

А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ ПО ЛЕСНОЙ, ЦЕЛЛЮЛОЗНО-  
БУМАЖНОЙ, ДЕРЕВООБРАБАТЫВАЮЩЕЙ ПРОМЫШЛЕННОСТИ  
И ЛЕСНОМУ ХОЗЯЙСТВУ ПРИ ГОСПЛАНЕ СССР

ЛАБОРАТОРИЯ ЛЕСОВЕДЕНИЯ

Л. Ф. ПРАВДИН

# СОСНА ОБЫКНОВЕННАЯ

*Изменчивость,  
внутривидовая систематика и селекция*

ВОЛОГОДСКАЯ  
ОБЛАСТНАЯ  
БИБЛИОТЕКА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
Москва 1964



634.9

п 68

древесн. культ.

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР  
профессор доктор биол. наук *Н. Е. КАБАНОВ*

## ВВЕДЕНИЕ

Линнеевский вид — сосна обыкновенная (*Pinus silvestris* L.) на материке Евразии занимает обширную территорию. В разных частях ареала сосна неоднородна по морфологическим, биологическим и эколого-физиологическим особенностям, а следовательно, и по лесоводственным свойствам. Изучение всех особенностей сосны обыкновенной на протяжении всего ареала важно с различных точек зрения: во-первых, в связи с селекцией этого вида на быстроту роста, на смолопродуктивность и другие качества, а также на устойчивость к неблагоприятным факторам; во-вторых, в связи с ее внутривидовой систематикой; в-третьих, в связи с познанием закономерностей формо- и видообразования. 2

Решение названных задач неразрывно связано с изучением изменчивости как морфолого-анатомических признаков, так и эколого-физиологических свойств сосны в пределах малой популяции и всего ареала. Отсюда следует, что изучение изменчивости и наследственности организма — прежде всего проблема эволюционная, а также тесно связанная с ней проблема селекции. «Эволюционное учение пронизывает всю науку о селекции, селекция по существу есть вмешательство человека в формообразование животных и растений; другими словами, селекция представляет собой эволюцию, направляемую волей человека» (Вавилов, 1935, стр. 7).

Сосна обыкновенная — одна из таких лесообразующих древесных пород, которой в лесном хозяйстве принадлежит одно из первых мест. 1 Сосновые леса в РСФСР занимают огромные территории: в Европейской части площадь под сосновыми лесами по состоянию на 1.1.1956 г. составляет 35 053,3 тыс. га с запасом сосновой древесины в них 3907,05 млн. м<sup>3</sup>, в Азиатской части — 68 094,3 тыс. га с запасом 10 586,9 млн. м<sup>3</sup> («Лесной фонд РСФСР», 1958). В. Я. Добровлянский (1888) не без основания считал, что сосну обыкновенную можно назвать русским национальным деревом.

Лесоводы и ботаники давно занимаются изучением сосны обыкновенной с различных точек зрения, и, пожалуй, можно сказать безошибочно, что едва ли есть еще такая древесная порода, которой было бы посвящено столько работ. И тем не менее до настоящего времени нет работы, которая бы обобщила все полученные результаты исследований и произвела ревизию существующих представлений в области внутривидовых подразделений этого сложного вида. Причина отсутствия такой работы кроется в том, что сосна обыкновенная (*Pinus silvestris* L.) является сборным полиморфным видом, т. е. таким видом, который образует много форм, сосуществующих в пределах одной и той же популяции, а также и других систематических единиц, вплоть до ранга вида.

Нашими исследованиями охвачена преимущественно территория СССР. Что касается других стран, то некоторое количество материала представилось возможным собрать самому автору (Швеция, Венгрия,

Франция) или же использовать опубликованные материалы. Из числа последних заслуживают упоминания работы: Соколовского (Sokolowski, 1931), который изучал сосну на территории Польши; Стевена и Карлайла (Steven, Carlisle, 1959), описавших изменчивость сосны на территории Шотландии; Линдквиста (Lindquist, 1939), Ланглета (Langlet, 1937) и других, всесторонне изучивших сосну в Швеции.

Работа выполнена в б. Институте леса Академии наук СССР, в Лаборатории селекции лесных древесных пород и лесного семеноведения. После реорганизации Института леса в Институт леса и древесины Сибирского отделения АН СССР в г. Красноярске работы были продолжены той же лабораторией, но главным образом на территории Сибири. В осуществлении отдельных разделов работы принимал участие большой коллектив названной лаборатории: М. В. Круклис, Э. П. Лескова, А. М. Манжос, М. А. Подгорнова, А. И. Северова, О. П. Трубачева, В. Д. Филимонова, В. Л. Черепнин, О. В. Шахова, М. А. Щербакова, К. Г. Щербина и др. В процессе проведения работы автор неоднократно пользовался советами В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. Большую помощь в сборе полевого материала оказали работники лесхозов и леспромхозов, со стороны которых мы всегда встречали самое большое внимание и участие. Всем названным товарищам автор приносит свою большую благодарность.

# МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

## МЕТОДИКА СБОРА МАТЕРИАЛА

При изучении изменчивости организма, занимающего огромную территорию, сбор материала является очень важной частью работы. Материал для изучения изменчивости должен быть настолько большим, чтобы он мог правильно отражать истинную картину изменчивости изучаемого признака и давать достоверные средние величины. В то же время он должен охватить все условия местообитания в пределах ареала, поскольку изменение внешних условий влечет за собой и изменение признака.

Для вида с большим ареалом выполнить такую задачу не под силу одному человеку. Поэтому к сбору материала по изменчивости сосны пришлось привлечь прежде всего работников лесхозов, для чего была разослана инструкция, обеспечивающая единообразие в полевом сборе образцов для изучения.

Основное внимание при сборе материала обращалось на следующие моменты. В естественных популяциях сосны обыкновенной, в наиболее характерных и типичных для лесхоза условиях местообитания, производился сбор шишек, по 10 шт. с дерева, всего с 10—20 (30) деревьев в каждом местообитании. Вместе с шишками брали также и образец хвои в виде части ветки, покрытой хвоей. Одновременно записывали и таксационные показатели каждого дерева, с которого брали образец: возраст, диаметр, высоту, а также по возможности и форму кроны, строение поверхности корки и другие особенности. Образцы брались и в дальнейшем поступали в обработку только с совершенно здоровыми и вполне зрелыми шишками, не искривленными в результате поражения их грибными болезнями и насекомыми, с нормально развитой и здоровой хвоей.

Региональное изучение изменчивости сосны обыкновенной под непосредственным руководством автора было проведено И. Н. Лигачевым (1959, 1962) в Забайкалье, в Бурятской АССР. Изучение изменчивости сосны на Кольском полуострове и в Карельской АССР провел Г. М. Козубов (1962б) под руководством проф. С. Я. Соколова. Полученные ими данные также учтены и использованы в нашей работе.

В сборе полевого материала приняли также участие и сотрудники некоторых родственных по профилю экспедиций Академии наук СССР и других организаций.

Ареал сосны обыкновенной на территории СССР простирается от 70 до 40° с. ш. и от 20 до 138° в. д. Чтобы собранный материал более равномерно и полно характеризовал все районы в пределах ареала, на карте вся территория Евразии была разбита на равномерные части — клетки, одна сторона которой равнялась 5° с. ш., а другая — 5° в. д. Таким



образом, в пределах ареала на территории СССР была принята следующая сетка географических координат (с севера на юг и с запада на восток): 70—65, 65—60, 60—55° и т. д. с. ш., до южной границы ареала сосны; 20—25, 25—30, 30—35° и т. д. в. д., до восточной границы ареала.

Нанеся число полученных образцов на карту с такой сеткой, легко было видеть, какие районы представлены достаточным количеством образцов, какие еще требовали дополнительных сборов.

При обработке собранного и распределенного подобным образом материала было легко судить об изменчивости того или иного признака в зависимости от широты и долготы, что особенно важно для видов, занимающих такие обширные ареалы, как сосна. В районах горных, естественно, учитывалась и высота над уровнем моря.

Однако как бы ни был обилен материал, собранный лесхозами и другими организациями, его следует рассматривать как подсобный к собранному непосредственно в природе самим исследователем. Осуществить последнее было возможно только благодаря организации специальных экспедиционных поездок. Экспедиционные исследования по изучению географической изменчивости признаков направлялись также на определение участия (в процентах) в популяциях индивидуумов с наличием у них того или другого признака. Такому, например, учету подвергались окраска мужских и женских колосков, строение поверхности корки, форма зрелой шишки и т. п. Экспедиционные поездки осуществлены автором в Забайкалье, Восточную и Западную Сибирь, на Урал, в Алтайский край и Северный Казахстан.

Немалую помощь при изучении изменчивости признаков сосны оказали коллекции гербариев. С этой целью просмотрены и проанализированы гербарии Ботанического института имени В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), Томского государственного университета, Якутского филиала СО АН СССР, Рижского государственного университета. В наше распоряжение были переданы сборы сосны экспедиций Лесотехнической академии им. С. М. Кирова, проведенных лично и под руководством академика В. Н. Сукачева (1928—1932 гг.). Большую помощь в осуществлении поставленной цели оказали работы исследователей в смежных областях ботаники, и прежде всего развернувшиеся широким фронтом геоботанические исследования за последние 30 лет. Эти работы дали возможность судить об изменчивости лесных биогеоценозов с верхним ярусом или только из сосны, или с ее преобладающим участием в составе других древесных пород.

Наглядное представление об обилии собранного материала по изменчивости признаков сосны обыкновенной и маршрутах автора этой работы дает рис. 1. Поскольку в основу изучения морфологических признаков сосны нами приняты шишки, хвоя и семена, то на этом рисунке представлено число изученных образцов по этим трем признакам.

О количестве полученных от лесхозов и собранных лично образцов, которые и легли в основу изучения изменчивости сосны, можно судить по следующим данным: по Европейской части СССР получено 2350 образцов шишек и измерено 22335 шишек; по Азиатской части СССР соответственно — 1485 и 24544; всего по СССР — 3835 образцов и 46 879 шишек. В эту сумму не включены шишки, собранные и изученные по близкой к нашей методике Соколовским в Польше (Sokolowski, 1931) в количестве 41 720 шт. и Л. А. Марцинковским (1959) в Тувинской АССР в количестве 1411 шт.

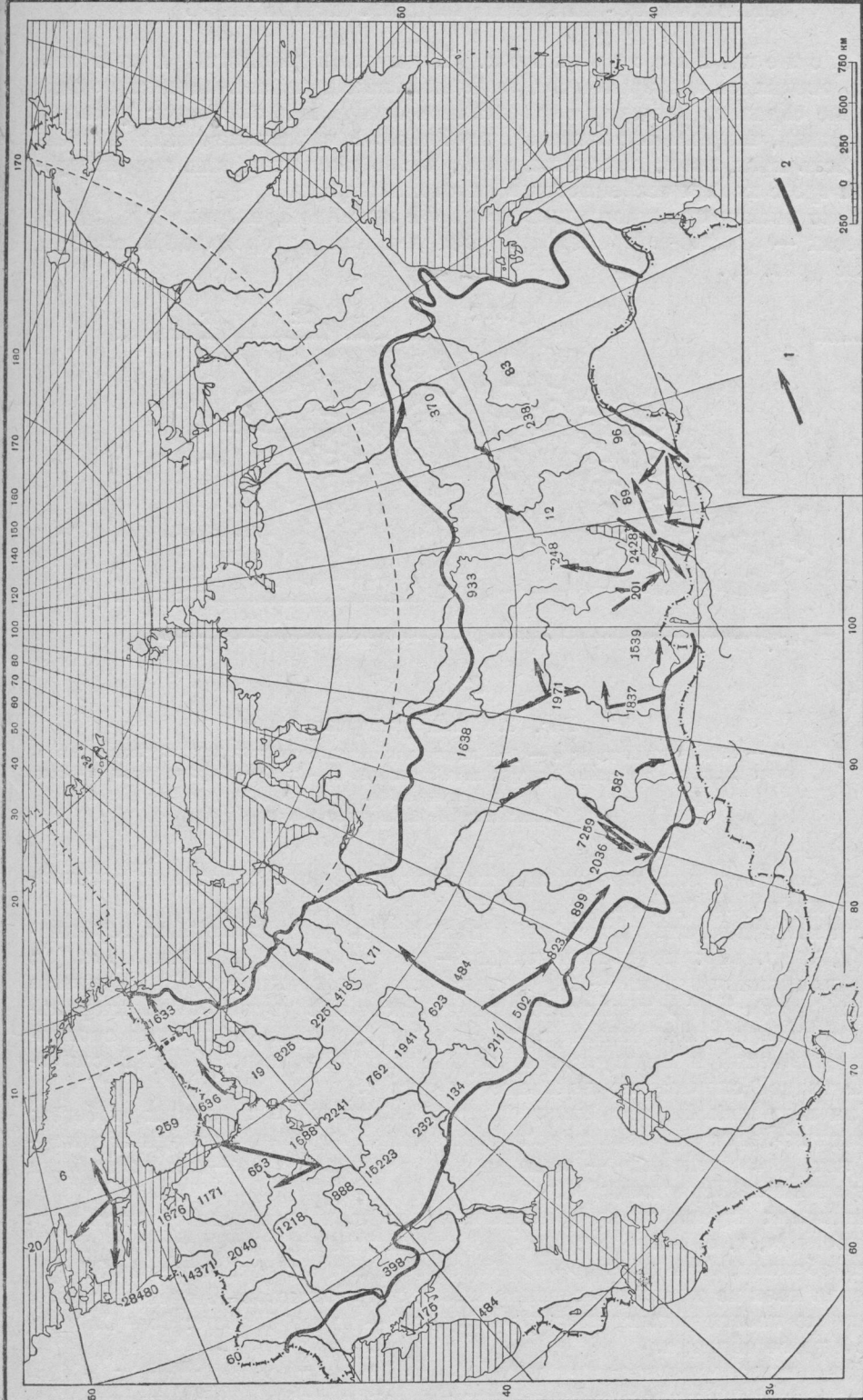


Рис. 1. Места сбора первичных материалов по изменчивости признаков сосны обыкновенной. Указано число изученных образцов  
 1 — маршруты Л. Ф. Правдина; 2 — границы ареала сосны. На этой и последующих картах граница ареала сосны обыкновенной нанесена по С. Я. Соколову  
 и О. А. Связевой (1964)

# МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

1. Изменчивость хвои. Изучение морфологии и анатомии хвои проводилось одновременно с изучением изменчивости шишек на одном и том же образце, при этом определялись следующие элементы: размер хвои (длина, ширина и толщина), особенности в расположении тканей, зубчатость края хвои, верхушка хвои, число смоляных каналов на срединном срезе хвои и особенности в их расположении.

Длина хвои измерялась миллиметровой линейкой, ширина и толщина на срезах — окуляр-микрометром, цена деления которого определялась заранее (рис. 2).



Рис. 2. Схема измерения хвои

1а — общая длина хвои; α — β — линия поперечного сечения для изучения анатомии хвои; 2 — поперечный разрез хвои по линии α — β; б — ширина хвои, в — толщина хвои.

Остальные обозначения в тексте

Для срезов с наиболее типичным анатомическим строением изготовлялись микрофотографии.

При наименовании тканей мы пользовались установившейся терминологией, а именно: покровные ткани — эпидермис (э) и гиподерма (г); ассимиляционная ткань — паренхима или хлоренхима (п); смоляные каналы (с. к.); центральная проводящая система с двумя биколлатеральными проводящими пучками (ц. п. с.) и перидермой. Перидерма состоит из сердцевинной и межпучковой паренхимы (Малышев, 1958). Расположение тканей схематично показано на рис. 2.

Для изучения бралась хвоя разного возраста и с разных побегов: с «мужских», если на нем были только пыльники в течение последних трех — пяти лет, и с «женских» — если на них в течение трех — пяти лет были только шишки (Правдин, 1950).

Анатомия изучалась на срединном срезе хвои, для чего брались пять пар хвоинок, т. е. всего делалось 10 срезов для каждого возраста хвои. Таким образом, если хвоя не опадала в течение трех лет, делалось 30 срезов; если хвоя не опадала в течение шести лет, делалось 60 срезов, а если к тому же побеги различались по полу, то — вдвое больше: 60—120 срезов с одного образца.

Для определения наличия центральных смоляных каналов, т. е. каналов, расположенных в проводящих пучках центрального цилиндра (по терминологии Моисеевой, 1941), делались срезы у основания хвои.

В соответствии со средней длиной были установлены три группы хвой: длинная (60 мм и более), средняя (45—60 мм), короткая (менее 45 мм).

По числу смоляных каналов в хвое установлены также три группы: смоляных каналов много, если среднее число их было 12—16 и больше; среднее число смоляных каналов 8—12; и мало смоляных каналов, если среднее число их было менее 8.

Для полной характеристики морфологии хвой следует еще остановиться на форме ее верхушки и зубчатости.

По строению верхушки можно выделить три группы: 1) хвоя оканчивается очень острым вытянутым шипом; 2) шип не очень острый, менее вытянут, чем в предыдущей группе; 3) верхушка хвой тупая, закругленная, без острого шипа. У сосны обыкновенной ребра хвой зубчатые, причем на верхушке хвой зубчиков не образуется. Форма верхушки и зубчатость по краю хвой изменчивы в одной популяции в пределах всего ареала и не могут служить надежными признаками при изучении внутривидовой изменчивости.

Цвет хвой также изменчив. По окраске отмечалась хвоя темно-зеленая и светло-зеленая. Изучалась также сезонная изменчивость окраски.

2. Изменчивость шишек. Мужские и женские «цветки» сосны по своей окраске резко разделяются на две крайние группы: розовые и желтые, с переходными между ними тонами. Различия в окраске «цветков» повторяются в пределах всего ареала, но в различном процентном соотношении. Поскольку с окраской «цветков» сочетаются, как мы увидим ниже, физиологические особенности, признак этот очень существенный. Процентное соотношение деревьев в популяциях с розовыми и желтыми пыльниками и шишками определялось подсчетом тех и других на пробных площадях в определенных условиях местообитания. Пробная площадь может быть любой формы, прямоугольной и ленточной, лишь бы она была расположена в идентичных условиях. Совершенно естественно, что такая работа может быть проведена только в период «цветения» сосны. Пыльники сохраняют свою окраску и в сухом виде; поэтому подсобным материалом к полевым сборам являются и гербарные экземпляры, если они собраны в период «цветения».

В числе признаков, характеризующих морфологию шишек, нами изучались: длина шишки, ее ширина, число парастих и семенных чешуй, строение поверхности семенной чешуи, окраска шишки.

Длина и ширина шишки (рис. 3) определялись измерением штангенциркулем, для чего зрелая и неповрежденная грибами и насекомыми шишка зажималась между ножками циркуля. Ширина определялась в наиболее широком месте шишки, причем только для неоткрывшихся шишек; для шишек открывшихся определялась только длина.

Определение отношения длины к ширине характеризует форму шишки. Так как наибольшая ширина обычно бывает на расстоянии четверти общей длины шишки от основания, то отношение длины к ширине показывает, будет ли шишка иметь форму продолговатую (отношение длины  $a$  к ширине  $b = 2,5-3,0$ ), широкую ( $a : b = 2,0-2,5$ ), яйцевидную ( $a : b = 1,5-2,0$ ), или круглую ( $a : b = 1-1,5$ ).

Для определения числа парастих шишка по оси ее длины зажималась между указательным и большим пальцами левой руки и вращалась слева направо (против хода часовой стрелки). Заметив любую линию спирали и приняв ее за первую, при вращении шишки можно легко сосчитать общее число линий парастих. Для шишек сосны оно повторяется строго закономерно: обычно их бывает 8, реже 5. При этом, если при вращении шишки сосны слева направо число парастих чешуй, или спиралей чешуй по оси шишки, будет 8, то при обратном вращении, справа налево,



их будет 5, и наоборот: если в первом случае спиралью чешуй по оси шишки будет 5, то при обратном вращении их будет 8.

Число семенных чешуй определялось подсчитыванием их. В общую сумму входили чешуи всех размеров, включая и самые маленькие у основания шишки. Известно, что семена находятся только в средней части

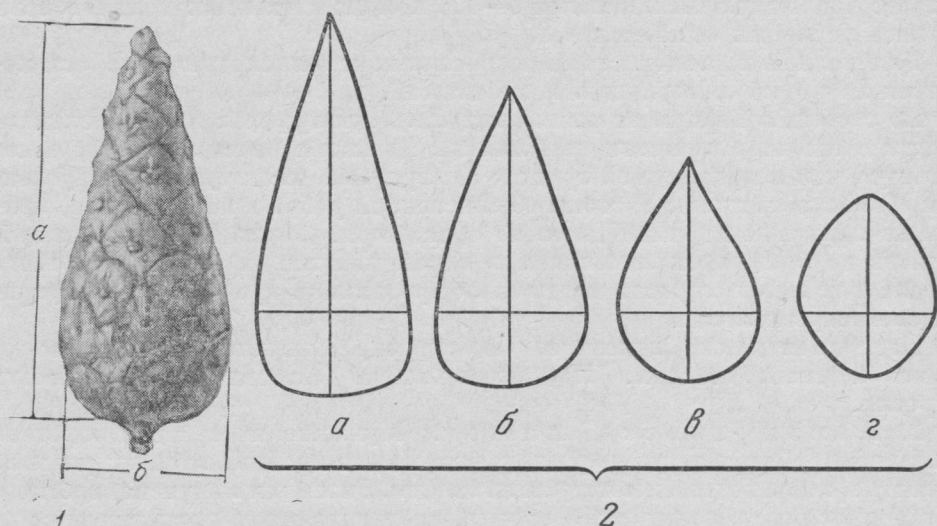


Рис. 3. Схема измерения и формы шишек

\* 1 — измерения: *a* — длина; *b* — ширина; 2 — формы шишек: *a* — продолговатая; *б* — широкая; *в* — яйцевидная, *г* — круглая

шишки; под чешуями у основания шишки, равно как и в ее верхней части, семян нет. Поэтому в части образцов определялся процент «плодущих» и «неплодущих» семенных чешуй в шишке (рис. 4).

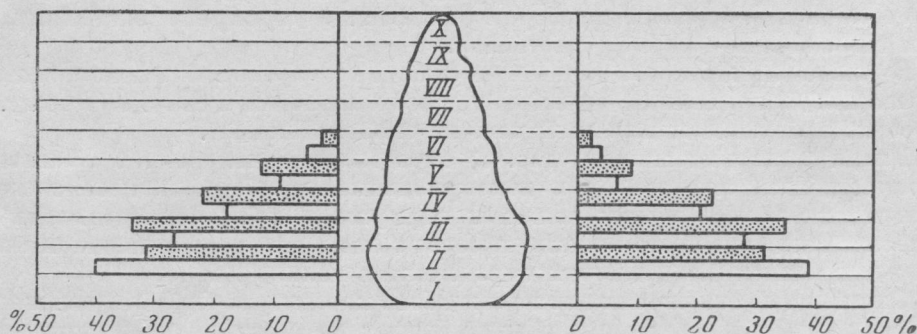


Рис. 4. Продольный разрез шишки сосны с указанием процента полных семян в ней (заштриховано) и отсутствия семян (не заштриховано)

I — X — секторы шишки (по Simak, 19536);

По своим размерам и числу семенных чешуй шишки разделялись на три группы (табл. 1). Самые мелкие шишки (меньше 36 мм длины и по числу семенных чешуй менее 61), так же как и самые крупные (длиннее 48 мм и с числом чешуй более 82) встречаются единично, почему они объединены с группой мелких и крупных шишек.

Строение поверхности семенной чешуи, или форма апофизов, характеризуется сильной изменчивостью. По этому признаку систематиками дав-

## Группы шишек по размерам

| Группа шишек<br>по размерам | Средняя длина, мм |            | Среднее число семенных<br>чешуй |            |
|-----------------------------|-------------------|------------|---------------------------------|------------|
|                             | наименьшая        | наибольшая | наименьшее                      | наибольшее |
| Крупные . . . . .           | 44                | 48 и более | 75                              | 82 и более |
| Средние . . . . .           | 40                | 44         | 68                              | 75         |
| Мелкие . . . . .            | 36 и менее        | 40         | 61 и менее                      | 68         |

но выделены три формы сосны обыкновенной: 1) с гладкой поверхностью семенной чешуи (*f. plana* Christ, 1864); 2) с поверхностью семенной чешуи в виде пирамидки (*f. gibba* Christ, 1864); 3) с поверхностью семенной чешуи в виде крючка, загнутого к основанию шишки (*f. reflexa* Heer, 1862, — var. *volkmanni* Caspary, 1882—1883).

Эти три группы и были приняты нами за основу при изучении изменчивости формы апофиза. Различия между ними хорошо представлены на рис. 5. Однако в природе очень редко можно встретить шишку с одинаковым строением поверхностей семенных чешуй: обычно в одной и той же шишке, на освещенной стороне ее, чешуи имеют одну форму апофизов, на теневой — другую. Поэтому при изучении формы апофиза нами были приняты следующие более дробные группы:

| Группа         | Характеристика                                                                                                                                                       |
|----------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| a              | — <i>f. plana</i> — апофизы гладкие, поверхность щитка гладкая по всей шишке;                                                                                        |
| б              | — <i>f. gibba</i> — апофизы в виде пирамидки вытянуты по всей шишке;                                                                                                 |
| б <sub>1</sub> | — апофизы в виде пирамидок только с освещенной стороны шишки, на теневой стороне шишки они гладкие;                                                                  |
| б <sub>2</sub> | — апофизы в виде пирамидок в верхней части шишки, в нижней части они гладкие с обеих сторон, или почти гладкие;                                                      |
| в              | — <i>f. reflexa</i> — апофизы загнуты к основанию шишки в виде крючка, одинаково по всей шишке.                                                                      |
| в <sub>1</sub> | — апофизы загнуты в виде крючка только с освещенной стороны, с теневой стороны они в виде пирамидок;                                                                 |
| в <sub>2</sub> | — на освещенной стороне шишки, в верхней части ее, апофизы в виде пирамидок, в нижней части — загнуты в виде крючка к основанию, на теневой стороне апофизы гладкие; |
| в <sub>3</sub> | — как и в <sub>2</sub> , но апофизы в виде крючка, загнутого не к основанию шишки, а кверху.                                                                         |

В популяциях различных районов определялось процентное соотношение групп по перечисленным морфологическим признакам.

Изменчивость окраски зрелой шишки сосны обыкновенной сильно варьирует, почему учесть цвета всех оттенков не представлялось возможным. Все разнообразие шишек по их окраске нами было сведено в три группы: 1) серой окраски — *smoke gray*; Ridgway, 1912; 2) коричневой — *brick red*; 3) беж — *cinnamon-buff* (рис. 6).

Изменчивость строения поверхности семенной чешуи изучалась с учетом окраски шишек и с одновременным определением процентного участия форм по этим признакам.

Средние величины длины, ширины и числа семенных чешуй определялись сначала для каждого дерева, а затем уже для отдельных популяций. Это давало возможность судить об изменении того или иного признака между отдельными деревьями одной популяции (от дерева к дереву), а также и в пределах различных популяций (от популяции к популяции).

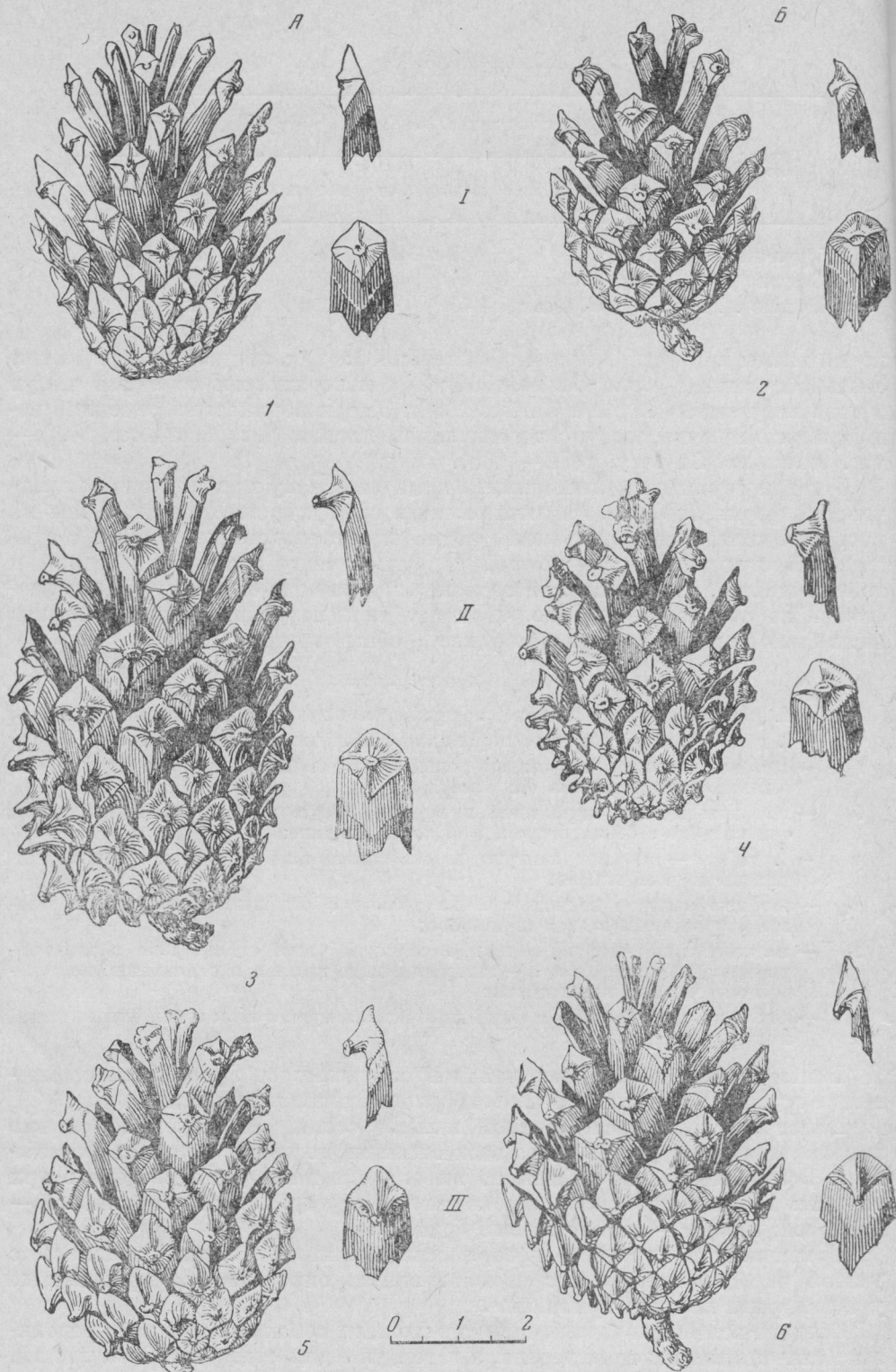
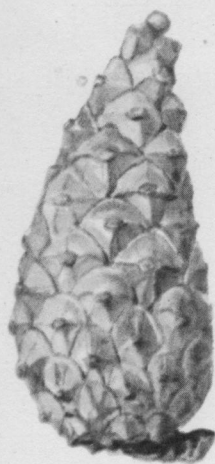
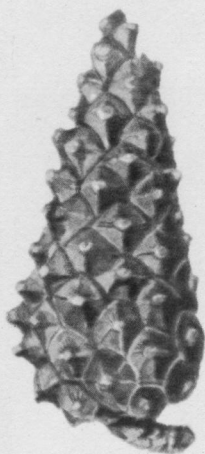


Рис. 5. Форма шишек и структура поверхности семенной чешуи

*I* — *f. plana*; *II* — *f. gibba*; *III* — *f. reflexa*; Окраска шишки: А — серая; Б — темно-коричневая. Места сбора шишек: 1 — Бурятская АССР, Хоринский район; 2 — Удмуртская АССР, Сарапульский район; 3 — Воронежская обл., Ольховатский район, 4 — Ярославская обл., Ярославский район; 5 — Грузинская ССР, Боржоми; 6 — Пинская обл., Телеханский район



1



2



3



4

Рис. 6. Изменчивость окраски шишек

1 — серо-зеленая (по Ridwgaу, 1912, dark olive-buff), Алтайский край, Барнаульский лесхоз; 2 — темно-коричневая, hefssian brown, там же; 3 — коричнево-красная, cinnamon, Кустанайская обл., бор Аман-Карагай; 4 — коричнево-красная, cinnamon-red, Забайкалье (3 и 4 — из Гербария Ботанического института АН СССР).  
Масштаб 1 : 2.



