в степной зоне Краснодарского края (количество осадков 450—500 мм) лучший рост имеют культуры из желудей наиболее продуктивных свежих нагорных дубрав Волгоградской, Саратовской, Воронежской, Винницкой и других областей, расположенных ниже южной границы лесостепи или в ее южной части.

Для зоны с большим количеством осадков (550—710 мм) желуди следует завозить из нагорных дубрав центральной лесостепи, северных районов левобережья СССР, Белоруссии. В степных районах можно использовать желуди из предгорных дубрав до 400—500 м над ур. м. Пойменные насаждения не должны использоваться. Для насаждений Ростовской обл. А. М. Шутяев рекомендует использовать желуди позднего дуба из свежих дубрав Сумской, Гомельской, Воронежской областей и предгорных дубрав в районе г. Майкопа.

На основании исследований географических и экологических культур было разработано несколько схем лесосеменного районирования дуба. М. М. Вересин выделил в европейской части СССР пять географических форм дуба черешчатого и соответственно 5 лесосеменных районов: западная — Белоруссия и большая часть Украинской ССР; центральная — Калужская, Тульская, Рязанская и Горьковская области, Чувашская АССР; восточная — Татарская АССР, Башкирская АССР, Куйбышевская обл.; юго-восточная — главным образом островные дубравы Курской, Воронежской, Саратовской, Пензенской областей; северная — северная часть ареала севернее Москвы. Использовать желуди М. М. Вересин рекомендует главным образом в пределах выделенных районов.

С. А. Ростовцевым было выделено 10 климатипов: северо-западный — Литовская ССР, Ленинградская, Новгородская, Псковская, Калининградская, Витебская, Могилевская, Гродненская, западная часть Смоленской, северная часть Минской областей; северный — Горьковская, Костромская, Московская, Калужская области, северные части Рязанской и Тульской, восточные части Брянской, Смоленской и Калининской областей, западная часть Мордовской АССР; северо-восточный — Чувашская, Марийская, Удмуртская, северная часть Татарской и северо-западная часть Башкирской АССР, южная часть Кировской и юго-западная Пермской областей; западный — Волинская, Брестская, Гомельская, Ровенская, Львовская области, северные части Житомирской и Киевской, западная часть Брянской и северо-западная Черниговской областей; юго-западный — Закарпатская, Львовская, Ивано-Франковская, Хмельницкая, Винницкая, Черкасская, Сумская, Полтавская, Черниговская области, южные части Житомирской, Киевской, Черниговской, северные — Харьковской, Кировоградской областей и Молдавская ССР; цент-

ральный — Курская, Орловская, Белгородская, Липецкая, Тамбовская, Воронежская, Пензенская области, правобережные части Ульяновской и Куйбышевской, северо-западная часть Саратовской, южные части Брянской, Тульской и Рязанской областей, восточная часть Мордовской и южная — Чувашской АССР; восточный — заволжские дубравы Ульяновской, Куйбышевской, Саратовской, Оренбургской областей, южной части Татарской и западной части Башкирской АССР; южно-украинский — байрачные дубравы Кировоградской, Днепропетровской, Запорожской, Донецкой и южной части Ворошиловградской областей; юго-восточный — байрачные и пойменные дубравы Ростовской, Волгоградской, южной части Воронежской и Саратовской областей; южный-предгорный — предгорья Крыма и Кавказа.

Основные правила переброски желудей согласно этой схеме лесосеменного районирования — использование желудей в пределах каждого климатипа и из ближайших половин смежных районов с близкими почвенно-климатическими условиями.

М. М. Вересин [11] для южных центрально-лесостепных и прилегающих к ним лесостепных районов рекомендует собирать и использовать желуди отдельно, не менее чем по четырем группам типов леса: 1) нагорные свежие и переходные к влажным дубравы, лучшие судубравы; 2) нагорные и байрачные сухие дубравы; 3) пойменные влажные и сырые дубравы; 4) дубняки на песках левобережий, сменившие сосну (временные типы). Желуди первой группы рекомендуются для создания высокопродуктивных промышленных дубрав, желуди остальных групп — в основном для защитного лесоразведения в соответствующих лесорастительных условиях. А. М. Шутяев для нагорной дубравы Курской обл. и смежных с ней областей считает допустимым перемещение желудей (при отсутствии местных) на север до 300 км, юг — до 200, запад — 400—500, восток — 600 км.

В лесостепную Украину допускается завоз семян с севера — до 300 км, с юга — до 200, с востока — до 600 и с запада — до 400 км [66].

В настоящее время составлено лесосеменное районирование дуба черешчатого для всего ареала этой породы с учетом результатов исследований географических культур последних лет. На территории СССР выделено 33 географических климатипа дуба:

ленинградско-вологодский, вологодско-пермский, псковско-новгородский, ярославско-горьковский, удмуртско-марийский, калининградский, латвийско-литовский, восточно-белорусский, калужско-горьковский, чувашско-татарский, башкирский, красноуфимский, припятско-неманский, карпатский, прикарпатский лесостепной, приднепровский, курско-воронежский, тамбовско-мордовский, заволжский степной, днепровский степной, приволжско-донской, предкавказский, крымский, бело-лабинский (краснодарский), терский (центрально-кавказский), дагестан-

ский, заволжский лесостепной, приволжский, закарпатский, анапо-пшишский, сочинский, колхидский, куро-алазаньский.

Основным принципом при создании дубовых культур является использование в первую очередь местных (своего хозяйства) желудей или из других хозяйств, относящихся к одному климату. При отсутствии урожая в дубовых насаждениях данного климата, как и в отдельных климатах, ввиду низкого качества насаждений допускается использование желудей из соседних климатов с учетом допустимой дальности перемещения. Желуди, как правило, должны заготавливаться в высокопродуктивных насаждениях с учетом соответствия типов леса и фенологических форм.

В горных районах учитываются высотно-экологические пояса. Градация высотных экотипов устанавливается через 400—500 м. У дуба черешчатого, как ни у одной другой древесной породы, резко выделяются фенологические формы. Впервые эти формы были описаны В. М. Черняевым в 1858 г. и названы: ранняя форма — *f. praesox Czern.*, поздняя — *f. tardiflora Czern.* Морфологически эти формы отличаются незначительно, но по времени листораспускания и цветения различия значительны. В районах лесостепи они достигают 1,5—4 недель [61, 60, 107, 108, 38, 40, 44, 54 и др.]. Для дубрав Винницкой обл. промежуток времени между распусканьем листьев самых ранних и самых поздних форм достигает 35—47 дней [66]. На Северном Кавказе этот промежуток составляет 18 дней [68]. Еще менее значительную разницу (в пределах недели) отмечает для «леса на Ворскле» С. Н. Карандина. В лесах Чувашии форм по листораспусканью не было выявлено, но по срокам сбрасывания листьев они отмечены.

Между крайними фенологическими формами дуба существуют многочисленные переходы [68, 100]. Это позволяет производить более дробное деление на фенологические формы, что очень важно для создания семенных плантаций. Рыльца цветков дуба способны успешно воспринимать пыльцу всего лишь 4—5 дней [107]. Этот срок должен быть критерием для подбора плюсовых деревьев при создании семенных плантаций. На листораспусканьи в сильной степени сказываются погодные условия года. При поздней весне сроки листораспускания поздней и ранней форм могут сильно сближаться. Многочисленными исследованиями доказаны наследственные основы фенологических форм [63, 66, 69, 107].

Фенологические формы дуба черешчатого имеют хорошо выраженную приуроченность к определенным лесорастительным условиям [38, 44, 63, 66, 107, 108, 128 и др.]. Ранняя форма в нагорной дубраве растет по возвышенным, сухим, сильно дренированным местоположениям, на почвах с различной степенью солонцеватости. Поздняя форма приурочена к более богатым и влажным местообитаниям. По дну и нижним склонам балок,

где имеется угроза заморозков, произрастает только поздняя форма. В восточной части лесостепи, где заморозки отмечаются и на водоразделах, приуроченность фенотипов несколько иная; здесь поздний дуб появляется на плато.

С. С. Пятницким [108] для условий лесостепи УССР было выделено 4 фенотипические формы дуба черешчатого: ранораспускающаяся нагорных дубрав; ранораспускающаяся пойменных местоположений; позднеораспускающаяся нагорных дубрав и позднеораспускающаяся суборевых условий. Такие же формы в Воронежском заповеднике выделил В. В. Иевлев [44]. Установлено, что ранняя нагорная форма по сравнению с поздней нагорной отличается большей ксерофитностью, менее требовательна к почвенному плодородию. Засухоустойчива и малотребовательна к почвам также суборевая позднеораспускающаяся форма. Наоборот, влаголюбие характерно для пойменной ранораспускающейся формы [38, 74, 107 и др.].

В Белоруссии экология ранней и поздней форм дуба несколько иная. Поздняя форма отличается большим теплолюбием и распространена в основном в южной части республики. Она менее требовательна к влажности почвы и успешно растет на повышенных элементах рельефа с более бедными, относительно сухими, хорошо аэрируемыми почвами. Отличается полндревесностью, прямизной стволов, меньшей повреждаемостью раком. Ранняя форма превосходит позднюю во всех пойменных типах леса.

Изучение физико-механических свойств показало, что в условиях нагорной дубравы Шипова леса и Теллермановского массива свойства древесины поздней формы выше, чем ранней. В тяжелых условиях солонцеватой дубравы преимущество приобретает ранняя форма дуба (по В. К. Ширнину и Е. И. Еньковой). Для Воронежского заповедника В. В. Иевлев [44] отмечает лучшие физико-механические свойства древесины у раннего дуба (на 10—14 %). У дуба черешчатого хорошо изучены морфологические формы.

В нашей стране В. Н. Андреевым [3] было выделено 55 морфологических форм: по длине плодоноса — очень короткий, короткий, средний, длинный; по опушению листа — голый, короткоопушенный, длиннорасчлененный, по расчлененности листа — почти цельнокрайний, коротколопастный, лопастный, глубокоразрезанный; по форме лопастей — округлые, острые; по форме листовой пластинки — курчавая, капюшонovidная; по основанию листа — глубокоушковидное, ушковидное, клиновидное; по длине листового черешка — короткий, длинный; по величине листа — маленькие, средние и большие; по окраске листьев — бело-пестрая, желтая или светловатая, желто-пестрая, красная; по особенностям плюски — плоская, деревянистая; по характеру плода — крупный, часто бочковидный, узкий длинный, короткий яйцевидный, маленький округлый; по срокам листорас-

пускания — раннее и позднее; по форме кроны — пирамидальная, шарообразная, плакучая; по древесине — твердая и мягкая розовая.

П. С. Погребняком [100] в Тростянецком лесхозе было выделено 13 морфологических форм дуба: типичная, рассеченнолистная, крупнолистная, остролистная, многолопастная, листья с тупыми лопастями, кожистыми листьями, светло-зелеными листьями, пурпурнолистная, с клиновидным основанием листа, с коротким плодоносом, с длиной плодоноса 6—12 см, с длиной плодоноса 12—25 см. В этих же насаждениях А. С. Мачинский [74] выделил 12 морфоформ.

С. Я. Соколов [29] перечисляет следующие декоративные формы: со свисающими ветвями, пирамидальной кроной, линейными листьями, мелкими почти цельными листьями, ланцетными неправильными лопастями, листьями узко-обратнояйцевидными с вверх направленными лопастями, глубоколопастными листьями, листьями при распускании красными, потом зелеными, темно-пурпуровыми, с белой каймой, листьями, имеющими желтые и белые полосы, желтоватыми, белопятнистыми, с коротким плодоносом.

В южной левобережной лесостепи по характеру листовых пластинок А. Н. Кривошея выделил 22 формы, из которых наиболее производительной оказалась остролистная — *f. acutifolia* Bechst. Для правобережной лесостепи выделяется своей продуктивностью узколистная форма [8]. По величине желудей описаны крупноплодная, средне- и мелкоплодная формы [3, 26, 66, 69 и др.].

В ряде популяций дуба отмечена положительная корреляция между крупностью желудей и быстротой роста: крупноплодные деревья представлены в насаждениях преимущественно I и II классами роста. Мелкоплодная форма имеет до 80 % деревьев с моноподиальным и смешанным типами ветвления, отличается большей засухоустойчивостью по сравнению с крупноплодной формой [69].

Установлена связь между формой грубой корки и быстротой роста; деревья с гребенчатой груботрещиноватой корой отличаются более интенсивным ростом. Из выделенных форм по характеру кроны [64] наиболее продуктивны деревья с метловидными и овальными кронами.

Семеноводство дуба целесообразно развивать в двух направлениях: популяционное и клоновое плантационное. В основе популяционного семеноводства должно лежать использование плюсовых насаждений, а клонового плантационного — использование плюсовых деревьев. Крупные семена (возможность сбора их с земли) позволяют широко использовать плюсовые насаждения, создавать на их базе постоянные лесосеменные участки и таким образом, сохраняя популяционную структуру уникальных лесных группировок, создавать в соответствующих



Рис. 16. Клоновая семенная плантация дуба черешчатого в Винницком лесхоззаге УССР. Фото В. И. Белоуса

типах условий местопроизрастания новые высокопродуктивные леса.

При развитии клонового семеноводства, помимо соблюдения типологического принципа при создании семенных плантаций, важнейшим условием является правильное использование фенологических форм: на каждой клоновой плантации должны быть размножены плюсовые деревья одной фенологической группы.

До последнего времени клоновые плантации дуба (рис. 16) создавались путем прививки специально созданных подвойных или обычных производственных культур. Недостатком этих способов является не всегда высокая приживаемость черенков и сохранность привоев на открытом воздухе и в связи с этим необходимость многократных дополнительных прививок.

Опыты УкрНИИЛХА последних лет (П. И. Молотков, Н. И. Давыдова, О. И. Свердлова) показали перспективность создания плантаций посадкой привитых саженцев с закрытой корневой системой. При этом способе прививки осуществляют в холодных теплицах на саженцах дуба с закрытой корневой системой, которые за год до прививки были отобраны и пересажены из питомника в полиэтиленовые мешки размером 15×

×35 см, заполненные субстратом: $\frac{1}{3}$ гумусной земли, $\frac{1}{3}$ песка и $\frac{1}{3}$ торфа.

Из способов прививки лучший — прививка в мешок. При этом способе прививку проводят весной в период интенсивного сокодвижения, когда на подвоях начинается рост побегов [54, 63, 108 и др.]. В центральных европейских районах СССР прививать дуб зимними черенками можно до начала июля.

Удовлетворительные результаты могут быть получены при прививке зелеными черенками. В этом случае в качестве привоя используются зеленые черенки из одревесневшего первого прироста. Они заготавливаются непосредственно в день прививки. Лучшее время таких прививок — начало второго прироста. Если в качестве подвоя используются 1—2-летние сеянцы, т. е. с небольшими диаметрами, можно с успехом применять способ улучшенной копулировки.

Уход за прививками дуба заключается прежде всего в регулярном удалении поросли на подвое ниже места прививки, своевременном снятии мешочков, ослаблении и снятии обвязки, подвязывании прививок с большими приростами к колышкам во избежание их поломок, в борьбе с мучнистой росой, вредителями.

При необходимости может применяться зимняя прививка дуба (по В. И. Белоусу). Заготовленные осенью в питомнике сеянцы сохраняют в семенохранилищах в прикопке или в увлажненных опилках при температуре 0—2°C. В феврале их прививают (в теплице при температуре 16—20°C) способом улучшенной копулировки. Можно использовать также способы вприклад и в расщеп. После прививки сеянцы в течение 2—3 недель должны находиться в ящиках с влажными опилками в теплице (теплая стратификация). Затем следует холодная трехнедельная стратификация при температуре 0—2°C и примерно в середине апреля пересадка на плантацию. Надземную часть прививок закрывают полиэтиленовыми мешочками.

В. И. Белоус считает одним из условий успеха создания клоновых плантаций дуба соответствие фенологических форм подвоя и привоя [8]. Результаты исследований других авторов [73 и др.] говорят о том, что это требование не столь обязательно.

Перспективным методом селекции дуба является гибридизация. Первые естественные гибриды дуба были обнаружены в середине XVIII столетия. В Филадельфии в 1750 г. был найден дуб, получивший впоследствии название «Бартрамов», который в 1810 г. был описан Мишо как *Q. heterophilla*. Родителями его считаются дубы иволистный и северный.

В 1765 г. обнаружен гибрид между дубом бургундским и пробковым («Люкомбов дуб»). Гибриды между этими видами имеются в большом количестве в Испании, Италии, на юге Франции — × *Q. hispanica* Lam. или × *Q. pseudosuber*

Santi. Известны естественные гибриды между дубами черешчатым и скальным. По данным В. И. Белоуса, гибридные формы дубов черешчатого и скального отличаются повышенной продуктивностью. Они превосходят наиболее продуктивные деревья дуба черешчатого в среднем на 29 % [8]. Отобранные для последующей селекции 27 деревьев гибридных форм превосходят средние показатели насаждений по высоте на 15 %, по диаметру на 42 % и объему на 125 %. В настоящее время в литературе известно 108 спонтанных гибридов дуба.

Впервые искусственная гибридизация дубов успешно была проведена М. Ключем в 1845 г. В дальнейшем небольшое количество гибридных растений было получено при скрещивании дубов иволлистного и серповидного, скального и черешчатого, виргинского и лировидного, виргинского и малого, виргинского и двуцветного, малого и белого, каменного и пробкового. В Советском Союзе первые работы по искусственной гибридизации были проведены А. И. Колесниковым в 1932 г. и получены гибриды от скрещивания дубов черешчатого и крупноплодного. Полученные гибриды отличались быстрым ростом.

Наиболее широко исследования по гибридизации дуба были проведены С. С. Пятницким. Им, начиная с 1937 г., было осуществлено 47 комбинаций скрещиваний и получено 13 674 гибридных желудей [107]. Для гибридизации использовались дубы: черешчатый, крупнопыльниковый, крупноплодный, белый, северный, горный, пробковый, пирамидальный. Научно обоснованный подбор пар, тщательность работ позволили получить высокий процент гибридных желудей (в отдельных комбинациях он достигает 50—60 %). Из полученных желудей выращены сеянцы 20 гибридных форм. Наиболее ценными оказались 4 формы, позже названные автором дубами Высоцкого, Тимирязева, Мичурина и Комарова. В качестве материнского дерева для всех форм был взят дуб крупнопыльниковый, в качестве отцовских соответственно дубы обыкновенный, крупноплодный, красный и белый. У дубов Тимирязева, Мичурина, Комарова преобладают морфологические признаки материнские, у дуба Высоцкого отцовские. Ряд признаков имеет промежуточный характер. Есть и новообразования [107]. Все четыре гибрида хорошо плодоносят и дают полноценные желуди. Это позволило создать многочисленные экспериментальные участки из F_2 и F_3 гибридов в различных лесорастительных районах Украины и за ее пределами. Их исследование показало, что обычно все гибридные формы по интенсивности роста несколько отстают от местного дуба черешчатого, но являются вполне устойчивыми в тяжелых лесорастительных условиях степи на обыкновенных и южных черноземах и могут быть рекомендованы для полезащитного лесоразведения.

По интенсивности роста выделяются дубы Высоцкого (рис. 17) и Комарова. Высокой декоративностью обладают



Рис. 17. Гибридный дуб
Высоцкого 10-летнего
возраста на плантации
Даниловского опытного
лесхоза УкрНИИЛХА.
Фото И. Н. Патлая

дубы Комарова, Тимирязева и Мичурина [6, 66]. Гибридные формы от скрещиваний дуба пробкового с дубами черешчатым, крупнопыльниковым, красным имеют матроклинный характер. В условиях Закарпатья они, так же как и дуб пробковый, не отличаются морозоустойчивостью, ежегодно сильно подмерзают и растут в виде кустов.

А. С. Яблоков [143] сообщает о работах по скрещиванию вечнозеленого дуба пробкового с листопадным дубом изменчивым. Работы проводились на СочНИЛОС. Гибридные сеянцы уже с первых лет жизни оказались более зимостойкими и быстрорастущими по сравнению с родительскими видами.

Н. А. Коноваловым в 1940 г. получены гибриды между дубом черешчатым и крупноплодным, Гартвиса, красным, шарлаховым. В Грузии В. Г. Андроникашвили скрестил дуб крупнопыльниковый с дубами длинночерешковым, имеретинским, Гартвиса. Гибриды значительно превосходили по высоте и диаметру контрольные растения.

На Камышинском опорном пункте ВНИАЛМИ в 1955 г. были получены гибриды от скрещиваний дуба черешчатого с красным и монгольским дубами [91]. Гибриды дуба черешчатого и дуба красного в 1,5 раза превышают контроль по вы-

соте. Во втором поколении эти гибриды сохраняют повышенную интенсивность роста и устойчивость к неблагоприятным условиям внешней среды. На Боярской ЛОС под Киевом в 1971 и 1972 гг. получены гибриды от скрещиваний дуба северного с дубом иволлистным, крупноплодного с обыкновенным и грузинского с дубом Гартвиса, соответственно они названы дубами боярским, украинским и киевским. Все они отличаются быстротой роста, а первые два и устойчивостью к неблагоприятным факторам среды. Дуб — одна из наиболее перспективных пород для гибридизации.

Дуб скальный. Дерево первой величины (высотой до 29—30 м). По морфологическим признакам близок к дубу черешчатому, хотя имеет некоторые отличия по форме кроны, коре, листьям, плодам. В СССР распространен в Карпатах, Молдавии, Литве, западных областях Украины, на Кавказе, в Крыму. На востоке доходит до Верхнего Буга, среднего течения Днепра и Прута. В Западной Европе — от южной Норвегии и Швеции до северных районов Балканского п-ва, Северной Италии, юга Франции и севера Испании.

Дуб скальный по сравнению с дубом черешчатым более требователен к теплу, более теневынослив, менее требователен к богатству и влажности почвы. В Карпатах поднимается в горы до 600 м над ур. м. Растет на южных склонах, на мелких почвах, подстилаемых вулканическими породами. Максимальную производительность имеет в свежей дубраве D_2 . Может использоваться для защитного лесоразведения в южной степной зоне УССР (Одесская, Николаевская, Херсонская области), Молдавской ССР и в более северных лесостепных областях правобережья УССР. Древесина у дуба скального имеет высокие физико-механические свойства, хорошо обрабатывается и высоко ценится в столярном деле [29].

К подвидам дуба скального В. Н. Андреев [3] относит дубы грузинский и Гартвиса. Более известны они как отдельные виды. Ю. Л. Меницкий предлагает в качестве подвида выделить южноаджарскую расу дуба скального, описанную также как отдельный вид *Q. dshorochensis* (С. Koch.) Menits.

Географические культуры дуба скального имеются в ФРГ, Швейцарии [114], Франции. Под Киевом такие культуры были заложены П. С. Погребняком в 1934 г. Изучение географических культур показывает, что у дуба скального, как и у дуба черешчатого, имеются климатипы. Фенологические формы не выделены.

Морфологические формы многочисленны. В. Н. Андреевым [3] описаны 35 форм, аналогичных формам дуба черешчатого. С. Я. Соколовым [29] отмечены декоративные формы: плакучая; мушмулолистная; листья с 3 неглубокими лопастями; листья с 4 неглубокими лопастями; листья обратнойцевидные с крупными, зубчатыми лопастями; листья яйцевидные с глубо-

кими, иногда зубчатыми лопастями; листья эллиптические, мелкие, глубоко зубчато-лопастные; рассеченнолистная; пестролистная; золотистая; пурпурнолистная.

Семеноводство дуба скального, как и черешчатого, необходимо развивать в популяционном и клоновом плантационном направлениях. Способы прививок, создания плантаций не отличаются от таковых для дуба черешчатого.

Дуб пушистый. Дерево третьей величины, высотой 8—10 м, нередко с извилистым стволом. Молодые побеги, листья и почки густо опушены. В СССР распространен в Молдавии, на Южном берегу Крыма, Черноморском побережье Кавказа, по побережью Каспийского моря в Дагестане и Азербайджане. В Крыму и на Кавказе растет в нижнем приморском поясе, на южных сухих склонах, подстилаемых известняками. В горы поднимается до 500 м над ур. м. Этот вид дуба отличается от двух предыдущих большим светолюбием, засухоустойчивостью. Малотребователен к почве. В Молдавии образует сухие дубравы, так называемые гирицы. В пределах ареала имеются географические формы [29 и др.].

Большой полиморфизм у дуба пушистого проявляется по величине, форме, рассеченности, опушению листовых пластинок [3, 29].

В связи с тем, что высокопродуктивных, хорошего состояния насаждений из дуба пушистого не сохранилось, семеноводство целесообразно развивать на основе отбора лучших форм деревьев и создания клоновых семенных плантаций.

Дуб крупнопольниковый. Достигает высоты 25—30 м. В СССР распространен на Кавказе (Южное и Восточное Закавказье, Дагестан, Талыш). Из всех кавказских дубов наиболее высоко заходит в горы. Растет в средней и верхней горных зонах от 800 до 2500 м над ур. м. В Южном Закавказье является единственной лесообразующей породой. Отличается высокой холодостойкостью и засухоустойчивостью. Не образует летних побегов. Листву сбрасывает заблаговременно до наступления морозов [107]. Леса дуба крупнопольникового занимают самые разнообразные почвы: от почти голых скал до мощных почв глубиной 1,0—1,5 м. Растет на сухих каменистых почвах южных склонов. Имеется в культуре на Украине, в Белоруссии, на Северном Кавказе. Везде хорошо растет и плодоносит [29, 132]. По качеству древесины не уступает дубу черешчатому. Заслуживает более широкого испытания в степных условиях как засухоустойчивая порода.

Выделяются морфологические формы по рассеченности и опушению листовых пластинок. Представляет большой интерес для отдаленной межвидовой гибридизации в качестве материнской особи [107]. Самые ценные гибриды дуба были получены при скрещивании дуба крупнопольникового с другими видами. Семеноводство целесообразно развивать популяционное и клоновое плантационное.

IV.7. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО БУКА

Большая часть видов бука (*Fagus*) сосредоточена на Азиатском континенте — 6 видов, в том числе 5 видов в Китае и Японии. В Европе произрастает 3 вида и в Северной Америке 1. Из

европейских и азиатских видов наибольшее распространение имеет бук европейский (*F. silvatica* L.). Современный его ареал захватывает преобладающую часть Западной Европы. В СССР распространены 3 вида — бук лесной, или европейский; бук восточный (*F. orientalis* Lipsky.) и бук крымский (*F. taurica* Popl). Последний не всегда признается за самостоятельный вид. По своим морфологическим признакам он занимает промежуточное положение между буком восточным и европейским [78]. Бук европейский в нашей стране распространен в западных районах Украины и в Молдавии; бук восточный — на Кавказе, бук крымский в Крыму.

По морфологии и экологии все виды близки. Все они отличаются влаголюбием, не переносят сильных морозов (ниже 35 °С) и поэтому сосредоточены в горных местностях со сравнительно мягким, влажным климатом. При снижении общей суммы осадков ниже 450—500 мм бук не находит благоприятных условий для существования. К почвенному плодородию требователен, наивысшей продуктивностью отличаются буковые леса в грудовых, свежих и влажных типах условий местопроизрастания. Характерной особенностью является его высокая теневыносливость, с которой тесно связаны хорошая естественная возобновляемость буковых лесов и их разновозрастная структура. По сути, все буковые леса в нашей стране имеют естественное происхождение. Культуры бука имеются в Карпатах и на Кавказе на незначительной площади. Эта особенность буковых лесов обеспечила сохранность их формового разнообразия, чрезвычайно важного для селекции. К сожалению, бук в селекционном отношении изучен слабо, хотя исследования в этом отношении были начаты давно.

В 1877 г. в ботаническом саду Мюнхена Кинитцем были заложены первые географические культуры бука европейского из 123 происхождений Германии. В 1950 г. Краль-Урбаном большие опыты закладываются в ГДР и ФРГ. Обобщающие выводы по ним сделали Э. Ромедер и Г. Шенбах [114]. Бук европейский из области с мягкой зимой снижает свою продуктивность в районах с континентальным климатом; потомства с высоких мест произрастания и с северных границ распространения растут медленнее, чем потомства из низинных мест; бук из низинных районов теряет листву позже, чем из высоких местоположений; кривизна ствола обусловлена главным образом генетически. В то же время потомство деревьев с хорошей формой ствола может образовывать плохие стволы, если условия местопроизрастания затрудняют ритм роста.

В 60-х годах опытные культуры бука были заложены в Мукачевском лесокомбинате из семян, собранных в буковых насаждениях Закарпатской обл. на различных высотах над уровнем моря. Уже в стадии сеянцев были выявлены различия в размере сеянцев. На высоте 730 м над ур. м. средняя высота

сеянцев составляла 26,8 см; 845 м — 26,7 см; 945 м — 23,2 см; 1040—1070 м — 19,2 см; 1130—1146 м — 18,4 см. Особенно четко эти различия прослеживаются у сеянцев приполонинской полосы (1040—1146 м над ур. м.), т. е. у верхней границы леса. Буковые древостой здесь имеют наименьшую высоту, стволы деревьев часто кривые суковатые, кроны низко опущены, листовые пластинки и орешки имеют небольшие размеры, высок процент пустых семян. В то же время семенные годы здесь повторяются чаще.

Судя по средним высотам сеянцев, особенности роста деревьев здесь имеют наследственный характер.

В островных буковых лесах Украины (Подоллии) и в Молдавии некоторыми исследователями (Н. Zaralowicz, Ю. Д. Третьяк, J. Modalski, Г. Л. Тышкевич) выделяется подольская разновидность бука европейского, отличающаяся повышенной ксерофитностью и морозоустойчивостью, большим размером листовых пластинок, большим числом пар боковых жилок (8,4 по сравнению с 7,8 в регионе Карпат).

В горных системах большой протяженности формообразующее действие климатических факторов имеет двоякое направление — горизонтальное и вертикальное. В первом случае можно говорить о формировании географических форм, во втором — высотно-экологических. У бука восточного на Северном Кавказе, где буковые леса протянулись полосой на 900 км, М. П. Мальцев выделяет три географические формы бука — кубанскую, терскую и дагестанскую. Существенных морфологических отличий эти формы не имеют, но различаются своей фенологией, особенностями роста, устойчивостью против низких температур и болезней. Это было доказано опытными культурами, созданными в Псебайском лесокомбинате в 1967 г. Лучшим ростом отличалась местная кубанская форма, худшим — дагестанская.

В Закавказье Тбилисским институтом леса выделено 2 географические формы — западногрузинская и восточногрузинская. Западногрузинская начинает вегетацию раньше и отличается более интенсивным ростом.

Высотно-экологических форм бука восточного на Кавказе выделяют 4 — предгорную, среднегорную, высокогорную и субальпийскую. Эти формы отличаются по интенсивности роста, и различия носят наследственный характер. Культуры бука, выращенные из семян предгорий, по росту заметно превосходят культуры, выращенные из высокогорных семян. В то же время они оказались менее устойчивыми против низких температур и болезней. Имеются отличия также в морфологии почек, листьев, семян. Следовательно, можно говорить о наследственно закрепленных признаках буковых насаждений, растущих на разных высотах.

В Крыму Г. И. Поплавская полосу буковых лесов делит на 3 части: нижнюю — 400—600 м над ур. м.; среднюю — 600—1100 м и верхнюю — 1100—1380 м. Наибольшей продуктивностью и качеством стволов отличаются древостой средней полосы.

В Карпатах связь продуктивности с высотно-экологическими поясами четко не прослеживается. И только у верхней границы леса узкой полосой, примыкающей к полонинам, расположены низкостелетные, кривоствольные, неудовлетворительного состояния буковые насаждения. В связи с малым количеством географических и высотно-экологических культур при разработке лесосеменного районирования бука за основу было принято лесорастительное районирование. Ареал бука европейского в СССР разделен на 8 лесосеменных районов: Закарпатский предгорный, Закарпатский центральный горный, Карпатский горный, Прикарпатский предгорный, Львовский островной, Подольский островной, Молдавский горный, Калининградский. В пределах горных и предгорных районов выделены подрайоны, представляющие собой высотно-экологические пояса (полосы), ширина которых составляет 200—300 м по абсолютным отметкам высот над уровнем моря. Перемещения семян допускаются только между соседними районами, а в пределах районов — по подрайонам с одинаковыми высотами над уровнем моря. В Подольский островной район допускается завоз семян из Молдавского района, и наоборот; в Калининградский из Львовского островного.

В Крыму выделен один лесосеменной район с тремя подрайонами. Перемещение семян не рекомендуется за пределы района, чтобы сохранить уникальность бука крымского. Высотные границы перемещения, как и в другие районы, ограничены 200—300 м над ур. м.

Бук восточный на Кавказе (по А. М. Шутяеву) представлен 18 лесосеменными районами: Анапо-Пшишским, Бело-Лабинским, Уруп-Тебердинским, Ставропольским, Терским, Дагестанским, Кубинским, Сочинским, Абхазско-Колхидским, Центрально-Грузинским, Восточно-Грузинским, Алазанским, Шарванским, Аджаро-Колхидским, Южно-Грузинским, Армянским, Карабахским и Талышским. Каждый из районов имеет 2—5 высотно-экологических подрайонов. Перемещение семян, как и для бука европейского, рекомендуется в основном по подрайонам с одинаковыми высотами над уровнем моря между соседними районами. Бук имеет фенологические формы. У бука европейского они были отмечены и изучены К. Домининым, Е. Мюнхом, И. Гейтманеком, И. В. Савельевым и В. И. Камендаром, П. И. Молотковым, Вепас, Д. Велковым; у бука восточного — С. Я. Соколовым, В. А. Поварничины, А. Д. Панцхавой, В. Д. Манджавидзе, М. П. Мальцевым, Н. А. Олисаевым; у бука крымского — Г. И. Поплавской.