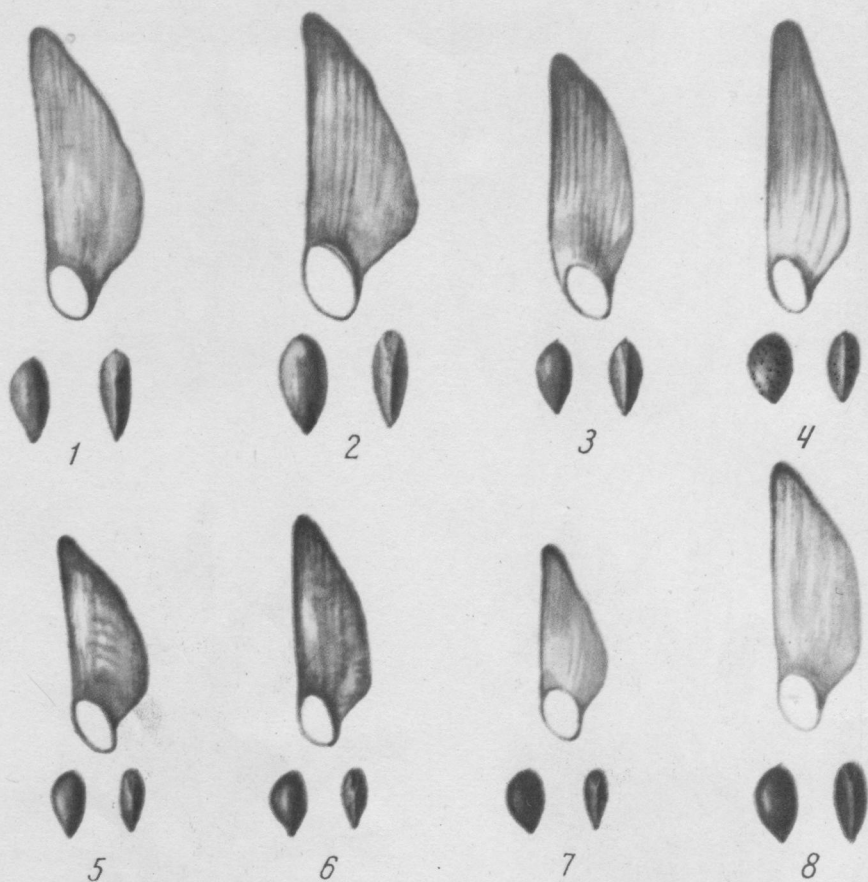


Рис. 7. Форма и окраска крылышек и семян сосны обыкновенной  
 1 — желтые; 2 — светлый беж; 3 — беж; 4 — пятнистые или пестрые; 5 — коричневые;  
 6 — темно-коричневые; 7, 8 — черные.

3. Изменчивость семян. В числе признаков, характеризующих морфологию семян и их физические свойства, изучались размеры семени — длина, толщина и ширина, цвет кожуры, вес и полнозернистость. Для некоторых образцов семян определялась степень развития эндосперма и зародыша методом рентгенографии.

Измерение семян производилось по шведскому способу (Simak, 1953a) фотографированием на светочувствительную бумагу.

При изучении внутривидовой изменчивости сосны цвету семян всегда уделялось большое внимание. По этому признаку С. З. Курдиани (1908b, 1913) выделил формы сосны, которые и были описаны Д. И. Литвиновым (Litvinov, 1909): форма сосны с черными семенами (как var. *melanosperma* Litv.), с желтыми (var. *leucosperma* Litv.), с пятнистыми или пестрыми (var. *baliosperma* Litv.) и с коричневыми (var. *phoeosperma* Litv.).

К перечисленным четырем группам по окраске семян мы добавили еще одну — семена цвета беж (по Ridgway, 1912, — cinnamon-buff) — f. *cinnamotomesperma* mihi (стр. 131). Каждому дереву практически присущи семена одной окраски, хотя имеются недостоверные указания, что окраска семян иногда варьирует и в пределах кроны одного дерева. Нами такие случаи отмечены не были.

Одновременно с определением цвета семян определялась окраска крылышек. Было установлено четыре группы по окраске крылышек: желтые, светло-коричневые, коричневые и темно-коричневые. Наиболее распространенные формы и окраска крылышек показаны на рис. 7.

Участие в составе популяций деревьев с семенами и крылышками различных окрасок определялось в процентном отношении для различных географических широт.

В числе признаков, определяющих качество семян, на первом месте стоит вес семян; это один из признаков, определяющих сортность семян (ГОСТ 2937—55, 1956). Изучение веса семян нами проводилось с учетом их цвета.

На точности веса семян, который определяется обычно для 1000 шт., сказывается прежде всего число в навеске пустых семян. Отделить пустые семена от полных практически не всегда возможно; в любом образце имеется какое-то количество семян пустых. Нами после взвешивания отобранного образца все семена взрезывались и определялось количество семян пустых и полнозернистых; этот показатель (в процентах) является также весьма важным при определении качества семян.

Кроме экспериментального материала, собранного нами непосредственно в природе или полученного из лесхозов, вес семян изучался и по материалам контрольных семенных станций лесных семян. Массовый материал этих станций при изучении географической изменчивости может представлять большую ценность, но, к сожалению, он мало используется в этом направлении. Вес семян сосны по некоторым лесхозам нами был взят за последние пять лет (1955—1960 гг.); на основании этих данных и были составлены таблицы корреляции между географической широтой и весом семян.

Большого внимания заслуживает метод определения степени развития эндосперма и зародыша рентгенографией. С этой целью нами был использован рентгеноаппарат (Simak, Gustafsson, 1953; Gustafsson, Simak, 1956; Варшалович, 1958; Gustafsson, 1962) (рис. 8).

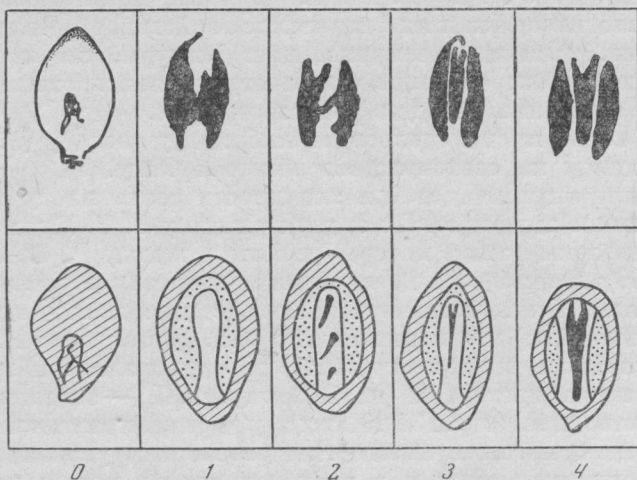


Рис. 8. Схема определения степени развития зародыша и эндосперма семян сосны методом рентгенографии

0 — без эндосперма и зародыша; 1 — с эндоспермом без зародыша; 2 — с эндоспермом и несколькими маленькими зародышами; 3 — с эндоспермом и одним недоразвитым зародышем; 4 — с эндоспермом и одним хорошо развитым зародышем. Вверху — рентгенограмма, внизу — схема (по Simak, Gustafsson, 1954)

## МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ

1. **Продолжительность жизни хвои.** Этот признак не остается постоянным, а в пределах ареала меняется. Указания в учебниках лесоводства на то, что хвоя сосны опадает в возрасте двух-трех или трех-четырех лет справедливы только для лесов Европейской части СССР, в то время как в лесах Сибири хвоя держится значительно дольше, до пяти—семи и даже девяти лет. Кроме сбора материала по этому вопросу непосредственно в природе во время экспедиций, сведения собирались нами от лесхозов анкетным способом. Возраст хвои подсчитывался в чистых или смешанных древостоях разного возраста в наиболее распространенных в лесхозе типах леса, в каждом типе не менее чем на 50—100 здоровых деревьях.

Продолжительность жизни хвои или долговечность определялась либо по стволу дерева, если работа проводилась в насаждениях I класса возраста или на лесосеках при рубке леса, либо на боковых побегах с южной стороны кроны, доступных для наблюдения. Для определения продолжительности жизни хвои подсчитывалось число мутовок побега, покрытых хвоей. Работа проводилась только в естественных древостоях, причем больные и фаутные деревья исключались.

2. **Жирность семян.** При определении количества масла в семенах сосны обыкновенной учитывалась и окраска семян по принятой выше шкале (стр. 13). Количество масла определялось по Соклету в семенах, доведенных до воздушно-сухого состояния (Иванов Н. Н., 1946); процент содержания масла высчитывался на вес семян с кожурой, так как отделить кожуру от эндосперма (ядра) очень трудно. Йодное число, т. е. количество йода в граммах, которое связывается 100 г масла, определялось рефрактометрически по Ермакову (Иванов, там же). В тех же образцах после их обезжиривания определялся белок по методу Бернштейна описанному Н. Н. Ивановым (там же).

3. Сезонная изменчивость пигментов хвои. О сезонном изменении окраски хвои судили по количеству хлорофилла и желтых пигментов в разное время года. Извлечение хлорофилла из хвои производилось методом Т. Н. Годнева и В. М. Терентьева (1950). Этот метод давал возможность определить количество хлорофилла при совместном присутствии в растворе хлорофилла *a* и *б* и каротиноидов. Полученные данные выражали суммарное количество хлорофилла *a* и *б*. Определение количества хлорофилла производилось на ступенчатом фотометре Пульфриха, предварительно откалиброванном спиртовым раствором чистого препарата хлорофилла. Были произведены расчеты соотношений между количеством хлорофилла и величиной поглощения в разных частях спектра.

### ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ШИРОТЫ И ДОЛГОТЫ

При изучении географической изменчивости того или иного признака неизбежно приходится учитывать широту и долготу. Чтобы определить, в какой степени изменение признака сопряжено с изменением географических координат, требуется большое число измерений. Только в этом случае возможно составить таблицы корреляций и определить коэффициент корреляции.

Проследить изменчивость признака с изменением долготы, например с запада на восток, для ареала сосны, разорванного зоной степей и полупустынь, возможно было только для таких широт, в которых ареал сосны более или менее не прерывается. Такие широты для сосны — 50—55 и 55—60° с. ш., так как в пределах этих широт ареал сосны почти не прерывается.

По 60° в. д. мы условно приняли границу между Европейской и Азиатской частями СССР; по этому меридиану примерно проходит граница между бассейнами рек Европейской и Азиатской частей СССР.



## СОВРЕМЕННЫЙ АРЕАЛ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ИСТОРИЯ ЕГО РАЗВИТИЯ

### АРЕАЛ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Способность сосны обыкновенной существовать в разнообразных экологических условиях — крайнего севера и субтропических районов, полярного длинного дня и короткого дня юга, короткого вегетационного периода на севере и продолжительного на юге, при абсолютном зимнем минимуме температуры воздуха  $-60^{\circ}$  и абсолютном максимуме  $+40^{\circ}$  и выше, довольствоваться низким уровнем влажности воздуха и малыми запасами воды и питательных веществ в почве, произрастать на болотах и сухих песках — обеспечила ей обширную область распространения на материке Евразии от  $70^{\circ}$  до  $37^{\circ}$  с. ш. и от  $7^{\circ}$  з. д. до  $126^{\circ}$  в. д.

Северная граница современного (термин «современный» охватывает историческое время) ареала сосны обыкновенной начинается от  $70^{\circ}$  с. ш. на северо-западном побережье Норвегии (Порсангер-Фьорд,  $70^{\circ}20'$  с. ш.) и проходит на восток примерно по  $69^{\circ}$  с. ш. на побережье Белого моря у Мурманска; далее граница идет параллельно берегу моря, постепенно спускаясь к полярному кругу, вдоль которого, заходя от него то к северу, то к югу в виде разобщенных местообитаний сосны, граница выходит к устью Печоры немного южнее Нарьян-Мара и пересекает Урал на широте полярного круга. Реку Обь граница пересекает на  $66^{\circ}$  с. ш. Водораздел между бассейнами рек Оби и Енисея граница ареала пересекает на  $66-67^{\circ}$  с. ш.; далее, пересекая реки Пур и Таз на широте полярного круга, поднимается к северу, пересекает Енисей на  $69^{\circ}$  с. ш. и далее у р. Пясины выходит на  $70^{\circ}$  с. ш. На этой широте сосна достигает своей крайней северной границы и далее идет на восток, пересекая реки Оленек и Лену примерно на этой широте, значительно севернее с. Жиганска доходит до южных склонов Верхоянского хребта и спускается далее на юг, охватывая весь бассейн р. Алдан, выходя к Охотскому морю на  $60^{\circ}$  с. ш. По долине р. Амгунь граница выходит на р. Зею, откуда идет на юго-запад (Биркенгоф, 1936).

Южную границу ареала составляют изолированные между собой острова сосновых лесов, которые заходят в северную Монголию. Здесь граница ареала выходит на р. Онон по  $50^{\circ}$  с. ш. и идет далее на запад, в Забайкалье. Спускаясь южнее этой широты, граница выходит в истоки рек Большого и Малого Енисея (Балгазикский бор, севернее хребта Танну-Ола).

Далее на запад южная граница сосны выходит на р. Бухтарму (Восточно-Казахстанская обл.), охватывает островные сосновые леса в Казахской ССР по линии Семипалатинск, Каркаралинск, южнее Целинограда, Кокчетав, Кустаная и далее на Южный Урал к Челябинску, по  $52^{\circ}$  с. ш. Дальше граница переходит в Европейскую часть СССР по направлению к Стерлитамаку и Бузулуку, к Жигулям и вдоль Волги к Саратову, на юг

Воронежской обл. (Хреновской бор), к г. Славянску, несколько южнее Днепропетровска, направляясь на запад примерно по  $48^{\circ}40'$  с. ш. до среднего Буга у Каменец-Подольска. Далее граница идет по северному склону Подольской нагорной равнины, по Карпатам до Седьмиграда, заходит в Болгарию, Македонию, Сербию и Далмацию, идет до Венеции, Ломбардских и Лигурских Аппенин, спускаясь до  $44^{\circ}$  с. ш. По Приморским Альпам граница заходит до Оверни, на Пиренеи до Каталонии, где сосна встречается в виде отдельных насаждений в горах Арагонии и Валенсии, достигая на западе своего предельного распространения в Сьерра-Неваде, на  $37^{\circ}$  с. ш.

Западная граница ареала идет от Сьерры-Невады на север, примерно по  $10^{\circ}$  в. д., через Авильские горы и провинцию Леон, проходит в Шотландию и далее идет в северо-западную Норвегию по западному побережью Скандинавского полуострова, поднимаясь до  $70^{\circ}$  с. ш.

В указанные границы ареала сосны обыкновенной не вошли местонахождения ее на Кавказе и в Крыму, в Малой Азии и Иране, а также изолированные островные боры и отдельные деревья, часто заходящие за линию границ главным образом по песчаным наносам в поймах рек.

Крайние пункты местонахождений сосны обыкновенной отстоят на  $133^{\circ}$  по долготе и более  $30^{\circ}$  по широте. В горных районах сосна достигает больших абсолютных высот, на Кавказе и в Испании поднимается до 2100 м над ур. моря, в Швейцарских Альпах — до 1800—1950 м, в Карпатах, на Высоких Татрах отдельные экземпляры встречаются на высоте 1465 м, в Вогезах — 1200 м, в южной Норвегии — 940 м, в горах Кркношу — 800 м, в Красных Горах — 600 м, в Швеции и Финляндии — 300—250 м, на Кольском полуострове — 250 м, на крайних северных границах своего распространения — 200—225 м. В средней и южной части Восточной Сибири сосна поднимается в горы до 800—1000 м над ур. моря.

На севере граница ареала достигает предела распространения древесных пород. Северная граница ареала является естественным климатическим рубежом, севернее которого сосна произрастать уже не может; доказательством этого служит угнетенный рост и низкая всхожесть семян, а иногда и отсутствие плодоношения. По наблюдениям Ринвалля (Rinvall, 1914), к северу от оз. Энаре (Финляндия) по  $70^{\circ}$  с. ш. сосна приносит способные к прорастанию семена в среднем раз в сто лет (по Бергу, 1936). Решающим фактором безлесья тундры является недостаток семян у древесных пород, обитающих на крайнем севере, их низкое качество, неблагоприятные условия для прорастания и развития молодых всходов — частые весенние заморозки, низкие температуры почвы, высокий уровень летнего оттаивания вечной мерзлоты, плотный моховой покров и т. д. (Сочава, 1953, 1956; Тихомиров, 1954, и др.). На самых северных местообитаниях сосна образует лишь небольшие насаждения или встречается отдельными деревьями, при этом явно предпочитая места наиболее дренированные и прогреваемые. Вопросу о границах леса на севере и причинах, ее обуславливающих, посвящено много работ (Берг, 1936; Бобров, 1944; Танфильев, 1953 б и др.).

Южную границу сплошного распространения сосны обыкновенной провести очень трудно, так как на юге она произрастает в виде разобщенных между собой изолированных боров, отстоящих друг от друга на больших расстояниях.

Если в местах островного распространения сосна приурочена главным образом к песчаным почвам, то в горных районах Восточной Сибири с вечной мерзлотой — к сильно нагреваемым южным склонам. В обоих случаях другие древесные породы не произрастают из-за несоответствующих им экологических условий. Следовательно, островной характер расселения сосны на юге — следствие прежде всего почвенно-климати-

ческих факторов. В этом свете, по крайней мере в отношении некоторых изолированных местообитаний, нельзя говорить о разрыве ареала в силу каких-либо исторических причин, поскольку изолированное положение определяется прежде всего почвенными условиями.

Особенности расположения местообитаний сосны обыкновенной на юге послужили основанием еще со времен Ф. Кенпена (1885) к выделению сплошного и островного распространения сосны (Танфильев, 1953а).

Южная современная граница сплошного распространения сосны, по В. Н. Сукачеву (1934), примерно проходит по линии Киев, Чернигов, между Брянском и Орлом, между Тулой и Серпуховом на Рязань, затем к устью Камы, вдоль Камы к р. Белой, огибая Южный Урал идет к Миассу, затем вдоль северной границы степи направляется к Алтаю. Поскольку в проведении линии южной границы распространения сосны чувствуется некоторая условность, будет более правильным, если за южную границу сплошного распространения сосны считать границу лесостепной и степной зон («Карта лесов СССР», 1955; Комаров, 1934).

Современный ареал сосны обыкновенной по сравнению с ареалами других видов сосен, произрастающих как на материке Евразии, так и в Северной Америке, является самым обширным, что составляет первую его особенность (рис. 9). Вторая характерная черта современного ареала сосны обыкновенной состоит в том, что он простирается в лесной таежной, лесостепной и степной зонах, т. е. является интразональным (Семенова-Тян-Шанская, 1956). Третья особенность ареала сосны обыкновенной — изолированное, или островное, произрастание ее на юге.

Наиболее подробно местонахождения сосны обыкновенной в районах ее островного произрастания на юге были описаны Ф. Кенпеном (1885) и Г. И. Танфильевым (1953а, б), которые коснулись причин этого интересного явления. В наши задачи не входит подробное описание всех изолированных местообитаний сосны на юге ареала; самый же факт островного распространения ее мы должны оценить с точки зрения того, как этот факт повлиял на генетическую природу сосны в изолированных местонахождениях, а следовательно, и на внутривидовую изменчивость. Необходимо при этом учитывать также длительность изоляции.

Характерными для юга СССР островными борами являются (с запада на восток): боры меловой сосны, Хреновской бор, Бузулукский бор, Притобольские боры, островные боры северного Казахстана (Казахский мелкосопочник), ленточные боры Алтайского края среди Кулундинских степей, ленточные Минусинские боры среди степей Минусинской впадины, Балгазикский бор в степях Тувинской АССР, Ононский бор в Агинских степях Читинской обл. и др. К изолированным местообитаниям сосны обыкновенной относятся ее местонахождения в Крыму и на Кавказе. В равной степени и сосна, произрастающая изолированными участками в горных районах Восточной Сибири и Забайкалья на южных склонах, имеет островной характер распространения среди лиственничной и кедровой тайги.

Перечисленные особенности современного ареала сосны обыкновенной свидетельствуют о том, что этот вид должен проявлять сильно выраженную географическую изменчивость. В местах сплошного распространения сосны следует ожидать непрерывную изменчивость признаков, наоборот, в местах островного распространения ее может существовать и, как увидим в дальнейшем, действительно имеется изменчивость прерывистая. Изучение внутривидовой изменчивости признаков любого вида невозможно без учета длительности изоляции отдельных популяций, так как «каждая локальная популяция в большей или меньшей степени отличается от любой популяции данного вида» (Майр, 1947, стр. 73). Поэтому при изучении географической изменчивости вида со времен Ч. Дарвина уделяется большое внимание пространственной и другим



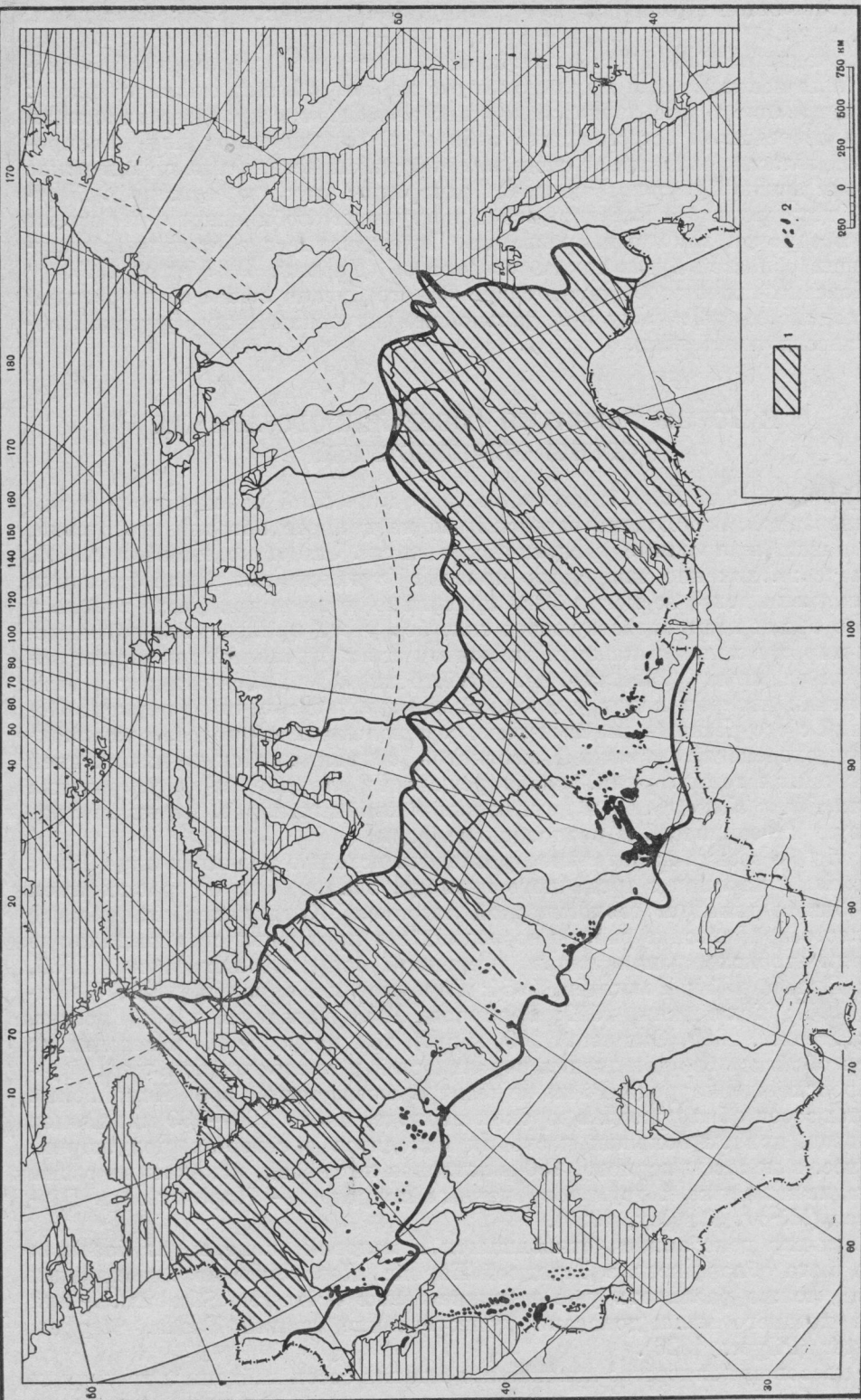


Рис. 9. Современный ареал сосны обыкновенной в СССР  
 1 — место сплошного распространения; 2 — островные изолированные бору



типам изоляции (Комаров, 1944; Майр, 1947; Кэйн, 1958; Завадский, 1961, и др.).

Значение изоляции для изменчивости вида и процессов видообразования было показано еще Дарвином в его работе «Происхождение видов»: «Изолирование также является важным элементом в процессе изменения видов посредством естественного отбора. В ограниченной или изолированной области, если она не очень велика, органические и неорганические условия жизни будут вообще почти однородны, так что естественный отбор будет стремиться изменить все варьирующие особи одного и того же вида в одном и том же направлении. Скрещивание с обитателями окружающих областей будет также устранено» (Дарвин, 1937, стр. 191).

Перечисленные особенности современного ареала сосны обыкновенной необходимо иметь в виду при дальнейшем изучении географической изменчивости этого вида.

## ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ СОВРЕМЕННОГО АРЕАЛА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Прежде чем подойти к изучению географической изменчивости сосны обыкновенной, необходимо остановиться на вопросе истории этого вида, его жизни в прошлые геологические эпохи. Это ярко выразил А. И. Толмачев: «...никакие жизненные явления (с явлениями какой бы эпохи мы ни имели дело) не могут быть правильно поняты при учете только в данное время взаимодействующих сил, без учета пройденного органическим миром в целом и каждым элементом его в отдельности исторического пути развития» (1954, стр. 4). Особого внимания заслуживает в этом отношении история видов умеренной зоны в четвертичный период. Последний с его резкими сменами теплых и холодных периодов, с неоднократным оледенением и вечной мерзлотой, сохранившейся до наших дней на огромных территориях, оказал решающее влияние на формирование ареала *Pinus silvestris* L. и других видов хвойных пород, на их внутривидовую изменчивость и разнообразие форм.

Было бы весьма желательно проследить историю развития вида *Pinus silvestris* L. начиная с третичного периода, однако мы не располагаем подробными данными геологической летописи. Хотя палеоботанические и палеогеографические работы последних лет проливают свет на далекую историю происхождения видов умеренной зоны (Криштофович, 1936, 1946; Вульф, 1944; Толмачев, 1954; Горбунов и Баркалов, 1955; Нейштадт, 1957; Тахтаджян, 1957; Горбунов, 1958; Лукашев, 1959; Гроссет, 1962; Frenzel, 1960, Gaussen, 1960, и др.), тем не менее мы и сегодня не можем обойтись без допущения вероятностей и предположений.

Происхождение рода *Pinus* относят к мезозойской эре. Ископаемые остатки сосен обнаружены в юрском периоде, около 160—190 миллионов лет назад, причем большая часть их находится в северном полушарии. Позднее, в меловом периоде, 150 миллионов лет назад, ископаемые сосны принадлежали уже к двум современным под родам — *Haploxyylon* и *Diploxyylon* (Mirov, Stanley, 1959).

Из числа доказанных, относящихся к меловой эпохе, видов большая часть была обнаружена в Западной Европе. Некоторые из современных секций можно различать уже в нижнем меле (*Pinaster*, *Strobus*), а для более позднего мела доказано существование секций *Taeda*, *Strobus*, *Pinaster* (Pilger, 1926).

В массовом количестве ископаемые остатки сосен найдены в третичных отложениях, причем секции, к которым они отнесены, в настоящее время распространены в Северной Америке и Восточной Азии, хотя в то время виды этих секций произрастали в Европе.

Ископаемые остатки *P. silvestris* отмечены в плиоценовых отложениях на юге Европы вместе с *P. montana* Mill. var. *pumilio*.

М. Г. Горбунов (1958) в Западной Сибири, Л. Ю. Буданцев и И. Н. Свешникова (1959) в Прибалтике обнаружили в больших количествах ископаемые макроостатки сосен в виде шишек, причем возраст отложений отнесен ими к среднетретичному (олигоцен, миоцен, плиоцен). Все третичные сосны, занимавшие обширный ареал на территории Евразии, «даже при широком понимании объема вида, могут быть отнесены к четырем ботаническим довольно четко обоснованным видам» (Горбунов, 1958). Из них три принадлежат к широко распространенным формам третичного периода Западной Европы: *P. palaeostrobis*, *P. spinosa* Roetzl., *P. thomasi* Goerpp., один вид является новым — *P. petri-nikitinii* Gorbunov.

Названные третичные виды сосен Евразии, произраставшие на месте современного ареала сосны обыкновенной<sup>1</sup>, отнесены Горбуновым к трем секциям — *Strobis*, *Taeda* и *Rigida*, аналоги которых сейчас распространены на северо-востоке и юго-востоке Северной Америки, и только один вид — *P. thomasi* — отнесен к секции *Eupitys*, аналог которой (*P. nigra* Arnold) произрастает сейчас в южной Европе.

Ископаемые остатки сосны обыкновенной не обнаружены в третичных отложениях и на северо-востоке Азии, в верховьях рек Колымы, Индигирки и на северном побережье Охотского моря (Васьковский, 1959). Произраставшие здесь в третичный период сосны также имеют своих современных аналогов на северо-востоке Америки.

С этими данными вполне согласуются и результаты спорово-пыльцевых анализов в Западной и Центральной Сибири и других районах (Гитерман, Голубева, Коренева и Матвеева, 1960; Гитерман, 1962, и др.).

В приведенных материалах обращает внимание отсутствие в ископаемых макроостатках среди третичных сосен остатков сосны обыкновенной; более близка к ней *P. thomasi*.

Как мы уже сказали выше, на развитие современного ареала сосны обыкновенной решающее влияние оказал ледниковый период. Основываясь на очень обстоятельной работе Френцеля (Frenzel, 1960) о растительных и ландшафтных зонах северной Евразии во время последнего ледникового периода и во время последледникового теплого периода, следует согласиться с автором, что лесная растительность в период максимального оледенения сохранялась в небольших рефугиумах юга Европы, Карпат, Средней России, Среднего и Южного Урала, в Казахской горной области и Средней Сибири. При этом Френцель подчеркивает, что названные рефугиумы между Карпатами на западе и Средней Сибирью на востоке не представляли собой обширных лесов, а лишь группы изолированных небольших рощ в пределах, захвативших все пространство тундры и холодной степи. Даже Средне-Сибирская лесная область была пронизана степями и тундрами.

Автор указанной работы приводит следующее, интересное с нашей точки зрения, исчисление времени. Максимум последнего ледникового периода был за 18 тыс. лет до нашего летоисчисления. Вплоть до позднегляциального периода существовали чрезвычайно суровые климатические условия. Максимум постгляциального теплого периода был за 4 тыс. лет. Следовательно, на протяжении 14 тыс. лет лесная растительность продвигалась очень медленно и только за последние 4—6 тыс. лет, с началом быстрого распада ледника, захватила занятую во время постгляциального периода область.

Следовательно, если восстановление леса происходило от многочисленных, но большей частью малых рефугиумов, то в пределах такого

<sup>1</sup> Следует иметь в виду, что ископаемые остатки сосен могли быть погребены и не *in situ* (Толмачев, 1954).

малого (в геологическом понимании) времени происходило полное восстановление типов растительности, а следовательно, и типов ландшафтов в северной Евразии (Frenzel, 1960). Эти расчеты показывают также, что и возраст современного ареала сосны обыкновенной может исчисляться периодом 4—6 тыс. лет.

Большинство авторов придает исключительно большое значение ледниковому периоду в эволюции видов животных и растений. Э. Майр, опираясь на работы ряда ученых, очень красочно описывает влияние ледникового периода на изменение третичных видов животных, но этот процесс не мог быть исключением и для видов растений. «В течение последних 50 тыс. лет Центральная Европа была свидетельницей одного из наиболее показательных устраниний большой географической преграды. Это событие оставило глубокий след на многих видах. В разгар плейстоценового оледенения льды не только покрывали большую часть северной Европы, но образовали вторую область оледенения в Альпах. Альпийские и скандинавские льды сблизились в Центральной Германии на расстоянии около 480 км. Между окраинами обоих ледников располагалась холодная степь, населенная лишь несколькими арктическими видами. Фауна, населявшая Европу доледниковой эпохи, была вынуждена отступить либо на запад от Альп (южная Франция, Испания), либо на юго-восток (Балканы). Почти все европейские виды животных жили в этих двух более или менее изолированных убежищах на протяжении большей части плейстоцена и значительно дивергировали в течение этой изоляции. Когда льды стали отступать на север, эти виды расширили свои восточные и западные границы, и, в конце концов, встретились в Центральной Европе. В результате получились либо гибридная зона, ...указывающая, что видообразование не завершилось, либо перекрывание, указывающее на завершение процесса видообразования. Факты настолько бросаются в глаза и так ясны, что, по-видимому, не допускают никакого другого толкования» (Майр, 1947, стр. 400).

Изолированные многочисленные рефугиумы сосны в ледниковый период можно объединить по сходству в две большие группы — западную и восточную. Развитие сосны в этих изолированных очагах протекало независимо, под влиянием прежде всего факторов внешней среды и естественного отбора.

Специфическими для каждого названного очага были на западе — более влажный и теплый морской климат, на востоке — континентальный и более засушливый. Большое влияние на расселение сосны из названных двух очагов и ее экологию и формообразование, помимо ледника, оказала на территории Сибири еще и вечная мерзлота, занимающая и сейчас громадное пространство. Следует признать правильный вывод и совет А. А. Земцова (1959б) о том, что открытие в Западно-Сибирской низменности крупного очага реликтовой мерзлоты, сохранившейся со времен ледникового периода, ...«говорит о некотором различии физико-географических условий ледникового периода в Западной Сибири и на Восточно-Европейской равнине и, следовательно, обязывает более осторожно подходить к параллелизации событий четвертичного времени на этих территориях» (стр. 334). Об этом же говорят и работы Р. Е. Гитерман (1962). Различия процессов в ледниковый период в Европе и Сибири обусловили и различие в растительных зонах на этих территориях во время максимума послеледникового теплого периода, что хорошо показано в упомянутой выше работе Френцеля (1960).