Можно считать установленным, что у бука существуют по срокам листораспускания и цветения поздняя, ранняя и промежуточная формы. К определенным условиям местопроизрастания фенологические формы не приурочены. В одном и том же насаждении встречаются деревья всех форм. Как правило, по количеству деревьев преобладает промежуточная форма (80—90 %). Разница в сроках листораспускания в зависимости от погодных условий года может изменяться от 5 до 15 дней. Наиболее резко проявляется разница в годы, когда весна сменяет зиму постепенно. При запоздании весны, а потом бурном ее проявлении разница сглаживается. По наблюдениям М. П. Мальцева [71] на Северном Кавказе, поздняя форма бука восточного сбрасывает листья раньше, чем ранняя, отличается более интенсивным ростом, моноподиальным ветвлением, лучшей формой ствола. Характерные кроны у поздней формы — широкопирамидальная и удлинненно-яйцевидная, у ранней — метельчатая и приподнято-зонтикообразная. В Грузии выявлена большая ксерофитность ранней формы.

Специальные опыты, поставленные в Карпатах и на Северном Кавказе, показали, что фенологические формы бука носят наследственный характер: в культурах преобладают растения исходных форм, но наблюдаются и отклонения. Существование фенологических форм очень важно для вида, его устойчивости, оно очень важно и для селекции. Наблюдения в закарпатских буковых лесах показали, что в отдельные годы поздние формы бука не повреждались заморозками и вредителями, в то время как ранние и промежуточные повреждались, в другие годы, наоборот, сильнее повреждались промежуточные и поздние, а в целом вид сохранял свою устойчивость. Фенологические формы должны учитываться при создании плантаций, лесных культур.

У бука выделяются многочисленные морфологические формы. Ряд исследователей (Г. И. Поплавская, Е. В. Вульф) указывают на более пирамидальную форму у бука европейского по сравнению с буком восточным. Наши наблюдения это не подтверждают. Характерными формами крон бука европейского в молодых насаждениях являются конусовидные и овальные, в старых — зонтичные. Из декоративных форм отмечены: колонновидная, плакучая с широкораспростертыми и ниспадающими ветвями, карликовая пирамидальная, карликовая шаровидная [29]. Dumont Rene описал «бук-земляничник» со стелющимися по земле ветвями. У бука восточного выделяют яйцевидную, метельчатую, колонновидную, приподнято-зонтикообразную, конусовидно-цилиндрическую, шатрообразную, раскидистопирамидальную, эллиптическую формы крон.

По характеру грубой корки в Карпатах выделена трещиноватокорая форма бука европейского. Характерным для этой формы является толстая (в 3—4 раза толще обычной) корка с трещинами, напоминающая корку дуба, реже ясеня, ольхи,

явора, пихты. Ю. Д. Третьяк и Д. М. Винокуров установили, что в древесине таких буков содержится меньше целлюлозы, но больше растворенных веществ, золы, лигнина. По нашим данным, трещиноватокорые буки более устойчивы к некрозно-раковым заболеваниям [78]. G. Eberle описал ребристокорые буки. По цвету коры на Кавказе различают бело-, светло-, темно- и пятнистокорые. Единично на Кавказе и в Карпатах встречаются каповые деревья, у которых стволы сверху донизу покрыты капообразными утолщениями от разрастания спящих почек.

Большим разнообразием отличаются листовые пластинки буков всех видов. В Карпатах В. А. Грабарем выделено 15 форм листовых пластинок: типичная, кожистая, ильмolistная, магнолиelistная, черешнelistная, мелколистная, скошенная, волнистая, клиновидная. Наиболее распространенными в украинских Карпатах формами бука европейского по характеру листовой пластинки, помимо типичной, являются широко- и узколистная. С. Я. Соколов [29] перечисляет следующие формы: перистолистную, ланцетную, глубоко- и тонкорассеченную, круглолистную, широколистную, крупнозубчатую, пурпурнолистную с листьями цвета бронзы, золотисто-желтого цвета, листьями желтого цвета весной и зеленеющими к осени, почти белыми листовыми пластинками с зелеными пятнами и розовыми краями, пурпурными листьями, имеющими неправильные светло-оранжевые края, белые листья с зелеными пятнами, листья с желтыми и зелеными полосками вдоль жилок, листья бело-пестрые, желто-пестрые.

Встречаются буки с комбинацией декоративных признаков по формам крон и цвету листовых пластинок: с плакучей кроной и пурпурными листьями; плакучей кроной и золотисто-желтыми листьями, крупными пурпурными листовыми пластинками, пурпурными перистолопастными листовыми пластинками, пурпурными перистонадрезанными листьями. Эти декоративные формы можно встретить в парках, садах, арборетумах. В большинстве случаев они имеют мутагенное происхождение. Обнаруженные в природе мутации, чаще всего отдельные побеги, размножались вегетативным, а в дальнейшем семенным путем. По форме орехов у бука восточного различают длинноплодную и широкоплодную формы [29].

Морфологические формы бука восточного и бука крымского изучены слабее, но, исходя из закона Н. И. Вавилова о гомологических рядах в наследственной изменчивости, можно ожидать наличия и у этих видов форм, описанных для бука европейского.

На перспективность получения межвидовых гибридов бука указывали А. С. Яблоков [143], Э. Ромедер и Г. Шенбах [114]. В Закарпатье, Северном Кавказе, Молдавии созданы опытные культуры из видов и форм, встречающихся в СССР. Это позволит в ближайшие годы на местах начать гибридизационные

работы. Е. Ф. Вульф высказывал мнение о гибридном происхождении бука крымского и о наличии в Крыму исходных видов — бука европейского и бука восточного. Этот вопрос требует дополнительных исследований. Бук европейский имеет в диплоидном наборе 24 хромосомы. Полиплоидные формы неизвестны. В Закарпатье поставлен опыт по колхичинированию бука и получен большой процент проростков с корешковыми вздутиями.

Дальнейшее развитие семеноводства бука необходимо в двух направлениях. Учитывая хорошую сохранность генетического фонда буковых лесов, высокую продуктивность, высокие качественные показатели стволов, хорошее состояние, возможности сбора семян с земли, за основу развития семеноводства следует принять популяционное направление на базе размножения плюсовых и лучших насаждений. Отбор таких насаждений в буковых лесах проведен еще недостаточно. Они должны быть отобраны во всех основных типах условий местопроизрастания. При использовании отобранных насаждений сбор семян должен производиться по возможности со всех деревьев так, чтобы выборка деревьев в полной мере представляла данное насаждение. Для получения необходимого количества семян целесообразно предварительно заложить семенным или вегетативным путем постоянные семенные участки.

Популяционное семеноводство не исключает развитие плантационного направления на базе плюсовых деревьев и закладки клоновых и семенных плантаций. Использование самых выдающихся по росту, качеству стволов деревьев для создания семенных плантаций позволяет рассчитывать на более высокий селекционный эффект, чем при популяционном направлении. Наряду с продуктивностью и качеством стволов плантационное семеноводство бука может быть направлено на получение семенных потомств с другими высокими генетическими свойствами: высоким качеством древесины, повышенной морозо- и засухоустойчивостью, очень важными для продвижения культур бука на восток, высокими декоративными качествами крон и листьев, что необходимо для зеленого строительства, повышенной устойчивостью против некрозно-раковых заболеваний. В сообщении на сессии JUFRO по ели обыкновенной (Dutkiewicz, Fober) показана генетическая обусловленность, а следовательно, возможность селекции таких признаков, как теневыносливость, устойчивость к загрязнению различными вредными веществами; по-видимому, это может относиться и к буку.

Вместе с большими возможностями плантационное семеноводство имеет и недостатки. Создание клоновых семенных плантаций бука связано с трудностями. Прививки не всегда дают высокий процент приживаемости. Лучшим способом прививки в опытах, поставленных в Закарпатье и на Северном Кавказе, оказалась улучшенная копулировка. Наивысшая приживаемость

мость в Закарпатье была 70 %, на Северном Кавказе 70—80 %. Особенности закарпатской технологии являются прививка 2—5-летних сеянцев на постоянном месте в сроки от начала сокодвижения до начала разverzания почек; обвязка полиэтиленовой пленкой, поверх которой наносят тонкий слой садового вара; своевременное снятие обвязки; постепенная обрезка ветвей подвоя. На Северном Кавказе прививки делают в школьных отделениях питомников на 2—3-м году после пересадки саженцев. В отличие от Закарпатья лучший срок прививок совпадает с периодом распускания листьев подвоя.

В Грузии Тбилиским институтом леса (АБНИЛОС) лучшие результаты получены при окулировке щитком со слоем древесины толщиной 0,2 см и больше в летнее время (конец июля, август). Приживаемость прививок при этом способе достигала 95 %.

Недостаток клоновых плантаций бука — замедленность вступления в фазу репродукции. По литературным данным, привитые деревья бука начинают плодоносить в возрасте 6—10 лет, а семенного происхождения в 30—40 лет. Это подтверждается на клоновых плантациях бука, заложенных в СССР. М. Schaffalitzky de Muckadell по исследованиям в Дании отмечает существенное влияние подвоя на плодоношение привитых деревьев. Привитые черенки на старые подвои в ряде случаев плодоносят раньше, чем на молодые. Большое влияние на плодоношение могут оказать окружающие лесорастительные условия: освещенность деревьев, почвенное питание, погодные условия.

IV.8. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ИЛЬМОВЫХ

Из известных в мире 30 видов в роде *Ulmus* L. на территории нашей страны произрастают в естественных условиях 15 видов и интродуцировано 4 вида [29]. Они повсеместно встречаются в озеленительных посадках и защитных лесных насаждениях, участвуют также в массивном лесоразведении.

Существенным пороком вязов является поражаемость их многими вредителями и грибными болезнями и прежде всего графтиозом, или голландской болезнью. Графтиоз в СССР появился в 1928 г. и быстро распространился на большинство районов произрастания вязов. С ней связана гибель большинства естественных и искусственных насаждений. Эта болезнь вызвала массовое усыхание ильмовых на Кавказе и Украине. Разносят ее заболонники. По устойчивости к голландской болезни вязы подразделяются на 5 групп [91].

Высоковосприимчивые: вязы крылатый (*U. alata* Michx.), листоватый, берест, карагач (*U. foliacea* Gilib.), голландский (*U. hollandic* Mill.), гладкий, или обыкновенный (*U. laevis* Pall.), малый (*U. minor* Mill.), стройный (*U. procera* Sabisb.),

шершавый, ильм горный (*U. scabra* Mill.), пробковый (*U. suberosa* Moench.) — европейские виды; вязы американский, или белый (*U. americana* L.), вишнелистный (*U. cerasifolia* Nutt.), ржавый, или буро-желтый (*U. fulva* Michx.), плакучий (*U. pendula* Nutt.), Томаса (*U. racemosa* Thomas), поздний (*U. serotina* Sarg.) — американские виды.

Восприимчивые: вязы Андросова (*U. androssowii* Litw.), Бергмана (*U. bergmaniana* Schneider), густой (*U. densa* Litw.), эллиптический (*U. elliptica* C. Koch.), японский (*U. japonica* Sarg.), лопастный (*U. laciniata* Mayr.), приземистый, или ильмовник (*U. pumila* L.) — хабаровский климатический экотип — азиатские виды.

Слабовосприимчивые: вязы крупноплодный (*U. macrocarpa* Hance.), сродный (*U. propinqua* Koidz.), Вильсона (*U. Wilsoniana* Schneider).

Устойчивые: вязы мелколистный (*U. parvifolia* Jacq.), Зибольда (*U. sieboldi* Daven).

Высокоустойчивый вяз приземистый, или ильмовник (среднеазиатский климатический экотип).

Вяз приземистый, среднеазиатский экотип. В научной литературе вяз приземистый имеет многочисленные названия, которые являются синонимами: ильм приземистый, карликовый ильм, берест приземистый, вяз туркестанский, берест туркестанский, ильм низкий, ильм малый, карагач туркестанский, карагач мелколистный, карагач китайский, карликовый, берест перистоветвистый, азиатский ильм, карликовый азиатский ильм, пекинский ильм, сибирский ильм, вяз сибирский, вяз перистоветвистый (*U. pinnato-ramosa* Dieck.). Последнее название употребляется наиболее широко. По мнению И. А. Грудзинской, среднеазиатский экотип вяза приземистого представляет собой мутационное отклонение вяза приземистого, возникшее в Средней Азии в результате скрещивания *U. pumila* L. и *U. campestris*.

Высокая невосприимчивость среднеазиатского экотипа вяза приземистого к голландской болезни, усиленный рост, значительная морозостойкость, засухоустойчивость и солевыносливость обусловили его широкое распространение. Этот вид произрастает в искусственных насаждениях в Сибири, Алтайском крае, Казахстане, Киргизии, Средней Азии, Прибалтике, Белоруссии, на Украине, в европейской части страны; Западной Европе и США. В природной обстановке он встречается в Восточной Сибири (Забайкалье) и на Дальнем Востоке (Приморский край, южная часть Хабаровского края и Амурская обл.), в Корее, Японии, Монголии и Китае в долинах рек, по каменистым местам и галечникам, иногда в горах.

Вяз приземистый — дерево высотой до 25 м, ствол до 100 см в диаметре в 80-летнем возрасте [91]. Иногда растет почти кустом. Развивает глубокую корневую систему. Размножается

семенами. Хорошо возобновляется порослью от пня, при повреждении корней образует корневые отпрыски. К почве малотребователен. Хорошо растет на каштановых и черноземных почвах. Светолюбив. Цветет в феврале—апреле, плодоносит в апреле—мае.

В отдельные неблагоприятные годы на юго-востоке РСФСР и в Казахстане повреждается морозами и сильными засухами. Массовые повреждения и гибель насаждений наблюдались в исключительно суровую зиму 1968/69 г. в Волгоградской и Астраханской областях и Калмыцкой АССР. В 1980 г. З. И. Лучник отметила значительно бóльшую зимостойкость хабаровского климатического экотипа вяза приземистого с северных границ зоны его распространения. Сравнительные испытания двух климатических экотипов, выполненные в окрестностях г. Барнаула НИИ садоводства Сибири, показали, что посадка вяза приземистого из Улан-Удэ (Бурятская АССР) и г. Свободного (Амурская обл.) в суровые зимы 1966/67 и 1968/69 гг. (температура снижалась до $-43-46^{\circ}\text{C}$) пострадали незначительно, в то время как посадки среднеазиатского экотипа погибли. Е. Д. Годнев сообщает об усыхании вяза в зоне сухих степей юго-востока РСФСР и о важной роли агротехники в создании устойчивых насаждений.

Типичная форма вяза приземистого при свободном произрастании имеет шатровидную ажурную крону с желтой, позднее желто-пепельной корой на ветвях. Кора на старых деревьях серая, глубокотрещиноватая. Листья эллиптически-ланцетные с почти равнобоким основанием, мелкие, плотные, сверху голые. Молодые побеги голые или опушены. Отличается большой полиморфностью.

В посадках встречается несколько форм: типичная, длинноветвистая, гладкокорая, крупнолистная и др. Типичная форма отличается наибольшей устойчивостью к голландской болезни. Есть формы с явным уклонением в сторону вяза листоватого. Они имеют наименьшую устойчивость к голландской болезни. П. П. Бессчетнов и С. А. Джангалиева установили, что красноцветковая форма вяза отличается повышенной засухоустойчивостью.

Селекция вяза в СССР проводилась главным образом в направлении создания устойчивых насаждений (в первую очередь к графioзу) для тяжелых почвенно-климатических условий юго-востока европейской части РСФСР. В Ташкентской обл., в наиболее активном очаге заражения голландской болезнью было отобрано 40 устойчивых маточных деревьев. В результате изучения их семенных потомств с применением инокуляций возбудителя болезни был выделен ряд растений, отличающихся ценными хозяйственными признаками в сочетании с устойчивостью к голландской болезни [91].

Гибридизационные работы с вязами в нашей стране были начаты на Камышинском опорном пункте ВНИАЛМИ А. В. Альбенским в 1939 г. Ему удалось получить гибриды от прямых и обратных скрещиваний вяза приземистого и вяза обыкновенного, вяза приземистого и вяза листоватого (бёреста), превосходящие в 14-летних посадках в первом поколении вяз приземистый по высоте на 13—16 % и проявившие гетерозис во втором (преимущество в росте на 25—37 %) и третьем (на 27—34 %) поколениях уже при свободном опылении. Они были и более засухоустойчивыми. Во ВНИАЛМИ в 5-летних культурах посадки 1972 г. подобные гибриды превосходили вяз приземистый по высоте в первом поколении на 27—35 %, во втором поколении на 24—36 %, а в производственных условиях эти показатели равнялись соответственно 27 и 35 % [91]. Большие работы по гибридизации вяза выполнены в 1946—1956 гг. в СредазНИИЛХ.