В достоверности разрыва третичного ареала (в плейстоцене) сосны обыкновенной на западную и восточную ветви убеждает нас и тот факт, что аналогичный разрыв ареалов претерпели очень многие виды, современные представители которых на западе и востоке возведены сейчас в ранг таксона вида, например: *Picea excelsa* Link.— *P. obovata* Ldb.;

*Pinus cembra* L.—*P. sibirica* (Rupr.) Mayr; *Larix europaea* DC — *L. sibirica* Ldb. (s. l.). По крайней мере в настоящее время ни у кого из ботаников не вызывает сомнений утверждение, что разрыв ареала названных и многих других видов вызван ледником (Вульф, 1944). Если восточный и западный очаги ели и сосны в современную нам эпоху соединились на территории Европейской равнины, то очаги других видов (лиственница, кедр) и поныне остаются в изолированном состоянии так же, как и сосна обыкновенная на Кавказе.

При обсуждении истории расселения сосны обыкновенной в послеледниковый период нельзя упускать из виду, что миграция ее на новые рубежи, так же, как и возвращение на свои прежние исходные местообитания, происходила неоднократно. Миграция может быть сравнена с волнами: она то проходила далеко на север, то опять отступала на юг. Это наглядно подтверждается данными палинологов.

Из этого краткого экскурса в прошлую историю развития вида для нас важно уяснить следующее: современный ареал сосны обыкновенной тесно связан с ледниковым периодом; возраст ареала — незначительный, в четвертичный период сосна обыкновенная неоднократно продвигалась на север и отступала на юг в периоды развития ледника и межледниковых смен климата; расселение сосны происходило из рефугиумов западного и восточного очагов; в этих изолированных на длительный период очагах под влиянием разного климата изменчивость и естественный отбор протекали в определенном направлении и обеспечили дивергенцию многих признаков.



## ПОЛОЖЕНИЕ *PINUS SILVESTRIS* L. В СИСТЕМЕ РОДА *PINUS* L.

В роде *Pinus* сейчас установлено: в подроде *Haploxydon* 25—30, и подроде *Diploxydon* 70—80 видов, произрастающих на двух материках — Евразии и Северной Америки. Вопросы классификации видов рода *Pinus* давно привлекали внимание ботаников, поскольку этот род в силу своей полиморфности представляет больший интерес, чем какой-либо другой.

При изучении внутривидовой изменчивости *P. silvestris* — вида исключительно полиморфного — следует попытаться установить родственные связи его с другими видами, т. е. прежде всего, по возможности, определить место его в общей системе рода *Pinus*. Сделать это тем более необходимо, что за последние 50 лет было предложено несколько классификаций рода; вопрос этот является предметом обсуждения и в настоящее время.

Оставляя в стороне те, первые по времени их составления, классификации, которые основаны на дихотомическом принципе и преследовали, следовательно, практическую цель — определение вида, мы сосредоточим внимание на классификациях, базирующихся на родственных связях между видами с целью установления их филогении. В хронологическом порядке заслуживают упоминания следующие классификации.

Эндлихер (Endlicher, 1847) первый разделил род *Pinus* на секции, руководствуясь морфологическими различиями в хвое, шишках и семенах. Установленные Эндлихером секции не утратили своего значения и до наших дней. Энгельманн (Engellmann, 1880) отличал две секции по различию в анатомии хвои, которые он разделил на группы по морфологическим признакам. Майр (Mayr, 1890) дополнил секции Эндлихера характеристиками анатомического строения древесины и тем существенно улучшил классификацию рода *Pinus*.

Кэн (Koehne, 1893) разделил род *Pinus* на два подрода: *Diploxydon* и *Haploxydon*. Десять секций Майра нашли свое естественное место в этих двух подродах: четыре — в подроде *Haploxydon* и шесть других — в подроде *Diploxydon*. Но наиболее полные классификации, приближающиеся к естественной, были разработаны Шау (Shaw, 1914) и Пилгером (Pilger, 1926). Классификация Шау имеет много общего с классификацией Майра. Классификация Шау и Пилгера являются главными и принимаются большинством ботаников за основу. В дальнейшем изложении мы будем касаться только подрода *Diploxydon*.

Из сопоставления классификаций Шау и Пилгера видно, что видовой состав некоторых групп (по Шау) и секций (по Пилгеру) совпадает полностью, в других группах он несколько расходится. Но в числе особенностей приведенных классификаций подрода *Diploxydon* следует отметить, что современные виды, произрастающие в Евразии, отнесены обоими автора-

ми в две группы-секции: одна — *Eupitys*, по Шау, и *Laricion*es, по Пилгеру, другая — *Pineae*, в то время как виды, произрастающие в Северной Америке и на прилегающих к ней островах, составляют пять групп-секций. Уже это обстоятельство свидетельствует о том, что классификация подрода *Diploxylon* разработана с различной степенью детальности для двух материков — Северной Америки и Евразии.

Группа-секция, к которой отнесена *P. silvestris*, включает в себя и виды, произрастающие в Северной Америке. Разнообразие признаков, которые свойственны видам секции *Eupitys* или равноценной ей группе *Laricion*es, свидетельствует, что эта группа-секция у обоих авторов более неопределенна. В описании Шау и Пилгера секция *Eupitys* характеризуется полностью развитым крылышком, одним за вегетационный период годичным приростом, сравнительно мелкими раскрывающимися шишками, смоляными каналами в хвое двух типов: или паренхимными, погруженными в ассимиляционную ткань, или периферическими, прилегающими непосредственно к гиподерме.

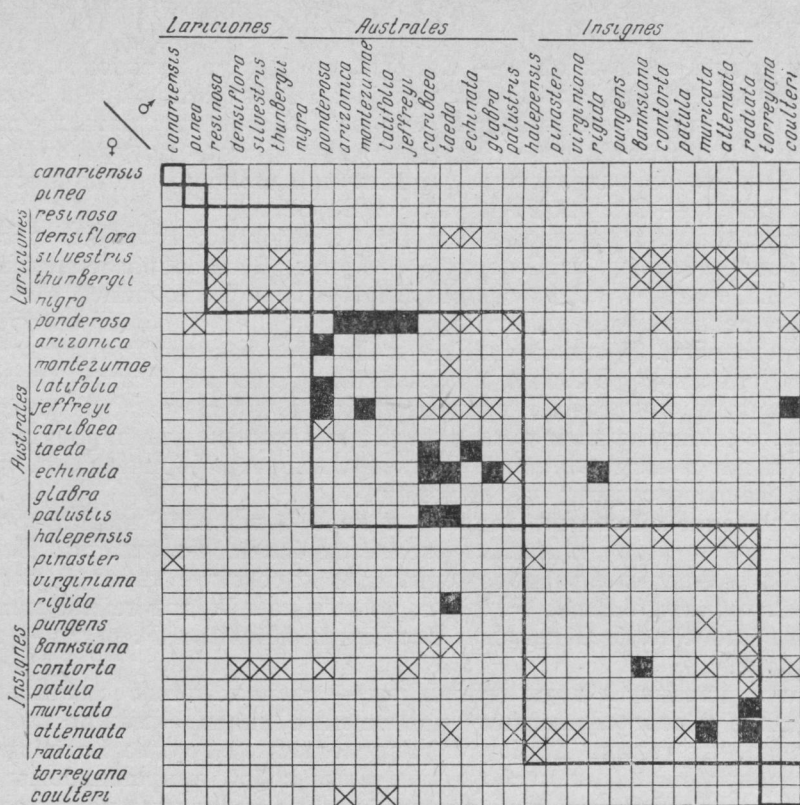
Расположение смоляных каналов в хвое — важный диагностический признак, почему этому признаку уделяется большое внимание. Виды со смоляными каналами, расположенными в паренхиме хвои: *P. merkusii* Jungh., *P. thunbergii* Parl., *P. nigra*, из них первые два сейчас произрастают на востоке Азии (Япония и Восточный Китай) и *P. nigra* — в средней Европе.

Уже по указанным двум признакам — расположению смоляных каналов в хвое и географическому размещению видов — можно прийти к заключению, что секция *Eupitys* и равноценная ей группа *Laricion*es являются неопределенными и сборными. Сама собой напрашивается необходимость подразделения этой секции или на несколько новых секций, или на более мелкие таксоны — подсекции. Это и было сделано Новак (Novak, 1930), который в секции *Eupitys* выделил четыре подсекции, объединяющие виды, произрастающие в Евразии. Виды же, произрастающие в Северной Америке, он выделил в самостоятельную секцию *Rhetipitys*.

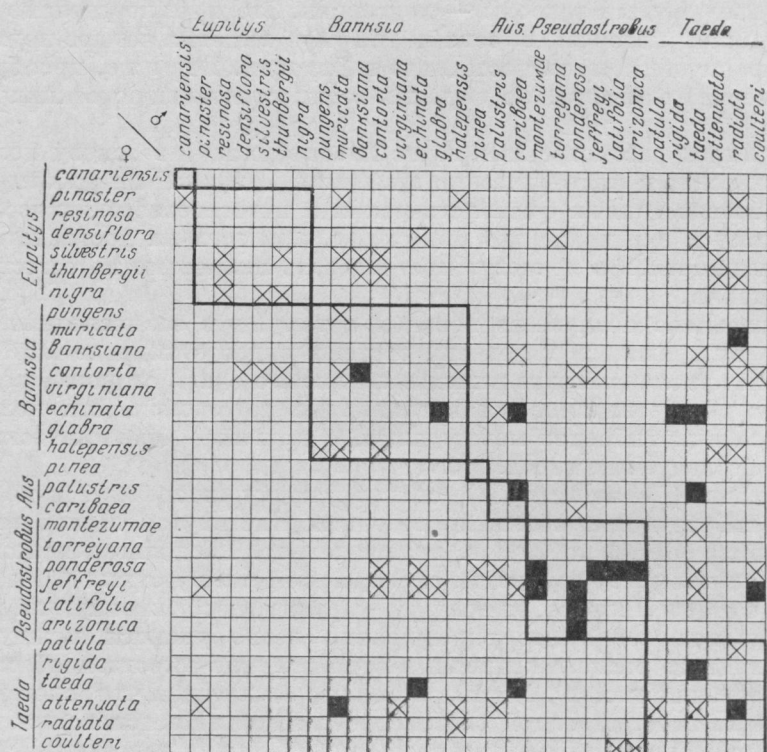
Авторы трех рассмотренных выше классификаций в основу положили морфологические и анатомические признаки. В период их работы еще не было накоплено данных физиологических и цитогенетических исследований, поэтому и предложенные ими схемы, при всех их достоинствах, не лишены недостатков и не могут претендовать полностью на естественные классификации.

Все сказанное послужило поводом к тому, что за последние 10—12 лет вновь возвратились к ревизии системы видов в подрode *Diploxylon*. Основными признаками для ревизии явились, с одной стороны, родственные связи между видами, устанавливаемые по возможности получения жизнеспособных гибридов между ними, с другой — биохимический состав смол исследуемых видов.

Дюффилд (Duffield, 1952) сделал сводку всех опытов по искусственной гибридизации сосен, проведенных Институтом лесной генетики в Пласервиле (США) по 1948 г. включительно. Располагая положительными и отрицательными результаты скрещиваний между отдельными видами по системе Шау и Пилгера, он получил картину, изображенную на рис. 10. Исходя из положения, что скрещивания легко удаются между родственными видами, расположенными в одной группе естественной системы, из сопоставления рис. 10, 1 и 10, 2 можно заключить, что система Шау более близка к естественной системе рода *Pinus*. На основании результатов скрещивания Дюффилд внес исправления в подсекции *Pinaster*, включив в нее еще три вида: *P. khasia* Royle, *P. halepensis* Miller, *P. pinaster* Ait. Как видно из рис. 11, получилась более стройная группировка видов, ближе стоящая к естественной системе.



1



2

Рис. 10. Результаты межвидовых скрещиваний сосны в Плясервиле (США)  
 1— родительские виды расположены по системе Пилгера (Pilger, 1926); 2—по системе Шая (Shaw, 1914). Черные блоки обозначают, что полученные гибриды были жизнеспособными; × — неудачные скрещивания (по Duffield, 1952)

Преследуя ту же цель установления родственных связей между видами в системе рода *Pinus*, Мирон (Miron, 1948, 1951, 1953; Miron, Wang, Haagen-Smit, 1949) использовал химический состав смол, на основании чего предложил свою классификацию подрода *Diploxylon*. В предлагаемой им композиции *Pinus silvestris* (северные разновидности) заняла другое место в системе Шау по содержанию и количественному соотношению  $\alpha$ -пинен,  $\beta$ -пинен и  $\Delta^3$ -карен.

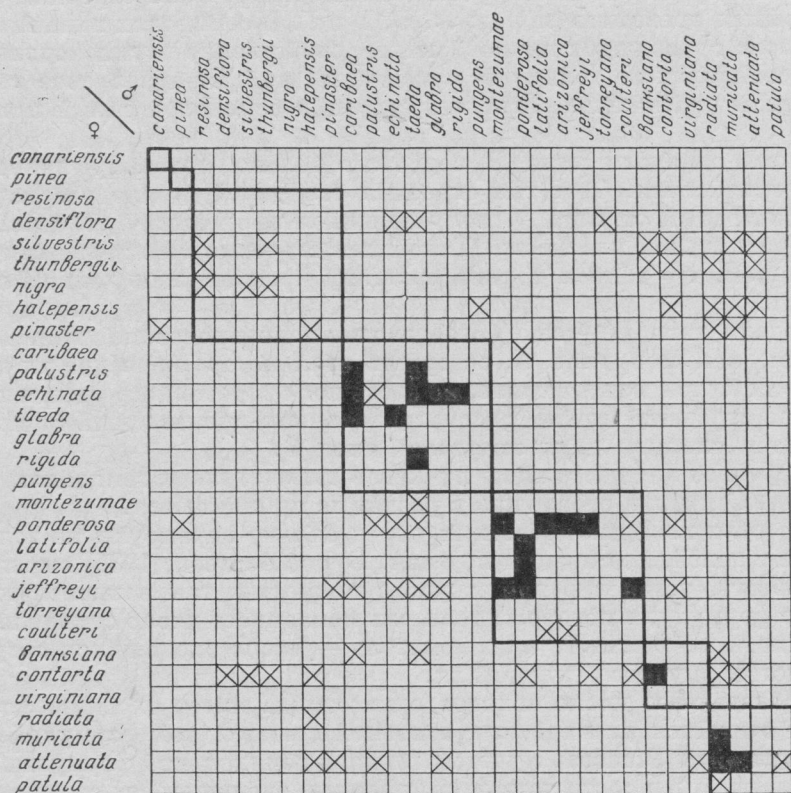


Рис. 11. Результаты межвидовых скрещиваний<sup>1</sup> сосен в Плясервиле. Родительские виды расположены с учетом положительных результатов скрещиваний. Обозначения те же, как и на рис. 10

Последней, известной нам работой, объединившей классификации Дюффильда и Мирова, является работа Госсена (Gaussen, 1955). Кроме названных двух работ Дюффильда и Мирова, Госсен привлек также результаты изучения анатомии проростков — проводящей системы гипокотилия, размеров и числа семядолей (Boureau, 1938, 1952 a, б; Flous, 1936; Ferré, 1952, 1954).

Ввиду важности исследований названных авторов остановимся на них более подробно. В основу своих исследований Буро, Флю и Ферре положили анатомическое строение всходов хвойных древесных пород, в частности семядолей и гипокотилия. Всходы различных групп хвойных сильно различаются по своей структуре, что позволяет классифицировать их по изменению строения проводящей системы в гипокотиле и семядолях. Если проводящая система, типичная для гипокотилия, полностью сохраняет свое строение и в семядолях («центрипетальная система»), то она указывает на примитивное строение. Группа растений, всходам которых свойственно такое строение проводящей системы, считается примитив-



ной, низшей в ходе эволюции. Наоборот, если проводящая система гипокотыла подвергается сильным изменениям при переходе в семядоли, то это свидетельствует о более высокой степени эволюции этой группы растений. Следовательно, рассматривая семядоли как первичное место превращения (очаг трансформации) в ходе эволюции, Буро показал, что эволюция вида идет от примитивного типа строения проводящей системы к более сложному.

По этим признакам были установлены четыре типа строения семядолей хвойных древесных пород: А, Б, В и Г. В семядолях типа А имеется то же число проводящих пучков, какое свойственно и гипокотылю. Ксилема в семядолях не только не изменяется, но сохраняет свое строение на большом протяжении. Этот тип строения семядолей самый примитивный.

Каждая семядоля типа Б содержит только половину проводящих пучков гипокотыла. Этот тип строения семядолей можно рассматривать как производный от типа А, получающийся продольным делением семядоли в радиальной плоскости. Такой тип строения семядолей свидетельствует о том, что данная группа растений продвинулась дальше по пути эволюции.

Семядоли типа В — еще более эволюционизировавший тип. Каждая семядоля, как и в типе А, содержит столько же проводящих пучков, сколько их было и в гипокотыле, но здесь нет супротивного расположения. Этот тип строения можно рассматривать как производный от предыдущего путем слияния двух семядолей типа Б.

Между числом проводящих пучков в гипокотыле и семядолях типа Г связи нет. Семядоли этого типа в расчет не принимаются.

Проростки хвойных древесных пород сильно варьируют не только по числу семядолей, но также и по типу. Буро (Bougeau, 1938) выразил эту изменчивость, установив для каждого проростка так называемую семядольную формулу, в которой числитель показывает число семядолей каждого типа А, Б, В или Г, а знаменатель — число сходящихся сосудисто-волокнистых пучков гипокотыла.

Преобладающее число всходов одного вида имеет сходную формулу, которая считается главной или основной семядольной формулой. Классифицируя виды Pinaceae с учетом главной семядольной формулы, можно расположить их в соответствии со степенью эволюции, от самого примитивного (семядоли типа А) до самого развитого (семядоли типа В). У некоторых проростков могут быть совместно семядоли типов А и Б, а у других — типов Б и В, но никогда не встречаются совместно типы А и В.

Ферре (1952) утверждает, что увеличение числа сходящихся сосудисто-волокнистых пучков («конвергентов гипокотыла») и соответственно числа семядолей есть суть эволюции. Существует замечательный параллелизм между увеличением числа сходящихся в гипокотыле сосудисто-волокнистых пучков («конвергентов гипокотыла») с тремя другими признаками: длиной семядолей, продолжительностью стадии юности (или ювенильной стадии) и размерами зерен пыльцы.

Простое графическое изображение позволяет синтезировать эти данные и видеть, как семейства, роды и виды группируются по соотношению этих свойств.

В качестве примера Ферре (1954) разбирает семейство Abietaceae. У представителей его встречаются все семядольные типы и все разнообразие по числу сходящихся сосудисто-волокнистых пучков, от двух (минимальное число) до десяти — максимальное, какое известно на сегодняшний день. Если расположить ряды этого семейства по названным признакам, то выявляется изолированное положение представителей рода Pinus, с чем согласно большинство систематиков. Наблюдается известный филогенетический порядок и для других родов. В то время как

роды различаются по семядольному типу, эволюция вида в пределах рода происходит главным образом путем увеличения числа сходящихся сосудисто-волоконистых пучков гипокотилия. В этом отношении типичными являются виды рода *Abies*.

Таким образом, анатомическое строение гипокотилия и семядолей может служить основанием для того, чтобы установить близкие (по родству) группы видов и оценить для каждой из них степень эволюции. В роде *Pinus* подрод *Harpoxylon* очень четко индивидуализирован; подрод *Diploxylon* значительно менее гомогенен.

Если построить, пишет Ферре (1952), классификацию *Pinus* на основании строения проростков, то будет видно, что она полностью опровергает классификацию Пилгера и в то же время совпадает в основных чертах с классификацией Шау. Во многих деталях классификация на основе строения проростков позволяет дополнить или исправить последнюю.

В качестве примера Ферре разбирает две группы *Pinus*: *Lariciones* и *Insignes*. Группа *Lariciones* включает наиболее примитивные виды рода. Здесь можно наблюдать тенденцию к двум расходящимся ветвям: одну ветвь, характеризующуюся увеличением числа сходящихся сосудисто-волоконистых пучков в семядольном типе А, другую — отличающуюся переходом от типа А к типу В без увеличения числа сосудисто-волоконистых пучков гипокотилия.

Группа *Insignes* представляет собой американскую замещающую первой ветви *Lariciones*, но она достигает высокой степени эволюции, о чем можно судить по большему числу (10) сосудисто-волоконистых пучков гипокотилия у *Pinus palustris* Miller — вида, отнесенного Шау в группу *Australes*, по который обнаруживает очень близкую родственную связь с *P. insignis* Endl. по анатомии своих проростков.

Точно так же в роде *Picea* по строению проростков выявляются две четкие группы, соответствующие двум секциям — *Euricea* и *Omorica*.

Изучение строения проростков межвидовых и межродовых гибридов хвойных показало, что два вида, способные давать гибриды, всегда имеют по крайней мере общую семядольную формулу. Это может служить руководящим указанием при подборе родительских пар при искусственной гибридизации; по этому же признаку можно судить и о степени родства между видами.

Указанные три работы — Дюффильда, Мирова и Ферре — были обобщены Госсеном (1955), который на их основе предложил свою классификацию подрода *Diploxylon*. Хотя он считает предлагаемую им классификацию и несовершенной, но все же значительно улучшенной и еще более приближающейся к естественной классификации. Классификация Госсена является «прогрессом» (по оценке самого автора) в разработке естественной классификации подрода *Diploxylon*.

С учетом сказанного Госсен дает таблицу (рис. 12), аналогичную по построению таблицам Дюффильда (рис. 10 и 11). В этой таблице Госсеном устанавливаются еще более тесные родственные связи. Так, становится понятным, почему *Pinus densiflora* Sieb., et Zucc., принадлежащая к группе *Silvestres*, может скрещиваться с *P. thunbergii* из группы *Khasia*. Строение древесины у *P. silvestris* и *P. khasia* достаточно сходно, на основании чего Госсен допускает, что группа *Khasia* имеет предка в ископаемой группе, характеризующейся строением древесины типа *Silvestres*.

Однако Госсен делает оговорку: хотя данные по межвидовой гибридизации имеют большое значение при построении естественной классификации какой-либо группы растений, но не обязательно (не всегда) свидетельствуют о родственных связях.

Принимая следующие обозначения: 1 — семядоли (по Ferré) типа А; 2 — типа А и В; 3 — типа В, Госсен (1955) дает следующую классификацию подрода *Diploxylon* (в прилагаемом ниже перечне видов, относя-

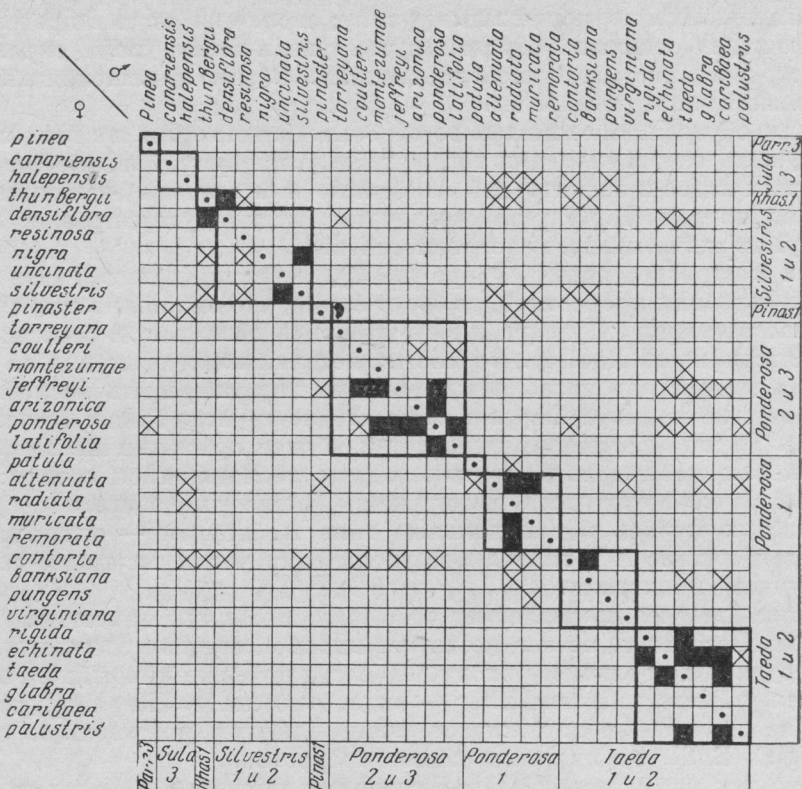


Рис. 12. Результаты межвидовых скрещиваний. Классификация подрода *Diploxylon* (по Gausson, 1955). Виды расположены с учетом семядольной формулы (1—3) (по Ferrè, 1952).

щихся к той или иной группе, виды, произрастающие в современную эпоху на материке Евразии, даны разрядкой).

¶ *Silvestres* 1, 2, 3: *P. silvestris*, *P. nigra*, *P. uncinata*, *P. densiflora*, *P. resinosa*, *P. tropicalis*

*Taeda* 1, 2, 3: *P. occidentalis*, *P. oocarpa*, *P. palustris*, *P. pringlei*, *P. hartwegii*, *P. caribaea*, *P. hondurensis*, *P. glabra*, *P. echinata*, *P. serotina*, *P. rigida*, *P. banksiana*, *P. contorta*<sup>1</sup>, *P. clausa*, *P. virginiana*, *P. pungens*;

*Ponderosa* 1: *P. teocote*, *P. oaxacana*, *P. coatepecensis*, *P. pseudostrobus*, *P. durangensis*, *P. remorata*, *P. muricata*, *P. attenuata*, *P. radiata*, *P. patula*;

*Ponderosa* 2, 3: *P. ponderosa*, *P. latifolia*, *P. arizonica*, *P. jeffreyi*, *P. douglasiana*, *P. tenuifolia*, *P. lutea*, *P. montezumae*, *P. rudis*, *P. michoacana*, *P. torreyana*, *P. coulteri*, *P. sabiniana*, *P. lumholtzii*, *P. leiophylla*, *P. chihuahuana*;

*Pinaster* 1: *P. pinaster*, *P. mesogeensis*;

*Sula* 2,3: *P. leucodermis*, *P. merkusii*, *P. longifolia*, *P. canariensis*, *P. halepensis*, *P. brutia*;

*Khasia* 1, 2, 3: *P. khasia*, *P. thunbergii*, *P. luchuensis*, *P. densata*, *P. insularis*, *P. massoniana*, *P. sinensis*, *P. tabulaeformis*;

*Parrya* 2, 3: *P. edulis*, *P. cembroides*, *P. monophylla*, *P. parryana*, *P. pinceana*, *P. nelsoni*; *P. pinea*, *P. bungeana*, *P. gerardiana*, *P. aristata*, *P. balfouriana*.

В рассмотренной классификации Госсена современное географическое распространение выдержано более, чем в предыдущих классификациях Шай (1914) и Пилгера (1926).

<sup>1</sup> Место этого вида неясно; его древесина приближается к типу *Ponderosa*. Эта группа еще провизорна.

На основании сказанного можно заключить, что группа Laricioncs, секция Eupitys, подсекция Silvestres, представляющие собой набор большого числа видов, произрастающих сейчас на разных материках и разобщенных между собой, по классификации Госсена претерпели очень существенные изменения. В этой классификации группа Silvestres объединяет виды, произрастающие в Евразии: *P. silvestris*, *P. nigra*, *P. uncinata* D. Don., *P. densiflora*, и в Америке: *P. resinosa* Ait., *P. tropicalis* Morelet, которые имеют общие морфологические черты с видами той же группы Silvestres, произрастающими в Евразии.

Таким образом, родственные связи между видами группы Silvestres устанавливаются по ряду морфологических, физиологических и цитогенетических признаков и свойств.

На основании всего изложенного можно сделать один вывод. Положение *Pinus silvestris* в естественной системе рода *Pinus* за последние полвека более или менее определилось. Однако и сейчас, несмотря на более совершенную и приближающуюся к естественной классификацию, предложенную Госсеном, группа Silvestres остается по-прежнему перегруженной и искусственной. По площади ареала — это самая большая группа; по строению проростков она также содержит три типа семядолей А, А + В и В; она включает виды с различным расположением смоляных ходов в хвое, или непосредственно примыкающих к гиподерме (*P. silvestris*), или погруженных в паренхиму (*P. nigra*). Все это приводит к мысли о необходимости еще раз пересмотреть новейшие классификации подрода *Diploxylon* и подумать, нельзя ли выделить две самостоятельные, хотя и близкородственные, подгруппы — Silvestres и Nigrae.



## ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

### ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И АНАТОМИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ХВОИ

Изучение изменчивости морфологических и анатомических признаков сосны обыкновенной мы начинаем с хвои. Хвоя — самый чувствительный орган, быстро реагирующий на условия окружающей среды и определяющий рост и развитие других органов растения. Наиболее ярко определил значение листа в жизни растения К. А. Тимирязев (1938), который считал с полным основанием, что растение — это лист. Вполне понятно, что после того, как было открыто значение листа в жизни растения, он становится объектом всестороннего исследования — биохимического, физиологического, анатомического. Исключительно большое значение изучение листа приобретает в работах эколого-физиологических и эволюционных.

Размеры хвои сосны изменчивы в пределах кроны одного дерева, что стоит в связи с условиями питания; они являются и показателями погодных условий года, благоприятных или неблагоприятных для жизни дерева. Поэтому длина хвои за отдельные годы сильно варьирует, что особенно хорошо бывает заметно на тех побегах, на которых хвоя держится долго, в течение шести-семи лет. На размерах хвои отражаются и условия среды, в которой находится корневая система. Это особенно наглядно видно на сильном увеличении размеров хвои после осушения болот; при этом увеличивается и размер общего прироста дерева, что хорошо известно лесоводам.

Влияние различного стояния грунтовых вод в почве на размеры и анатомическое строение хвои изучала А. Н. Шатерникова (1929), сделавшая такие выводы: ухудшение условий увлажнения как результат избытка или недостатка влаги в почве немедленно вызывает укорачивание хвои; таким образом, длина хвои может служить показателем благоприятных или неблагоприятных условий влажности.

Различные виды сосен отличаются по анатомическому строению хвои. Поэтому морфологические и анатомические признаки хвои принимались в качестве диагностических начиная с самых ранних работ по систематике сосны (Bertrand, 1874; Engelmann, 1880; Daguillon, 1890; Koehne, 1893; Beissner, 1909; Shaw, 1914; Фомин, 1914; Engler, Prantl, 1926; Pilger, 1926; Doi, Morikawa, 1929; Григорьева, 1930; Sutherland, 1934; Джапаридзе, 1937а, б; Моисеева, 1937; Василевская, 1946; Малышев, 1958, и др.)

Значительно меньшее число работ посвящено изучению анатомии хвои сосны обыкновенной в связи с внутривидовой изменчивостью этого признака (Соколов П., 1928; Шатерникова, 1929), хотя о необходимости изучения его высказывались неоднократно (Лебедев, 1928; Адамович, 1936).

Внутри вида анатомия хвои изменчива в определенных пределах, как и другие признаки. При этом, как увидим ниже, анатомическое строение сохраняется при интродукции вида часто далеко за пределы его родины, т. е. оно является наследственным.

Наиболее подробно нами изучена изменчивость размеров и анатомического строения хвои.

Изменчивость продолжительности жизни хвои, или ее долговечность, и сезонную изменчивость содержания хлорофилла в хвое рассмотрим в разделе изменчивости физиологических свойств.

Все перечисленные признаки очень изменчивы. Для определения пределов изменчивости любого из названных признаков или в пределах кроны одного дерева, или в узких границах местообитания популяции, или в связи с географической широтой требуется большое число наблюдений и измерений.

**1. Размеры хвои.** Сильная изменчивость длины хвои сосны обыкновенной отмечалась многими авторами. Насколько большое значение придавалось этому признаку, можно судить уже по тому, что было выделено много разновидностей, ведущим диагностическим признаком которых являлась длина и ширина хвои, например: *var. brevifolia* Heer, *var. parvifolia* Heer, *var. microphylla* Schwerin, *var. brachyphylla* Wittrock. При этом отмечалось, что варьирование размеров было связано или с определенными областями произрастания сосны (север или юг, высота над уровнем моря), или с экологическими формами сосны (карликовые, высокогорные и др.).

Отмечалось, что в северных широтах и в горах хвоя короче, чем в южных широтах и низменностях. Сильвен (Sylven, 1916) показал, что более короткая хвоя сосны была на севере Швеции.

Горные формы сосны в Германии (*var. hercynica* Münch) имели хвою более короткую, чем сосна на низменностях (*var. superrhenana* Schott. и *var. borussica* Schott). Сходные результаты были получены для сосны Франции: средняя длина хвои в горах (горные Вогезы) варьирует от 35 до 45 мм, в низменности — 65 мм и более, в промежуточных между ними поясах — от 40 до 50 мм («Les forêts de pin silvestre des Vosges», 1941).