В результате прямых и обратных скрещиваний между вязами приземистым, густым, Андросова, шершавым и обыкновенным получены гибриды, среди которых отобраны сеянцы, отличающиеся быстрым ростом и устойчивостью к графйозу. Они были рекомендованы производству для массового размножения. Скрещивание этих гибридов между собой или с иммунным к графйозу вязом обеспечивает получение значительно большего количества устойчивых растений. Многие из полученных гибридов уже начали плодоносить [91]. Скрещивание вязов возможно как на деревьях, так и на срезанных ветвях.

Из других стран работы по селекции вязов проводились в Голландии, ГДР, ФРГ, Америке, Италии. Видов, обладающих высокой устойчивостью, не было найдено. Отдельные устойчивые формы были обнаружены у вязов крупноплодного, мелколистного, приземистого, обыкновенного, Вильсона.

Семеноводство вяза на первых этапах развития должно основываться на отборе плюсовых деревьев и создании семенных плантаций. В пределах ареала отбор лучших форм осуществляется в местных, естественного происхождения древостоях. Вне ареала отбор приходится производить в искусственных насаждениях, чаще всего инорайонного происхождения, представленных в подавляющем большинстве смесью неизвестных климатических типов.

Повышенная жизнеспособность (засухо-, соле-, морозоустойчивость и стойкость против болезней и вредителей), хорошее и равномерное семеношение по годам в сочетании с формой и полнодревесностью ствола, очищенностью его от сучьев и другие признаки являются определяющими при селекционной оценке деревьев. Основными критериями отбора служат не абсолютные, а сравнительные показатели роста и устойчивости растений. Если отобранные деревья отличаются хорошим состоянием, высокими таксационными показателями и произрастают

в идентичных или еще худших почвенно-климатических условиях по сравнению с окружающими их погибшими или погибающими контрольными растениями, то они выделяются в категорию плюсовых.

Первичный отбор по комплексу положительных признаков и свойств проводят на участках, подвергшихся (лучше многократно) воздействию комплекса неблагоприятных факторов. Возраст насаждений, в которых идет отбор, должен быть старше 20 лет.

Вегетативное размножение вяза может осуществляться укоренением корневых черенков или прививкой саженцев. Для нарезки корневых черенков раскапывают вокруг маточных деревьев горизонтальные поверхностные корни. Отрезанные концы их толщиной 3—10 мм помещают в ящики с хорошо увлажненным песком. В таком виде корни можно хранить и транспортировать в течение 10 дней даже в случае заготовки их уже после начала вегетации. Перед посадкой из корневых тяжей нарезают черенки длиной 10—12 см.

Черенки высаживают в школьное отделение с таким расчетом, чтобы верхний срез находился на 2 см ниже поверхности почвы или на уровне почвы, но с обязательным покрытием слоем песка толщиной 1—2 см. Обязателен систематический полив [91]. Лучше их высаживать в полиэтиленовую теплицу холодного типа в перфорированные полиэтиленовые мешочки (диаметр 10 см, высота 20—25 см), заполненные просеянным через решето субстратом из лесной почвы и нейтрального торфа (пропорция 1:1). Укоренение длится 1 год. Приживаемость корневых черенков вяза от деревьев в возрасте 23 лет около 10 %, 18—19 лет — примерно 30 %, 13 лет и моложе — около 100 %.

Для прививок предварительно выращивают в полиэтиленовых мешочках из семян плюсовых деревьев однолетние сеянцы (подвой). В качестве подвоя и привоя используют одно и то же плюсовое дерево. В один мешочек высевает по 3—5 семян. После появления первых 2—3 настоящих листьев оставляют одно наиболее развитое растение. Черенки прививают следующей весной в период интенсивной весенней деятельности камбия (конец апреля—начало мая). Лучший способ прививки — вприклад сердцевинной на камбий. Приживаемость достигает 90 % и более. Черенки толщиной 3—5 мм и длиной 8—12 см с несколькими боковыми почками нарезают перед прививкой из 1—2-, реже 1—3-летних побегов.

Обвязку снимают через 4—7 недель, когда большинство (более 50 %) черенков тронутся в рост. Образующиеся боковые побеги на подвое периодически срезают. В конце августа срезают вершинку подвоя выше места прививки, но оставляют шип длиной около 10 мм. Выкапывают и пересаживают однолетние привитые саженцы рано весной. Уход за прививками на клоно-

вой семенной плантации заключается в периодическом удалении побегов подвоя и в систематической обработке почвы.

Для стимуляции плодоношения вяза в первые годы после создания плантаций рекомендуются удобрения (кг/га действующего вещества): N — 30—40, P_2O_5 — 50—70; K_2O — 70—100. По опыту выращивания вяза в Северном Прибалхашье фосфорные удобрения вносят осенью или весной до распускания почек, азотные — в первой половине вегетации (но не позднее июля) в 2—3 срока.

Нередко снижают или полностью уничтожают урожай семян листоеды. Для борьбы с ними рекомендуется использовать 80 %-ный технический хлорофос при норме расхода препарата 1,5—2 кг/га (норма расхода рабочего раствора 50 л/га) или 40 %-ный фосфамид (рогор) — 1—1,5 кг/га (норма расхода рабочего раствора 50 л/га) в период, когда основная масса вредителей вышла из яиц (июнь—июль, иногда август) и гусеницы находятся во 2—3-м возрастах (А. В. Луговой и др.).

Большинство видов вяза вступает в репродукцию в 3—10-летнем возрасте. При отсутствии местных семян их заготовка возможна в Алма-Атинской, Талды-Курганской областях и Каракалпакской АССР для Актюбинской, Уральской и Гурьевской областей; в Алма-Атинской и Кызыл-Ординской областях для Тургайской, Карагандинской и Павлодарской областей.

В диплоидном хромосомном наборе вяза приземистого 28 хромосом [114].

Вяз шершавый, или ильм горный. Распространен в европейской части СССР, Крыму, на Кавказе; в Скандинавии, Средней Европе, Малой Азии и на Балканах. Высоко поднимается в горы. Требователен к почве — растет преимущественно на богатых, влажных почвах. Засоления и сухости не переносит. Обладает значительной теневыносливостью и сравнительно хорошо возобновляется под пологом леса. Дерево высотой до 30 м, имеет высокие физико-механические свойства, красивую текстуру, ценится в мебельном, столярном производствах, судостроении и др.

Известны декоративные формы ильма: низкорослая (карликовая), с пирамидальной кроной и прижатыми к ветвям листьями, шатрообразной плакучей кроной, листьями очень узкими, глубоконадрезаннозубчатыми, с 3—5 лопастями в верхней части, желтоватыми, темно-пурпуровыми листьями, пурпуровыми листьями в молодом возрасте [29].

Ильм очень сильно подвержен заболеванию графтизом, но в то же время отдельные деревья проявляют высокую устойчивость и сохраняются в очагах поражения. Это наблюдается в горных лесах Карпат и других районах [114 и др.].

Семеноводство, как и у вяза приземистого, наиболее перспективно клоновое плантационное. Диплоидный набор составляют 28 хромосом.

Вяз обыкновенный. В СССР северная граница распространения проходит через Карельский перешеек, Петрозаводск, Шенкурск, Вологду, Киров, Пермь, Свердловск; на юге доходит до Саратова, Днепропетровска. За Урал не переходит. Встречается в Крыму, Предкавказье. Растет в Скандинавии, Средней Европе, Англии.

Достигает высоты 35 м и 1 м в диаметре. Относительно морозостоек, мирится с континентальными условиями. К почвам требователен. Хорошо растет в поймах рек. Отличается высокой транспирацией, теневынослив. Имеет прочную, тяжелую древесину, широко используемую в вагоностроении, столярном производстве и др.

По И. А. Грудзинской, у вяза обыкновенного имеются ранняя и поздняя формы с разницей в сроках распускания листвы до 20 дней. Из морфологических форм отмечены: с серебристо-пестрыми, красными, рассеченными и округлыми листовыми пластинками [29].

Вяз обыкновенный очень сильно подвержен голландской болезни. Гибриды вяза приземистого с вязом обыкновенным в первом и втором поколениях проявляют гетерозис [91]. Развитие семеноводства вяза обыкновенного целесообразно на клоновой плантационной основе. В диплоидном хромосомном наборе 28 хромосом.

Вяз листоватый, или берест. Распространен в европейской части СССР, не заходя севернее черноземной зоны, в Крыму, на Кавказе; в Англии, Южной Европе, на Балканах, в Малой Азии, Северном Иране. По сравнению с ильмом более теплолюбив, засухоустойчив и теневынослив, переносит засоление. Может расти на светло-каштановых почвах. В благоприятных условиях достигает высоты 30 м и 1,5 м в диаметре. Иногда в тяжелых лесорастительных условиях культуры береста имеют лучшее состояние, чем культуры вяза приземистого. Это отмечено Г. П. Озолиным и др. [91] в Астраханской обл. на бурых выщелоченных почвах, в Калмыцкой АССР и в Ростовской обл. на каштановых почвах. Обнаруженные здесь спонтанные гибриды между берестом и вязом приземистым также имеют преимущества.

В то же время вяз листоватый сильно поражается графнозом. Можно говорить лишь об индивидуальной устойчивости деревьев, которые должны быть основой селекции и семеноводства этой породы. На индивидуальную устойчивость к поражению голландской болезнью указывают Г. П. Озолин и др. [91], А. В. Альбенский [2], В. А. Зудилин и др. В равнинных дубовых лесах Закарпатья сохранились вековые, огромных размеров бересты. Гибриды между вязом приземистым и вязом листоватым, полученные А. В. Альбенским в Камышинском опорном пункте ВНИАЛМИ, имеют высокую устойчивость к графнозу и высокую засухоустойчивость.

По данным И. А. Грудзинской, берест, как и вяз обыкновенный, имеет фенологические формы. Из морфологических форм А. С. Лозина-Лозинская отмечает: плакучую, пирамидальную, с шаровидной кроной, вверх торчащими ветвями и с кожистыми листьями.

Семеноводство береста, так же как и других видов ильмовых, должно строиться на отборе плюсовых деревьев и создании клоновых плантаций.

IV.9. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ЯСЕНЯ

Род ясень (*Fraxinus* L.) объединяет 65 видов, в том числе в СССР естественно произрастают 12 видов: ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.), носолистный (*F. rhynchophylla* Hand), маньчжурский (*F. mandshurica* Rupr.), изогнутоплодный (*F. raibocarpa* Rgl.), согдианский (*F. sogdiana* Bunge), сирийский (*F. syriaca* Boiss.), узколистный (*F. angustifolia* Wahl.), сумахолистный (*F. coriariaefolia* Scheele), белый (*F. ornus* L.), Паллиса (*F. pallisae* Willm.), Поярковой (*F. pojarkoviana* V. Vassil.), остроплодный (*F. oxycarpa* Wild.).

Первое место по значению занимает ясень обыкновенный, который является ценнейшей по качеству древесины и лесоводственным свойствам древесной породой, широко встречающейся в естественных дубравных насаждениях и культурах европейской части СССР, а также почти на всей территории Западной и Южной Европы. Ясень обыкновенный несколько более теплолюбив, чем дуб черешчатый, светолюбив, хотя в молодом возрасте выносит затенение. К почвенным условиям требователен, неустойчив против задернения, чувствителен к заморозкам. Лучше других пород выносит засоленность. Цветет и плодоносит ясень обычно почти ежегодно, но обильные урожаи бывают раз в 2—6 лет.

Кроме ясеня обыкновенного представляют интерес дальневосточные и среднеазиатские виды: маньчжурский, отличающийся морозоустойчивостью; ясени согдианский и сирийский, обладающие повышенной засухоустойчивостью и переносящие некоторое засоление. Из интродуцированных видов заслуживают внимания широко используемый в культурах и полезном лесоразведении ясени зеленый (*F. lanceolata* Borah.), американский (*F. americana* L.), пенсильванский, или пушистый (*F. pennsylvanica* March.).

А. Я. Толстопплет установил, что семена ясеня обыкновенного из разных географических пунктов созревают в различные календарные сроки и требуют стратификации различной продолжительности. Семена северного происхождения нуждаются в более длительной стратификации (210—240 дней), южные оказываются подготовленными к посеву в более короткие сроки. Аналогичные данные получили В. И. Акопов, В. Я. Деревянко и др.—

на Украине; Г. Д. Ярошенко и др. — в Армении. Детальные исследования семян ясеня в географическом отношении выполнила Н. Н. Варасова, которая установила, что, хотя общая масса семян уменьшается к югу, масса зародыша, напротив, к югу увеличивается; южные семена богаче жирами и крахмалом, быстрее прорастают.

На территории СССР выделены три области естественного произрастания ясеня обыкновенного: западная, средневосточная и южная, где соотношение размеров зародыша и семени, ряд физиологических свойств семян имеют особенности. Исследования семян ясеня из разных мест Румынии (Lupe, Lazaresku) также показывают, что величина зародыша и ряд морфологических, физиологических признаков семян характерны для ясеня определенного происхождения.

Наличие генетически устойчивых климатических и эдафических экотипов у ясеня обыкновенного подтверждается данными эколого-географических культур. Наиболее ценная из известных географических культур ясеня была заложена в 1930 г. под руководством В. Н. Андреева и В. В. Гурского в Тростянецком лесхозе в левобережной лесостепи Украины. В культуре выращивается ясень из 51 лесничества СССР. В целом лучший рост у ясеня лесостепного происхождения, слабее энергия роста у полесского ясеня, степной ясень почти не уступает по росту местным вариантам, но имеет заметно худшую форму ствола. По форме стволов преимущество имеет полесский ясень, который оказался значительно более устойчивым против заморозков.

Более высокую плотность древесины и несколько более высокую прочность на сжатие имеет степной ясень. Но он отличается в культурах в лесостепной зоне значительно худшей формой стволов и склонностью к раковым заболеваниям. Ниже у него и коэффициент прочности, поэтому в целом древесина степного ясеня менее качественна. Ясень из пойменных местобитаний имеет прочность древесины по всем показателям на 4—14 % ниже.

В 1960 г. в ботаническом саду МГУ А. В. Чумаковой были посеяны семена ясеня из 16 географических пунктов нашей страны. Результаты исследований показывают, что климатипы ясеня по-разному реагируют на новые условия произрастания. В сухие и теплые годы лучше растут экотипы ясеня южного происхождения, во влажные и холодные — северные экотипы.

И. Маринов в Болгарии изучил три экотипа ясеня, различающихся по своим морфологическим, биологическим и лесоводственным особенностям в естественных условиях и в опытных культурах — на склонах, равнинный и горный. В естественных лесах и в опытных культурах 7-летнего возраста (посадка 1969 г.) существенное преимущество в росте наблюдается у равнинного ясеня.

У ясеня обыкновенного имеются эдафические формы. Выделяют обычно две формы, приуроченные к суходольным позициям с богатыми известью почвами в нагорных дубравах и на аллювиальной почве речных долин. Последняя отличается большим влаголюбием. Б. В. Гроздов считает целесообразным выделить три эдафические разновидности ясеня — ясень плакорных условий на серых лесных суглинках и оподзоленных черноземах; ясень известковый на почвах, близко подстилаемых известняками или мергелем, и ясень пойменный, или водный, на болотных почвах с проточными водами. Наличие аналогичных эдафических форм ясеня в Белоруссии отмечают И. Д. Юркевич и др. Э. Мюнх поставил специальный опыт по изучению эдафических форм, произрастающих в условиях пойм, долин рек, ручьев и на сухих, известняковых почвах. Были выделены «водный ясень» и «известняковый ясень». Однако дальнейшие исследования не всегда подтверждали наличие этих форм.

Наследственная устойчивость эдафических форм ясеня наглядно подтверждается данными опытной культуры в Тростянецком лесхозе УССР. Ясень из влажных и сырых эдафотипов представлен в географической культуре на 6 пробных площадях из разных природных зон Украины. Во всех случаях влаголюбивые формы ясеня чувствуют себя в культурах на суходоле значительно хуже.

Кроме указанных эдафических форм, Е. Г. Гнатенко выделяет особую форму ясеня, приуроченную к солонцовым почвам сухих дубрав в Теллермановской дубраве. Семена ясеня, собранные в этих насаждениях, отличаются по срокам подготовки к посеву, а выращенные из них сеянцы растут хуже по сравнению с потомством ясеня из высокопродуктивных свежих и влажных дубрав на темно-серых суглинках.

Все это говорит о том, что ясень обыкновенный, как и другие древесные породы, нуждается в научной регламентации заготовок и лесокультурных перемещений семян. Первые экспериментально обоснованные указания по заготовке и использованию посевного материала ясеня даны для территории Украинской ССР [79], в соответствии с ними не рекомендуется перевозить семена ясеня из Полесья в район лесостепи и особенно степи, и из степных насаждений в лесостепь и полесье. В целом перемещения семян ясеня в меридиональном направлении необходимо ограничивать расстояниями до 300 км.