Индивидуальную изменчивость длины хвои, а также изменчивость ее в пределах кроны одного дерева (для разных побегов) отмечал Ринвалль (Rinvall, 1914). На осевом побеге и сильных ветвях хвоя длиннее, чем на ветвях слабого роста (Bortwick, 1906), и теневая хвоя меньше световой (Liese, 1929). Длина хвои варьирует в зависимости от длины дня или фотопериода, что стоит в непосредственной связи с географической широтой (Тольский, 1927; Wareing, 1949, 1950, и др.). Вопрос о фотопериодизме сосны обыкновенной будет более подробно описан дальше. Что касается изменчивости ширины хвои, то имеются лишь общие указания, что она варьирует от 1 до 2 мм (Clapham и др., 1952). По этому признаку установлена одна разновидность из Малой Азии (*f. latifolia* Gordon, 1880). Отношение длины к ширине хвои было изучено Сильвенем (1916), который нашел, что этот коэффициент был значительно меньше на севере Швеции, чем на юге.

Изменчивость размеров хвои в Шотландии была подробно изучена Стевенем и Карлайлом (Steven, Carlisle, 1959). Эти исследования показали, что длина хвои была величиной довольно постоянной в различных частях ареала в Шотландии и варьировала в зависимости от высоты над уровнем моря: на высоте 270 м над уровнем моря длина хвои была 40 мм; на высоте 420 м над уровнем моря — 32 мм. Длина хвои изменялась в связи с условиями дренажа: при хорошем дренаже — 42 мм, при плохом — уменьшалась до 38 мм.

Изучение длины хвои в 31 насаждении Шотландии показало, что изменчивость наблюдалась между отдельными популяциями, но не

была такой постоянной в связи с географическими координатами. В общем, средняя длина хвои сосны в Шотландии была 44 мм — величина, близкая к длине хвои в южной Швеции. Поэтому авторы делают вывод, что условия местообитания, а не генетические факторы являются определяющими среднюю длину хвои в Шотландии, за исключением разновидностей с короткой хвоей.

Для *Pinus hamata* Sosn. в Болгарии П. Чернявский, С. Недялков, Л. Площакова, И. Димитров (1959) приводят, что длина хвои варьирует от 15 до 80 мм; такая амплитуда объясняется прежде всего разной высотой над уровнем моря местообитаний сосны (от 500 до 2200 м).

Средняя длина хвои сосны в Польше на массовом материале определялась Соколовским (1931): она варьировала от 53 до 63 мм, с крайними вариантами — 31 и 110 мм.

Нами размеры хвои определялись одновременно с изучением ее анатомии; длина, толщина и ширина отмечались на тех же препаратах, на которых изучалась анатомия. Чтобы судить о степени изменчивости того или иного признака, мы прежде всего определяем размах изменчивости его в узких пределах одного дерева, в данном случае по отношению к хвое — в пределах кроны одного дерева.

Хвоя сосны остается на побеге в течение нескольких лет, однако размеры хвои в разные годы редко бывают одинаковы. Проследить это легко и на побегах, где хвоя держится не более трех лет, и на побегах, где она живет до семи-восьми лет. Данные табл. 2 наглядно иллюстрируют сказанное. Длина хвои разного возраста варьирует на одном и том же побеге и на рядом расположенных побегах того же возраста. Различия в длине хвои то более, то менее существенны. Но чаще всего можно подметить следующую закономерность: длина хвои за отдельные

Т а б л и ц а 2

Длина хвои разного возраста на одном и том же побеге

| Место взятия образца          | Повторность | Средняя длина (мм) хвои в возрасте, лет * |    |    |    |    |    |    |    | Среднее, мм |
|-------------------------------|-------------|-------------------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|-------------|
|                               |             | 1                                         | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 7  | 8  |             |
| Удмуртская АССР               | 1           | 68                                        | 55 | 73 | —  | —  | —  | —  | —  | 65          |
|                               | 2           | 65                                        | 68 | 70 | —  | —  | —  | —  | —  | 68          |
| г. Красноярск, окрестности    | Средняя     | 67                                        | 61 | 72 | —  | —  | —  | —  | —  | 66          |
|                               | 1           | 52                                        | 45 | 39 | 52 | 50 | 59 | —  | —  | 50          |
|                               | 2           | 58                                        | 36 | 43 | 52 | 52 | 57 | —  | —  | 50          |
| г. Якутск, окрестности        | Средняя     | 55                                        | 42 | 41 | 52 | 51 | 58 | —  | —  | 50          |
|                               | 1           | 39                                        | 41 | 40 | 42 | 38 | 42 | 59 | 46 | 42          |
|                               | 2           | 46                                        | 41 | 38 | 41 | 39 | 42 | 56 | 45 | 43          |
| г. Ачинск, Красноярского края | Средняя     | 42                                        | 41 | 39 | 42 | 38 | 42 | 57 | 45 | 43          |
|                               | 1           | 56                                        | 64 | 51 | 59 | 51 | 62 | —  | —  | 58          |
|                               | 2           | 40                                        | 48 | 59 | 43 | 48 | 55 | —  | —  | 49          |
| Средняя                       |             | 48                                        | 56 | 55 | 51 | 50 | 58 | —  | —  | 54          |

\* Длина хвои приведена с округлением до целого миллиметра; прочерк означает, что этого возраста хвои на дереве нет.

годы изменяется в одном направлении на всех побегах, что является следствием прежде всего условий питания дерева и тесно связанных с ними погодных условий.

Степень изменчивости длины хвои разного возраста и в разных ярусах кроны одного дерева иллюстрируют данные табл. 3.

Т а б л и ц а 3

Изменчивость средней длины хвои в пределах кроны одного дерева \*.  
Окрестности г. Красноярск, высота 200 м над ур. моря

| Положение побега на стволе<br>и его возраст | Средняя длина (мм) хвои в возрасте, лет |         |         |         |         |         | Среднее,<br>мм |
|---------------------------------------------|-----------------------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|----------------|
|                                             | 1                                       | 2       | 3       | 4       | 5       | 6       |                |
|                                             | 1959 г.                                 | 1958 г. | 1957 г. | 1956 г. | 1955 г. | 1954 г. |                |
| Осевой побег, хвоя по стволу                | 52,0                                    | 45,0    | 39,0    | 52,0    | 50,0    | 59,0    | 49,5           |
| Ветви                                       |                                         |         |         |         |         |         |                |
| 2 лет . . . . .                             | 47,0                                    | 38,0    | —       | —       | —       | —       | 42,5           |
| 4 » . . . . .                               | 42,5                                    | 35,7    | 38,0    | 48,0    | —       | —       | 41,0           |
| 5 » . . . . .                               | 56,5                                    | 38,5    | 39,5    | 57,0    | 51,5    | —       | 48,6           |
| 6 » . . . . .                               | 50,5                                    | 35,7    | 39,2    | 49,2    | 47,5    | 55,0    | 49,2           |
| 7 » . . . . .                               | 48,5                                    | 39,0    | 39,0    | 45,0    | 43,5    | 46,0    | 43,5           |
| Средняя часть кроны                         |                                         |         |         |         |         |         |                |
| южная сторона . . . . .                     | 48,5                                    | 34,2    | 38,2    | 47,7    | 44,7    | 45,7    | 43,3           |
| северная сторона . . . . .                  | 44,7                                    | 31,2    | 34,5    | 42,5    | 38,0    | 37,0    | 38,0           |
| Нижняя часть кроны . . . . .                | 54,5                                    | 41,0    | 46,5    | 49,0    | 46,0    | 42,0    | 46,5           |
| Среднее для всей<br>кроны . . . . .         | 49,4                                    | 37,6    | 39,2    | 48,8    | 45,9    | 47,5    | 44,7           |

\* Тип леса — сосняк разнотравный, возраст дерева 56 лет, высота 18 м, диаметр на высоте груди 35 см. Выделена максимальная и минимальная длина хвои. Прочерк означает, что данного возраста хвоя на побегах отсутствует.

Как видно из данных табл. 3, в пределах кроны одного дерева амплитуда между средними максимальной и минимальной длиной хвои достигает почти 28 мм, т. е. средняя минимальная длина хвои почти в два раза меньше средней максимальной. На одном и том же побеге длина хвои в разные годы различна, при этом разница иногда довольно значительная. Но в пределах кроны одного дерева на всех побегах длина хвои изменяется в одном направлении — то в сторону увеличения, то в сторону уменьшения. Поэтому характер изменения за период 1954—1959 гг. наиболее правильно передает средняя величина, вычисленная для всей кроны. При средней длине хвои 44,7 мм за период 1954—1959 гг. минимальных размеров хвоя была в 1957 и 1958 гг. Причина этого в данном случае кроется прежде всего в погодных условиях этих и предшествующих им лет.

Длина хвои на разных ярусах кроны также не остается постоянной. Наибольших размеров она достигает в верхней части кроны, на побегах последних шести лет и на осевом побеге; в средней части кроны, на южной стороне ее, длина хвои значительно уменьшается, и минимальные размеры она имеет на северной стороне. Длина хвои на нижнем ярусе кроны немного меньше таковой в верхней части ее, однако это не должно служить примером нарушения общей закономерности изменчивости размеров хвои в разных ярусах кроны. В общем можно сказать, что изменение размеров хвои по высоте кроны подчиняется закону Заленского.



Длина хвои в пределах кроны меняется также в зависимости от того, несет ли побег только пыльниковые «цветки» или шишки. Так, мы показали (1950), что на побегах, несущих шишки, длина хвои больше, чем на побегах с пыльниками; это соотношение может быть выражено уравнением: длина хвои на побегах с пыльниками ( $\sigma$ ) так относится к длине хвои на побегах с шишками ( $\varphi$ ), как 1 к 1,2; на другом дереве это отношение было соответственно 1 : 1,5.

Тем не менее, несмотря на значительную изменчивость длины хвои даже в пределах кроны одного дерева, особенно в различные годы, этот признак очень характерен для одного и того же географического района, но в более или менее одинаковых условиях местообитания (в близких классах бонитета или одинаковых типах леса). Подтверждением этому являются данные по изменчивости средней длины хвои за различные годы для двух отдаленных между собой географических пунктов в бассейне Енисея, примерно на одной высоте над уровнем моря—Минусинска и Туруханска (табл. 4). Средняя длина хвои в пунктах, удаленных друг

Т а б л и ц а 4

Изменчивость длины хвои сосны обыкновенной в различных географических районах

| Место взятия образца                          | Число случаев со средней длиной (мм) хвои на отдельных деревьях |       |       |       |       |       |       |        | Сумма | М    | σ    | С    |
|-----------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|------|------|------|
|                                               | 21—30                                                           | 31—40 | 41—50 | 51—60 | 61—70 | 71—80 | 81—90 | 90—100 |       |      |      |      |
| Минусинск,<br>53° с. ш.,<br>92° в. д. . . . . | —                                                               | —     | 2     | 14    | 17    | 22    | 7     | 3      | 65    | 69,2 | 11,6 | 16,7 |
| Туруханск,<br>66° с. ш.,<br>88° в. д. . . . . | 2                                                               | 15    | 20    | 11    | —     | —     | —     | —      | 48    | 43,3 | 8,2  | 19,0 |

от друга на расстояние 13° по широте, различается между собой в полтора раза. Кривые изменчивости длины хвои заходят одна за другую только своими краями: средняя длина хвои сосны в Туруханске является минимальной для Минусинска (рис. 13).

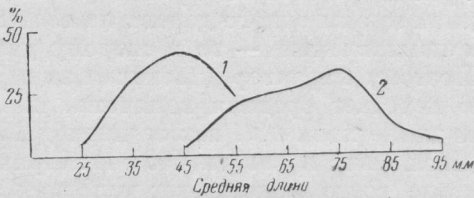


Рис. 13. Пределы изменчивости длины хвои сосны обыкновенной

1 — Туруханск (66° с. ш., 88° в. д.); 2 — Минусинск (53° с. ш., 92° в. д.)

Уже приведенные данные по изменчивости длины хвои для двух естественноисторических районов говорят о широкой изменчивости этого признака в зависимости от географических координат.

По изменчивости длины хвои в связи с изменением широты (табл. 5) для Европейской и Азиатской частей СССР (рис. 14) можно выделить районы, в которых преобладает сосна с длинной хвоей (средняя более

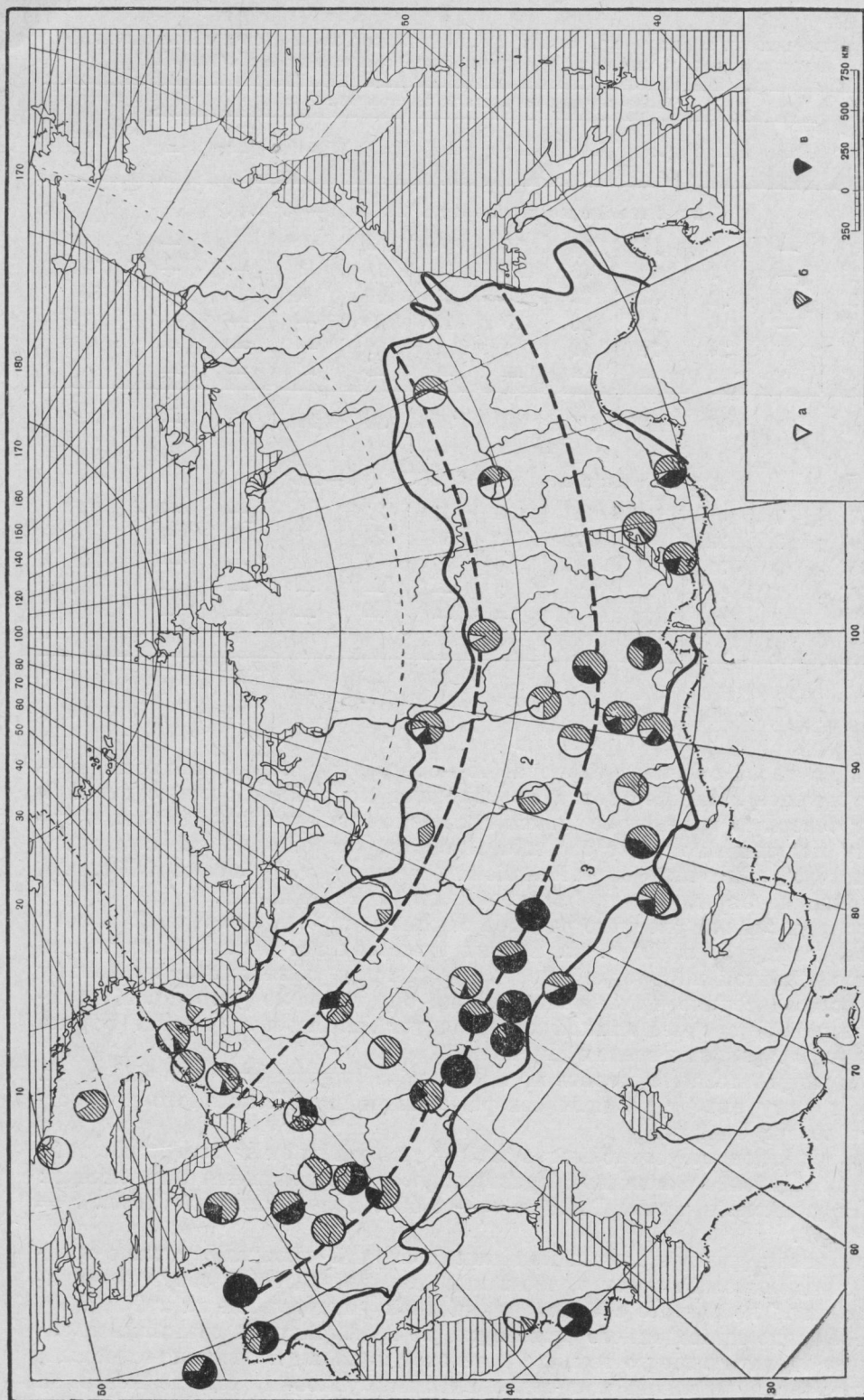


Рис. 14. Изменчивость встречаемости среднего числа смолиных каналов в хвое сосны обыкновенной и границы районов хвой 1 — [коряк] (севернее 63° с. ш.); 2 — средней (между 52° и 62° с. ш.); 3 — длинной (южнее 52° с. ш.). Встречаемость смолиных каналов в хвое: а — от 4 до 8; б — 8—12; в — 12—16

**Корреляционная зависимость между средней длиной хвой сосны обыкновенной и географической широтой в Европейской и Азиатской частях СССР**

| Сев. ши-<br>рота, в °                | Число случаев со средней длиной хвои, мм |       |       |       |       |       |       |        |         |         | Сумма |
|--------------------------------------|------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|---------|---------|-------|
|                                      | 21—30                                    | 31—40 | 41—50 | 51—60 | 61—70 | 71—80 | 81—90 | 91—100 | 101—110 | 111—120 |       |
| Европейская часть СССР (0—60° в. д.) |                                          |       |       |       |       |       |       |        |         |         |       |
| 40—44°                               | —                                        | 1     | 11    | 14    | 14    | 4     | 8     | 9      | 6       | —       | 67    |
| 48—52°                               | —                                        | 9     | 29    | 46    | 27    | 18    | 11    | 3      | —       | —       | 143   |
| 52—56°                               | 4                                        | 22    | 62    | 69    | 84    | 41    | 17    | 4      | 1       | —       | 304   |
| 56—60°                               | —                                        | 4     | 19    | 20    | 15    | 11    | 2     | —      | —       | —       | 71    |
| 60—64°                               | 6                                        | 29    | 21    | 10    | 1     | 1     | 1     | —      | —       | —       | 69    |
| 64—68°                               | 7                                        | 3     | —     | —     | —     | —     | —     | —      | —       | —       | 10    |
| Сумма                                | 17                                       | 68    | 142   | 159   | 141   | 75    | 39    | 16     | 7       | —       | 664   |
| Азиатская часть СССР (60—126° в. д.) |                                          |       |       |       |       |       |       |        |         |         |       |
| 48—52°                               | 7                                        | 67    | 185   | 148   | 108   | 41    | 21    | 1      | —       | —       | 578   |
| 52—56°                               | 2                                        | 22    | 45    | 72    | 64    | 56    | 29    | 7      | 2       | 1       | 300   |
| 56—60°                               | 3                                        | 51    | 59    | 48    | 16    | 15    | 7     | 2      | —       | —       | 201   |
| 60—64°                               | 1                                        | 14    | 35    | 29    | 3     | —     | —     | —      | —       | —       | 82    |
| 64—68°                               | 2                                        | 15    | 20    | 11    | —     | —     | —     | —      | —       | —       | 48    |
| Сумма                                | 15                                       | 169   | 344   | 308   | 191   | 112   | 57    | 10     | 2       | 1       | 1209  |

60 мм), с хвоей среднего размера (45—60 мм) и с короткой хвоей (45—31 мм и менее). На юге ареала преобладают популяции сосны с длинной хвоей; северную границу ее можно примерно провести по 50° с. ш. В эту группу популяций войдут сосняки Кавказа, островные боры Западного Казахстана, ленточные боры Алтайского края до ст. Рубцовка (50° с. ш.), Минусинские боры, сосняки Прибайкалья и Забайкалья.

Сосняки с хвоей среднего размера занимают примерно среднюю полосу ареала, между 50 и 62° с. ш. В этих границах встречаются популяции сосны с длинной и короткой хвоей, что вполне объяснимо, поскольку хвоя исключительно чутко реагирует на окружающие условия. К группе сосняков со средней длиной хвой следует отнести и островной бор по р. Онон, в Агинских степях Читинской обл.

Популяции сосны с короткой хвоей преобладают севернее 62° с. ш. В эту группу входят сосняки севера Скандинавии, Кольского полуострова и севера Сибири.

Корреляционную зависимость между длиной хвой и географической широтой наиболее наглядно характеризуют коэффициенты корреляции: для Европейской части СССР  $r = -0,404$ , для Азиатской части  $r = -0,457$ .

Сравнивая длину хвой на крайних (северной и южной) точках ареала, в среднем можно считать, что в направлении с юга на север с увеличением на 1° по широте средняя длина хвой уменьшается на 1,4 мм.

Обобщение приведенного материала по изменчивости длины хвой заставляет сделать вывод о том, что хотя этот признак и очень изменчивый, сильно реагирующий на изменение внешних условий, тем не менее он очень существен при характеристике географической изменчивости. Если при сравнении средней длины хвой разных географических широт нет

строгой и плавной изменчивости (благодаря влиянию окружающих условий), то расхождения крайних максимальных значений длины весьма существенны. Например, хвоя на севере никогда не достигает размеров южной. Вот почему систематики при описании видов и форм всегда уделяют должное внимание длине хвои. Тем самым признается, что длина хвои — важный диагностический признак.

Нам неизвестны работы, которые бы показали изменчивость длины хвои на таком большом материале, как наш. Данные по изменчивости длины хвои в Польше по работам Соколовского (1931) включены нами в табл. 5 и нанесены на рис. 14. Из других работ, которые касаются длины хвои, следует упомянуть работы П. С. Кондратьева (1952, 1961).

П. С. Кондратьев (1961) определял размеры и вес хвои сосны в связи с изучением формирования кроны дерева. Он установил закономерность, по которой происходит постепенное уменьшение длины хвои с увеличением возраста мутовки, т. е. сверху вниз по дереву, причем это положение остается в силе для всех сосен, произрастающих в различных типах леса и в разных зонах, от Карелии до Грузии. Что же касается изменчивости длины хвои в пределах одной природной зоны, то с увеличением класса бонитета длина хвои уменьшается: хвоя короче на заболоченных участках (V класс бонитета) и длиннее на почвах плодородных (I класс бонитета). По его же данным, для одного и того же типа леса, но в разных природных зонах, размеры хвои уменьшаются на севере. Так, в сосняке брусничном в Бузулукском бору Оренбургской обл. хвоя имеет длину 8—10 см, а в Архангельской обл. в том же типе леса — лишь 3—4 см. Длина хвои изменяется в зависимости от типа леса: в лесах центральных областей Европейской части СССР в типе леса сосняк зеленомошный длина хвои была 7—8 см, а там же на болотах, в типе сосняк сфагновый, всего лишь 2—3 см.

Размеры хвои характеризуются также ее толщиной и шириной. Результаты изучения этих признаков для различных географических районов приведены в табл. 6 и 7. Из сопоставления размеров хвои сосны

Т а б л и ц а 6

Изменчивость ширины хвои сосны обыкновенной

| Место взятия образца                             | Число случаев с шириной хвои, мм |          |          |          |          |          |          | Сумма | $M \pm m$       | $\sigma$ | С    |
|--------------------------------------------------|----------------------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-------|-----------------|----------|------|
|                                                  | 0,8—1,0                          | 1,01—1,2 | 1,21—1,4 | 1,41—1,6 | 1,61—1,8 | 1,81—2,0 | 2,01—2,2 |       |                 |          |      |
| Северный Казахстан, островные боры, 50—52° с. ш. | 7                                | 65       | 68       | 51       | 56       | 24       | 3        | 274   | $1,44 \pm 0,02$ | 0,28     | 19,5 |
| Норвегия, 58—63° с. ш.                           | —                                | 4        | 87       | 167      | 32       | —        | —        | 290   | $1,48 \pm 0,04$ | 0,13     | 8,8  |

Т а б л и ц а 7

Изменчивость толщины хвои сосны обыкновенной

| Место взятия образца                         | Число случаев с толщиной хвои, мм |          |          |          |          |          |          |          | Сумма | $M \pm m$       | $\sigma$ | С    |
|----------------------------------------------|-----------------------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-------|-----------------|----------|------|
|                                              | 0,3—0,4                           | 0,41—0,5 | 0,51—0,6 | 0,61—0,7 | 0,71—0,8 | 0,81—0,9 | 0,91—1,0 | 1,01—1,1 |       |                 |          |      |
| Северный Казахстан, островные боры . . . . . | —                                 | 24       | 65       | 86       | 64       | 28       | 6        | 1        | 274   | $0,68 \pm 0,07$ | 0,12     | 17,9 |
| Норвегия . . . . .                           | —                                 | —        | 32       | 158      | 91       | 9        | —        | —        | 290   | $0,68 \pm 0,04$ | 0,07     | 10,3 |



в северной и южной частях ареала хорошо видно, что ширина и толщина хвои на севере (Норвегия) и на юге (Северный Казахстан) почти одинаковы, но характер кривых изменчивости этих двух признаков совершенно различный: для Норвегии — одновершинная, для Северного Казахстана — более пологая, при этом наблюдается некоторая тенденция к двухвершинности. Последнее обстоятельство особенно для нас важно, и к более подробному обсуждению этого вопроса мы подойдем в другом месте.

Мы не касаемся сейчас также изменчивости размеров хвои сосны, выросшей в крайних условиях существования, например на болотах, о чем подробно будет сказано при характеристике болотной сосны.

2. Анатомическое строение хвои. В большом числе работ по анатомии хвои сосны обычно во внимание принимаются следующие особенности: форма хвои, покровные ткани, ассимиляционная ткань, смоляные каналы, центральная проводящая система. Особое внимание нами уделено строению и расположению смоляных каналов.

Наиболее распространена сейчас следующая классификация смоляных каналов хвои по их расположению в тканях: 1) периферические, или краевые, непосредственно прилегающие к гиподерме двумя или более толстостенными клетками или вместе с гиподермой образующие часть футляра общего смоляного канала (*marginal, randständig, marginalis*); 2) промежуточные, прилегающие к гиподерме только одной толстостенной клеткой (*intermediate, mittelständig, intermedius*); 3) срединные, или паренхиматические, погруженные в паренхиму мезофилла листа и отделенные от гиподермы (*medial, mittelständig, medianus*). Ферре (1952) такие каналы называет центральными (*canal central*), что не соответствует центральным каналам по Л. И. Джапаридзе, Л. М. Васильевской (1943) и М. Моисеевой (1944); 4) центральные смоляные каналы, находящиеся в ксилеме проводящего пучка листа (*stelar, stèle, stela, zentral-zylinder*); 5) септальные, когда канал примыкает и к гиподерме, и к эндодерме (*septal, septalis*) (Ferré, 1952; Steven, Carlisle, 1959).

Если большинству видов сосен свойствен какой-либо один тип расположения смоляных каналов в хвое, то в хвое сосны обыкновенной, как правило, положение смоляных каналов часто смешанное, т. е. одновременно на одном срезе встречаются и периферические, и промежуточные, и паренхимные смоляные каналы. При изучении внутривидовой изменчивости сосны обыкновенной принималось во внимание все разнообразие в строении и расположении смоляных каналов в хвое.

Все перечисленные особенности строения хвои следует иметь в виду при изучении внутривидовой систематики любого вида сосен.

Ведущими признаками анатомического строения хвои сосны обыкновенной является число и расположение смоляных каналов и форма склеренхимы в центральном цилиндре. На изучении этих признаков и было сосредоточено наше внимание.

Изучение числа смоляных каналов в хвое проводилось многими исследователями или в связи с географической изменчивостью этого признака (Holmerz, Ortenblad, 1888; Соколов П., 1928; Sokolowski, 1931; Steven, Carlisle, 1959), или в связи с различными условиями местообитания сосны (Сукачев, 1905; Аболин, 1915; Андреев, 1925; Шатерникова, 1929, 1958), или в связи с половым диморфизмом у сосны (Правдин, 1950; Гальперн, 1956).

Однако работ, охватывавших обширный материал по всему ареалу сосны обыкновенной, проведено не было. В этом лежит главная причина того, что до сих пор нет данных для суждения о закономерностях изменчивости этого признака в связи с экологическими факторами, а также о его пригодности в качестве диагностического для внутривидовой систематики.

Были отмечены следующие характерные особенности изучаемого признака. Число смоляных каналов у сосны в Швеции варьировало от 2 до 15. У разновидностей с короткими листьями (*f. microphylla*) число каналов в хвое было меньше, чем у разновидности с нормальной длиной (Sylvén, 1910). Было найдено также, что у сосны северной Швеции каналов было больше, чем у сосны южной Швеции (Holmerz, Ortenblad, 1888). Фиши (Fieschi, 1932) для *Pinus pinaster* установил, что можно различать атлантические и средиземноморские типы по числу смоляных каналов у основания листа.

Соколовский (1931) для сосны в Польше на большом материале (435 срезов) показал статистически, что среднее число смоляных каналов в хвое для разных выделенных им групп колебалось от 11,37 до 13,57; минимальное и максимальное числа их были соответственно 5—6 и 23—24. Он доказал также положительную корреляцию между длиной хвои и числом смоляных каналов:  $r = + 0,559$ .

Подробное изучение изменчивости числа смоляных каналов для дикорастущей сосны в Шотландии провели Стевен и Карлайл (1959). Они показали сильную изменчивость числа смоляных каналов в зависимости от положения среза в хвое (на срединном срезе смоляных каналов больше, чем на срезах у верхушки хвои), возраста деревьев (у молодых, до 20 лет, каналов меньше, чем у старых), длины хвои, района происхождения сосны и т. д. Среднее же число, вычисленное статистически, для дикорастущей сосны в Шотландии было 8,6 с колебаниями  $\pm 1,6$  смоляных канала.

П. Я. Соколов (1928) показал, что для разных географических районов СССР среднее число смоляных каналов в хвое сосны обыкновенной колебалось от  $7,93 \pm 0,27$  (Крымский заповедник) до  $13,52 \pm 0,33$  (Новгородская обл.), при минимальном числе 3 и максимальном 19. Такое сильное варьирование этого признака привело автора к выводу, что полученным им данным можно придавать лишь весьма условное значение.

Изучение пределов изменчивости числа смоляных каналов в хвое мы начали с изучения изменчивости этого признака в пределах кроны

Т а б л и ц а 8

Изменчивость среднего числа смоляных каналов в пределах кроны одного дерева.  
Окрестности Красноярска

| Положение побега на стволе<br>и его возраст | Возраст хвои, лет |         |         |         |         |         | Среднее |
|---------------------------------------------|-------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
|                                             | 1                 | 2       | 3       | 4       | 5       | 6       |         |
|                                             | 1959 г.           | 1958 г. | 1957 г. | 1956 г. | 1955 г. | 1954 г. |         |
| Осевой побег                                | 12,2              | 14,9    | 16,2*   | 13,8    | 14,5    | 15,7    | 14,6    |
| Ветви:                                      |                   |         |         |         |         |         |         |
| 2 лет . . . . .                             | 12,8              | 13,1    | —       | —       | —       | —       | 12,9    |
| 4 » . . . . .                               | 13,2              | 11,8    | 13,8    | 11,9    | —       | —       | 12,6    |
| 5 » . . . . .                               | 14,9              | 13,0    | 14,2    | 12,1    | 13,1    | —       | 13,5    |
| 6 » . . . . .                               | 13,4              | 11,7    | 13,6    | 12,0    | 12,6    | 13,7    | 12,8    |
| 7 » . . . . .                               | 12,8              | 12,0    | 12,7    | 8,9     | 12,4    | 12,4    | 11,8    |
| Средняя часть кроны:                        |                   |         |         |         |         |         |         |
| южная сторона . . . . .                     | 12,5              | 12,1    | 13,1    | 12,0    | 12,6    | 11,8    | 12,3    |
| северная сторона . . . . .                  | 11,5              | 11,8    | 12,2    | 11,2    | 11,4    | 10,2    | 11,4    |
| Нижняя часть кроны . . . . .                | 10,7              | 10,5    | 10,1    | 11,1    | 10,5    | 9,1*    | 10,3    |
| Среднее для всей<br>кроны . . . . .         | 12,6              | 12,2    | 13,2    | 11,6    | 12,4    | 12,1    | 12,5    |

\* Выделено среднее максимальное и минимальное число смоляных каналов.

Таблица 9

Корреляция между длиной хвои и числом смоляных каналов в пределах кроны одного дерева сосны обыкновенной. Окрестности Красноярска

| Длина хвои                 | Случай с числом смоляных каналов на срединном разрезе хвои |     |     |      |       |       |       |       |       | Сумма |
|----------------------------|------------------------------------------------------------|-----|-----|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                            | 3—4                                                        | 5—6 | 7—8 | 9—10 | 11—12 | 13—14 | 15—16 | 17—18 | 19—20 |       |
| Длинная, 51—60 мм и более  | —                                                          | —   | 1   | 41   | 206   | 224   | 90    | 19    | 2     | 583   |
| Средняя, 41—50 мм          | —                                                          | —   | 20  | 150  | 370   | 281   | 87    | 8     | 1     | 917   |
| Короткая, 31—40 мм и менее | 6                                                          | 4   | 22  | 131  | 497   | 294   | 79    | 11    | —     | 1044  |
| Итого . . . . .            | 6                                                          | 4   | 43  | 322  | 1073  | 799   | 256   | 38    | 3     | 2544  |

Коэффициент корреляции  $r = +0,17$

одного дерева, в связи с возрастом хвои, в различных экологических условиях и, наконец, в различных естественноисторических районах.

Изменчивость числа смоляных каналов на срединном срезе хвои в пределах кроны одного дерева представлена в табл. 8. Для этой цели использовано то же модельное дерево, в пределах кроны которого измерялась длина хвои (табл. 3).

Из данных табл. 8 следует, что для хвои всех возрастов — от года до шести лет — среднее число смоляных каналов на срединном срезе наибольшее на осовом побеге и в верхней части кроны. На освещенной стороне в средней части кроны среднее число смоляных каналов больше, чем на теневой. Наименьшее же число смоляных каналов имеется в нижней части кроны. Несколько больше смоляных каналов в верхней части кроны по сравнению с боковой стороной ее было отмечено Шатерниковой (1958): для сосны из Херсонской обл. число смоляных каналов вверху кроны было 12,6, а на боковой стороне 10,4; соответственно для сосны из-под Каменска — 11,7 и 8,2.