Ясень обыкновенный имеет две фенологические формы — рано- и позднораспускающиеся. Длительные наблюдения в Латвии провел К. А. Сакс, который установил, что деревья определенных фенотипов являются наследственно устойчивыми формами. Крайние различия в сроках листораспускания достигают 14—18 дней. Впоследствии эти данные неоднократно подтверждались в других районах страны.

У ясеня имеются многочисленные морфологические, в том числе декоративные, формы, различающиеся по листьям, корням, габитусу крон. Листья встречаются мелкие, цельные, серебристо- или золотисто-пятнистые, с осенней красной окраской и др.

А. А. Кулыгин, изучая морфологию ясеня в Донском лесхозе, установил, что форма с узкими листочками более светолубива и засухоустойчива. Иногда можно встретить кроны, приближающиеся к узкоконусовидной форме, сравнительно короткие ветви которых отходят от ствола почти под прямым углом. Характерные фенотипические особенности крон ясеня сохраняются у семенного потомства. Декоративные формы бывают с плакучими, куполообразными, компактными округлыми кронами [29].

По коре различают типичную форму, гладко- и грубокорую. В Болгарии, по данным И. Маринова, по росту и плотности древесины преимущество имеет гладкокорая форма, наименьшая энергия роста и плотность древесины у грубокорой формы. Слабый рост отмечен и у ильмокорого ясеня, обнаруженного в Кировоградской обл. В зависимости от условий местопроизрастания доля участия форм ясеня по коре меняется.

Встречаются многочисленные формы ясеня, различающиеся по массе и морфологии плодов и крылаток. Специальный опыт был заложен в 1930 г. в Тростянецком лесхозаге УССР при создании географической коллекции. Культуры в 40 лет из крупных, средних и мелких семян практически не отличаются по размерам деревьев, сохранности и продуктивности. Типичными являются плоды с широким тупым крылом, но встречаются формы с острым крылом. В лесах Украинской ССР более широко представлены ясени с семенами узколопатчатой, остроконечной и узкокрылой линейной форм. Другие формы встречаются лишь в южных районах республики. Связь роста и продуктивности ясеня с формой крылышек не установлена.

Очень сильно варьируют ясени по строению цветков. Исследования Э. Ромедера показали, что деревья имеются одно- и двудомные, одно- и обоеполые с различным состоянием цветков в соцветиях. Автор обнаружил, что мужские ясени растут быстрее, чем обоеполые и обильноплодоносящие. Нередки также деревья, на которых имеются мужские, женские и обоеполые цветки [2].

Наблюдаются значительные различия в обилии плодоношения отдельных экземпляров ясеня. Плодоносит обычно 10—25 % всех деревьев, и их количество различно в разных лесорастительных условиях. Способность к плодоношению у ясеня наследственна. Специальные сравнительные опыты С. Ларсена показали, что прививки от обильно плодоносящих деревьев плодоносят чаще и дают в 11—12 лет в урожайные годы с каждого привойного дерева до 2—3,5 кг семян.

Для перевода семеноводства ясеня на научную основу проводят отбор плюсовых насаждений и плюсовых деревьев. Основные правила отбора лучших исходных насаждений ясеня те же, что и у других лиственных пород — превосходство по высоте и диаметру, компактная крона, хорошее очищение от сучьев. Особое внимание должно быть уделено форме и качеству ствола, что является признаком устойчивости его к заморозкам и болезням. Опытами последних лет в Болгарии установлено, что быстрота роста и качество стволов ясеня являются признаками наследственными. Потомство 6 испытанных плюсовых деревьев ясеня в культурах 1967 г. существенно (на 13—25 % у суходольного и на 8—22 % у равнинного) превосходит по росту контроль.

Черенки ясеня можно прививать способом улучшенной копулировки. При отборе плюсовых деревьев и размещении клонов ясеня на плантациях следует обращать особое внимание на соотношение мужских и женских особей. Рекомендуются создание семенных гибридных плантаций ясеня для получения гибридных семян от отдаленных внутри- и межвидовых скрещиваний. ПЛСУ ясеня закладывают в культурах или естественных молодняках 8—10 лет или специальной посадкой селекционно-улучшенного посадочного материала. Положительный эффект можно ожидать от межформовой и межвидовой гибридизации [2, 109]. Гибриды ясеня зеленого и ясеня сирийского с ясенем обыкновенным в опытах С. З. Курдиани и А. В. Альбенского дали немного завязей, а выращенные в Камышинском опорном пункте гибридные растения росли не лучше исходных видов. Но отдельные деревья до 10 лет выделялись быстрым ростом; хороший рост гибридов зеленого и обыкновенного ясеней отмечен в Англии. Имеются примеры успешных скрещиваний ясеня обыкновенного с американским, пушистым и другими [2]. Многие исследователи полагают, что большего успеха в получении гетерозисного потомства можно ожидать от внутривидовых скрещиваний между отдаленными географическими и экологическими формами.

Диплоидное число хромосом у ясеней, в том числе у ясеня обыкновенного, равно 46. Естественные тетра- и гексаплоиды обнаружены у *F. americana* — 92 и 138 хромосом.

IV.10. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО БЕРЕЗЫ

В мире известно около 120 видов берез. Из них в нашей стране в диком виде растут 40 видов и около 25 видов интродуцировано. Березы широко распространены по всему северному полушарию. Важнейшими лесообразующими видами, имеющими широкое распространение и большое хозяйственное значение, являются березы бородавчатая, или повислая (*Betula verrucosa* Ehrch.) и пушистая (*B. pubescens* Ehrch.).

В СССР они произрастают по всей европейской части страны, на Кавказе, в Сибири. Большое количество видов сосредоточено на Дальнем Востоке. Среди них такие ценные, как березы каменная, или Эрмана (*B. ermani* Cham.), железная, или Шмидта (*B. schmidtii* Rgl.), обладающие очень крепкой древесиной, даурская (*B. dahurica* Pall.), маньчжурская (*B. manchurica* Rgl.). Из интродуцированных видов наибольшее хозяйственное значение имеют желтая (*B. lutea* Michx.), бумажная (*B. papyrifera* Marsch.).

Березы бородавчатая и пушистая отличаются высокой морозоустойчивостью, малой требовательностью к почвенному плодородию, высоким светолюбием, имеют широкую экологическую амплитуду. По сравнению с бородавчатой пушистая легче мирится с избыточным увлажнением и менее требовательна к свету. Произрастают они нередко вместе.

Имея огромный ареал, эти виды должны иметь многочисленные географические формы. Наиболее обстоятельные исследования географической изменчивости выполнены на Урале. В 1968 г. в Свердловске были созданы географические культуры берез бородавчатой и пушистой из популяций Предуралья, горных районов Среднего Урала и Западной Сибири. Худшим ростом отличались культуры предуральского происхождения, и был сделан вывод о нецелесообразности перемещения семян с запада на восток через Уральский хребет. Рассматривая меридиональную географическую изменчивость берез бородавчатой и пушистой на материале 22 пунктов сбора от Подмосковья до Иртыша, А. К. Махнев установил четкую зависимость размеров и формы листовых пластинок от географического расположения материнских насаждений. По этим признакам береза бородавчатая из Западной Сибири значительно ближе к западноевропейской березе, чем к уральской, а береза пушистая из Подмосковья больше соответствует уральской березе, чем западноевропейской.

Связь географической изменчивости берез Урала с жароустойчивостью листьев, морозоустойчивостью, массой и полнотелостью семян установил Г. И. Говоруха. В Казахстане установлены различия географических форм бородавчатой и пушистой берез по всхожести семян, росту сеянцев, строению листьев, их водоудерживающей способности, морфологическим особенностям коры [128 и др.]. Для Кулундинской степи установлены различия в росте 2-летних сеянцев березы в зависимости от географического происхождения: преимущества в росте имели сеянцы из Кустанайской, Восточно-Казахстанской, Оренбургской, Волгоградской, Черниговской, Ульяновской областей и Удмуртской АССР. В Швеции географические культуры березы пушистой были заложены на опытной станции Экебо. По 27-летним посадкам вблизи Кастберга сделан вывод о более интенсивном росте южных происхождений (на 25 %)

[12]. В Финляндии выявлена связь сроков пожелтения листьев семенных потомств березы и их роста с географическим положением исходных насаждений и сделан вывод о непригодности березы прибалтийского происхождения для выращивания в Финляндии. В Норвегии обнаружена различная реакция березы разных географических происхождений на продолжительность фотопериода. Все эти исследования говорят о существовании климатических экотипов березы, которые должны быть учтены при селекционных работах и лесосеменном районировании.

Наряду с географическими формами у берез бородавчатой и пушистой выделены в горах Северного Урала высотно-экологические и эдафические формы [75 и др.]. Об эдафических формах березы бородавчатой по результатам исследований экотипов в Великобритании сообщают A. F. Harrison, D. R. Helliwell. Ценнейшими разновидностями берез бородавчатой и пушистой являются березы карельская и капокорешковая, имеющие красивую узорчатую древесину. Изучению этих разновидностей было посвящено много серьезных исследований [7, 29, 39, 70 и др.]. Однако как происхождение, так и систематическое положение этих разновидностей остаются спорными.

Береза карельская встречается на северо-западе европейской части СССР, включая Белоруссию. Недавно она была обнаружена С. Н. Багаевым в Костромской обл. [7]. При семенном размножении происходит расщепление семенного потомства на узорчатые и безузорчатые формы. Соотношение числа особей с признаками и без признаков узорчатости при опылении березы карельской пылью бородавчатой равно 1:3, от свободного опыления 1:1, от опыления различных форм березы карельской 2:1 и от самоопыления 3:1. Такой характер наследования может свидетельствовать о гибридном или мутагенном происхождении березы карельской, а нестабильность семенного потомства не позволяет ее отнести к отдельному виду. Предположение о патологическом происхождении березы карельской не подтвердилось. Культуры березы, созданные под Харьковом из сеянцев, выращенных по способу К. С. Сакса, признаков «кареловости» не имеют. В то же время в одновременно созданных здесь культурах из сеянцев короткоствольной березы карельской костромского происхождения, присланных С. Н. Багаевым, у 24% деревьев проявились ее признаки. По особенностям роста и морфологическим признакам березу карельскую делят на несколько форм: высокоствольную, достигающую 15 м, короткоствольную — до 12 м и кустообразную высотой 0,1—0,4 м. А. Я. Любавская [70] выделяет 6 форм: шаровидноутолщенную неравномерноузорчатую, короткоствольную пятнистоузорчатую, лироствольную плотноузорчатую, кустовидную мелкоузорчатую, кустарниковую чернокорую соединенноузорчатую, полнодревесную безузорчатую. Все эти формы по многим признакам близки к березе бородавчатой и составляют ее разновидность. Береза

капокорешковая ближе к березе пушистой и является ее **разно-**видностью. Деревья этой разновидности имеют **прикорневые** капы с очень ценной декоративной древесиной. Она **распростра-**нена в Костромской, Кировской, Пермской, Челябинской, **Сверд-**ловской, Курганской, Новосибирской областях, Башкирской АССР. Капокорешковая разновидность изучена значительно слабее карельской. Есть данные, что она имеет **наследственный** характер [143].

У березы бородавчатой имеется множество морфологических форм. Из форм, имеющих хозяйственное значение, необходимо отметить формы, выделенные Н. Б. Гроздовой в лесах Брянской, Московской, Костромской областей: ромбовиднотрещиноватокорую, продольнотрещиноватокорую, груботрещиноватокорую, слоистокорую и шероховатокорую. Наиболее интенсивным ростом отличается ромбовиднотрещиноватокорая; повышенными физико-механическими свойствами — серокорая; слабым ростом, искривленными и сбежистыми стволами — груботрещиноватокорая. В борах Зауралья А. К. Махнев к перспективным формам для хозяйства отнес ромбовиднотрещиноватокорую, серо- и грубокорую. В лесах Башкирского Приуралья быстрее растет и дает больший выход деловой древесины гладкокорая форма по сравнению с продольнотрещиноватокорой и ромбовиднотрещиноватокорой. В Белоруссии перспективными являются ромбовиднотрещиноватая и гладкокорая формы. В Северном Казахстане к быстрорастущим отнесена ромбовиднотрещиноватокорая форма, а к медленно растущим — серокорая; промежуточное положение занимает гладкокорая [27]. Связь морфологических признаков с хозяйственными категориями здесь явно имеет популяционный уровень. Из декоративных форм березы бородавчатой известны: колонновидная с тонкими висячими ветвями, горизонтально направленными, отогнутыми назад главными ветвями и тонкими висячими побегами с пурпурными листьями [29].

У березы пушистой выделяют шероховато-, волнисто-, бело-, желто-, темно- и бронзовокорую формы [54 и др.]. Превосходство по высоте имеет шероховатокорая форма. Медленным ростом отличаются желтокорые деревья, но они ценятся за декоративность.

Произрастая часто вместе, березы бородавчатая и пушистая образуют естественные гибриды. Такие гибриды обнаружены в Тувинской АССР. Искусственные скрещивания в большом объеме были выполнены Московским лесотехническим институтом, Уральским лесотехническим институтом, ВНИАЛМИ, Институтом леса Карельского филиала АН СССР. Они показали перспективность отдаленной гибридизации — внутри- и межвидовой. Ярко выраженный гетерозис был получен при скрещивании березы бородавчатой из Московской и Орловской областей. При различных вариантах скрещиваний березы карельской, проведенных А. Я. Любавской [70], наибольший процент гибридных

растений с узорчатой древесиной получен при скрещивании деревьев одной формы и при самоопылении. В том и другом случае семенные потомства отличались хорошим ростом. Эти опыты говорят о больших возможностях скрещивания берез различных географических форм, а также форм карельской разновидности и самоопыления у отдельных деревьев березы карельской. В. И. Ермаков получил наибольший процент гибридных растений с узорчатой древесиной от скрещиваний деревьев березы карельской с однородной текстурой.

Наиболее широкие межвидовые скрещивания берез были проведены под Москвой начиная с 1953 г. А. Я. Любавской под руководством А. С. Яблокова [143] и получено около 15 тыс. гибридных растений. В гибридизацию были вовлечены следующие виды: бородавчатая, пушистая, японская, каменная, плосколистная, желтая и бумажная. Гибридные семена от внутрисекционных скрещиваний (березы бородавчатой и японской) имели всхожесть 88%, от разных секций (бородавчатая и Эрмана) — только 28%, при скрещивании березы бородавчатой с березой пушистой 73%. Сеянцы от этих скрещиваний проявили высокую интенсивность роста. А. Я. Любавской удалось осуществить и межродовые скрещивания берез бородавчатой и высокой с ольхой серой.

В 1952—1953 гг. межвидовые скрещивания берез провел Н. А. Коновалов. Лучшим ростом и состоянием отличались гибриды березы бородавчатой и даурской, маньчжурской и желтой, маньчжурской и даурской. Первые два имеют промежуточные признаки родителей, у двух других — материнские. Гибриды с явно выраженным мощным ростом получил в Швеции Ионссен.

Опыты по межвидовой гибридизации показали, что различные виды берез сравнительно легко скрещиваются между собой, даже виды с разными хромосомными наборами. Внутри- и межвидовая гибридизация берез имеют большие перспективы.

Диплоидный набор у березы бородавчатой составляет 28 хромосом. Береза пушистая является тетраплоидом с 56 хромосомами. К тетраплоидам также относятся березы даурская, маньчжурская, сердцевиднолистная форма березы бумажной. Известны также пента-, гекса-, октоплоидные и полиплоидные аберранты. Гибрид между березой бородавчатой и пушистой имеет тройной набор хромосом [114]. Искусственно были получены и аутотетраплоиды [109].

Березы недолговечные виды. Эксплуатационная зрелость березовых насаждений наступает в 40—60 лет, а естественная спелость в 80—100. Это, а также целесообразность создания специализированных хозяйств и сравнительно высокий уровень наследования роста [109] говорят о том, что в основу семеноводства березы должно быть положено плантационное (клоновое и семейственное). Преимущество имеет клонное семеноводство.

Плюсовые березы по продуктивности и качеству стволов

отбирают по общим правилам. Для создания специализированных хозяйств отбирают лучшие формы по определенным признакам — узорчатости древесины различных вариантов, ее прочности, наличию капов на стволах, декоративности кроны и др. При создании семенных плантаций из березы карельской не следует бояться инбридинга (см. выше), и поэтому размещение деревьев на площади может производиться рядами одноименных клонов. Эта рекомендация, естественно, касается только насаждений березы карельской.

Изучение способов и сроков прививки показало, что прививка березы возможна окулировкой, вприклад, за кору, копулировкой, в расщеп и др. Наиболее простой и эффективной оказалась прививка за кору на крупных, низко срезанных подвоях с обвязкой пленкой и замазкой пластилином. Лучшие результаты дают прививки в период полного облиствения. В средней зоне нашей страны начинать прививки следует во второй половине мая и продолжать в июне — июле [70]. В Казахстане рекомендуются прививки способом вприклад сердцевинной на камбий. Начинать их можно с момента достижения листьями на подвое ширины 2 см и продолжать 12—15 дней. Прививки можно проводить как в условиях открытого грунта на 2—3-летних подвоях, так и в теплицах.