Разница между средним максимальным (вверху кроны 16,2) и средним минимальным (внизу кроны 9,1) числом смоляных каналов достигает 7. Разница в абсолютных величинах более существенна: абсолютное максимальное число смоляных каналов было 20, минимальное 4. Такая большая амплитуда даже в пределах кроны одного дерева является показателем того, что при изучении изменчивости этого признака можно оперировать только с большим числом наблюдений.

В хвое разного возраста, но на одних и тех же побегах и в одном ярусе кроны, число смоляных каналов также различно. Средние величины для всей кроны, с учетом возраста хвои, значительно выравниваются и близки к среднему числу каналов для всего дерева. Разница в средних числах каналов для хвои разного возраста колеблется лишь на 1—1,5 смоляных канала, т. е. она настолько невелика, что говорить о существенном различии этого признака в хвое разного возраста нет оснований. Анатомическое строение хвои разного возраста одинаково. Но в то же время колебания в числе смоляных каналов в хвое разных ярусов на теневой и освещенной сторонах говорят о том, что этот признак меняется с изменением экологических условий и при изучении изменчивости его следует брать хвою всегда одного возраста и всегда с одной части кроны, одинаково освещаемой.

Изучая изменчивость размеров и анатомии хвои в пределах кроны одного дерева, можно проследить, имеется ли корреляция между длиной



## Разница между максимальным и минимальным числом смоляных каналов у разных деревьев в пределах одной популяции

| Место взятия образца | Возраст хвои, лет | Число случаев с разницей между максимальным и минимальным числом смоляных каналов у отдельных деревьев |       |       |       |       |       |       |       | Сумма |
|----------------------|-------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                      |                   | 0                                                                                                      | 0,1—1 | 1,1—2 | 2,1—3 | 3,1—4 | 4,1—5 | 5,1—6 | 6,1—7 |       |
| Московская обл.      | 1                 | —                                                                                                      | —     | 4     | 2     | —     | 1     | —     | —     | 7     |
|                      | 2                 | —                                                                                                      | 1     | 1     | 4     | —     | 1     | —     | —     | 7     |
| Кавказ, Груз. ССР    | 1                 | 1                                                                                                      | 5     | 7     | 4     | —     | 1     | —     | —     | 18    |
|                      | 2                 | —                                                                                                      | 3     | 10    | 3     | 2     | —     | —     | —     | 18    |
| Швеция               | 1                 | —                                                                                                      | —     | 2     | 8     | 3     | —     | —     | —     | 13    |
|                      | 2                 | —                                                                                                      | —     | 1     | 8     | 4     | —     | —     | —     | 13    |
| Казахская ССР        | 1                 | —                                                                                                      | —     | 3     | 5     | 6     | —     | 1     | —     | 15    |
|                      | 2                 | —                                                                                                      | —     | 1     | 3     | 5     | 3     | 1     | 2     | 15    |
|                      | 3                 | —                                                                                                      | —     | 3     | 7     | 3     | 2     | —     | —     | 15    |
|                      | 4                 | —                                                                                                      | —     | 1     | 5     | —     | 2     | 2     | —     | 10    |

хвои и числом смоляных каналов в ней. Оба эти признака, как мы видели выше, варьируют в пределах кроны, поэтому проследить, в какой степени изменение одного признака сопряжено с изменением другого, представляет существенный интерес. Суждение об этом мы получаем из данных табл. 9.

Как видно из этих данных, корреляция между длиной хвои и числом смоляных каналов выражена очень слабо. Число смоляных каналов в пределах кроны одного дерева не сопряжено с длиной хвои: изменчивость этого признака обусловлена другими факторами.

Анализ большого материала по изменчивости числа смоляных каналов наглядно свидетельствует об одном: признак этот очень неустойчив; сильно варьирует не только между отдельными деревьями, но даже в пределах кроны одного дерева. Если даже отбросить крайние ряды в табл. 9, в которых число случаев очень мало (3—4 и 19—20), то и тогда разница в числе смоляных каналов достигает 13.

Однако такая неустойчивость признака свойственна не всем районам ареала сосны. Для характеристики степени варьирования этого признака в разных географических районах приведем несколько случаев, которые показаны в табл. 10, где приводится разница между максимальным и минимальным числом смоляных каналов в хвое в пределах кроны одного дерева. Данные приведены для Московской обл. (7 деревьев), Грузинской ССР (18), Швеции (13) и Казахской ССР (15 деревьев). Уже небольшое число примеров наглядно говорит о том, что степень варьирования числа смоляных каналов в разных географических районах различная. Наибольшая разница между максимальным и минимальным числами смоляных каналов наблюдается у сосны Казахской ССР и наименьшая — у сосны Европейской части СССР.

В той же табл. 10 степень изменчивости числа смоляных каналов указана для хвои разного возраста. Как видно, существенных различий по этому признаку между хвоей разного возраста нет.

Посмотрим теперь изменчивость средней величины в числе смоляных каналов у отдельных деревьев. Для примера проанализируем по этому признаку семь деревьев из одной популяции Московской обл. Для каждого возраста хвои число смоляных каналов определялось на 10 хвоин-



Изменчивость числа смоляных каналов в хвое разного возраста сосны обыкновенной для разных деревьев в пределах одной популяции. Московская обл., Серебрянское опытное лесничество

| № дерева | Возраст<br>хвой, лет | Случай со средним числом<br>смоляных каналов |   |    |   |    |    |    |    | Сумма | $M \pm m$        | $\sigma$ | С     |
|----------|----------------------|----------------------------------------------|---|----|---|----|----|----|----|-------|------------------|----------|-------|
|          |                      | 6                                            | 7 | 8  | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |       |                  |          |       |
| 89       | 1                    | —                                            | 1 | 4  | 4 | 1  | —  | —  | —  | 10    | $8,5 \pm 0,27$   | 0,85     | 10,00 |
|          | 2                    | —                                            | 1 | 2  | 4 | 2  | 1  | —  | —  | 10    | $9,0 \pm 0,36$   | 1,15     | 12,75 |
| Итого    |                      | —                                            | 2 | 6  | 8 | 3  | 1  | —  | —  | 20    | $8,75 \pm 0,20$  | 0,99     | 4,95  |
| 90       | 1                    | —                                            | — | —  | — | 6  | 2  | 2  | —  | 10    | $10,6 \pm 0,27$  | 0,84     | 6,75  |
|          | 2                    | —                                            | — | —  | — | 1  | 2  | 6  | 1  | 10    | $11,7 \pm 0,26$  | 0,82     | 7,17  |
|          | 3                    | —                                            | — | —  | — | 6  | 4  | —  | —  | 10    | $10,4 \pm 0,17$  | 0,54     | 5,19  |
| Итого    |                      |                                              |   |    |   | 13 | 8  | 8  | 1  | 30    | $10,9 \pm 0,16$  | 0,91     | 3,03  |
| 91       | 1                    | —                                            | 1 | 3  | 3 | 1  | 2  | —  | —  | 10    | $9,0 \pm 0,56$   | 1,78     | 18,58 |
|          | 2                    | —                                            | — | —  | — | 4  | 4  | 2  | —  | 10    | $10,8 \pm 0,25$  | 0,79     | 7,31  |
|          | 3                    | —                                            | — | 3  | 4 | 2  | 1  | —  | —  | 10    | $9,1 \pm 0,31$   | 0,99     | 8,64  |
| Итого    |                      |                                              | 1 | 6  | 7 | 7  | 7  | 2  | —  | 30    | $9,63 \pm 0,22$  | 1,17     | 3,90  |
| 92       | 1                    | 1                                            | 4 | 5  | — | —  | —  | —  | —  | 10    | $7,4 \pm 0,22$   | 0,77     | 9,46  |
|          | 2                    | 1                                            | 2 | 6  | 1 | —  | —  | —  | —  | 10    | $7,7 \pm 0,26$   | 0,82     | 10,65 |
| Итого    |                      | 2                                            | 6 | 11 | 1 | —  | —  | —  | —  | 20    | $7,55 \pm 0,16$  | 0,74     | 3,70  |
| 93       | 1                    | 4                                            | 3 | 2  | 1 | —  | —  | —  | —  | 10    | $7,4 \pm 0,43$   | 1,35     | 18,24 |
|          | 2                    | 2                                            | 2 | 4  | 2 | —  | —  | —  | —  | 10    | $7,6 \pm 0,34$   | 1,07     | 14,08 |
| Итого    |                      | 6                                            | 5 | 6  | 3 | —  | —  | —  | —  | 20    | $7,3 \pm 0,21$   | 1,05     | 5,20  |
| 94       | 1                    | —                                            | — | —  | — | 6  | 2  | 2  | —  | 10    | $10,6 \pm 0,22$  | 0,7      | 6,6   |
|          | 2                    | —                                            | — | 1  | 2 | 6  | 1  | —  | —  | 10    | $9,7 \pm 0,27$   | 0,82     | 8,45  |
| Итого    |                      |                                              |   | 1  | 2 | 12 | 3  | 2  | —  | 20    | $10,15 \pm 0,20$ | 0,91     | 4,55  |
| 95       | 1                    | 1                                            | 1 | 8  | — | —  | —  | —  | —  | 10    | $7,7 \pm 0,21$   | 0,67     | 8,5   |
|          | 2                    | —                                            | — | 7  | 3 | —  | —  | —  | —  | 10    | $8,3 \pm 0,15$   | 0,48     | 1,83  |
| Итого    |                      | 1                                            | 1 | 15 | 3 | —  | —  | —  | —  | 20    | $8,0 \pm 0,14$   | 0,63     | 3,1   |

ках. Данные приведены в табл. 11. Как видно, среднее минимальное число смоляных каналов равно 7,4, максимальное 10,8; разница между ними 3,4, т. е. и эти данные говорят о существенном различии в числе смоляных каналов у отдельных деревьев в пределах одной популяции.

Прежде чем перейти к изучению изменчивости признака (число смоляных каналов) в связи с географической широтой, посмотрим, как он изменяется в связи с полом побега или его сексуализацией. Как известно (Правдин, 1950), в пределах кроны одного дерева сосны имеются побеги или с преобладанием мужских, или женских «цветков», в связи с чем такие побеги условно можно назвать «мужскими» или «женскими». Между этими побегами установлены существенные физиологические и морфолого-анатомические различия.

По длине хвой, ширине и толщине ее, а также и по числу смоляных каналов средние величины всегда несколько больше на побегах «жен-

ских» по сравнению с «мужскими». Этот вывод получил подтверждение и в наших дальнейших исследованиях на большом материале, когда признак пола побега принимался во внимание.

Приведенные данные подтверждают общую закономерность, что между побегами, несущими пыльниковые «соцветия», и побегами, несущими шишки, существуют глубокие морфолого-анатомические и физиологические различия (Джапаридзе, 1942, 1945; Кезели, 1944; Правдин, 1950; Минина, 1954, и др.).

При изучении изменчивости числа смоляных каналов в хвое сосны обыкновенной в связи с географической широтой и долготой местности, кроме своего оригинального материала, нами использованы и данные П. Я. Соколова (1928), Соколовского (1931), Г. М. Козубова (1962в) и И. Н. Лигачева (1962).

Среднее число смоляных каналов в хвое изменчиво так же, как и другие признаки, для одной и той же популяции в пределах одного класса по географическим координатам. Поэтому для каждого класса по географическим координатам определялось процентное соотношение трех принятых групп (табл. 9) по числу смоляных каналов. Результаты представлены на рис. 14.

Анализируя эти данные, можно прийти к следующим положениям. На территории Европейской части СССР популяции с малым числом смоляных каналов в хвое часто встречаются на севере, среднерусской равнине и на Кавказе. На остальной территории Европейской равнины число смоляных ходов в хвое среднее. Популяции с большим числом смоляных каналов в хвое отмечены только в Закавказье для Армянской ССР. На Западе, в Польше, в популяциях сосны среднее число смоляных каналов в хвое колеблется от 12 до 12,5 (Sokolowski, 1931). На малое число смоляных каналов у сосны на Кавказе, в окрестностях Боржоми, указывали А. В. Фомин (1914) и П. Я. Соколов (1928), хотя их данные не были подтверждены Е. В. Вульфом и Е. М. Поповой (1925).

Несколько иной характер изменчивости признака наблюдается в популяциях сосны на территории Азиатской части СССР. Здесь малое число смоляных каналов также свойственно популяциям сосны на севере, с переходной границей примерно по 60° с. ш., а также в верховьях Енисея; остальная часть Западной и Восточной Сибири характеризуется популяциями сосны со средним числом смоляных каналов. Резко выделяется район с большим числом смоляных каналов в хвое в популяциях сосны островных боров Северного Казахстана и южной части ленточных боров Алтайского края (52—56° с. ш.).

В популяциях сосны Забайкалья и Восточной Сибири изменчивость среднего числа смоляных каналов в хвое имеет тот же характер, т. е. на севере — наименьшее число и на юге — наибольшее. Но среднее число их здесь не превышает 11,5—12.

О характере изменчивости изучаемого признака в популяциях островных боров Северного Казахстана и ленточных боров Алтайского края, где число смоляных каналов наибольшее, дает представление табл. 12. (Для сравнения в таблице приводятся данные по Барнаулу, который расположен севернее 52° с. ш.).

Как среднее число смоляных каналов, так и максимальное превышают средние величины этого признака в других районах. Подобная картина по числу смоляных каналов в хвое повторяется в Армении, где среднее число их достигает также 15. Все это дает полное основание рассматривать популяции островных боров северного Казахстана, включая южную часть ленточных боров Алтайского края, отклоняющимися по признаку числа смоляных каналов от популяций сосны в других районах.

**Изменчивость среднего числа смоляных каналов в хвое  
в популяциях сосны обыкновенной в островных борах Северного Казахстана  
и южной части ленточных боров**

| Место взятия<br>образца        | Число случаев со средним числом смоляных ходов в хвое |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |   |   |   |     | Сумма | Среднее |
|--------------------------------|-------------------------------------------------------|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---|---|---|-----|-------|---------|
|                                | 5                                                     | 6 | 7 | 8 | 9  | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 |   |   |   |     |       |         |
| Наурзумский бор                | 3                                                     | — | 4 | 4 | 2  | 1  | 11 | 6  | 8  | 10 | 11 | 5  | 3  | 3  | —  | 3  | —  | —  | —  | — | — | — | 74  | 12,83 |         |
| Кустанайская обл.              | —                                                     | — | — | — | —  | —  | —  | 4  | 3  | 6  | 6  | 5  | 9  | 9  | 4  | 1  | 3  | —  | 1  | 1 | — | — | 52  | 15,55 |         |
| Курганская обл.                | —                                                     | — | — | — | 1  | 3  | —  | —  | 3  | 3  | 3  | 5  | —  | —  | —  | 3  | —  | —  | —  | — | — | — | 21  | 12,7  |         |
| Челябинская обл.               | —                                                     | — | — | — | —  | 3  | 3  | 7  | 10 | 12 | 9  | 3  | 2  | 3  | —  | —  | —  | —  | —  | — | — | — | 52  | 12,83 |         |
| Семипалатинск<br>(окрестности) | —                                                     | — | — | — | —  | —  | —  | —  | —  | —  | 1  | —  | 3  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | — | — | — | 4   | 14,5  |         |
| Рубцовск . . . . .             | —                                                     | — | — | — | —  | 3  | 1  | 1  | 10 | 5  | 1  | 1  | 1  | 1  | —  | —  | —  | —  | —  | — | — | — | 23  | 12,1  |         |
| Всего . . . . .                | 3                                                     | — | 4 | 5 | 11 | 5  | 26 | 32 | 35 | 31 | 23 | 17 | 15 | 10 | 1  | 6  | —  | 1  | 1  | — | — | — | 226 | 13,37 |         |
| Барнаул . . . . .              | —                                                     | — | 2 | 4 | 4  | 2  | 2  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | —  | — | — | — | 14  | 8,86  |         |

Популяции сосны островных боров Северного Казахстана и южной части ленточных боров Алтайского края характеризуются не только большим числом смоляных каналов, но и большими длиной, толщиной и шириной хвои, а также, как увидим ниже, и особым расположением смоляных каналов.

3. Расположение смоляных каналов в хвое. В систематических работах по сосне большое значение придается расположению смоляных каналов в хвое. О разных типах по расположению смоляных каналов в хвое сказано выше. Наиболее часто встречаются два типа сосен: сосны, в хвое которых смоляные каналы расположены непосредственно под гиподермой и примыкают к ней, и сосны, у которых они окружены паренхимой. Сосна обыкновенная по характеру расположения смоляных каналов в хвое относится к первому типу, причем признак этот остается настолько характерным, что он часто принимается за диагностический. Пилгер (1926) в ключе для определения видов секции *Eurypitys* относит *Pinus silvestris* к соснам со смоляными каналами, типично прилегающими к гиподерме. Точно так же и многие другие исследователи (Borthwick, 1906; Huet, 1933; Clapham и др., 1952; Dallimor, Jackson, 1954) считают, что у сосны обыкновенной в хвое имеются только периферические смоляные каналы. Наоборот, Голмерц и Ортенблат (Holmerz, Ortenblat, 1888) и Лизе (Liese, 1929) подтверждают, что смоляные каналы бывают и паренхиматическими, и, как мы указывали выше, Моисеева (1941) привела примеры центрального расположения смоляных каналов.

Стивен и Карлайл (1959) изучили изменчивость этого признака на большом материале из разных частей ареала сосны в Шотландии. На основании полученных данных они установили, что смоляные каналы в хвое сосны в Шотландии могут быть и периферические, и паренхиматические, и переходные между ними, и центральные. При этом на одном и том же срезе хвои могут быть смоляные каналы не только одного типа, но одновременно двух-трех типов. Так, из общего числа изученных ими 502 деревьев было найдено, что 35,5% имели смоляные каналы периферические или промежуточные, 64,4% — периферические, промежуточные

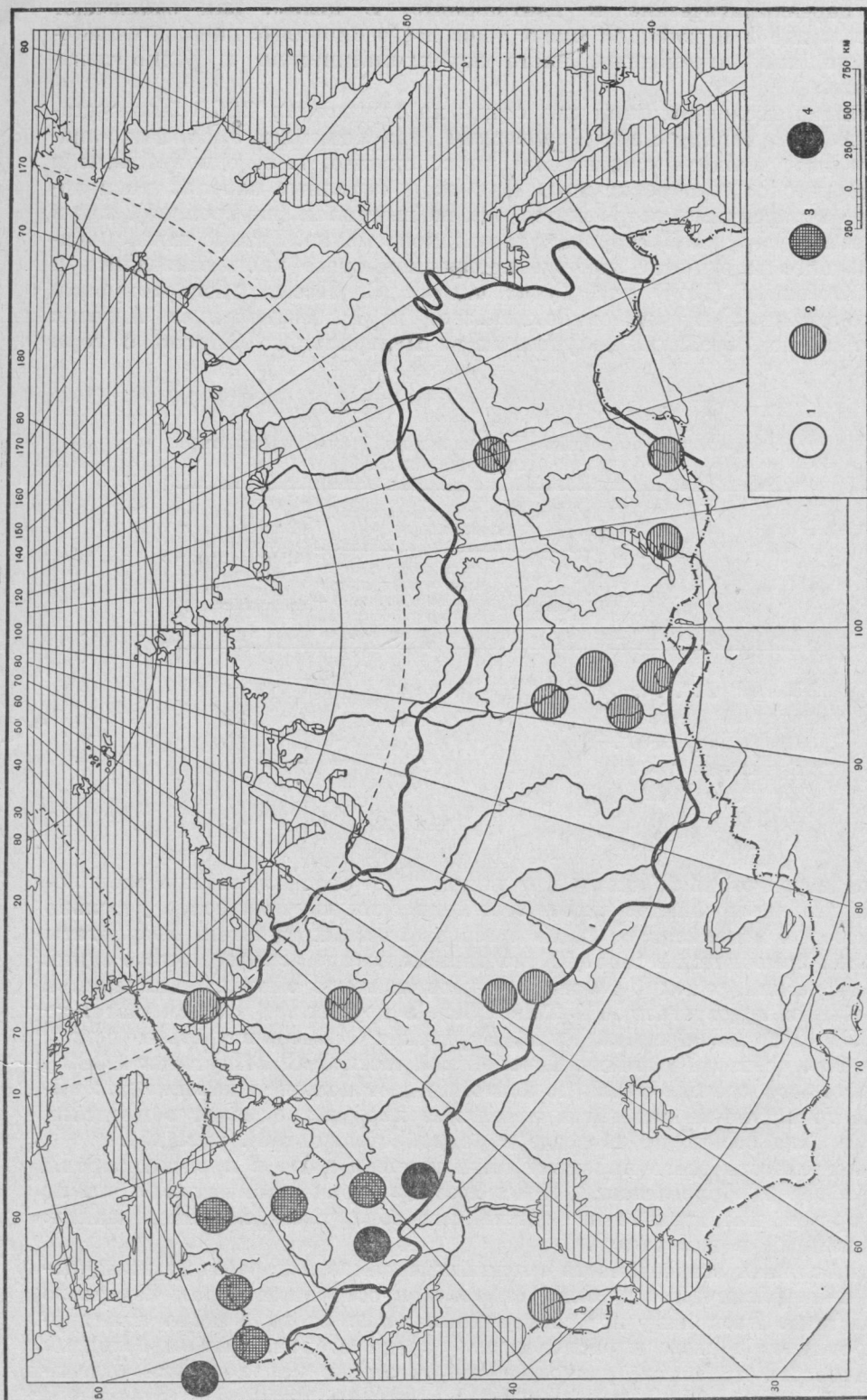


Рис. 15. Изменчивость встречаемости смолыных канадов в паренхиме хвоя

$I$  — смолыные канады в паренхиме хвоя отсутствуют; встречаемость в процентах от общего числа канадов: 2 — от 0,1 до 5; 3 — 5,1—10; 4 — 10,1—15 и более



или паренхиматические и только 0,2% — периферические, промежуточные, паренхиматические и центральные. В целом, как заключают авторы, сосна в Шотландии имеет чаще всего смоляные каналы периферические или переходные, часто паренхиматические и редко центральные.

Нашими исследованиями для сосны на территории СССР было установлено, что, наряду с периферическим расположением смоляных каналов, в хвое имелось «смешанное» расположение, т. е. одновременно и периферическое и паренхимное. При этом смоляные каналы, расположенные в паренхиме, встречаются как на выпуклой (внутренней), так и на плоской (наружной) сторонах хвои одновременно. Разные типы смоляных каналов на одном и том же поперечном срезе хвои отмечались и ранее Фоминым (1914) для *Pinus armena* С. Koch, произрастающей в юго-западном и южном Закавказье, и *P. engadinensis* Aschers. et Grebn., на образцах, полученных из Центрального Тироля с горы Хохтор.

Т а б л и ц а 13

Расположение смоляных каналов в хвое *Pinus silvestris*  
в различных частях ареала

| Район             | Исследовано поперечных срезов хвои |                                                                                          | Встречаемость срезов со «смешанными» смоляными каналами в паренхиме, % |
|-------------------|------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|
|                   | общее число                        | в том числе с наличием «смешанных» смоляных каналов — периферических и паренхиматических |                                                                        |
| Кавказ . . . . .  | 50                                 | 17                                                                                       | 34                                                                     |
| Средний Урал . .  | 51                                 | 11                                                                                       | 22                                                                     |
| Казахская ССР . . | 609                                | 340                                                                                      | 56                                                                     |
| Бурятская АССР    | 481                                | 105                                                                                      | 22                                                                     |
| Якутская АССР .   | 27                                 | 4                                                                                        | 15                                                                     |

Благодаря столь важному для диагностики сосны значению расположения смоляных каналов в хвое этот вопрос мы изучили более детально на массовом материале из разных географических пунктов. Результаты изучения приводятся в табл. 13, из данных которой следует, что в одних географических районах смешанное расположение смоляных каналов в хвое обычно и достигает 56% (Каз. ССР), в других встречается часто: до 20—35% (Кавказ, Средний Урал, Бурятская АССР), в третьих редко, менее 15% (север и равнина Европейской части СССР, Якутская АССР). Анализ массового материала по анатомии дает полное основание для вывода, что смоляные каналы в паренхиме хвои встречаются в пределах всего ареала сосны, но не везде в равной степени (см. рис. 15).

Изменчивость этого признака была изучена нами в пределах кроны одного дерева (окрестности Красноярска), причем оказалось, что из 1200 срезов хвои только на одном был обнаружен смоляной канал, погруженный в паренхиму.

Наибольшая встречаемость смоляных каналов в паренхиме хвои (наряду с периферическими) была отмечена в островных борах Северного Казахстана. Поскольку все современные боры этого района изолированы один от другого и расположены среди степей, мы проследили изменчивость признака (расположение смоляных каналов) для отдельных лесных массивов. При этом были получены данные, изложенные в табл. 14. Несмотря на изолированное положение островных боров, все

они имеют общий признак: по наличию смоляных каналов, расположенных в паренхиме хвои, перечисленные в табл. 14 боры, часто имеющие характер степных колок, резко отличаются от насаждений сосны, произрастающих в других частях ареала, как это показано в той же табл. 14

Таблица 14

Изменчивость расположения смоляных каналов в хвое в островных борах Северного Казахстана и ленточных борах Алтайского края

| Место взятия образца                       | Географические координаты в° |               | Изучено срезов |                                               | Встречаемость срезов с периферийными и паренхимными смоляными каналами, % |
|--------------------------------------------|------------------------------|---------------|----------------|-----------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------|
|                                            | сев. широта                  | вост. долгота | общее число    | в том числе с паренхимными смоляными каналами |                                                                           |
| Казахская ССР                              |                              |               |                |                                               |                                                                           |
| Каркаралинск . . . . .                     | 50                           | 75,5          | 68             | 31                                            | 46                                                                        |
| Наурузумский бор . . . . .                 | 51,5                         | 64            | 120            | 76                                            | 63                                                                        |
| Терсек, лесная дача . . . . .              | 51,5                         | 64            | 57             | 18                                            | 32                                                                        |
| Новорыбиха . . . . .                       | 51,5                         | 64            | 56             | 19                                            | 34                                                                        |
| Кувская и Бахтыгская лесные дачи . . . . . | 50                           | 75            | 32             | 6                                             | 19                                                                        |
| Аман-Карагай, лесная дача . . . . .        | 52,5                         | 64            | 47             | 36                                            | 77                                                                        |
| Казанбасы, лесная дача . . . . .           | 52,5                         | 64            | 56             | 54                                            | 91                                                                        |
| Боровое . . . . .                          | 54                           | 70            | 49             | 29                                            | 60                                                                        |
| Зеренда . . . . .                          | 53                           | 69            | 30             | 25                                            | 83                                                                        |
| Баланда . . . . .                          | 53                           | 69            | 11             | 11                                            | 100                                                                       |
| Красноборское . . . . .                    | 52                           | 71            | 30             | 22                                            | 73                                                                        |
| Семипалатинск . . . . .                    | 50                           | 80            | 53             | 16                                            | 30                                                                        |
| Итого по Казахской ССР . . . . .           |                              |               |                |                                               |                                                                           |
|                                            | —                            | —             | 609            | 340                                           | 56                                                                        |
| Алтайский край, Барнаул                    | 53                           | 83,5          | 28             | 1                                             | 4                                                                         |

для Барнаула. Как мы видели выше, сосна казахстанских островных боров отличается и большим числом смоляных каналов в хвое.

Паренхимные смоляные каналы могут быть расположены только на плоской или только выпуклой сторонах хвои, или на той и другой одновременно. О приуроченности их к той или другой стороне дают представления следующие данные (в процентах), из которых следует, что наиболее часто смоляные каналы встречаются на плоской стороне хвои.

| Район                                         | Плоская сторона | Выпуклая сторона | На обеих сторонах |
|-----------------------------------------------|-----------------|------------------|-------------------|
| Средний Урал . . . . .                        | 80              | 20               | —                 |
| Кавказ (без Кировоканского лесхоза) . . . . . | 100             | —                | —                 |
| Казахская ССР . . . . .                       | 45              | 35               | 20                |
| Бурятская АССР . . . . .                      | 50              | 40               | 10                |
| Якутская АССР . . . . .                       | 67              | 33               | —                 |

Обычно смоляные каналы окружены одним-двумя рядами клеток склеренхимы, но наряду с этим встречаются смоляные каналы, соединенные со слоем гиподермы лишь одной клеткой склеренхимы, остальная же часть погружена в паренхиму. Такие смоляные каналы являются как бы переходными между периферийными и паренхимными смоляными каналами,

причем они встречаются чаще всего на плоской стороне поперечного среза хвой, что видно из следующего сопоставления их количества (в процентах):

| Район                                              | Плоская<br>сторона | Выпуклая<br>сторона | На обеих<br>сторонах |
|----------------------------------------------------|--------------------|---------------------|----------------------|
| Средний Урал . . . . .                             | 100                | —                   | —                    |
| Кавказ (без Кировокан-<br>ского лесхоза) . . . . . | 100                | —                   | —                    |
| Казахская ССР . . . . .                            | 46                 | 28                  | 26                   |
| Бурятская АССР . . . . .                           | 73                 | 21                  | 6                    |
| Якутская АССР . . . . .                            | —                  | 100                 | —                    |

Соотношение между паренхимными смоляными каналами и переходными, соединенными с гиподермой одной клеткой склеренхимы, в среднем равно 2 : 1, т. е. в 67 % случаев смоляные каналы по их положению относятся к паренхимным и в 33 % — к переходным, соединенным с гиподермой одной клеткой склеренхимы.

4. Аномалии в анатомическом строении центрального цилиндра. Характерная особенность анатомического строения хвой сосны островных боров Северного Казахстана — не два, а три биколлатеральных пучка (рис. 16). Два проводящих пучка, характерных для всех видов сосен подрода *Diploxylon*, расположены по краям центрального цилиндра, они крупные, с хорошо выраженной ксилемой и флоемой. Третий пучок расположен в центре, на равном расстоянии между двумя основными проводящими пучками; он представлен небольшим числом клеток ксилемы и флоемы и создает впечатление или остаточного, или недоразвитого проводящего пучка. Вследствие того, что имеются элементы третьего проводящего пучка, расстояние между основными проводящими пучками увеличивается так же, как увеличивается и площадь поперечного сечения хвой (табл. 15).

Таблица 15

Различия в размерах хвой и элементах центрального цилиндра в хвое, имеющей два и три проводящих пучка (Боровое, Казахская ССР) (по 15 измерениям)

| Характеристика побега и хвой                                                                                     | Средние величины     |                    |                   |                              |                                                                    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------|--------------------|-------------------|------------------------------|--------------------------------------------------------------------|
|                                                                                                                  | длина<br>хвой,<br>мм | толщина<br>хвой, р | ширина<br>хвой, р | число<br>смоляных<br>каналов | расстояние<br>между двумя<br>крайними<br>проводящими<br>пучками, р |
| Побег с шишками;<br>в центральном цилиндре имеются элементы третьего проводящего пучка (препарат № 44) . . . . . | 58                   | 820                | 1739              | 15,4                         | 420                                                                |
| Побег с шишками;<br>в центральном цилиндре элементов третьего проводящего пучка нет (препарат № 42) . . . . .    | 87                   | 647                | 1347              | 13,3                         | 252                                                                |

Как видно из данных табл. 15, расстояние между крайними проводящими пучками в хвое, имеющей элементы третьего проводящего пучка, в 1,7 раза больше, чем в хвое только с двумя проводящими пучками. Для аналогичных образцов из Наурзумского бора соотношение между расстояниями определилось соответственно 378 и 168, т. е. в два раза больше.

Хвоя с элементами третьего проводящего пучка толще и шире, чем хвоя с двумя проводящими пучками, хотя в сравниваемых образцах



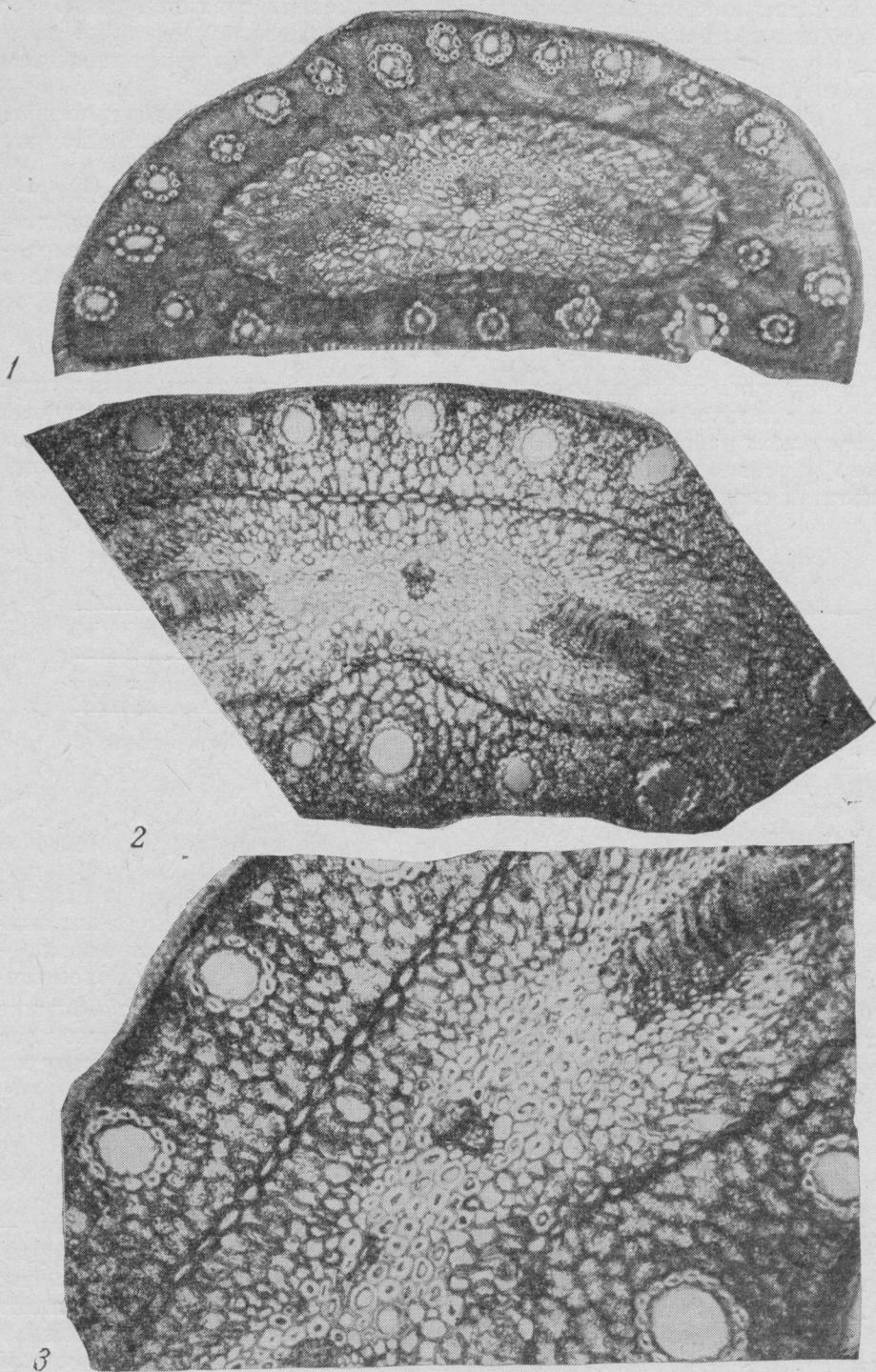


Рис. 16. Недоразвитый третий проводящий пучок в центральном цилиндре хвоя сосны обыкновенной, Казахская ССР, Наурзумский бор (препарат № 71)

1 — общий вид; 2 — оптич. увел.  $10\times 8$ ; 3 — третий проводящий пучок при большом увеличении (оптич. увел.  $10\times 40$ )



длина хвои во втором случае больше, чем в первом; значит, изучаемый нами признак не находится в коррелятивной связи с длиной хвои.

Элементы третьего проводящего пучка в центральном цилиндре хотя имеются и не во всех случаях, но тем не менее они характерны именно для сосняков Казахской ССР.

Для объяснения природы происхождения в центральном цилиндре третьего проводящего пучка нужны специальные исследования. Возможно, что это есть результат фасциации.

На основании изучения анатомического материала хвои сосны напрашивается заключение, что с увеличением размеров хвои и ее долголетием непосредственно связано появление элементов третьего проводящего пучка, количество смоляных ходов, и не только периферическое, но и паренхиматическое расположение их.

\* \* \*

При изучении анатомического строения хвои сосны очень важно установить, насколько этот признак устойчив при выращивании в другом климатическом районе. С этой целью была изучена анатомия хвои сосны разного происхождения, выращенной под Москвой, причем получены результаты, сведенные в табл. 16.

Т а б л и ц а 16

Число смоляных каналов в хвое сосны разного происхождения.  
Географические культуры 12 лет под Москвой

| Происхождение семян, пункт                             | Изучено<br>срезов<br>всего, шт. | Количество смоляных<br>каналов, % |             |
|--------------------------------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|-------------|
|                                                        |                                 | перифери-<br>ческих               | паренхимных |
| Кавказ ( <i>Pinus sosnowskyi</i> Nakai)                | 80                              | 100                               | 0           |
| Казахская ССР (включая Наурзум-<br>ский бор) . . . . . | 170                             | 46                                | 54          |
| Наурзумский бор (один) . . . . .                       | 120                             | 32                                | 68          |
| Алтай . . . . .                                        | 60                              | 16                                | 84          |

Сопоставляя полученные результаты (табл. 16) с предыдущими данными (табл. 13 и 14), можно видеть, что признак — анатомия хвои сосны — в общем строении и в деталях (число смоляных каналов, их расположение и др.) устойчив и сохраняется при интродукции даже на большие расстояния. Например, сосна Казахской ССР имеет ту же анатомию хвои и у себя на родине, в местах естественного произрастания, и в культурах под Москвой.

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ, СТРОЕНИЯ И ОКРАСКИ ШИШЕК

Строение шишек сосны обыкновенной, как и других видов рода *Pinus* — важный систематический признак. Не менее важное значение, как увидим ниже, он имеет и для селекционера. Поэтому вполне понятно, что строение шишек сосны неоднократно изучалось многими исследователями.

Морфологические особенности шишек характеризуются следующими показателями: размером, строением поверхности семенной чешуи, формой и цветом. На изучении этих признаков и было сосредоточено наше внимание в первую очередь.

Длина шишек сосны обыкновенной, по определению многих исследователей, колеблется от 2,5 до 7,6 см (Elwes, Henry, 1908; Sylven, 1916; Dallimor, Jackson, 1954).

Исключение составляют формы сосны, которым свойственны или более мелкие (var. *nana* Carrière — 1,8 см), или очень крупные (var. *macrocarpa* Schröder) шишки (Beissner, Fitschen, 1930; Bean, 1951). В Швеции в среднем длина шишек варьирует от 3,1 до 3,9 см, причем более длинные шишки (около 4 см) на юге, и короткие (менее 3 см) — на севере (Sylvén, 1916). С увеличением высоты над уровнем моря длина шишек уменьшается (Holmerz, Ortenblad, 1888). Исследованиями в Швеции (Forshell, 1953) было установлено, что каждое материнское дерево характеризуется свойственной ему длиной шишек, которая может изменяться также в отдельные годы, в зависимости от погоды. Длину шишек для разных широт Швеции определял также и С. Богословский (1906): для широты 63°05' средняя длина колебалась от 3,3 до 4,0 см, а для широты 58°20' от 3,6 до 4,3 см, в зависимости от возраста дерева.

В Польше этот признак изучал Соколовский (1931). Им были измерены 41 720 шишек, средняя длина которых составила 3,7—3,8 см; для разных групп средняя длина колебалась от 3,7 до 4,0 см. Длину шишек в популяциях Шотландии изучали Стевен и Карлайл (1959), которые также подчеркнули сильную индивидуальную изменчивость этого признака. Средняя длина шишек для насаждений в целом определена ими в 3,8 см с пределами изменчивости от 2,0 до 6,5 см, что соответствует результатам других авторов (Elwes, Henry, 1908; Sylvén, 1916; Czoppelt, 1938; Dallimore, Jackson, 1954).

Чтобы судить об изменчивости размеров шишек в зависимости от различных факторов, а также чтобы определить, является ли эта изменчивость генотипической или фенотипической, прежде всего надо установить размах изменчивости этого признака в пределах кроны одного дерева, затем в одной популяции (от дерева к дереву), в различных популяциях, а затем уже и в связи с географической широтой и долготой, что нами и было исследовано на большом материале. Размеры шишек в пределах кроны одного дерева не остаются постоянными. Это наглядно подтверждается приведенными ниже результатами измерений шишек, собранных по возможности полностью с верхней, средней и нижней частей кроны в Минусинском и в Ярцевском лесхозах Красноярского края (табл. 17—19).

Сравнивая размеры шишек в разных частях кроны, можно видеть, что средние величины длины и ширины шишек варьируют настолько незначительно, что практически их можно считать одинаковыми. Среднее число семенных чешуй для обоих географических образцов наибольшее в верхней части, последовательно уменьшается в средней и нижней частях кроны. Эти выводы вполне согласуются с отмеченным ранее положением лесоводов (Каппер, 1954), что наиболее крупные шишки находятся в оптимальных условиях освещения, т. е. примерно несколько выше середины кроны.

На размеры шишек сосны оказывают влияние погодные условия, обилие урожая и возраст дерева. Установлено, что с увеличением возраста дерева сосны обыкновенной величина шишек уменьшается (Schott, 1907; Schmidt, 1930; Sokolowski, 1931, и др.). Это же явление отметили О. Г. Каппер (1954) и С. А. Богословский (1906).

Следует иметь в виду, что проследить изменение размеров шишек в связи с возрастом дерева можно только наблюдением за одним и тем же деревом в течение ряда лет. Результаты таких наблюдений, проведенных за одними и теми же деревьями в Московской обл. за два года, показали, что размеры шишек в отдельные годы на одном и том же дереве практически не изменяются. Правда, некоторые колебания получены для числа семенных чешуй: в урожайный (1949) год число чешуй в шишке немного больше, чем в год слабоурожайный (1945).

## Изменчивость длины шишек в пределах кроны одного дерева

| Часть кроны                            | Число случаев с длиной шишек, мм |       |       |       |       |       | Сумма | Среднее,<br>мм |
|----------------------------------------|----------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|----------------|
|                                        | 21—25                            | 26—30 | 31—35 | 36—40 | 41—45 | 46—50 |       |                |
| М и н у с и н с к (53° с.ш., 92° в.д.) |                                  |       |       |       |       |       |       |                |
| Верхняя . . . . .                      | —                                | —     | 10    | 36    | 40    | 20    | 106   | 41,75          |
| Средняя . . . . .                      | —                                | —     | 3     | 18    | 38    | 6     | 65    | 41,60          |
| Нижняя . . . . .                       | —                                | —     | 4     | 20    | 36    | 14    | 74    | 42,05          |
| С у м м а . . . . .                    | —                                | —     | 17    | 74    | 114   | 40    | 245   | 41,60          |
| Я р ц е в о (60° с.ш., 90° в.д.)       |                                  |       |       |       |       |       |       |                |
| Верхняя . . . . .                      | 1                                | 10    | 31    | 30    | 8     | 1     | 81    | 35,25          |
| Средняя . . . . .                      | 12                               | 34    | 51    | 29    | 8     | —     | 134   | 32,50          |
| Нижняя . . . . .                       | 2                                | 18    | 52    | 24    | 3     | —     | 100   | 33,15          |
| С у м м а . . . . .                    | 16                               | 62    | 134   | 83    | 19    | 1     | 315   | 33,51          |

Таблица 18

Изменчивость ширины шишек в пределах кроны одного дерева  
(образцы те же, что и в табл. 17)

| Часть кроны       | Число случаев с шириной шишек, мм |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    | Сумма * | Среднее, мм |
|-------------------|-----------------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---------|-------------|
|                   | 12                                | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 |         |             |
| М и н у с и н с к |                                   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |         |             |
| Верхняя . . . . . | —                                 | —  | —  | 1  | 5  | 8  | 23 | 34 | 17 | 11 | 4  | 3  | 106     | 19,05       |
| Средняя . . . . . | —                                 | —  | —  | —  | 1  | 11 | 14 | 17 | 10 | 9  | 3  | —  | 65      | 18,85       |
| Нижняя . . . . .  | —                                 | —  | —  | —  | 8  | 10 | 14 | 20 | 12 | 7  | 1  | 2  | 74      | 18,72       |
| Сумма . . . . .   | —                                 | —  | —  | 1  | 14 | 29 | 51 | 71 | 39 | 27 | 8  | 5  | 245     | 18,93       |
| Я р ц е в о       |                                   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |         |             |
| Верхняя . . . . . | —                                 | 2  | 5  | 13 | 21 | 17 | 15 | 6  | 1  | 1  | —  | —  | 81      | 16,55       |
| Средняя . . . . . | 3                                 | 9  | 17 | 31 | 24 | 25 | 10 | 9  | 4  | —  | —  | —  | 132     | 15,88       |
| Нижняя . . . . .  | 2                                 | 2  | 11 | 22 | 22 | 24 | 13 | 4  | 2  | —  | —  | —  | 102     | 16,12       |
| Сумма . . . . .   | 5                                 | 13 | 33 | 66 | 67 | 66 | 38 | 19 | 7  | 1  | —  | —  | 315     | 16,13       |

Как было сказано выше (стр. 9), форма шишки в известной степени характеризуется отношением длины к ширине. Для приведенных нами образцов в пределах кроны одного дерева это отношение почти постоянно. Некоторые колебания обусловлены строением поверхности семенной чешуи (формой апофиза) и несимметричностью шишки.

Для выявления степени корреляции между длиной и шириной шишек, а также и между длиной шишек и числом семенных чешуй в пределах кроны одного дерева был использован образец из Минусинского

Изменчивость числа семенных чешуй в шишке в пределах кроны одного дерева  
(образцы те же, что и в табл. 17)

| Часть кроны         | Число чешуй в шишке |       |       |       |       |       |       |       |       | Сумма | Сред-<br>нее |
|---------------------|---------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------------|
|                     | 41—45               | 46—50 | 51—55 | 56—60 | 61—65 | 66—70 | 71—75 | 76—80 | 81—85 |       |              |
| М и н у с и н с к   |                     |       |       |       |       |       |       |       |       |       |              |
| Верхняя . . . . .   | —                   | 1     | 3     | 6     | 21    | 40    | 25    | 9     | 1     | 106   | 68,00        |
| Средняя . . . . .   | —                   | —     | 3     | 8     | 20    | 21    | 9     | 4     | —     | 65    | 65,80        |
| Нижняя . . . . .    | —                   | 6     | 7     | 13    | 16    | 20    | 11    | 1     | —     | 74    | 63,00        |
| С у м м а . . . . . | —                   | 7     | 13    | 27    | 57    | 81    | 45    | 14    | 1     | 245   | 65,90        |
| Я р ц е в о         |                     |       |       |       |       |       |       |       |       |       |              |
| Верхняя . . . . .   | —                   | —     | 1     | 1     | 5     | 3     | —     | —     | —     | 10    | 63,00        |
| Средняя . . . . .   | —                   | —     | 4     | 3     | 1     | 1     | 1     | —     | —     | 10    | 59,00        |
| Нижняя . . . . .    | 1                   | 1     | 2     | 2     | 3     | 1     | —     | —     | —     | 10    | 57,00        |
| С у м м а . . . . . | 1                   | 1     | 7     | 6     | 9     | 5     | 1     | —     | —     | 30    | 59,88        |

Таблица 20

Корреляция между длиной и шириной шишек в пределах кроны одного дерева

| Длина<br>шишек,<br>мм | Ширина шишек, мм |    |    |    |    |    |    |    |    | Сумма |
|-----------------------|------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|-------|
|                       | 15               | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 |       |
| 31—32                 |                  |    |    | 2  |    |    |    |    |    | 2     |
| 33—34                 |                  | 5  | 1  | 1  |    |    |    |    |    | 7     |
| 35—36                 | 1                | 2  | 4  | 5  | 1  | 1  |    |    |    | 14    |
| 37—38                 |                  | 6  | 9  | 14 | 8  |    |    |    |    | 37    |
| 39—40                 |                  | 1  | 10 | 10 | 5  | 6  |    | 1  |    | 33    |
| 41—42                 |                  |    | 5  | 11 | 24 | 12 | 4  | 1  |    | 57    |
| 43—44                 |                  |    |    | 6  | 18 | 10 | 5  | 1  |    | 40    |
| 45—46                 |                  |    |    | 1  | 12 | 7  | 7  | 1  |    | 28    |
| 47—48                 |                  |    |    |    | 2  | 1  | 9  | 4  | 1  | 17    |
| 49—50                 |                  |    |    | 1  | 1  | 2  | 2  |    | 4  | 10    |
| Всего                 | 1                | 14 | 29 | 51 | 71 | 39 | 27 | 8  | 5  | 245   |

$$r = +0,706$$

лесхоза (№ 298—15). Как видно из данных табл. 20, высокая степень положительной корреляции наблюдается между длиной и шириной шишек ( $r = +0,706$ ). Наоборот, корреляция между длиной шишек и числом семенных чешуй (табл. 21) выражена слабее, хотя в целом она и положительная.

Мы уже говорили, что на размер шишек влияют условия местообитания. Этот вопрос освещался неоднократно в отечественной и зарубежной литературе. Луккала (Lukkala, 1936) проводил исследования в различных



Корреляция между длиной шишек и числом семенных чешуй в пределах кроны одного дерева

| Длина<br>шишек, мм | Число чешуй в шишке |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
|--------------------|---------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                    | 47—50               | 51—54 | 55—58 | 59—62 | 63—66 | 67—70 | 71—74 | 75—78 | 79—80 | Сумма |
| 31—32              |                     | 1     |       |       |       | 1     |       |       |       | 2     |
| 33—34              | 2                   | 1     |       | 3     | 2     |       |       |       |       | 8     |
| 35—36              | 2                   | 1     |       | 4     | 7     | 2     |       |       |       | 16    |
| 37—38              | 3                   | 2     | 3     | 5     | 7     | 8     | 5     |       |       | 33    |
| 39—40              |                     | 1     | 4     | 6     | 13    | 5     | 3     | 1     |       | 33    |
| 41—42              |                     | 3     | 2     | 12    | 12    | 17    | 7     | 2     | 2     | 57    |
| 43—44              |                     |       | 2     | 4     | 8     | 15    | 10    | 2     |       | 41    |
| 45—46              |                     |       | 2     |       | 3     | 12    | 8     | 6     | 1     | 30    |
| 47—48              |                     |       |       | 1     | 2     | 4     | 3     | 5     | 1     | 16    |
| 49—50              |                     |       |       |       |       | 1     | 5     | 3     |       | 9     |
| Всего              | 7                   | 9     | 13    | 35    | 54    | 65    | 39    | 19    | 4     | 245   |

$$r = +0,511$$

условиях местообитания сосны в Финляндии и пришел к выводу, что шишки сосны, произрастающей на болотах, короче, чем у сосны, растущей в более благоприятных условиях. О сильном влиянии на размеры шишек условий местообитания свидетельствовало увеличение размера шишек после осушения болот. Луккала сделал более широкие обобщения по этому вопросу: для одних и тех же условий местообитания, при прочих равных условиях, длина шишек увеличивается пропорционально увеличению прироста материнского дерева.

Однако при подобных обобщениях всегда следует вносить поправку на индивидуальную изменчивость признака, которая иногда в значительной степени может нарушать широкие обобщения. Об изменчивости размера шишек в связи с условиями местообитания писали В. Н. Сукачев (1905), Р. И. Аболин (1915) и др. О. Г. Каппер (1954) считает также, что в сухих борах и на торфяных болотах величина шишек часто (но не всегда. — Л. П.), меньше, чем в сложных и мшистых борах.

Совершенно ясно, что подобные сравнительные исследования можно проводить только в пределах одного географического района и для урожая одного года, так как при сравнении признака даже для одного и того же типа леса, но в разных географических районах, будет превалировать изменчивость, обусловленная климатическим фактором.

Рассмотренный выше фактический материал подтверждает основное положение: на размер шишек оказывают влияние окружающие условия в широком смысле слова, т. е. не только фитоценоотические факторы (соседние деревья, травяной покров, подлесок), но и почвенные, и климатические условия. Поэтому вполне естественно ожидать, что в пределах большого ареала сосны обыкновенной, охватывающего крайние условия ее местообитания, размер шишек не может оставаться постоянным. Варьируя в границах незначительных по площади популяций, средние размеры шишек при статистическом учете большого материала должны отразить влияние географической широты и долготы.

Вопросы географической изменчивости организмов в связи с вопросами их эволюции, процессами формо- и видообразования стоят в центре

внимания и зоологов, и ботаников. В отношении сосны обыкновенной были сделаны неоднократные попытки установить изменчивость того или иного признака в связи с географической широтой. Однако единого мнения не было достигнуто. Причина этого вполне объяснима. Исследования различных авторов проводились или на незначительной территории ареала, или они располагали очень небольшим материалом, часто собранным случайно. Поэтому установить строго выраженную закономерность в географической изменчивости какого-либо признака было крайне трудно. К тому же исследования проводились обычно без учета истории расселения вида, которое часто проходило из двух или более изолированных с ледникового периода очагов (центров) и шло разными путями.

Шотт (Schotte, 1906) и Шмидт (Schmidt, 1930) считали доказанным, что размеры шишек, так же как и их вес, уменьшаются с увеличением географической широты. Наоборот, Форшелл (Forschell, 1953), изучавший изменчивость в границах Швеции, не находил связи между размером шишек и географической широтой. Соколовский (1931) собрал очень большой материал по изменчивости размера шишек в Польше, но по отношению ко всему ареалу сосны исследуемая площадь была незначительной, что и не позволило автору проследить изменчивость признаков в связи с географической широтой.

Вот, собственно, и все известные нам исследования, которые касались изменчивости размера шишек в связи с географической широтой. Собранный нами материал превосходит проведенные ранее исследования и по обилию образцов, и по более или менее равномерному распределению его по территории ареала сосны. Для характеристики географической изменчивости размера шишек мы остановились на изменчивости их длины и числа семенных чешуй.

Если все разнообразие длины шишек и числа семенных чешуй, как было принято методикой, мы сведем к небольшому числу групп — шишки мелкие, крупные и средних размеров, — определим процентное участие каждой группы для определенного района и нанесем эти данные на карту, то получим ясное представление о характере изменчивости этих признаков в связи с географической широтой и долготой (рис. 17).

Обобщая все данные по изменчивости длины шишек и числа семенных чешуй в пределах ареала можно прийти к следующим выводам.

1. Изменчивость длины шишек и числа семенных чешуй сопряжены между собой, поскольку между этими двумя признаками существует положительная корреляция (см. табл. 21).

2. В северных районах преобладают шишки мелких размеров (как по числу семенных чешуй, так и по длине шишек); по направлению к югу размер шишек увеличивается. Эта закономерность сохраняется для сосны, произрастающей на территории как Европейской, так и Азиатской частей СССР.

3. Разница между наибольшей средней длиной шишек на юге и наименьшей — на севере Европейской части СССР достигает 15,4 мм, соответственно в Азиатской — 10 мм, для средних широт — 52—60° — амплитуды средних незначительны — в пределах 2—3 мм.

4. Разница между средним числом семенных чешуй на юге и севере в Европейской части СССР достигает 20, в Азиатской — 17 чешуй.

5. Средняя длина шишек в пределах одного класса по широте, но для различных классов по долготе не остается величиной постоянной. Амплитуды средней длины шишек для классов различной долготы для Европейской части СССР достигают: для широты 48—52° — 3,6 мм; 52—56° — 4,4 мм; 56—60° — 5,6 мм. Соответственно для Азиатской части, в пределах тех же классов по широте, они выражены: 16,1; 10,8 и 8,2 мм.

6. В Европейской части СССР для классов по широте 48—52°, 52—56° и 56—60° наблюдается постепенное увеличение средней длины шишек

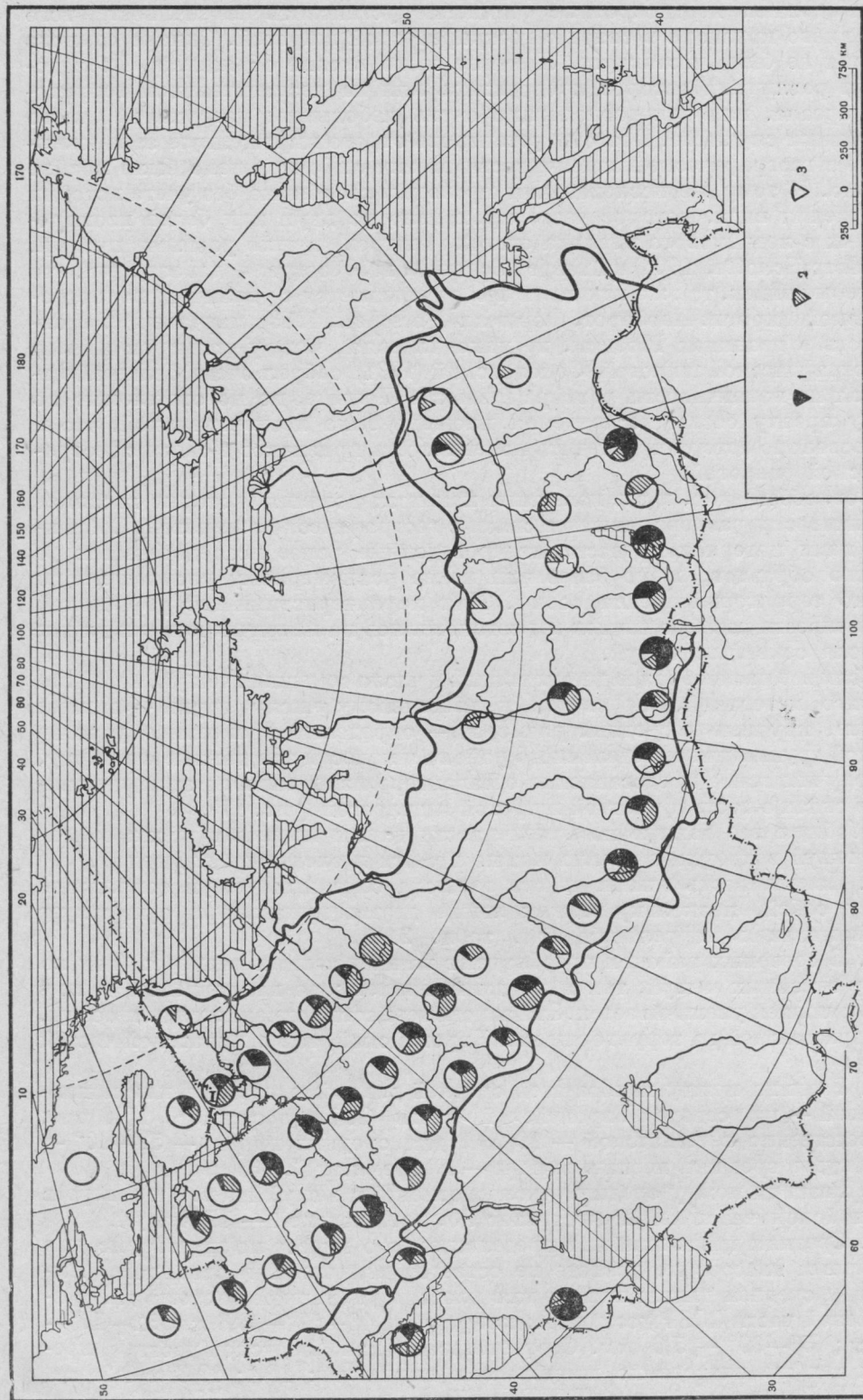


Рис. 17. Изменчивость встречаемости размеров шишек сосны обыкновенной  
1 — крупные; 2 — средних размеров; 3 — мелкие



с запада к востоку, причем шишки наименьшей средней длины представлены на западе (Польша и Прибалтика). Однако средняя длина шишек увеличивается только до  $36-42^\circ$  в. д., далее к западу она уменьшается. В пределах Азиатской части СССР варьирование средней длины шишек для классов одной и той же широты не подчиняется закономерности, наблюдающейся в Европейской части, хотя и здесь для широт  $56-60$  и  $60-64^\circ$  наименьшего размера шишки оказались на востоке ( $120-132^\circ$  в. д.).

На рис. 17 представлены районы с мелкими, средними и крупными размерами шишек. По их средней длине и по среднему числу семенных чешуй нетрудно видеть, что в преобладающем большинстве случаев районы с мелкими шишками по длине остаются такими же и по числу семенных чешуй. Но в отдельных случаях эта закономерность не сохраняется: районы, имеющие мелкие размеры шишек по длине, по среднему числу семенных чешуй должны быть отнесены к районам со средним и даже с большим числом семенных чешуй. Равным образом районы со средними и крупными размерами шишек по длине не соответствуют таковым же по среднему числу семенных чешуй. Эти частные отклонения, хотя и не нарушают общей закономерности соотношения между длиной шишек и числом семенных чешуй, все же не вполне объяснимы и привлекают к себе более пристальное внимание.

Суммируя наши данные для средних размеров шишек по длине и числу семенных чешуй для разных географических широт в Европейской и Азиатской частях СССР, а также для среднего числа семенных чешуй, приходящегося на 1 мм длины шишки, мы можем сделать следующие выводы.

Несмотря на сильную изменчивость средних величин, характеризующих размер шишек, среднее число семенных чешуй, приходящееся на 1 мм длины шишки, остается почти постоянной величиной, равной в среднем для всего ареала сосны 1,70. Колебания коэффициента отношения среднего числа семенных чешуй к средней длине шишки в связи с географической широтой несущественны.

Для Европейской части СССР коэффициент отношения числа чешуй к длине шишки постоянно увеличивается от северных широт к южным, он остается максимальным для широты  $55-60^\circ$ , после чего уменьшается к югу. Для Азиатской части СССР это соотношение не вполне четко выражено. Из всего изложенного можно сделать один вывод: число семенных чешуй, так же, как и длина шишек, изменчиво в связи с условиями окружающей среды. Изменяется оно в связи с изменением географической широты (климата) и условий местообитаний.

В заключение раздела об изменчивости размеров шишек сосны обыкновенной остается еще остановиться на вопросе о корреляции между длиной шишек и числом семенных чешуй, с одной стороны, и географической широтой — с другой. Эти данные приводятся в табл. 22 и 23.

Коэффициент корреляции для Европейской части СССР  $r = -0,135$ , для Азиатской  $r = -0,123$ , т. е. с увеличением географической широты (с юга на север) средняя длина шишек уменьшается. Корреляция между географической широтой и средним числом семенных чешуй для Европейской части СССР  $r = -0,110$ , для Азиатской  $r = -0,310$ , т. е. с увеличением географической широты (с юга на север) среднее число семенных чешуй в шишке уменьшается.

\* \* \*

Различное строение поверхности семенной чешуи шишек сосны обыкновенной давно привлекало к себе внимание систематиков и лесоводов. По этому признаку были выделены три формы: *f. plana*, *f. gibba* и *f. reflexa*. Эти три основные формы сосны и были приняты нами за основу при изучении изменчивости строения поверхности семенной чешуи.



## Корреляция между средней длиной шишек и географической широтой

| Сев. широта             | Число случаев со средней длиной шишек, мм |       |       |       |       |       |       |       |       | Сумма |
|-------------------------|-------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
|                         | 21—25                                     | 26—30 | 31—35 | 36—40 | 41—45 | 46—50 | 51—55 | 56—60 | 61—65 |       |
| Европейская часть СССР* |                                           |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 65—70                   | —                                         | 18    | 69    | 49    | 12    | 5     | —     | —     | —     | 153   |
| 60—65                   | —                                         | 5     | 61    | 117   | 95    | 36    | 6     | —     | —     | 320   |
| 55—60                   | 7                                         | 27    | 108   | 284   | 363   | 228   | 45    | 2     | —     | 1064  |
| 50—55                   | —                                         | 16    | 87    | 199   | 196   | 102   | 40    | 6     | 1     | 647   |
| 45—50                   | 20                                        | 16    | 21    | 37    | 26    | 13    | 2     | 1     | —     | 136   |
| 40—45                   | —                                         | —     | —     | 2     | 6     | 4     | 13    | 3     | 2     | 30    |
| Всего . .               | 27                                        | 82    | 346   | 688   | 698   | 388   | 106   | 12    | 3     | 2350  |
| Азиатская часть СССР**  |                                           |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
| 65—70                   | —                                         | —     | 2     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | 2     |
| 60—65                   | —                                         | 2     | 12    | 27    | 15    | 1     | 3     | —     | —     | 60    |
| 55—60                   | 1                                         | 6     | 22    | 25    | 26    | 7     | 6     | 4     | —     | 97    |
| 50—55                   | —                                         | 14    | 85    | 321   | 417   | 229   | 100   | 31    | 24    | 1221  |
| 45—50                   | —                                         | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     | —     |
| 40—45                   | 2                                         | 31    | 39    | 11    | 4     | 13    | 4     | 1     | —     | 105   |
| Всего . .               | 3                                         | 53    | 160   | 384   | 462   | 250   | 113   | 36    | 24    | 1485  |

\* Коэффициент корреляции  $r = -0,135$ \*\* Коэффициент корреляции  $r = -0,123$ 

В пределах двух последних форм нами были выделены еще три подгруппы (см. стр. 11).

В пределах кроны одного дерева этот признак сохраняется в разные годы так же, как и окраска шишек (Holmgren, 1939), и меняется от дерева к дереву (Sokolowski, 1931; Perry, Coover, 1933; McNeill, 1954, и др.). Это положение было подтверждено и нашими наблюдениями на большом материале в течение ряда лет. Выяснение причины различного строения поверхности семенной чешуи неоднократно являлось темой для исследований. Энглер (Engler, 1913а, б) считал, что формы *f. plana*, *f. gibba* и *f. reflexa* и окраска апофизов зависят от многочисленных факторов. Позднее Шмидт (1930) установил, что решающее влияние на строение поверхности семенной чешуи оказывает свет. Попутно этим же вопросом занимался Мюнх (Münch, 1924 а, б) в связи с изучением влияния происхождения семян на рост культур. Систематическое значение признаку строения поверхности семенной чешуи придавал Сильвен (1916); он считал, что форма апофизов для сосны в Швеции является расовым признаком. Многие авторы также подтвердили, что на севере Швеции встречаются хорошо выраженные формы *f. gibba* и *f. reflexa* и промежуточные между ними (Schotte, 1906; Engler, 1913а; Lindquist, 1935).