Помимо плантаций для сбора улучшенных семян, целесообразно использовать постоянные и временные лесосеменные участки.

IV.11. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ОСИНЫ

Ареал осины (*Populus tremula* L.) охватывает всю Западную Европу — от Скандинавского п-ова до африканского побережья Средиземного моря, СССР, Монголию и Китай. В нашей стране осина распространена повсеместно от 70° с. ш. до Закавказья и Средней Азии, от Прибалтики и Белорусского Полесья до о. Сахалина, произрастая на этой территории в смешанных лесах с березой, елью, пихтой, сосной, кедром, дубом, липой и другими породами, образуя также чистые насаждения или вклиниваясь чистыми группами среди других пород. В горных условиях осина поднимается до высоты 1400 м, в Баварских Альпах и Швейцарских Альпах — до 2000 м, на Кавказе — до 1900, а на Алтае — до 1850 м над ур. м., где произрастает в виде низкорослых деревцев.

Осина широко распространена в лесостепных и даже степных условиях, образуя здесь по понижениям особые групповые насаждения — осиновые колки. Как порода-пионер она легко захватывает свободное пространство своими всходами или корневыми отпрысками. К почвенным условиям более или менее требовательна; может выносить почвенное засоление, встречается на песчаных почвах, даже на однофазных песках. Обла-

дает высокими почвоулучшающими свойствами. Порода морозостойкая, легко выносящая суровый климат Якутии, хотя и не заходящая так далеко на север, как береза. Засуху она может выносить только воздушную; сухости почвы не переносит.

Древесина осины имеет большое народнохозяйственное значение: она используется в спичечной промышленности, в целлюлозно-бумажной, для производства искусственного шелка, фанеры, применяется в строительстве, столярном деле, идет на изготовление различных бытовых вещей и т. д. Блестящая стружка из осинового дерева употребляется для различных плетеных изделий. Осиновые дрова дают высокое пламя без копоти. Листья и почки содержат глюкозиды. Большое значение имеет осина в охотничьем хозяйстве и звероводстве. Ее молодые насаждения являются основной кормовой базой для бобров. Самым большим недостатком осины является ее очень сильное заражение трутовыми грибами, вызывающими различные гнили.

Занимая огромный ареал и произрастая в различных лесорастительных условиях, осина отличается большим разнообразием, имеет многочисленные географические, экологические, морфологические и другие формы. Географические формы, климатыпы, эдафотипы до сего времени почти не изучены. О том, что они есть, свидетельствуют исследования Лаборатории лесоведения АН СССР, позволившие установить связь многих морфологических, анатомических признаков, устойчивости против гнили с типами леса. М. А. Крупенников в Надрзумском бору (Казахская ССР) нашел солончаковый тип осины с высоким содержанием золы [54].

Наиболее обстоятельно изучены у осины морфологические формы в связи с их хозяйственным значением. На наличие таких форм осины еще в прошлом веке обратили внимание В. М. Черняев, Ф. Майер, Н. С. Нестеров. Однако подробные исследования формового разнообразия осины были проведены только в последние десятилетия [2, 43, 92, 124, 143 и др.].

Более или менее четко в лесах выделяются имеющие важное хозяйственное значение формы осины по цвету и строению коры. В Белоруссии Е. Г. Орленко и В. Д. Арещенко выделили 4 формы — серо-, зелено-, светло- и темнокорую; на Среднем Урале — зелено-, темно-серокорую и темнокорую; в Новосибирской обл. — зелено-, зеленовато-серо-, серо- и светлокорую; в Латвии — зелено-, светло-серо- и темно-серокорую. Во всех этих местах зеленые коры осины отличались лучшим ростом, высокой устойчивостью к гнилям и лучшим качеством древесины. В Латвии такими же высокими показателями отличается светло-серокорая форма. Самые низкие показатели имеют темнокорые формы.

Наиболее обстоятельные исследования быстрорастущих и устойчивых к гнилоственным заболеваниям форм осин выполнены

в нашей стране А. С. Яблоковым и С. П. Иванниковым. Было установлено, что устойчивые к гнилям деревья имеют более плотную древесину с большим содержанием механических элементов, хорошо выраженный прямой ствол, отличаются повышенной интенсивностью роста. Все эти признаки, как и устойчивость, являются наследственными. Такой комплекс взаимно связанных наследственных свойств чрезвычайно важен для селекции осины.

Особый интерес в лесоводстве представляет гигантская форма осины, впервые обнаруженная и описанная в Швеции в 1935 г. Нильсоном-Эле на п-ове Лилло. Гигантская осина является триплоидной формой. От типичной формы вида она отличается более крупными размерами всех частей ствола, вдвое более сильным ростом и устойчивостью к гнили. Лесные питомники в ГДР и ФРГ размножают эту форму для культивирования.

В наших лесах также обнаружены исполинские быстрорастущие формы осины. В Шарьинском лесхозе Костромской обл. А. С. Яблоковым был выделен мужской клон триплоидной осины. По данным А. В. Козьмина, в 14-летнем возрасте она имела запас 174 м³, средний прирост 12,4 м³, текущий 26,4 м³. В Курской обл. триплоидный женский клон был обнаружен и описан С. П. Иванниковым [43]. В 50-летнем возрасте эта осина имела запас 476 м³, средний прирост 9,5 м³. Н. В. Мацкевич и О. П. Шершуковой в Мантуровском лесхозе Костромской обл. обнаружены исполинские деревья осины, достигающие в 60-летнем возрасте высоты 30 м и по размерам устьиц листьев относящиеся к полиплоидным. В. Т. Бакулин описал триплоидный клон осины, произрастающий в лесах Новосибирской обл. В возрасте 90 лет эти деревья достигают высоты 33 м и 52 см в диаметре, запас 564 м³. Исполинские осины-полиплоиды выявлены и в других местах. Так, в Лесном леспромхозе Калининской обл. в 70-летнем возрасте осина достигает высоты 30—36 м и 40—72 см в диаметре, запаса 405 м³; древесина здоровая, высококачественная (по А. Г. Еремееву). В Капшинском леспромхозе Ленинградской обл. на влажных легкосуглинистых почвах в елово-лиственном насаждении здоровые деревья осины в возрасте 95 лет достигают высоты 27 м и диаметра 40 см.

В разных частях ареала были выявлены фенологические формы осины. Г. Г. Кругликов описывает позднораспускающуюся форму осины, у которой появление первых листьев запаздывает на 14—15 дней по сравнению с обычной формой. По его наблюдениям, позднораспускающиеся деревья отличаются опушением на листьях в молодом возрасте, обладают более высокой прочностью древесины, которая при сгорании дает уголь. Для Заилийского Алатау позднораспускающуюся

форму описал Н. И. Рубцов. В Поволжье рано- и позднораспускающуюся формы осины изучил М. Д. Данилов. Им также отмечены более высокие физико-механические свойства древесины позднораспускающейся формы и более высокая ее продуктивность. Подобная связь фенологических форм осины и качеств древесины установлена и для других районов СССР.

Осина сравнительно легко скрещивается с другими видами тополей из подрода *Leuce*. Известен естественный гибрид осины с тополем белым (*Populus alba* L.), названный тополем сереющим (*P. canescens* Sm.). Этот гибрид нередко проявляет гетерозис и значительно превосходит по продуктивности осину. Большие работы по искусственному скрещиванию осины выполнены в Подмоскowie [43, 143], Свердловске, на Украине [140], в Башкирии, Казахстане, Латвии и в других местах. В результате скрещиваний были получены многочисленные гибриды. По межвидовой гибридизации осины можно сделать следующие выводы. Перспективной является гибридизация осины с видами белых тополей и мало перспективна с секциями черных и бальзамических тополей. Высокопродуктивные, обладающие сильным гетерозисом, хорошей формой стволов, устойчивостью к гнилям гибриды были получены А. С. Яблоковым и М. М. Вересиним при скрещивании осины с тополем белым. Обратные скрещивания столь выдающихся результатов не дали. Н. А. Коновалов свои гибриды осины с тополем белым назвал уральской серебристой осинкой. Они отличались быстрым ростом и хорошей способностью размножаться корневыми и зелеными ствольными черенками.

Хорошо известны гибриды осины с тополем Болле, получившие в разных местах различные названия. Семья лучших по росту, морозостойкости и декоративности гибридов селекции А. С. Яблокова была названа «тополем Яблокова». Ф. Л. Щепотьевым из гибридов подобной комбинации были выделены осина Сукачева, обладающая высокой засухоустойчивостью и декоративностью, и осина весёло-боковеньковская, имеющая быстрый рост и высокую засухоустойчивость. Осина Сукачева сейчас растет в засушливых условиях Весёло-Боковеньковского парка Кировоградской обл. Н. А. Коновалов гибрид осины и тополя Болле назвал свердловской пирамидальной осинкой. Она также отличается быстрым ростом и высокой декоративностью. П. П. Бессчетнов у выведенного им гибрида между осинкой и тополем Болле выявил устойчивость к засолению.

От скрещиваний осины с тополем серым также были получены быстрорастущие гибриды (А. С. Яблоковым). Одним из наиболее перспективных гибридов осины признан гибрид между осинкой *P. tremula* и американской осинкой *P. tremuloides*. Скрещивания этих осин были выполнены в Швеции, Норвегии, Латвийской ССР. Полученные гибриды отличались исключительно высокой интенсивностью роста. В Швеции и Норвегии

они превосходили шведскую исполинскую осину, в Латвии росли быстрее сеянцев плюсовых контрольных осин. Во втором поколении, если опыление происходило пылью того же гибрида, отставали от гибридов первого поколения. Если же использовали пыльцу другой плюсовой осины, получались гибриды выдающегося роста [64].

Большие перспективы имеет и отдаленная внутривидовая гибридизация осины. В опытах по скрещиванию осины разного географического и эдафического происхождения, диплоидных и триплоидных форм в Курской обл. [43], Башкирии, под Воронежем [54] нередко получались гибриды с явно выраженным гетерозисом, но иногда в одних и тех же комбинациях возникало слаборослое потомство. Все зависело от подбора родительских пар.

Элитное семеноводство осины должно строиться на плантационной основе — отборе лучших (плюсовых) форм деревьев, их проверке по семенным потомствам, на вегетативном размножении, создании клоновых архивно-маточных и селекционных плантаций. Общие принципы плантационного семеноводства (см. выше) сохраняются и для осины. Некоторые специфические особенности заключаются в следующем. При отборе плюсовых деревьев предпочтение следует отдавать зеленокорой форме. В качестве опылителей желательно использовать шарьинскую исполинскую осину, которая отлично проявила себя в различных лесорастительных условиях [143]. Особое внимание при отборе плюсовых деревьев должно уделяться внешним проявлениям их здоровья.

Лучшие способы прививки — копулировка в боковой разрез или в расщеп. Лучшее время прививки весной, когда у подвойных саженцев начинают разворачиваться почки. Привитые саженцы с питомников, школ переносят на постоянное место. Значительный опыт закладки клоновых плантаций осины накоплен в ЛатНИИЛХПе [64]. На каждой плантации должно быть по меньшей мере 16 клонов плюсовых деревьев, из них 12 женских и 4 мужских. Привитые мужские деревья необходимо размещать равномерно по всей площади. Как мужские, так и женские плюсовые деревья желательно использовать из различных отдаленных друг от друга популяций, из различных лесорастительных условий. Размещение клонов на плантации обычное — 5×5 м.

В Латвии уже начата проверка плюсовых деревьев осины с семенным потомством. Расчеты показывают, что коэффициент наследуемости в узком смысле h^2 размеров листовых пластинок у однолетнего потомства изменяется от 0,32 до 0,86, объемная плотность древесины составляет $0,25 \text{ г/см}^3$.

Диплоидный набор хромосом осины равен 38 (2n). В природе, как уже отмечалось, встречаются триплоиды с 57 (3n) хромосомами, обладающими гигантским ростом. Скрещивая три-

плоиды с диплоидными формами, Ионссон получил тетраплоидные формы, которые характеризовались медленным ростом и меньшей жизнестойкостью по сравнению с триплоидными. Известны анеуплоиды с 37 хромосомами. Имеются мутанты с пирамидальными кронами.

Обобщая все сказанное об осине, приходим к выводу о большой перспективе применения к этой породе селекции — отбора, гибридизации, полиплоидизации, мутагенеза.

IV.12. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО ОЛЬХИ

В роде ольха (*Alnus* Mill.) около 30 видов. На территории СССР произрастают 12 видов, наиболее распространенными из которых являются ольха черная, или клейкая (*Alnus glutinosa* (L.) Gaerth.), и ольха серая (*A. incana* (L.) Moench.). Довольно широко распространена также в европейской и азиатской частях страны ольха кустарниковая (*A. fruticosa* Rupr.). В Карпатах произрастает близкий к последнему вид — ольха зеленая (*A. viridis* D. C.), кустарник, пригодный для облесения крутых каменистых склонов у верхней границы леса. На Кавказе и в Закавказье широко распространена очень близкая к ольхе черной ольха бородастая (*A. barbata* C. A. M.), поднимающаяся в горы до 2000 м над ур. м., и встречается ольха сердцелистная (*A. subcordata* C. A. M.). В Западной и Восточной Сибири ольху серую замещают низкорослые ольха сибирская (*A. sibirica* Fisch.) и пушистая (*A. hirsuta* Turcz.); ряд видов естественно произрастает на Дальнем Востоке, в Приморском крае, на Камчатке и Сахалине: ольха маньчжурская (*A. manshurica* (Call.) Hang.-Mass.), камчатская (*A. camtschatica* (Call.) Kom.), красильная (*A. tinctoria* Sarg.), Максимовича (*A. maximowiczii* Call.) и японская (*A. japonica* Sieb. et Zucc.). Многие из них неприхотливы, декоративны и могут быть использованы в озеленении [29].

Виды рода ольха большей частью среднетеневыносливы, морозостойки и влаголюбивы. Наиболее хозяйственно важным видом является быстрорастущая ольха черная — высокое дерево с коричневой рано растрескивающейся корой, успешно произрастающее в сырых и влажных местах почти от Архангельска до Херсона. Встречается в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии до высоты 1300—1500 м над ур. м. Корневых отпрысков не дает, но очень хорошо размножается пневой порослью. Древесина ольхи черной ценится в столярно-мебельном производстве, незаменима в строительстве гидротехнических сооружений; кора в связи с высоким содержанием таннидов широко применяется в кожевенной и красильной промышленности. Древесина ольхи хорошо поддается облагораживанию с помощью прессования и химических веществ, делаясь весьма красивой и стойкой.

Ольха черная — основная лесообразующая порода в условиях низинных болот и по поймам рек, способствует мелиорации этих

труднодоступных и большей частью не используемых человеком площадей. Она типичный гигрофит, но сухость воздуха переносит хорошо. Известна высокая почвоулучшающая способность ольхи, связанная с обогащением почвы азотом благодаря деятельности азотусояющих бактерий в клубеньках на корнях ольхи. Образует чистые высокопродуктивные ольшаники или произрастает в смеси с березой, осиной, елью, липой и другими породами [140]. Подавляющая часть черноольховых насаждений естественного происхождения — семенного и порослевого, хотя ольху можно весьма успешно культивировать.

В связи с широким географическим распространением у ольхи черной уже давно отмечено наличие географических форм. В ГДР и ФРГ обратили, например, внимание на то, что ольха из семян бельгийского происхождения первоначально растет хорошо, но затем резко снижает прирост, начинает обильно плодоносить, болеет и хиреет вплоть до полного отмирания [114]. В Дании была установлена различная устойчивость двух климатических типов ольхи к болезням. Важность учета происхождения ольхи черной подтверждается данными ряда опытных географических культур, заложенных в последние годы в Голландии, ФРГ, Швеции, СССР. В ФРГ в 9—11-летних культурах обнаружили большие различия в строении корневых систем 8 экотипов ольхи, причем болотная форма оказалась с наиболее развитыми корнями и поэтому наиболее ветроустойчива. Установлена прямая связь быстроты роста и прямизны стволов у потомств разных экотипов и местных популяций. Существенные различия в росте и состоянии культур климатических типов ольхи из разных районов Европы установлены в нидерландских опытах.

У ольхи черной различают рано- и позднезасеиваемые фенологические формы. В. Н. Рубцов установил, что позднезасеиваемая форма имеет преимущество в росте по высоте и диаметру и меньше поражается гнилью.

Имеются у ольхи черной многочисленные наследственные морфологические формы, различающиеся по листьям и габитусу крон. По форме крон встречаются быстрорастущая красонервная с широкопирамидальной кроной и деревья с узкопирамидальной кроной. По листьям различают как минимум 6 морфологических форм: разрезнолистную, рассеченнолистную, дуболистную, рябинолистную, боярышниковолистную и с желтыми листьями. Используются они в зеленом строительстве, хотя рассеченнолистные вариации встречаются и в естественных лесах.