Все три формы, признаком для выделения которых принято строение поверхности семенной чешуи, встречаются в пределах всего ареала сосны. Однако степень участия отдельных форм в популяциях не всегда одинакова. Шишки симметричного строения, т. е. с одинаковым строением поверхности семенной чешуи по всей шишке, встречаются очень редко,

## Корреляция между средним числом семенных чешуй и географической широтой СССР

| Сев. широта             | Число случаев со средним числом семенных чешуй |       |       |       |       |        |         | Сумма |
|-------------------------|------------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|--------|---------|-------|
|                         | 41—50                                          | 51—60 | 61—70 | 71—80 | 81—90 | 91—100 | 101—110 |       |
| Европейская часть СССР* |                                                |       |       |       |       |        |         |       |
| 65—70                   | 20                                             | 79    | 47    | 7     | —     | —      | —       | 153   |
| 60—65                   | 13                                             | 75    | 130   | 87    | 14    | 1      | —       | 320   |
| 55—60                   | 12                                             | 103   | 381   | 401   | 141   | 21     | 1       | 1060  |
| 50—55                   | 6                                              | 100   | 265   | 189   | 71    | 6      | —       | 637   |
| 45—50                   | 30                                             | 55    | 30    | 16    | 5     | —      | —       | 136   |
| 40—45                   | —                                              | 1     | 3     | 16    | 8     | 2      | —       | 30    |
| Всего . .               | 81                                             | 413   | 856   | 716   | 239   | 30     | 1       | 2336  |
| Азиатская часть СССР**  |                                                |       |       |       |       |        |         |       |
| 65—70                   | —                                              | 2     | —     | —     | —     | —      | —       | 2     |
| 60—65                   | 2                                              | 26    | 24    | 3     | 3     | 2      | —       | 60    |
| 55—60                   | 4                                              | 18    | 33    | 30    | 11    | 1      | —       | 97    |
| 50—55                   | —                                              | 59    | 391   | 420   | 217   | 37     | —       | 1124  |
| 45—50                   | —                                              | —     | —     | —     | —     | —      | —       | —     |
| 40—45                   | —                                              | 4     | 16    | 45    | 16    | 14     | 10      | 105   |
| Всего . .               | 6                                              | 109   | 464   | 498   | 247   | 54     | 10      | 1388  |

\* Коэффициент корреляции  $r = -0,110$ \*\* Коэффициент корреляции  $r = -0,310$ 

причем чаще всего это свойственно *f. plana*; шишек форм *f. gibba* и *f. reflexa* симметричного строения, как правило, в природе почти не бывает. Шишки *f. reflexa* встречаются реже, причем они наиболее распространены в популяциях южной части ареала и на южных склонах в горных районах. В некоторых популяциях на севере ареала как в Европейской, так и Азиатской частях СССР деревья с шишками формы *f. reflexa* (крючковатыми) совсем отсутствуют.

Отмечено, что *f. plana* широко распространена в Германии, Франции, Британии, Швейцарии (Caspary, 1882—1883; Engler, 1913a), Швеции (Sylvén, 1916), западной Венгрии и северо-западной России (Schott, 1907); *f. gibba* также часто встречается в Англии, Франции и Германии (Caspary, 1882—1883), Румынии (Czoppelt, 1938), западной Венгрии (Schott, 1907), Скандинавии и северо-западной России (Schott, 1907; Sylvén, 1916), в верхних Альпах и юго-западной Европе (Engler, 1913b); *f. reflexa* отмечена в Восточной Пруссии (Caspary, 1882—1883), в долинах Швейцарских Альп, в низменностях Германии (Veitch, 1900) и в Швеции (Sylvén, 1916).

Были сделаны попытки установить некоторые коррелятивные связи между формой апофиза и другими морфологическими признаками. Например, Байсснер (Beissner, 1909) констатировал, что деревья с формой шишек *f. reflexa* отличаются повышенным ростом, неправильной формой кроны, длинной (6 см) хвоей. Однако это не было подтверждено Муррей (Murray, 1920).

По признаку формы апофиза были выделены новые таксономические единицы внутри вида *Pinus silvestris*: var. *hamata* Steven и var. *uncinata* D. Don.

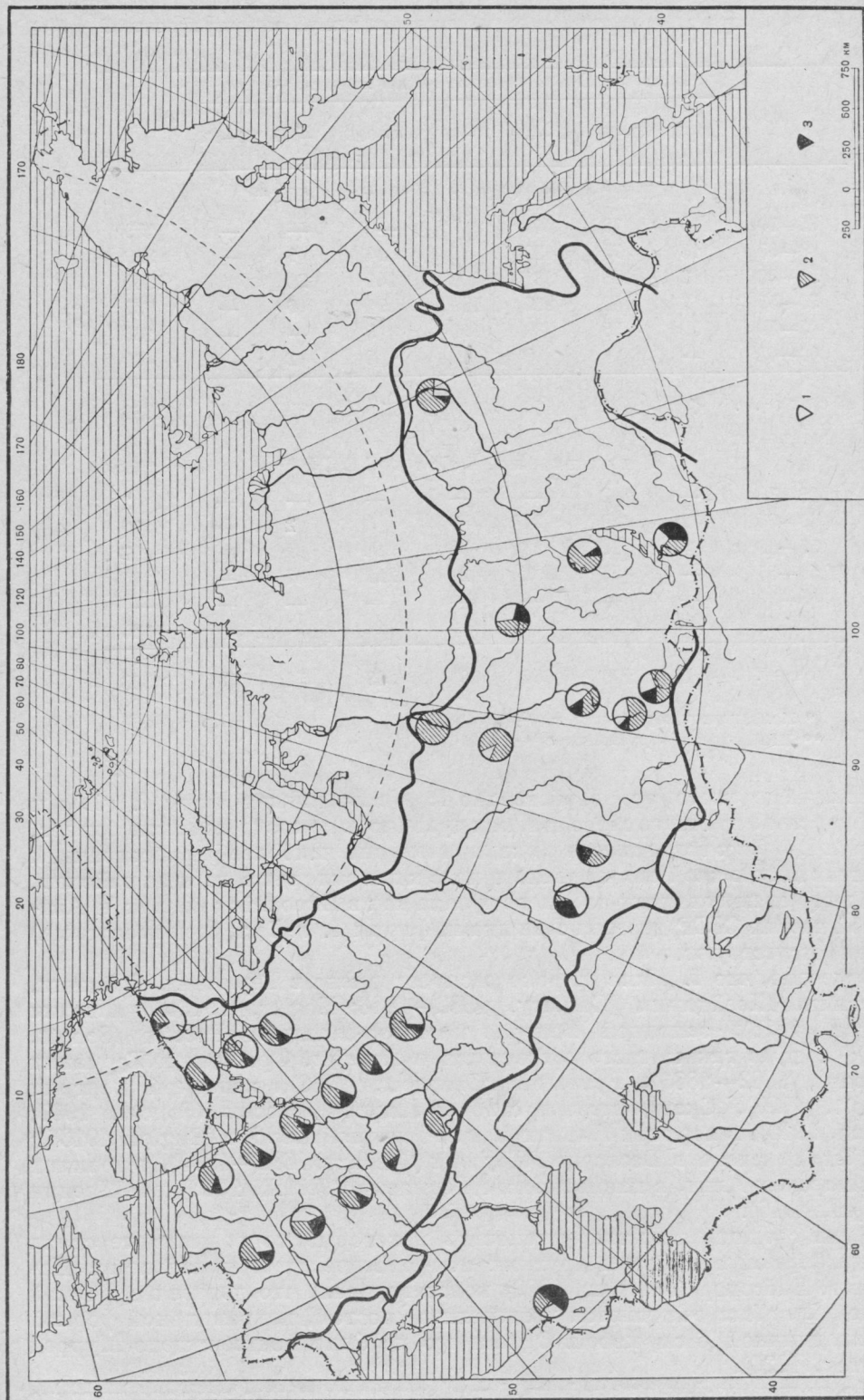


Рис. 18. Изменчивость встречаемости строения поверхности семенной чешуи шипек сосны обыкновенной  
 1 — *f. plana*; 2 — *f. gibba*; 3 — *f. reflexa*

Особенно подробно на обширном материале форма апофиза была изучена для сосны в Шотландии Стевенем и Карлайлом (1959). Ими была принята следующая классификация шишек по структуре апофиза и одновременно по форме шишек (табл. 24).

Т а б л и ц а 24

Форма шишек и изменчивость апофизов  
(по Steven, Carlisle, 1959)

| Форма апофиза                                                                     | Форма шишки   | Отношение<br>длины (l) к<br>диаметру (d) | Тип<br>шишки |
|-----------------------------------------------------------------------------------|---------------|------------------------------------------|--------------|
| Поверхность совершенно глад-<br>кая или вогнутая; f. <i>plana</i>                 | Продолговатая | 2,1                                      | A            |
|                                                                                   | Коническая    | 1,8—2,1                                  | B            |
|                                                                                   | Широкая       | 1,8                                      | C            |
| Приподнятый; высота равна<br>ширине или менее ее поло-<br>вины; f. <i>gibba</i>   | Продолговатая | 2,1                                      | D            |
|                                                                                   | Коническая    | 1,8—2,1                                  | E            |
|                                                                                   | Широкая       | 1,8                                      | F            |
| Загнутый в виде крючка; вы-<br>сота более половины шири-<br>ны; f. <i>reflexa</i> | Продолговатая | 2,1                                      | G            |
|                                                                                   | Коническая    | 1,8—2,1                                  | H            |
|                                                                                   | Широкая       | 1,8                                      | J            |

В соответствии с этой классификацией была изучена форма шишек и участие каждой из них в популяциях всей Шотландии. В среднем это участие выражалось в следующих цифрах: тип шишки А — 2,2 %, В — 10,9; С — 3,1; D — 6,3; E — 39,4; F — 8,4; G — 4,1; H — 20,2; J — 5,2 %, т. е. в Шотландии наиболее распространена форма с апофизами f. *gibba* (54 %), затем f. *reflexa* (29,5 %) и реже f. *plana* (16,2 %), а по форме— шишки конические.

Для большей части районов СССР на основании имеющихся в нашем распоряжении образцов шишек было исчислено процентное соотношение разных форм в пределах одной популяции. Результаты этих исследований сведены в табл. 25 и для наглядности представлены на рис. 18.

Т а б л и ц а 25

Встречаемость в составе популяций на разных широтах разных форм сосны обыкновенной по строению поверхности семенной чешуи

| Сев.<br>широта | Встречаемость формы в популяции, % |       |       |        |                 |       |       |        |                   |       |       |        | Сум-<br>ма |
|----------------|------------------------------------|-------|-------|--------|-----------------|-------|-------|--------|-------------------|-------|-------|--------|------------|
|                | f. <i>plana</i>                    |       |       |        | f. <i>gibba</i> |       |       |        | f. <i>reflexa</i> |       |       |        |            |
|                | 1—25                               | 26—50 | 51—75 | 76—100 | 1—25            | 26—50 | 51—75 | 76—100 | 1—25              | 26—50 | 51—75 | 76—100 |            |
| 48—52°         | 4                                  | —     | —     | —      | 7               | 3     | 1     | —      | 8                 | 2     | —     | —      | 25         |
| 52—56°         | 2                                  | 7     | 2     | —      | 14              | 6     | 3     | —      | 11                | 2     | —     | —      | 47         |
| 56—60°         | —                                  | 9     | 1     | —      | 11              | 9     | 2     | —      | 8                 | —     | —     | —      | 40         |
| 60—64°         | 1                                  | 3     | —     | —      | 3               | 4     | —     | —      | 3                 | 1     | —     | —      | 15         |
| 64—68°         | 1                                  | —     | —     | —      | 1               | —     | 1     | —      | —                 | —     | —     | —      | 3          |
| Сумма          | 8                                  | 19    | 3     | —      | 36              | 22    | 7     | —      | 30                | 5     | —     | —      | 130        |
| % . . .        | 23                                 |       |       |        | 50              |       |       |        | 27                |       |       |        |            |

Хотя строение поверхности семенной чешуи шишек в пределах даже одной популяции сильно варьирует от дерева к дереву, тем не менее соотношение деревьев, несущих определенную форму шишек по этому признаку, говорит о зависимости его от географических координат, что хорошо видно из данных табл. 25. Как видно из этих данных, соотноше-



чие трех форм в процентах для разных широт в СССР различно: чаще всего встречается *f. gibba* (50%), затем *f. reflexa* (27%) и, наконец, *f. plana* (23%). Данные очень близки к частоте встречаемости этих форм в Шотландии (Steven, Carlisle, 1959).

Для некоторых форм сосны процентное соотношение по признаку структуры семенной чешуи приводится в числе диагностических признаков: сосна шотландская *Pinus silvestris* L. var. *scotica* Schotte характеризуется участием в ее популяциях форм *f. plana* 42,4%, *f. gibba* — 39,9% и *f. reflexa* — 17,7%; *P. silvestris* L. var. *lapponica* Fries соответственно 69,2, 21,5 и 9,3%; *P. silvestris* L. var. *septentrionalis* (Schott): *f. plana* встречается наиболее часто, *f. gibba* — часто и *f. reflexa* — редко (по Carlisle, 1958).

Обобщая данные других авторов и свои по признаку изменчивости строения поверхности семенной чешуи, можно сделать следующие заключения. Все три формы сосны встречаются в пределах всего ареала, лишь на крайней северной границе его отсутствует *f. reflexa*. Наиболее распространенной в популяциях является *f. gibba*: она встречается в 50% случаев; *f. plana* и *f. reflexa* представлены в популяциях примерно поровну. В то время как *f. gibba* для всех широт встречается более или менее равномерно, *f. reflexa* чаще встречается на юге ареала, а *f. plana* — на севере.

Цвет шишек сосны варьирует, как и другие признаки; при высыхании шишек цвет их не изменяется или изменяется очень незначительно. Окраска зрелых шишек иногда специфична для географических рас: шишки var. *septentrionalis* имеют серую, зелено-коричневую окраску (grey, green-brown; Sylven, 1916); var. (ssp.) *lapponica* — желтую и желто-коричневую [yellow, yellow-brown (Holmerz, 1888; Rehder, 1949; Rubner, 1934; Sylven, 1916)]; var. *engadinensis* Heer — палево-желтую (pale yellow) и var. *nevadensis* Christ — красно-серую (red-grey; Beissner, 1909).

Сильвен (Sylven, 1916) установил различие в окраске шишек в Швеции; на юге цвет их был в целом серо-зелено-коричневый (grey-green-brown), на севере — соломенно-желтый (straw-yellow) с желто-фиолетовой каймой или без нее, а также цвета промежуточные между указанными в обоих районах. Было установлено также, что на высоких местах цвет шишек был более желтый (Holmerz, 1888).

В Шотландии Стевен и Карлайл (1959) все разнообразие цвета зрелых шишек свели в следующие четыре группы: серо-коричневые (grey-brown), серо-зеленовато-коричневые (grey-greenish-brown), коричнево-желтые (cinnaomon brown) и желтоватые (yellowish). Соотношение в процентах названных цветов шишек для сосны в Шотландии они определили соответственно: 30,0; 60,9; 2,6 и 6,5.

Нами для сосны в СССР, как уже было сказано выше, все разнообразие шишек по цвету было сведено к трем группам: шишки коричневые, беж и серые. Было определено процентное участие шишек различных окрасок в популяциях. Данные представлены на рис. 19. Следует иметь в виду, что эти данные не могут претендовать на абсолютную точность из-за малого количества материала. Однако по ним все же можно судить, что изменчивость этого признака в географическом аспекте имеет некоторую закономерность: наибольшее участие в популяциях сосны шишек коричневой окраски наблюдается в южных районах, в пристешных борах, а также на южных склонах в горах Восточной Сибири.

В группе шишек одного цвета встречается все разнообразие по строению поверхности их чешуй, т. е. шишки одной окраски могут быть отнесены и к *f. plana*, и *f. gibba*, и *f. reflexa*. В целом, по ареалу соотношение деревьев в популяциях с разной окраской шишек примерно одинаково.

Формы шишек, их размеры и структура поверхности семенной чешуи представлены на рис. 20.

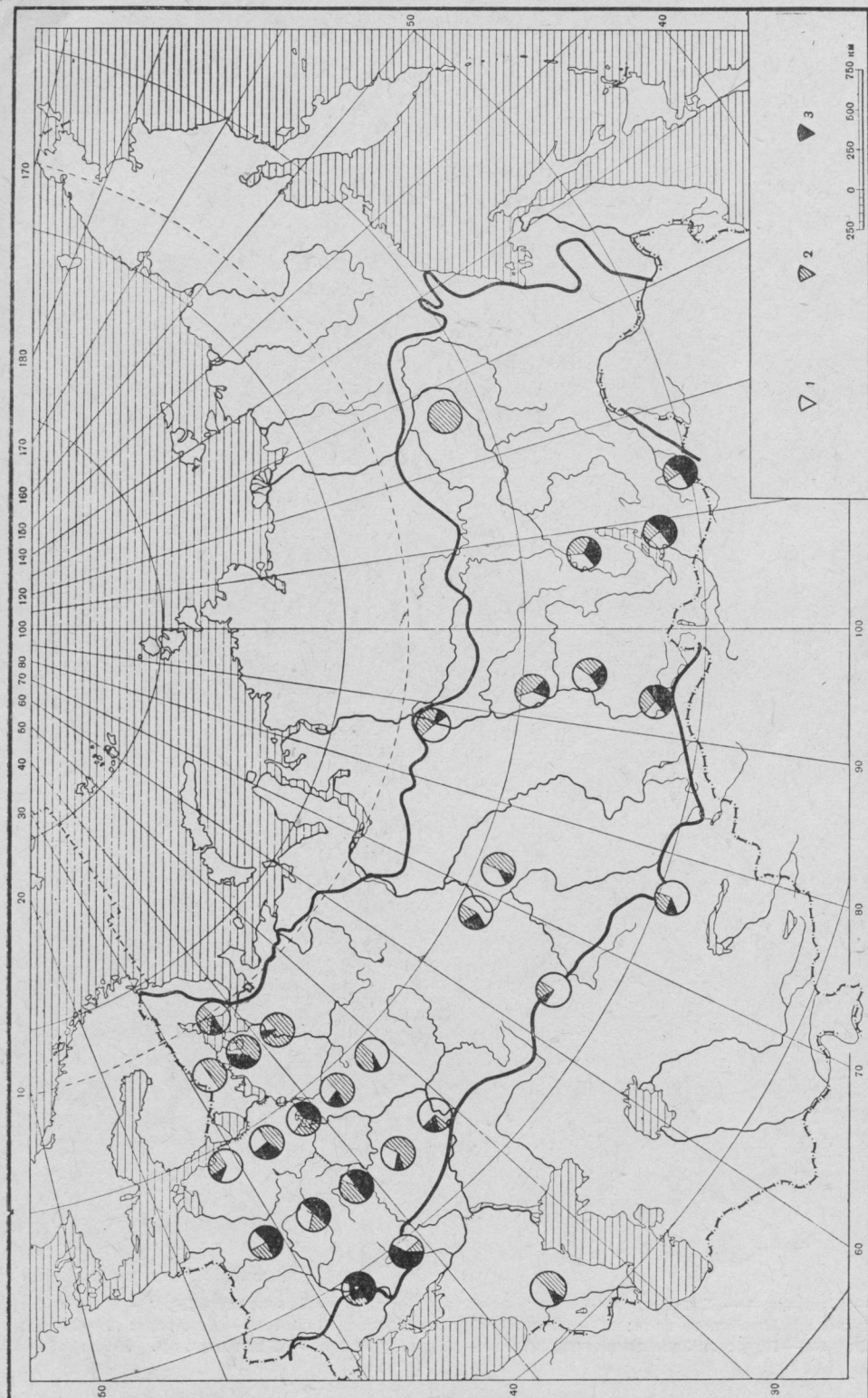


Рис. 19. Изменчивость встречаемости цвета зрелых шишек сосны обыкновенной  
1 — серый; 2 — бежевый; 3 — коричневый

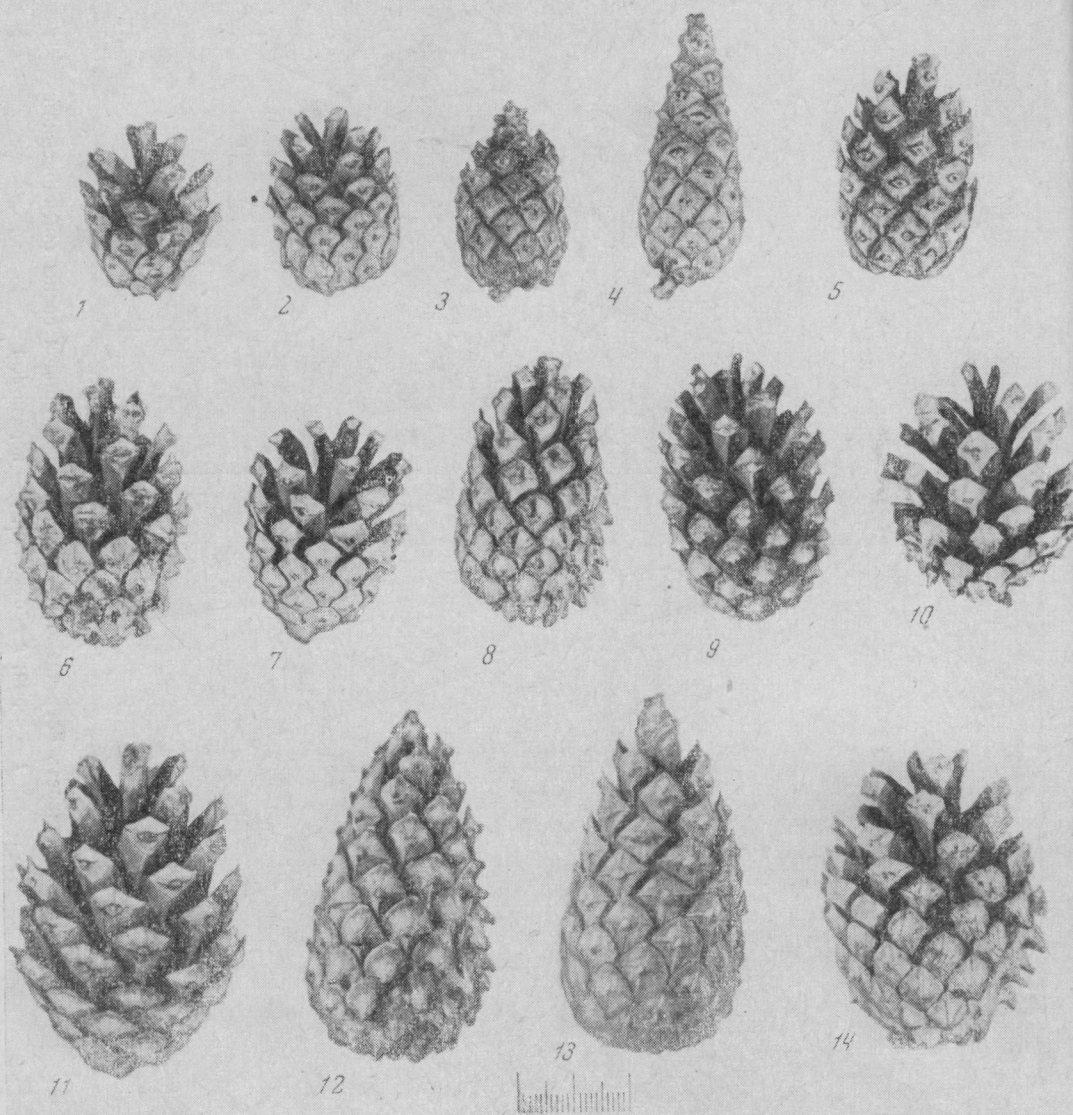
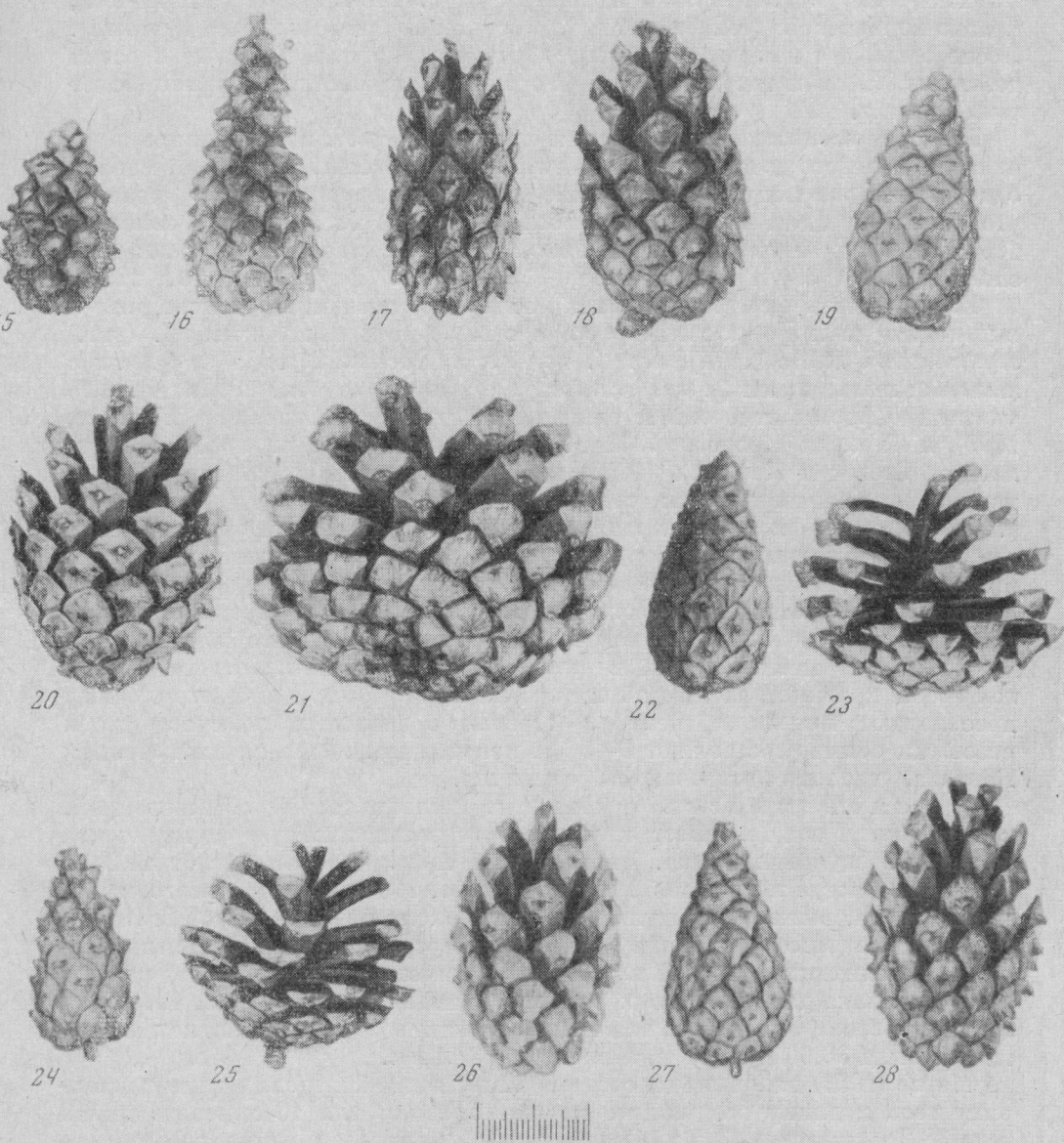


Рис. 20. Размеры и форма

1 — Норвегия; 2 — Швеция; 3 — Хибин; 4 — Ухта; 5 — Кандалакша; 6 — Литовская ССР; 7 — Кировская  
и 13 — ленточные бory Алтайского края; 14 — Ононский лесхоз Читинской обл. 15 — Ванавара; 16 — Сымск;  
винской АССР; 23 — Петровск-Забайкальский; 24 и 25 — Якутск; 26 и 27 — Жигалово, р. Лена; 28 —





шишек сосны обыкновенной

обл.; 8 — Удмуртская АССР; 9 — Башкирская АССР; 10 — Львов, опытное лесничество; 11 — Армянская ССР; 17 — Енисейск; 18 и 19 — Красноярск, опытное лесничество; 20 — Минусинск; 21 и 22 — Балгазинский бор Читинская обл.



1. Морфология и окраска «соцветий». Женские шишки перед опылением имеют сферическую форму и среднюю длину 0,6 см. Окраска их в это время варьирует от светло-красной (bright-red), красно-коричневой (redish-brown) до серо-коричневой (greyish-brown). После опыления немного изменяются размеры шишки, длина ее к осени достигает 0,8 см и ширина 0,6 см (в среднем) и шишка приобретает более темный цвет.

Мужские «соцветия» имеют также различный цвет, который варьирует от очень палевого до красного (Borthwick, 1906; Groom, 1919). В пределах одной и той же популяции мужские «соцветия» имеют разную окраску, что характерно для всего ареала сосны (Caspari, 1882—1883; Buchenau, 1885; Beissner, Fitschen, 1930; Tubeuf, 1891; Elwes, Henry, 1908; Kirchner и др., 1908; Гроздов, 1945; Козубов, 1962а, б; Лигачев, 1962).

Изменчивость окраски мужских «соцветий» послужила основанием к выделению двух форм сосны: формы с красными пыльниками f. (var.) *erythranthera* Sanio (1871), или f. *rubriflora* Buchenau (1885) и формы с желтыми пыльниками (f. *sulfuranthera* Kozubov, Козубов, 1962а, б). Обе указанные формы отмечены и описаны в Пруссии и Саксонии (Beissner, 1909), в Карелии (Козубов, 1962а, б), в Бурятии (Лигачев, 1962). В Шотландии Стевен и Карлайл (1959) по окраске мужских «соцветий» установили три разновидности: светло-желтую (bright-yellow), фиолетовую (violet-yellow) и фиолетово-красную (violet-red). При этом они отмечают, что окраска пыльников не коррелирует ни с возрастом дерева, ни с условиями местообитания; первые две окраски пыльников встречаются в Шотландии во всех районах, где естественно растет сосна, а деревья с фиолетово-красными пыльниками встречаются только в некоторых районах.

По нашим наблюдениям, в пределах СССР встречаются пыльники желтые и красные, различной интенсивности окраски, при этом всюду преобладают пыльники желтые. Деревья с пыльниками красными и розовыми обычно составляют 1—5 % в популяциях сосны, за исключением Кавказа, где они встречаются единично.

2. Изменчивость пыльцы. Пыльца сосны обыкновенной, как и других видов, имеет круглую или эллиптическую форму и два больших воздушных мешка. Диаметр тела пыльцы варьирует от 44,2 до 52,0 м, но иногда и меньше 32 м (Wodehouse, 1935). Размеры всего пыльцевого зерна, включая воздушные мешки, около 54—66—78 м (Erdtman, 1943). Марсе (Marcet, 1951) изучал изменчивость размеров пыльцевых зерен из различных областей и установил широкую степень изменчивости этого признака для различных районов. Линдквист (Lindquist, 1935) для сосны в Швеции определил, что средняя длина воздушного мешка пыльцы на юге была 33,66 и 37,84 м, а на севере 37,13 м.

Марсе (1951) для пыльцы сосны в Шотландии определял длину и ширину тела и длину воздушного мешка. Средняя для 10 деревьев длина тела 38,2 м, ширина 43,5 м. Средняя для 29 деревьев длина воздушного мешка была 33,7 м с колебаниями в ту и другую сторону 3,1 м (Steven, Carlisle, 1959).

Т. П. Некрасова (1960) определяла размеры пыльцы сосны из разных географических районов Западной Сибири: ленточных боров Алтайского края, северной лесостепи, южной тайги и средней тайги, на основании чего пришла к заключению, что общая длина пыльцевого зерна увеличивается в направлении с юга на север с 66,3 до 70,0 м, длина тела варьирует от 47,6 до 50,5 м и ширина — от 38,1 до 42,8 м. Размеры пыльцы сосны обыкновенной для Московской и Тамбовской областей по определению М. Х. Моносзон-Смолиной (1949) следующие: общая длина 66,3 м, длина тела 48,6 м и ширина тела 39,9 м. Уже эти данные наглядно сви-

детельствуют о широкой изменчивости размеров пыльцы сосны, что лишний раз подтверждает очень большую полиморфность вида.

3. **Морфология и физические свойства семян.** Из большого числа признаков семян (Добровлянский, 1892) мы сосредоточили внимание на изменчивости строения, физических свойств и качества семян. Исследований по определению размеров семян сосны проведено сравнительно немного, почему в литературе имеются лишь общие сведения, не дающие представления о пределах варьирования этого признака в различных условиях. В курсах дендрологии средняя длина семян сосны приводится равной 3—4 мм; другие исследователи ограничиваются делением семян на крупные и мелкие (Бушмен, 1902). А. Н. Соболев (1908) констатирует, что форма сосновых семян варьирует и изменяется от почти круглых и сильно выпуклых до удлинённых и сильно сплюснутых. П. И. Войчалъ (1953) при изучении свойств семян сосны северных лесов получил коэффициенты изменчивости для длины  $9,14 \pm 0,28$ , для ширины  $8,03 \pm 0,25$  и для толщины  $8,79 \pm 0,27$ . Более детальное изучение варьирования этого признака провели в СССР О. Г. Каппер (1926) и В. П. Князев (1954), за рубежом Райтер (Righter, 1945), Симак (Simak, 1953а, б), Стевен и Карлайл (1959).