Ольха серая менее высокорослая, но очень зимостойка, значительно менее требовательна к почве и более теневынослива. Дает корневые отпрыски. Имеет большое почвозащитное, водоохранное и почвоулучшающее значение. Ольха серая значительно менее влаголюбива и часто растет на суходоле вместе с березой и осиной [29].

В. Н. Сукачев [124] считает, что у ольхи серой имеются климатические экотипы, например на Кольском п-ове *A. bogealis* Noga, которая, по его мнению, представляет собой климатический экотип. Различия в росте потомств некоторых климатических экотипов ольхи серой обнаружены в трех опытных культурах в Голландии, причем некоторые потомства ольхи серой превосходили по росту ольху черную. Из форм ольхи серой известны стелющаяся, рассеченнолистная с опушенными листьями голубовато-зеленого цвета снизу, с мелкими плакучими ветвями.

Хромосомный набор ольхи $2n=28$. Следует сказать, что Д. Райт [109] убежден, что ольха имеет полиплоидное происхождение и все виды рода являются тетраплоидами, производными от древних видов, имевших $2n=14$. Естественные полиплоиды у ольхи не обнаружены, но у ольхи черной искусственно получен триплоид и тетраплоид [114]. Триплоидные потомства в большинстве случаев отличались повышенной быстротой роста.

Семеноводство ольхи можно развивать на популяционной и клоновой основе. Практика показывает, что различия в качестве и наследственных свойствах отдельных популяций (насаждений) ольхи черной бывают очень значительны [114, 142]. Обильные урожаи семян ольхи черной повторяются довольно часто — через 2—3 года, отдельные деревья плодоносят почти ежегодно [140]. Это позволяет собирать семена и успешно размножать лучшие апробированные популяции и отдельные деревья.

При отборе плюсовых деревьев необходимо, кроме обычных требований, обращать внимание на отсутствие водяных побегов, так как этот признак наследствен и снижает качество древесины [64, 114]. Кроме того, у ольхи замечена закономерность, выражающаяся в том, что ежегодно и обильно плодоносящие деревья часто значительно отстают в росте.

При закладке клоновых семенных плантаций ольхи условие возможно большего представительства клонов на плантации играет несколько меньшую роль, так как замечено, что самоопыление у ольхи не вызывает вредных последствий (Vaclav, Кундзиньш).

Наиболее подходящими под плантации ольхи черной являются свежие и влажные супесчаные богатые гумусом почвы или глинистые без признаков застойного увлажнения (C_3 , D_3). Привитые саженцы ольхи растут очень быстро, и уже в 3—4 года необходимо начать формирование крон путем обрезки вершины и частично более длинных боковых ветвей [64]. В ряде зарубежных стран клоновые плантации ольхи уже дают значительное количество генетически улучшенного семенного материала. В нашей стране способы прививок и техноло-

гия закладки плантаций ольхи детально разработаны латвийскими лесоводами [64].

Прививки ольхи черной и серой выполняют на соответствующем подвое или на сеянцах их гибрида в возрасте 2—3 лет. Оптимальный срок прививки невелик — весенний, от распускания почек до начала образования побегов. Приживаемость летних прививок, как правило, небольшая. Наиболее простой и надежный способ прививки ольхи — сердцевинной на камбий, удовлетворительные результаты дает аблактировка [109]. В качестве обвязочного материала рекомендуется мочало; применение ниток и полиэтиленовой пленки, по данным А. В. Кундзиньша, снижает приживаемость прививок в открытом грунте. Для защиты прививки от высыхания применяют садовый вар. Особенностью прививок ольхи является относительно медленное срастание привоя и подвоя; образование общего кольца наблюдается не ранее 40—60 дней, поэтому обвязка снимается не ранее чем через 50—66 дней. Более быстрое срастание и высокая приживаемость прививок ольхи достигаются в условиях теплицы. Приемы формирования ПЛСУ ольхи не отличаются от соответствующих методов, применяемых для других пород.

Перспективна селекция ольхи с помощью использования естественной межвидовой гибридизации. Между ольхой черной и серой часто наблюдается интрогрессивная гибридизация [124]. Естественные гибриды этих видов встречаются в лесах Латвийской ССР, Белоруссии. Гибридная ольха обладает более быстрым ростом, чем родители, на 6—14 % по высоте и на 20—44 % по диаметру и повышенной устойчивостью в худших условиях произрастания. Многие авторы выделяют этот гибрид в самостоятельный вид (*A. hybrida* A. Bг.). Морфологические признаки у этого вида ольхи носят преимущественно промежуточный характер, например по листьям встречаются все переходные формы от ольхи черной к серой. Предполагается, что естественный гибрид получен при скрещивании ольхи черной в качестве материнской формы. В то же время многочисленные попытки получения такого варианта скрещивания искусственным путем неизменно терпели неудачу, в то время как в обратном направлении (ольха серая × ольха черная) скрещивание вполне успешно [64].

Скрещивания между ольхой черной и серой успешно проведены в ряде стран. Латвийские лесоводы включили в процесс гибридизации также *A. hybrida*. Полученные искусственно гибриды, как правило, быстрорастущи, но часть растений заметно отстает в росте, поэтому при посадке в культуру потомства F_1 необходим отбор хорошо развитого высокорослого посадочного материала. Особенно хорошие результаты получены в варианте ольха черная × ольха гибридная. Кроме названного гибрида, в разное время и в разных местах обнаруживались естествен-

ные и получены искусственно более или менее перспективные гибриды *A. glutinosa* × *A. incana* = (*A. pubescens* Tauch.), гибрид с сильным отклонением в сторону ольхи серой. *A. cordata* × *A. glutinosa* = *A. elliptica* Regina; *A. subcordata* × *A. incana* (*A. Regelli* Call); *A. rugosa* × *A. incana* = (*A. aschersoniana* Call) [29]. Перспективен гибрид *A. rubra* × *A. glutinosa* [114 и др.] Интересно, что реципрокное скрещивание *A. glutinosa* × *A. rubra* дало практически стерильное потомство.

IV.13. СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО САКСАУЛА

Саксаул (*Haloxylon* Bge.) произрастает в республиках Средней Азии и Казахстане и представлен 3 видами: белым (*Haloxylon persicum* Bge.), черным (*H. aphyllum* (Minkw.) Iljin) и зайсанским (*H. ammodendron* (C. A. M.) Bge.). Последний — центральноазиатский вид встречается в Казахстане в Джунгарских воротах (Талды-Курганская обл.) и Зайсанской котловине (Восточно-Казахская обл.). Почти половина лесов Казахстана приходится на долю саксаульников. В Туркмении саксаул занимает около 93 % лесопокрытой площади республики, в Узбекистане 64 %.

Саксаул белый распространен на рыхлых песчаных почвах с глубоким залеганием грунтовых вод. Белосаксаульники промышленного значения не представляют. Они выполняют в основном почвозащитную функцию и являются кормовой базой для животноводства в песчаных пустынях. Наиболее ценны в хозяйственном отношении черносаксаульники, которые широко используются как топливо.

В селекционном отношении саксаульники изучены слабо. Саксаулу свойственна весьма значительная внутривидовая изменчивость. М. В. Гудочкин указывает на наличие 2 жизненных форм саксаула — древовидной и кустарниковой. А. П. Бесчетнов выявил 3 формы — древовидную, полукустарниковую и кустарниковую. Среди древовидных растений по габитусу выделяются широкоцилиндрическая и широкоцилиндрическая плакучая формы, в группе полукустарниковых — ажурная раскидистая и раскидистая поникшая. Древовидную форму можно использовать для защитного лесоразведения, защиты животных, на топливо. Полукустарниковую форму целесообразно применять для посадок вдоль дорог, на откосах, вокруг рисовых полей. Кустарниковая форма является ценной кормовой базой для каракулевого животноводства.

Габитус саксаула — признак устойчивый. Поэтому отбор по этому признаку может дать значительный хозяйственный эффект. По данным Н. Е. Кокшаровой и Е. С. Александровского, в саксаульниках резко выделяются фенологические формы: рано-, средне- и поздноцветущая. Наиболее подвержены влиянию неблагоприятных погодных условий (сильные ветры,

обильные осадки в апреле, низкие среднесуточные температуры воздуха —2—3°C и заморозки) ранोцветущие деревья, соответственно качество их семян ниже.

Необходимость широкого использования хозяйственно-ценных форм обусловлена большими объемами лесокультурных работ. Массовое получение улучшенных в генетическом отношении семян могут обеспечить семенные плантации. До их создания важную роль должны сыграть постоянные и временные лесосеменные участки. Для создания плантаций отбирают плюсовые деревья — это лучшие экземпляры с широкой кроной, хорошо плодоносящие и с высоким качеством семян (лабораторная всхожесть не ниже 60 %), без признаков заражения мучнистой росой и повреждений галлицами. По таксационным показателям они должны отвечать требованиям I класса бонитета. Иногда высота должна соответствовать II классу бонитета при условии сохранения всех остальных признаков. По местным рекомендациям создают семейственные плантации после проверки плюсовых деревьев по их семенным потомствам. По-видимому, не меньший интерес должны представлять и другие типы плантаций всех порядков.

К нормальным деревьям относятся средние по таксационным показателям, качеству, здоровые экземпляры; к минусовым — угнетенные, слаборазвитые, больные, сильно обломанные растения. Наряду с плюсовыми деревьями в саксаульниках отбирают плюсовые насаждения. В таких насаждениях численность плюсовых и близких к ним деревьев должна быть не менее 30 %, а вместе с нормальными — более 70 %. В этих насаждениях заготавливают улучшенные семена для создания ПЛСУ и производственных культур.

Основную часть саксаульников составляют нормальные насаждения — средние по росту, состоянию, развитию и урожайности. Количество плодоносящих деревьев в них должно быть не менее 15 %. В этих насаждениях заготавливают сем. для выращивания лесных культур рядовой селекционной ценности. Заготовка семян в минусовых насаждениях категорически запрещается.

Для создания постоянных лесосеменных участков могут быть использованы как естественные насаждения, так и лесные культуры. Наибольшую ценность будут иметь ПЛСУ, созданные из улучшенных семян с плюсовых насаждений и плюсовых деревьев. Лучшими естественными насаждениями для закладки ПЛСУ являются черносаксаульники I—II бонитета, полнотой 0,3—0,4 на невыщелоченных глубоких слабозасоленных (содержание воднорастворимых солей 0,08—0,46 %) легких почвогрунтах с низкой минерализацией грунтовых вод (1,3—10,0 г/л) и уровнем их залегания 3,0—5,5 м [91]. Допускается присутствие в почвогрунтах незначительного количества гипса (10—15 %), относительно равномерно размещенного по профилю.

Под ПЛСУ саксаула белого предпочтительно отводить незасоленные грядовые, бугристые, ячеистые и полого-волнистые пески, заросшие мелкими кустарниками, полукустарниками, злаками и другими травами, расположенные на участках с полого-волнистым сравнительно нерасчлененным рельефом; толщина эоловых наносов более 1,5 м. Плотный остаток солей в песке не должен превышать 0,3 %, в том числе хлора 0,01 %, сульфата 0,01 %. Оптимальная глубина грунтовых вод 5—15 м.

Сплошными массивами саксаул произрастает редко. Поэтому подходящие участки группируются в блоки по 50—100 га, а при возможности по 300—500 га.

В естественных насаждениях саксаул начинает плодоносить в 5—6 лет, в искусственных — в 4—5 лет. Обильные урожаи наступают один раз в 3—4 года, средние — раз в 2—3 года. Кульминация плодоношения приходится на 16—22-й год. Средняя урожайность в 11—15 лет 180, в 16—20 лет 200, в 21—30 — 130 кг/га. Общая продолжительность функционирования ПЛСУ 15 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акакиев Ф. И. Некоторые биологические особенности и лесохозяйственное значение фенологических форм ели. Автореф. дис. на соиск. ученой степени канд. с.-х. наук. Л., 1960.
2. Альбенский А. В. Селекция древесных пород и семеноводство. М.—Л., 1959.
3. Андреев В. Н. Гомологичные ряды форм некоторых дубов.—Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1927—1928, т. 18, вып. 2.
4. Андриюшквичене И. С. Изучение семенного потомства по росту у сосны обыкновенной.—В кн.: Состояние и перспективы развития лесной генетики. Рига, 1974.
5. Анциферов Г. И., Чемарина О. В. Особенности прохождения фенологических фаз дубом черешчатым в весенний период.—В кн.: Термический фактор в развитии растений различных географических зон. М., 1979.
6. Армушева С. И. Гибридные формы дуба селекции С. С. Пятницкого.—В кн.: Лесоводство и агролесомелиорация. Киев, 1974, вып. 38.
7. Багаев С. Н. Изучение и отбор узорчатой и каповой разновидности берез в условиях Костромской области.—В кн.: Селекция быстрорастущих пород. М., 1965.
8. Белоус В. И. Научные основы элитного семеноводства дуба черешчатого в лесах правобережья Украинской ССР. Автореф. дис. на соиск. ученой степени д-ра с.-х. наук. Киев, 1980.
9. Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978.
10. Вавилов Н. И. Избранные произведения в двух томах. Л., 1967, т. I.
11. Вересин М. М. Лесное семеноводство. М., 1963.
12. Воробьев Г. И., Иевень И. К., Телегин Н. П., Тищенко А. Н. Лесное хозяйство Швеции. М., 1973.
13. Габрилавичус Р. Б. Дифференциация деревьев сосны на селекционные категории качества и особенности их роста.—В кн.: Селекция древесных пород в Литовской ССР. М., 1978.
14. Гаврис В. П. Многоформность хвойных пород и практическое использование ценных форм сосны и ели.—Лесное хозяйство, 1938, № 1(7).
15. Гайлис Я. Я. Селекция лесных древесных пород в Латвийской ССР.—В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970.
16. Генетика и селекция лесных пород. Каунас, 1972.
17. Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. Воронеж, 1974—1979.
18. Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. Труды ВНИИЛМа. М., 1975.
19. Генетические исследования древесных в Латвийской ССР. Рига, 1975.
20. Гиргидов Д. Я. Семеноводство сосны на селекционной основе. М., Лесная промышленность, 1976.
21. Гиргидов Д. Я., Долголиков В. И. Отбор плюсовых деревьев и вегетативное размножение хвойных пород при создании лесосеменных плантаций. Л., изд. ЛенНИИЛХа, 1962.

22. Говоруха Г. О. Закономерности внутривидовой изменчивости термостойкости *Betula verrucosa* Ehrh. на Урале. Автореф. дис. на соиск. ученой степени канд. биол. наук. Свердловск, 1971.
23. Градяцкас А. И., Данусявичюс Ю. А. Ценный генотип ельника Литвы.— В кн.: Селекция древесных пород в Литовской ССР. М., 1978.
24. Грицайчук В. В. Популяционная изменчивость и клоновое семеноводство сосны обыкновенной в южной левобережной Лесостепи Украины. Автореф. дис. на соиск. ученой степени канд. с.-х. наук. Харьков, 1979.
25. Давыдова Н. И. Итоги многолетнего испытания семенного потомства дуба обыкновенного.— В кн.: Лесоводство и агролесомелиорация. Киев, 1977, вып. 48.
26. Данилов М. Д. Формовое разнообразие дуба черешчатого в условиях северо-восточной части его ареала и вопросы организации лесосеменного дела. Йошкар-Ола, 1969.
27. Данченко А. М. Оценка хозяйственно важных признаков березы в Северном Казахстане.— В кн.: Леса Урала и хозяйство в них. Свердловск, 1970, вып. 5.
28. Данченко А. М., Макварт В. Р., Шульга Л. В. Влияние географического происхождения берез бородавчатой и пушистой на их всхожесть при различных температурных режимах.— Экология, 1977, № 1.
29. Деревья и кустарники СССР, т. I—VI. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949—1966.
30. Дерюжкин Р. И. Селекция и культуры лиственницы в Центральной лесостепи.— В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970.
31. Доклады ученых — участников Международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству в г. Новосибирске 19—25.VI.1972. М., ВНИИЛМ, 1972.
32. Докучаев В. В. Учение о зонах природы. М., 1948.
33. Докучаева М. И. Вегетативное размножение хвойных пород. М., 1967.
34. Долгополов В. И. О ранней диагностике быстрого роста в высоту у сосны и ели по прямому признаку.— В кн.: Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород. Рига, 1974.
35. Долгополов В., Мясников И. Генетика, селекция и интродукция в лесном хозяйстве за рубежом.— Иностранная информация, № 1. Изд. ЦБНТИ лесхоза, 1975.
36. Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция. М., 1967.
37. Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие. М., 1961.
38. Енькова Е. И. Климатические экотипы дуба.— Научн. зап. Воронежского лесохозяйственного института, 1946, т. IX.
39. Ермаков В. И. Закономерности наследования узорчатой текстуры древесины в гибридном потомстве березы карельской. Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1979.
40. Ефимов Ю. П. Фенологические формы дуба черешчатого в условиях центральной лесостепи и их лесохозяйственное значение. Автореф. дис. на соиск. ученой степени канд. с.-х. наук. Воронеж, 1967.
41. Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968.
42. Защитное лесоразведение и вопросы селекции в Северном Казахстане.— Труды КазНИИЛХа, 1980.
43. Иванников С. П. Селекция осины в условиях центральной лесостепи по быстрому росту и устойчивости против гнили. Быстрорастущие и хозяйственно-ценные породы. М., Изд. МСХ СССР, 1958.
44. Иевлев В. В. Экотипы и формы дуба черешчатого в Воронежском заповеднике. Автореф. дис. на соиск. ученой степени канд. с.-х. наук. Воронеж, 1970.
45. Ирошников А. И., Мамаев С. А., Правдин Л. Ф., Щербакова М. А.

Методика изучения внутривидовой изменчивости древесных пород. М., Изд. Гослесхоза СССР, ЦНИИЛГиСа, 1973.

46. Ирошников А. И. Географические культуры хвойных в южной Сибири.— В кн.: Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск, 1977.

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

48. Каргов В. А. О формовом разнообразии вяза мелколистного.— Бюлл. ВНИИЛМИ, 1975, вып. 2(18).

49. Картель Н. А., Манцевич Е. Д. Генетика в лесоводстве. Минск, 1970.

50. Кобранов Н. П. Селекция дуба. М., 1925.

51. Козубов Г. М. Внутривидовое разнообразие сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в Карелии и на Кольском полуострове. Автореф. дис. на соиск. ученой степени канд. с.-х. наук. Л., 1962.

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

53. Кондратюк Е. В. Дикорастучі хвойні України. Київ. Вид. АН УССР, 1960.

54. Коновалов Н. А., Пугач Е. А. Основы лесной селекции и сортового семеноводства. М., 1978.

55. Котов М. М., Лебедев Е. П. Основы сортового семеноводства важнейших лесобразующих пород в СССР. Горький, 1977.

56. Красильников Д. И. Изменчивость дубов Западного Кавказа и ее значение для их таксономии. Автореф. дис. на соиск. ученой степени д-ра с.-х. наук. Краснодар, 1962.

57. Кречетова Н. В., Крестова О. Ф., Любич Е. С. и др. Справочник по лесосеменному делу. М., 1978.

58. Круклис М. В., Милютин Л. М. Лиственница Чекановского. М., 1977.

59. Крылов Г. В. Лесные ресурсы и лесорастительное районирование Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1962.

60. Купцов А. И. Элементы общей селекции растений. Новосибирск, 1971.

61. Курдиани С. З. Об организации селекции лесных растений.— Сельское хозяйство и лесоводство, 1912, № 6.

62. Лавренко Е. М. Генофонд растительного мира СССР.— В кн.: Ресурсы биосферы на территории СССР. М., 1971.

63. Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970.

64. Лесная селекция. М., 1972.

65. Лесоведение и лесное хозяйство.— Труды БелНИИЛХа. Минск, 1971, вып. 4; 1972, вып. 6; 1973, вып. 7; 1976, вып. 11; 1979, вып. 14.

66. Лесоводство и агролесомелиорация. Киев, 1965, вып. 3; 1967, вып. 9; 1971, вып. 27; 1974, вып. 38; 1975, вып. 42; 1977, вып. 48; 1979, вып. 55.

67. Лигачев И. Н. Ранняя и поздняя формы дуба с точки зрения селекции. Горное лесоводство на Северном Кавказе.— Труды Северо-Кавказской ЛОС. Майкоп, 1977, вып. XIII.

68. Линдквист Б. Лесная генетика в шведской лесоводственной практике. Реф. 2-го нем. изд-я, 1954 г. Т. П. Некрасовой. Новосибирск, 1958.

69. Лукьянец В. Б. Внутривидовая изменчивость дуба черешчатого в Центральной лесостепи. Изд. Воронежского ун-та, 1979.

70. Любавская А. Я. Карельская береза. М., 1978.

71. Мальцев М. П. Фенологические формы дуба в молодых культурах на Северном Кавказе.— Труды Северо-Кавказской ЛОС, 1967, вып. 8.

72. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. *Pinales* на Урале). М., 1973.

73. Материалы Всесоюзного научно-технического совещания. Создание постоянной лесосеменной базы на селекционной основе. Москва, 6—10 июня, 1977 г.— Лесное хозяйство, 1978, № 1, 2.

74. Мачинский А. С. О расах дуба (*Quercus robur* L.).— Лесоведение и лесоводство, 1927, № 4.

75. Махнев А. К. О закономерностях внутривидовой изменчивости березы по биологическим свойствам семян в горах Северного Урала.— Экология, 1979, № 2.

76. Мичурин И. В. Избранные сочинения. М., Госсельхозиздат, 1948.
77. Мильков Ф. Н. Природные зоны СССР. М., 1977.
78. Молотков П. И. Буковые леса СССР и ведение хозяйства в них. М., 1972.
79. Молотков П. И., Давыдова Н. И., Патлай И. Н., Вакулюк П. Г. Рекомендации по улучшению семеноводства основных лесообразующих пород в Украинской ССР. Киев, 1977.
80. Мосин В. И., Березин Э. Л., Данченко А. М. и др. Временные рекомендации по созданию постоянной лесосеменной базы основных лесообразующих пород на селекционной основе. Алма-Ата, 1979.
81. Надеждин В. В. Влияние географического происхождения семян лиственницы на ее рост в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1971.
82. Научные записки Воронежского лесотехнического института. Воронеж, 1960, т. XVIII.
83. Научные основы селекции хвойных древесных пород. М., 1978.
84. Некрасов В. И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М., 1973.
85. Некрасов В. И., Князева О. М. Изучение качества пыльцы древесных растений методом проращивания на целлофане.— Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР, 1973, вып. 88.
86. Некрасова Т. П. Плодоношение главных лесообразующих пород.— В кн.: Естественное возобновление хвойных в Западной Сибири. Новосибирск, 1962.
87. Ненюхин В. Н. Ранговый метод отбора и оценки плюсовых деревьев. Экспресс-информация. Изд. ЦБНТИ лесхоза. М., 1973, вып. 1.
88. Обновленский В. М. Об эдафических изменениях сосны обыкновенной.— Труды Брянского лесохозяйственного ин-та, 1953, т. VI.
89. Огиевский В. В. Лесное семеноведение. Л., 1965.
90. Огиевский В. Д. К вопросу о влиянии происхождения семян на рост леса.— Сборник статей по лесному хозяйству в честь 25-летия деятельности проф. М. М. Орлова. М., 1916.
91. Озолн Г. П., Маттис Г. Я., Калинина И. В. Селекция древесных пород для защитного лесоразведения. М., 1978.
92. Орленко Е. Г. Методы ранней диагностики при оценке наследственных свойств плюсовых деревьев (обзор). М., Изд. ЦБНТИ лесхоза, 1971.
93. Основные положения по лесному семеноводству в СССР. М., Изд. ЦБНТИ лесхоза, 1976.
94. Отбор лесных древесных. Рига, 1978.
95. Пастернак П. С. Взаимодействие между лесом и почвой в основных типах леса Украинских Карпат. Автореф. дис. на соиск. ученой степени д-ра с.-х. наук. Киев, 1968.
96. Патлай И. Н. Рост и устойчивость сосны в географических культурах второго поколения в Тростянецком лесхозаге Сумской области.— Лесной журнал, 1976, № 5.
97. Петров С. А. Методы определения и практическое использование коэффициента наследуемости в лесоводстве. М., 1973.
98. Пирагс Д. М. Дугласия в Латвийской ССР. Разведение и селекция. Рига, 1979.
99. Пихельгас Э. И. Основы селекции сосны обыкновенной в условиях Эстонской ССР. Автореф. дис. на соиск. ученой степени д-ра с.-х. наук. Тарту, 1971.
100. Погребняк П. С. Опыт использования расового состава *Q. robur* (дуба обыкновенного) в Тростянецком опытном лесничестве на Украине.— Лесоведение и лесоводство, 1926, вып. 3.
101. Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М., 1964.
102. Правдин Л. Ф. Внутривидовая систематика и ее значение для селекции.— В кн.: Проблемы современной ботаники, т. I. М.—Л., 1965.
103. Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М., 1975.
104. Прилуцкая С. Н. Проверка плюс-деревьев по потомству — один из

этапов элитного семеноводства.— В кн.: Лесоводство и агролесомелиорация. Киев, 1965, вып. 8.

105. Проказин Е. П. Организация сортового семеноводства лесных пород.— Сборник статей по итогам договорных научно-исследовательских работ за 1969—1970 гг. М., 1973.

106. Проказин Е. П., Чудный А. В. Создание высокосмолопродуктивных сосновых насаждений на селекционной основе. М., Изд. ЦБНТИ лесхоза, 1969.

107. Пятницкий С. С. Селекция дуба. М., 1954.

108. Пятницкий С. С. Практикум по лесной селекции. М., 1961.

109. Райт Д. В. Введение в лесную генетику. Пер. с англ. яз. М., 1978.

110. Раманаускас В. И. О наследственной обусловленности быстроты роста деревьев ели различной продуктивности. Формирование элитных насаждений.— Тезисы докладов Всесоюзной конференции 19—22 июня 1979 г. Каунас — Гирионис, 1979.

111. Рапопорт И. А. Химический мутагенез. М., 1966.

112. Редько Г. И., Родин А. Р., Трещевский И. В. Лесные культуры. М., 1980.

113. Ровский В. М. и др. Основы организации лесосеменного дела. Результаты научно-исследовательских работ по лесному хозяйству за 1938 г./ В. М. Ровский, О. Г. Каппер, С. А. Самофал и др. М., 1940, вып. 13.

114. Ромедер Э., Шенбах Г. Генетика и селекция лесных пород. Пер. с нем. яз. М., 1962.

115. Ронис Э. Я. Селекция ели.— В кн.: Лесная селекция. М., 1972.

116. Ростовцев С. А. Районирование переброек желудей дуба черешчатого. М., 1962.

117. Рутковский И. В., Докучаева М. И., Павлова Т. С. К вопросу экспресс-оценки состояния древесных растений в процессе селекционных работ.— В кн.: Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. М., 1975.

118. Савченко А. И., Орленко Е. Г., Василевская Л. С. Отбор плюсовых насаждений и деревьев дуба черешчатого в лесах Белоруссии.— Лесное хозяйство, 1978, № 12.

119. Самофал С. А. Климатические расы обыкновенной сосны и роль их в организации семенного хозяйства СССР.— Труды по лесному опытному делу. М., 1925, вып. 1.

120. Синская Е. Н. Учение о виде и таксонах. Л., 1961.

121. Совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тезисы докладов. Петрозаводск, 1967.

122. Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород. Рига, 1974.

123. Сукачев В. Н. Основные установки селекции лесных древесных пород в условиях советского лесного хозяйства.— Советская ботаника, 1933, № 1.

124. Сукачев В. Н. Дендрология с основами геоботаники. М.—Л. 1938.

125. Тимофеев В. П. Влияние происхождения семян рода *Larix* Mill на рост культур в СССР.— В кн.: Доклады ученых — участников Международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. (Новосибирск, 19—25 июня 1972 г.) М., 1972.

126. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. П., Яблоков А. С. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969.

127. Тольский А. П. Лесное семеноводство. М.—Л., 1950.

128. Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж, 1957, вып. VII. 1959, вып. VIII; 1972, вып. IX.

129. Туминаускас С. А. Селекционные качества плюсовых деревьев некоторых видов лиственницы.— В кн.: Селекция древесных пород в Литовской ССР. М., 1978.

130. Фальковский П. К. Ранние и поздние расы дуба.— Украинський лісовод, 1927, № 8.

131. Фомин Ф. И. Опыт районирования семенного хозяйства обыкновенной сосны на основе изучения ее климатических экотипов.— Сборник трудов ЦНИИЛХ. Л., 1940.

132. Харитонович Ф. Н. Биология и экология древесных пород. М., 1968.
133. Хиров А. А. Качественная оценка плюсовых сосен.— Лесное хозяйство, 1972, № 1.
134. Храмова Л. В. Результаты межвидового скрещивания двуххвойных сосен. Вопросы селекции лесных и декоративных древесных растений.— Научные труды Московского лесотехнического института. М., 1979, вып. 43.
135. Чудный А. В. Изменчивость состава терпентинных масел сосны обыкновенной.— Растительные ресурсы, 1977, вып. 13, № 2.
136. Шевченко Р. Г., Букаша Н. П. Новый метод контроля при отборе высокопродуктивных фенотипов.— В кн.: Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. Воронеж, 1977.
137. Ширнин В. К., Косиченко Н. Е., Ефимов Ю. П. Гистохимическое изучение мест сращения прививок дуба.— Лесной журнал, 1976, № 5.
138. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., 1946.
139. Шутяев А. М. Географические культуры дуба черешчатого в степных условиях Краснодарского края.— В кн.: Генетика, селекция и интродукция лесных пород. Воронеж, 1974, вып. 1.
140. Щепотьев Ф. Л., Павленко Ф. А. Быстрорастущие древесные породы. М., 1962.
141. Щепотьев Ф. Л., Сумская А. Н. Пострадиационная изменчивость и селекция дуба обыкновенного (*Quercus robur* L.). Генетические и селекционные исследования в Донбассе. Киев, 1978.
142. Юркевич И. Д., Голод Д. С., Парфенов В. И. и др. Формовое разнообразие древесных растений в лесах Белорусской ССР.— Труды Ин-та экологии растений и животных. Уральский научный центр АН СССР, 1974, вып. 90.
143. Яблоков А. С. Селекция древесных пород. М., 1962.
144. Яблоков А. С. Лесосеменное хозяйство. М., 1965.
145. Engler A. Einfluss der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse. 2. Mitteilung. Mitt. d. Schweiz. Centralanst. d. forstl. Versuchswesen. Zurich, 1913, Bd. 10, H. 3.
146. Giertych M. Summary results of the IUFRO 1938 Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) provenance experiment. Height growth.— *Silvae genetica*, 1976, 25, N 5—6.
147. Gustafsson A. Statement of seed orchards problems in Sweden with particular reference to population research in Scandinavian Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)— *Forest Tree Improvement*, 1972, N 4.
148. Kalela A. Zur Syntese der experimentellen Untersuchungen über Klimarassen der Holzarten. *Communicationes Institute Forestalis Fenniae*. Helsinki, 1937.
149. Kienitz M. Formen und Abarten der gemeinen Kiefer (*Pinus sylvestris* L.)— *Z. s. Forst und Jagd*, 1911, H. 1.
150. Larsen C. S. Genetics in silviculture. Edinburgh—London, Oliver and Boyd, 1956.
151. Müller C. H. Ecological control of hybridisations in *Quercus*. A. Factor in the mechanism of evolution.— *Evolution*, 1952, 6.
152. Rubner K. Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaues. Neumann Verlag, Radebeul und Berlin, 1953.
153. Schmidt-Vogt H. Monographie der *Picea abies* (L.) Karst. unter Berücksichtigung genetischer und züchterischer Aspekte.— *Forstwiss. Cbl.*, 1978, 97, N 6.
154. Turesson G. The plant species in relation to habitat and climate.— *Hereditas*, 1925, B. 6.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава I. Задачи и особенности селекции лесных пород	4
I.1. Общие задачи и особенности селекции и семеноводства лесных пород	4
I.2. Природные зоны и лесорастительные районы	9
Глава II. Изменчивость древесных пород	15
II.1. Многообразие форм, внутривидовая систематика	15
II.2. Географические формы	17
II.3. Эдафические формы	24
II.4. Морфологические формы	30
II.5. Формы древесных пород по интенсивности роста	37
Глава III. Методы селекции и семеноводства лесных пород	44
III.1. Селекционная инвентаризация лесов	44
III.2. Использование плюсовых деревьев	54
III.3. Проверка плюсовых деревьев по их семенным потомствам	59
III.4. Селекционные плантации	63
III.5. Гибридизация	78
III.6. Использование апомиксиса, полиплоидии и мутагенеза	84
Глава IV. Селекция и семеноводство основных лесных пород	94
IV.1. Селекция и семеноводство сосны	94
IV.2. Селекция и семеноводство ели	126
IV.3. Селекция и семеноводство лиственницы	142
IV.4. Селекция и семеноводство пихты	155
IV.5. Селекция и семеноводство дугласии	162
IV.6. Селекция и семеноводство дуба	168
IV.7. Селекция и семеноводство бука	182
IV.8. Селекция и семеноводство ильмовых	189
IV.9. Селекция и семеноводство ясеня	196
IV.10. Селекция и семеноводство березы	200
IV.11. Селекция и семеноводство осины	205
IV.12. Селекция и семеноводство ольхи	210
IV.13. Селекция и семеноводство саксаула	214
Список литературы	217