Все названные исследователи определяли размеры семян или в связи с каким-либо признаком, или их исследования имели региональный характер. Так, Каппер (1926) установил, что величина семян варьирует в связи с их окраской и возрастом дерева; для сосны 10-летнего возраста средние размеры были: длина черных семян 0,57 см, ширина 0,3 см, соответственно белых 0,52 и 0,22 см. Для сосны 120-летней эти показатели были для черных семян 0,53 и 0,29 см, белых 0,53 и 0,27 см.

В. П. Князев (1954) определил размах варьирования размеров семян в связи с их весом для разных деревьев в пределах одной популяции. Его данные свидетельствуют о сильном варьировании размеров семян даже в пределах кроны одного дерева.

4. **Изменчивость веса семян.** В различных частях ареала семена сосны имеют различный вес. В Швеции 1000 семян на юге обычно весят 4—5 г, на севере 2,5—4,5 г (Sylvén, 1916). В Шотландии вес 1000 семян редко превышает 6 г, в Финляндии 4 г (Hickel, 1911; Rafn, 1915). В лесах Шотландии средний вес 1000 семян сосны был определен 4,96 г с колебаниями в ту и другую сторону 1,06 г (Steven, Carlisle, 1959).

В небольшом числе образцов семян сосны, полученных нами из Норвегии при любезном участии д-ра Ролла (N. D. Roll-Hansen), вес 1000 семян цвета беж был 4,54 г, коричневых 4,53 г и пестрых 4,74 г.

Были неоднократные попытки установить корреляцию между весом семян и другими признаками. Стромейер (Strohmeyer, 1938) не установил корреляции между весом семян и условиями местообитания, но он нашел, что вес семян меняется с возрастом дерева: на старых деревьях меньше, чем на молодых. Форшелл (1953) показал, что вес семян в среднем с «минус» (худших) деревьев выше, чем с «плюс» (лучших) деревьев, и что на вес семян влияет положение шишки в кроне. Трост (Trost, 1926) обнаружил, что в шишках форм *f. gibba* и *f. reflexa* семена тяжелее, чем в шишках формы *f. plana*.

В СССР проводилось много исследований изменчивости веса семян. Вес семян древесных пород входит в число показателей, характеризующих сортность семян по ГОСТу, поэтому он всегда определяется на контрольных станциях лесных семян. Анализ результатов проверки большого числа образцов за ряд лет, проведенный неоднократно, дал возможность сделать ряд весьма существенных заключений.

Вес 1000 семян сосны в пределах кроны одного дерева не является величиной постоянной (Князев, 1954).

На вес семян с отдельных деревьев влияют многие факторы. Еще во второй половине прошлого века М. Филиппович (1879) отмечал, что средний вес 1000 шт. семян с деревьев, выросших на свободе (Московская обл.), был 7,40 г, а в насаждении — 5,70 г, т. е. в насаждении был меньше на 23%; это же подтвердил позднее А. П. Тольский (1927): семена с деревьев на свободе были тяжелее на 11%, чем с деревьев в насаждении.

Он же показал, что семена с деревьев, растущих на бедных сухих песчаных почвах почти на 20—25% легче, чем с деревьев более влажных и богатых почв (Бузулукский бор, Оренбургская обл.). Вес семян изменяется и от погодных условий. Для того же Бузулукского бора средний вес 1000 шт. семян в 1911 г. был 8,05 г, в 1912 г. — 5,83 г, в 1913 г. — 6,14 г (Тольский, 1927).

Колебания веса семян в отдельные годы в Брянской обл. были от 5,00 до 5,66 г (Разумов, 1940); значительно меньше колебания за два года наблюдений отмечены В. И. Ивановым (1928): для Казанской обл. разница была 0,30 г, Литовской ССР — 0,02 г, Орловской обл. — 0,04 г, Харьковской — 0,89 г.

Были проведены исследования по влиянию возраста дерева на вес семян и другие свойства. Капнер (1954) для Усманского бора Воронежской обл. определил вес 1000 семян в насаждении II класса бонитета: I класса возраста — 6,3 г; II — 5,9 г; III — 5,7 г, IV — 8,3 г и V — 7,9 г; разница достигала 31%.

Существенные различия в весе семян с деревьев разного возраста получил С. З. Курдиани (1908а): вес 1000 семян с 50-летних деревьев был 8,0 г, 80-летних — 7,0 г, 120-летних — 6,5 г, 160-летних — 5,52 г.

Наибольший вес семян обнаружен в шишках более крупных. В Архангельской обл. С. В. Алексеев и А. А. Молчанов (1938) получили вес семян из шишек 25 мм длиной 3,62 г, 30 мм — 3,78 г, 35 мм — 3,98 г, 40 мм — 4,14 г, 45 мм — 4,42 г. Соколовский (1931) в Польше установил положительную корреляцию между весом семян и средней длиной шишек; в одном случае  $r = +0,543$ , в другом  $r = +0,438$  и в третьем — корреляция не была обнаружена.

П. И. Войчаль (1953) для Архангельской обл. установил средний вес 1000 семян сосны  $5,01 \pm 0,06$  г,  $\sigma = 1,34$  и  $C = 26,8$ .

Значительное варьирование веса семян сосны в связи с географической широтой подтверждалось неоднократно. При этом все исследователи приходили к единому мнению: вес семян постепенно увеличивается по мере продвижения с севера на юг.

Сильную изменчивость среднего веса семян сосны мы (1958) отметили в популяциях ленточных боров Алтайского края: от Барнаула, где средний вес 1000 семян равен 5,56 г, до Семипалатинска, где средний вес равнялся 10,44 г, т. е. вес 1000 шт. семян увеличился на 88%. Такой сильный скачок на протяжении всего лишь 3° географической широты, как увидим ниже, говорит не о географической изменчивости признака, а скорее о двух формах сосны на севере и юге ленточных боров Алтайского края. К этому вопросу мы возвратимся ниже.

**5. Изменчивость цвета семян, формы и цвета крылышек.** Цвет семян варьирует широко, от темно-серых или черных (dark-grey или blackish) до светло-коричневых (light-brown), коричневых (brown) и белых (white) (Borthwick, 1906; Nickel, 1911; Groom, 1919; Büsgen, 1929; Gilbert-Carter, 1936; Dallimor, Jackson, 1954; Simak, Gustafsson, 1954). Цвет семян изучался в разных географических районах (Gilchrist, 1871; Schott, 1907; Sylven, 1916). Отмечено, что на юге Швеции темная окраска семян встречается чаще, чем на севере.

Стивен и Карлайл (1959) для Шотландии установили четыре класса по цвету семян: светлые (light), коричневые (brown), темные (dark) и пе-



стрые (mottled). Встречаемость в популяциях Шотландии ими была определена соответственно: 10,2%, 49,1; 36,7 и 4,0%.

В СССР цветку семян придается диагностическое значение. Различия в окраске семян сосны, даже в пределах одной и той же популяции, были отмечены Курдиани (19086). Позднее Литвинов (Litvinov, 1909), руководствуясь работами Курдиани, придал этому признаку таксономическое значение и описал так называемые цветосеменные (расы) формы: форма сосны обыкновенной с черными семенами (*Pinus silvestris* L. var. *melanosperma* Litv.) с желтыми (var. *leucosperma* Litv.), с пятнистыми или пестрыми (var. *baliosperma* Litv.), с коричневыми (var. *phoeosperma* Litv.). Эти работы и послужили основанием к тому, что более поздние исследователи всегда принимали во внимание наряду с другими признаками, и окраску семян (Кобранов, 1912, 1914; Марченко, 1912; Тольский, 1927; Лигачев, 1959, 1962; Козубов, 1962в).

Окраска семян в пределах одного дерева постоянна, повторяется из года в год и одинакова; не меняется она и с возрастом дерева<sup>1</sup>. Это явилось главной причиной того, что окраску семян стали считать за один из важных систематических признаков (Kurdiani, 1908; Zederbauer, 1908; Schmidt, 1930; Karschon, 1950; Forshell, 1953).

Большая часть исследователей считала, что различная окраска семян сосны обыкновенной является результатом скрещивания деревьев, которым свойственна различная окраска семян (Kurdiani, 1908; Кобранов, 1912, 1914; Pittauer, 1914; Sokolowski, 1931). Однако исследованиями последних лет было установлено несоответствие этого положения действительности (Righter, 1945; Karschon, 1950).

Окраска семенной кожуры, по Н. П. Кобранову (1914), обусловлена тем, что на поверхности ее эпидермального слоя сплошь, группами или одиночно, в один ряд или несколькими рядами, имеются пропитанные пигментом эллипсоидальные тельца, которые он назвал пигментофорами. Белые семена не имеют на своей поверхности пигментофоров. По его же мнению, разная окраска семян зависит от того, в какой степени созревания находится семя. На окраску влияют и внешние условия (освещение, температура), поэтому Кобранов высказывает сомнение о возможности считать окраску семян сосны надежным расовым признаком.

Близко объяснению Кобранова и мнение других исследователей. Принимая положение Соколовского (1931), что окраска семени и окраска крылышка — независимые друг от друга явления, Симак и Густавссон (Simak, Gustafsson, 1954) установили, что эти признаки в значительной степени зависят от окружающей среды. Они установили также, что окраска крылышка вызвана специальными тельцами («spezialkörper») в клетках крылышка, которые увеличиваются в числе и размере при благоприятном климате и хорошей спелости.

Сильная изменчивость цвета семян даже в пределах одной популяции побудила исследователей определять в смеси наличие семян разных цветов в процентном отношении. Так, А. П. Тольский (1927) установил, что среди семян из Бузулукского бора было черных 60—70 и светлых 30—40%. А. Г. Марченко (1912) для юга Украины выявил черных семян 45, бурых 38 и белых 17%. В. П. Разумов (1940) для Брянского лесного массива определил: черных 50, бурых 40 и белых 10%. Куяла (Kujala, 1927) в Финляндии установил участие белых семян 6,7, желтых — 25,4 и черных 67,9%. Он же для семян из Венгрии определил соотношение по цвету: белых 13,9, желтых 28,6 и черных 57,5%.

<sup>1</sup> Ширазав (Shirasawa, 1915) наблюдал, что семена *Pinus thunbergii* у молодых деревьев светлее, чем у старых.



Этот же признак и его изменчивость изучал Кухарский (Kucharski, 1927) для семян сосны из Литвы в связи с формой шишки и нашел, что в шишках с гладкой формой чешуи (*f. plana*) светлых семян было 31,55 и темных 68,45 %; в шишках с бугроватыми чешуями (*f. gibba*) светлых семян было 35,73 и темных 64,27 %.

Т. П. Некрасова (1960) определила в популяциях сосны северной лесостепи Западной Сибири участие деревьев с различной окраской семян: с черными семенами 64,8, коричневыми разных оттенков 8,2, бурыми разных оттенков 16,2 и оранжевыми (светлыми) 10,8 %.

Так же, как размеры и цвет семян, варьируют размеры и окраска крылышек. Длина крылышка в среднем 15—20 мм; оно в два-три раза длиннее семени (Sowerby, 1868; Gilbert-Carter, 1936; Bentham, Hooker, 1945; Clapham и др., 1952; Dallimore, Jackson, 1954).

Изменчивы и формы крылышек, разнообразие которых часто сводят в три группы: нормальное короткое, широкое и узкое длинное (Büsgen, Münch, Thomson, 1929; Sylven, 1916).

Стивен и Карлайл (1959), изучая этот признак для сосны в Шотландии установили, что форма крылышка меняется даже в пределах одной шишки: к основанию шишки крылышко короче и уже, в верхней части ее — длиннее и уже. Форму крылышка они определяли отношением длины к ширине и изменчивость этого коэффициента так же, как и Силвен (1916), свели в три класса: длинное крылышко — если отношение его длины к ширине более чем 3,8; нормальное — 3,1—3,8; широкое — менее чем 3,1. Эти авторы показали также, что отношение длины крылышка к ширине характерно для каждого дерева, но не изменяется в связи с положением шишки в кроне и мало изменяется в течение вегетационного периода, во время роста и созревания шишки. Для популяций сосны в Шотландии было определено в среднем, что деревья, которым свойственно длинное крылышко, составили 4,2; с нормальным крылышком 83,6; с широким 12,2 %.

На рис. 7 (см. стр. 13) приведено разнообразие форм и окраски семенных крылышек сосны обыкновенной в СССР.

Окраска крылышка сильно изменчива: желтоватая (yellowish), красноватая (reddish), красно-коричневая (red-brown) и серовато-фиолетовая (greyish violet) (Gilchrist, 1871; Schott, 1907; Hickel, 1911; Sylven, 1916; Rubner, 1934).

Крылышко часто имеет темные или светлые продольные полосы (Sylven, 1916; Seitz, 1927; Simak, Gustafsson, 1954). Для лесов Швеции имеются указания, что желтовато-красно-коричневая окраска крылышка семени преобладает на севере, а фиолетово-коричневая — на юге. Разнообразие окраски крылышка для семян сосны в Польше изучал С. Соколовский (1931), который рассматривал этот признак в связи с окраской семени. О результатах его исследований в этой области будет сказано немного ниже.

Стивен и Карлайл (1959) для сосны в Шотландии все разнообразие по окраске крылышка свели в четыре группы: крылышко от палево-коричневого до желто-коричневого (pale-brown, yellow-brown), от бурого до коричневого (buff-brown), розово-коричневое, фиолетово-коричневое или красновато-коричневое (pink-brown, violet-brown или russet) и темно-коричневое или темно-красно-коричневое (dark-brown, dark-red-brown). Точно так же и по наличию полосок на крылышках последние распределялись на три группы: крылышки с хорошо выраженными полосками — если темные полосы более чем 0,25 мм ширины, слабополосатые — если темные полосы имеются, но они менее чем 0,25 мм ширины и крылышки без полос, когда темные или светлые полосы отсутствуют.

Эти два признака в насаждениях сосны в Шотландии составили в процентном отношении: деревьев с палево-коричневыми крылышками 16,6,

коричневыми 27,3, красновато-коричневыми 35,5 и темно-коричневыми 18,6%. Точно так же с крылышками полосатыми 21,2, слабополосатыми 39,3 и с крылышками без полосок 39,5%.

Соколовский (1934) семена сосны в Польше по признаку их окраски и окраски крылышка разделил на четыре класса, участие каждого из них в популяциях было определено в процентах; крылышки темные: семена темные 52,1, семена светлые 28,8; крылышки светлые: семена темные 15,5; семена светлые 3,6.

Исходя из этого Соколовский делает заключение, что темная окраска семени и крылышка — доминирующий признак; далее он условно допускает, что первоначально существовали две разновидности сосны: одна с крылышками и семенами темноокрашенными, другая со светлоокрашенными. Однако в нашем представлении названные два признака, так же, как и другие признаки, являются свидетельством сильно выраженного полиморфизма сосны обыкновенной.

Проведенные нами исследования в СССР изменчивости веса семян, их окраски и окраски крылышек в значительной степени пополняют накопленный материал по этому вопросу и расширяют наши представления. Прежде всего посмотрим изменчивость веса семян в узких границах одного климатического района, но в разных типах леса. Данные для Брянского лесхоза приводятся в табл. 26. Эти данные хорошо иллюстрируют влияние условий местообитаний на средний вес семян: в наиболее производительных типах леса — сосняке липовом и сосняке лещиновом — вес семян в полтора раза выше такового в типе леса менее производительном — сосняке сфагновом. Положительное влияние на увеличение веса семян оказала также осушка сосняка сфагнового.

Наибольший интерес для нас представляет изменчивость веса семян сосны в связи с географической широтой. Этот признак изучался с учетом цвета семян. Данные приведены в табл. 27. Они подтверждают давно отмеченное явление, получившее отражение в литературе, что наибольшим весом обладают семена южных широт и наименьшим — северных. В популяциях юга Европейской части СССР (Кавказ) средний вес семян в два раза выше, чем в популяциях северных (Карельская АССР). Средний вес семян из популяций между указанными двумя пунктами занимает среднее положение. Эта общая закономерность изменчивости веса семян в связи с географической широтой и долготой сохраняется и для семян популяций Азиатской части СССР. Однако в пределах Азиатской части по весу семян выделяются популяции ленточных боров Алтайского края и островных боров Западного Казахстана (48—52° с. ш. и 72—78° в. д): вес семян достигает максимальной величины в пределах всего ареала сосны в Евразии. 1000 шт. семян здесь весит 9—10 г и нередко даже 12 г. Поскольку признак — вес семян — в сосняках на юге ареала в Азиатской части очень характерен, приводим изменчивость его в табл. 28, данные которой наглядно говорят о том, что вес семян сосны в этой части ареала — признак очень устойчивый.

Наряду с высоким весом семян в двух районах, приведенных в табл. 28, обращает внимание также двухвершинная кривая изменчивости веса семян, что свидетельствует о наличии в популяции этих районов двух форм, отличающихся весом семян.

Участие в составе популяций сосны деревьев с разной окраской семян, а также и изменчивость среднего веса семян показаны на рис. 21. В популяциях сосны, как видно из этих данных, явно преобладают деревья с семенами черной окраски, затем коричневой и пестрой; деревьев с семенами желтыми и белыми сравнительно мало, их число редко превышает 10—20%, в некоторых районах их нет совершенно. Заметно увеличивается доля участия в составе популяций Азиатской части СССР деревьев с семенами желтыми и цвета беж.

Таблица 26

Вес 1000 шт. полнотернистых семян в разных типах леса  
(Брянский лесхоз)

| Сосняк                  | Вес 1000 шт. полнотернистых<br>семян, г |       |         |
|-------------------------|-----------------------------------------|-------|---------|
|                         | повторность                             |       | Среднее |
|                         | 1-я                                     | 2-я   |         |
| Брусничный . . . . .    | 6,868                                   | 5,341 | 6,104   |
| Липовый . . . . .       | 7,867                                   | 9,404 | 8,635   |
| Лещиновыи . . . . .     | 8,018                                   | 7,010 | 7,514   |
| Черничныи . . . . .     | 6,411                                   | 6,619 | 6,530   |
| Долгомошныи . . . . .   | 4,451                                   | 5,840 | 5,145   |
| Сфагновыи, до осушки .  | 5,572                                   | 4,997 | 5,284   |
| Сфагновыи, после осушки | 6,187                                   | 7,877 | 7,032   |

Таблица 27

Изменчивость среднего веса семян и их окраски в разных частях ареала  
сосны обыкновенной

| Географические<br>координаты в ° |                  | Вес 1000 шт. семян разной окраски, г |     |                 |        |         | Средний вес<br>1000 шт.<br>семян, г |
|----------------------------------|------------------|--------------------------------------|-----|-----------------|--------|---------|-------------------------------------|
| сев. широта                      | вост.<br>долгота | желтые                               | беж | корич-<br>невые | черные | пестрые |                                     |

## Европейская часть СССР

|       |       |      |      |      |      |      |      |
|-------|-------|------|------|------|------|------|------|
| 40—44 | 42—48 | —    | 9,79 | 9,08 | 8,93 | 9,13 | 9,23 |
| 48—52 | 30—36 | —    | 6,67 | 6,48 | 7,02 | —    | 6,72 |
| 48—52 | 36—42 | —    | 6,49 | 6,27 | 7,09 | 6,10 | 6,49 |
| 52—56 | 30—36 | —    | 7,06 | 6,60 | 6,98 | 7,12 | 6,94 |
| 52—56 | 54—60 | 5,46 | 5,83 | 5,39 | 5,98 | 5,89 | 5,71 |
| 56—60 | 24—30 | 5,80 | 5,26 | 5,34 | 5,87 | 5,61 | 5,58 |
| 56—60 | 30—36 | 5,71 | 5,85 | —    | 5,54 | —    | 5,70 |
| 56—60 | 36—42 | —    | 5,22 | 5,27 | 6,02 | —    | 5,50 |
| 56—60 | 42—48 | —    | 4,83 | 5,21 | 4,84 | —    | 4,96 |
| 56—60 | 48—54 | 6,14 | 6,05 | 5,61 | 5,78 | 6,07 | 6,00 |
| 56—60 | 54—60 | 5,18 | —    | 5,60 | 5,85 | —    | 5,52 |
| 60—64 | 30—36 | —    | —    | 4,30 | 4,78 | —    | 4,54 |
| 60—64 | 36—42 | —    | 5,31 | 5,58 | 5,84 | —    | 5,58 |
| 60—64 | 42—48 | —    | 5,12 | 4,25 | 5,77 | —    | 5,04 |

## Азиатская часть СССР

|       |         |      |      |       |       |      |       |
|-------|---------|------|------|-------|-------|------|-------|
| 48—52 | 66—72   | —    | —    | 6,40  | 6,87  | 2,94 | 6,64  |
| 48—52 | 78—84   | 8,00 | 6,46 | 7,60  | 8,54  | —    | 7,60  |
| 48—52 | 84—90   | 5,99 | 5,19 | —     | 6,48  | —    | 5,89  |
| 48—52 | 102—108 | —    | —    | 6,21  | 6,72  | —    | 6,46  |
| 52—56 | 60—66   | 7,19 | 5,34 | 6,26  | 6,97  | —    | 6,44  |
| 52—56 | 60—72   | 8,65 | 7,68 | 7,88  | 7,98  | —    | 8,02  |
| 52—56 | 72—78   | 9,91 | 9,82 | 10,48 | 10,28 | —    | 10,12 |
| 52—56 | 78—84   | 6,38 | 6,06 | 6,29  | 6,53  | —    | 6,32  |
| 52—56 | 90—96   | 6,55 | 5,07 | 6,38  | 6,55  | —    | 6,14  |
| 56—60 | 60—66   | 6,02 | 6,14 | 5,73  | 5,66  | 6,14 | 6,00  |
| 56—60 | 66—72   | 5,92 | 6,00 | 5,58  | 5,65  | 6,02 | 5,83  |
| 56—60 | 90—96   | 4,63 | 4,25 | 5,34  | 5,35  | —    | 4,89  |



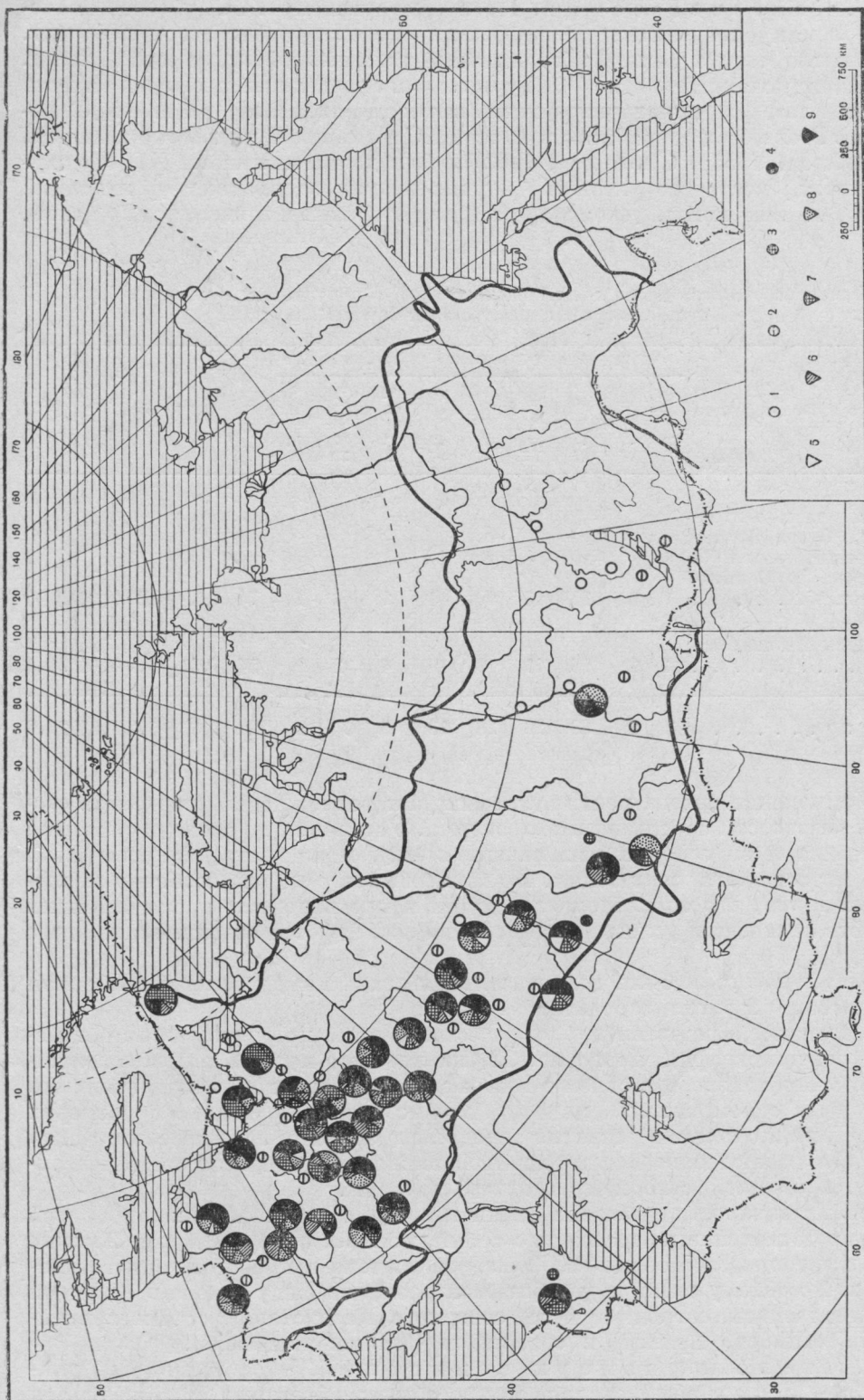


Рис. 21. Изменчивость встречаемости цвета и веса 1000 лет. семян сосны обыкновенной.

Вес семян (в г): 1 — менее 4 — 5; 2 — 6 — 7; 3 — 8 — 9; 4 — 10 — 11 и более. Цвет семян: 5 — желтые; 6 — бежевые; 7 — коричневые; 8 — пестрые; 9 — черные



6. Качество семян. По существующему ГОСТу (1956) качество семян определяется следующими показателями: весом 1000 шт. абсолютно чистых семян, абсолютной и технической всхожестью семян.

Наряду с принятыми по ГОСТу методами определения посевных качеств семян лесных пород надежным методом является рентгенодиагностика. Этот метод разработан в Швеции Симаком и Густавссоном (Simak, Gustafsson, 1953; Gustafsson, 1962) и был доложен ими на XII Международном конгрессе лесных научно-исследовательских организаций в 1956 г. как метод, рекомендуемый для научных и практических целей.

Т а б л и ц а 28

Изменчивость веса семян сосны обыкновенной в популяциях ленточных боров Алтайского края и островных боров Казахстана

| Место взятия образцов                                                                 | Число случаев с весом 1000 шт. семян, г |         |         |         |         |          |           |           |           | Сумма | M + m     | σ    | C     |
|---------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------|---------|---------|---------|---------|----------|-----------|-----------|-----------|-------|-----------|------|-------|
|                                                                                       | 4,1—5,0                                 | 5,1—6,0 | 6,1—7,0 | 7,1—8,0 | 8,1—9,0 | 9,1—10,0 | 10,1—11,0 | 11,1—12,0 | 12,1—13,0 |       |           |      |       |
| Южная часть ленточных боров Алтайского края, от Рубцовска до Семипалатинска . . . . . | 0                                       | 6       | 23      | 15      | 19      | 4        | 1         | 4         | 2         | 74    | 7,78±0,20 | 1,64 | 21,00 |
| Островные боры Западного Казахстана . . . . .                                         | 2                                       | 2       | 15      | 11      | 9       | 9        | 4         | 2         | 0         | 54    | 7,91±0,2  | 1,64 | 20,5  |
| В с е г о . . . . .                                                                   | 2                                       | 8       | 38      | 26      | 28      | 13       | 5         | 6         | 2         | 128   | 7,83±0,2  | 1,63 | 21,0  |

Применение метода рентгенографии дает возможность определить степень развитости зародыша и эндосперма. Установив по степени развития зародыша и эндосперма тип партии семян, можно заранее установить процент всхожести этих семян. Но ценность этого метода особенно заключается в том, что он позволяет подойти к предвидению наследственных свойств семян, при условии, если семена исследуются отдельно с каждого дерева.

Этими работами была доказана явная связь между всхожестью семян и классом развития зародыша.

Наглядное представление о качестве семян, при использовании метода рентгенографии, дает рис. 22, на котором хорошо видна изменчивость этого признака в связи с географической широтой. Рентгеноснимки сделаны в одном масштабе; по ним можно судить не только о размерах семени, но и о степени развития зародыша и эндосперма. Особенно резкая разница наблюдается между крайней южной (Семипалатинск и Казахстан), и крайней северной (Апатиты) точками.

Об изменчивости размеров семян в связи с географической широтой дает представление не только вес семян, но и их объем. На рис. 23 одно и то же количество семян (1000 шт.) заключено в пробирки одного диаметра. По объему семян видна большая разница между семенами южными (Семипалатинск, островные боры северного Казахстана), средневропейскими (Тамбов, Брянск) и северными (Мурманская обл.).

7. Число и размеры семян долей. Число семядолей длиной 20—25 мм у обыкновенной сосны обычно варьирует от 5 до 6; они изогнуты и треугольной формы в поперечном сечении (Borthwick, 1906; Nickel, 1911). Предел изменчивости установлен от 3 до 10 (Tubeuf, 1891;

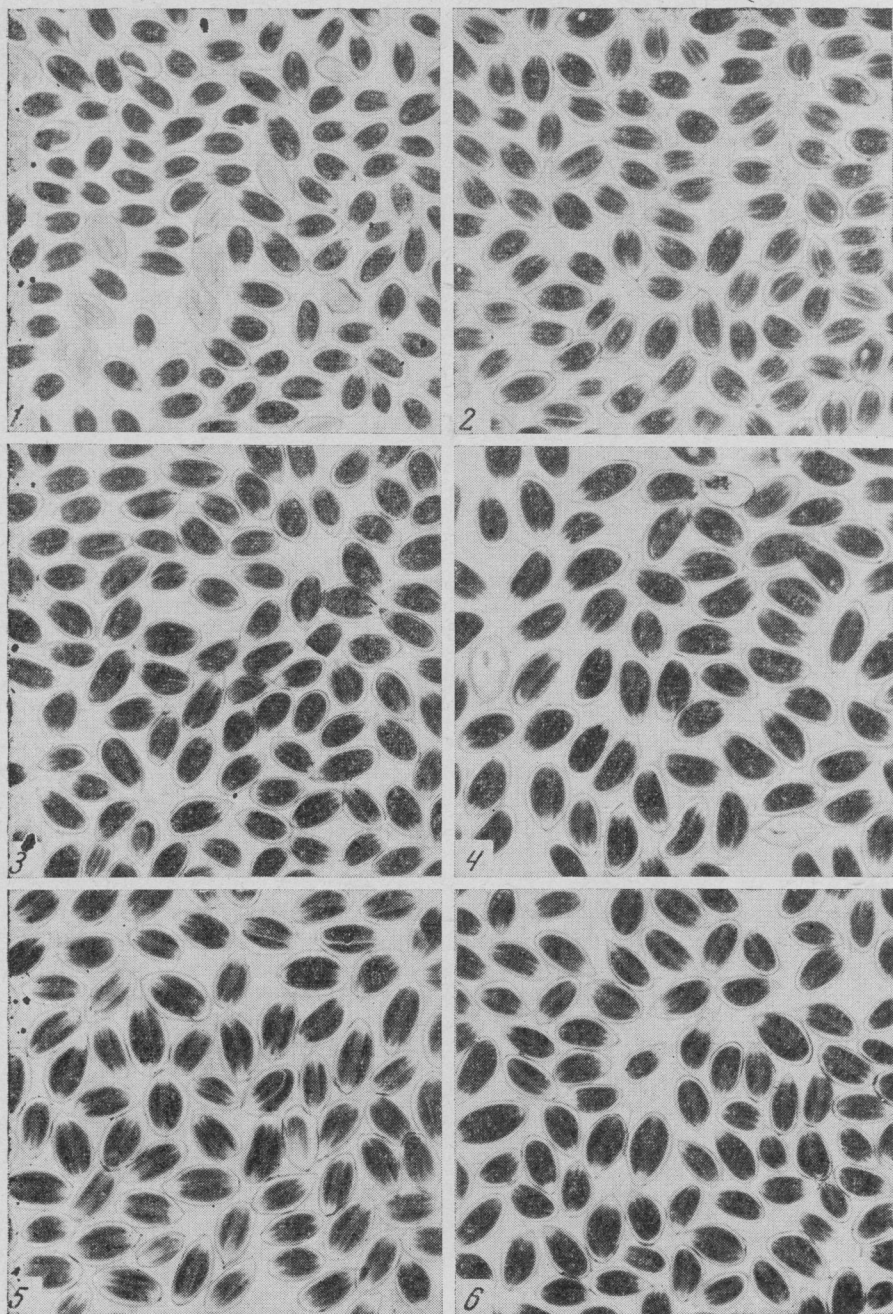


Рис. 22. Изменчивость степени развития эндосперма и зародыша сосны обыкновенной из разных районов СССР

1 — Мурманская обл., Апатиты; 2 — Тамбовская обл., Моршанск; 3 — Мордовская АССР; 4 — Кавказ; 5 — Казахская ССР, Долонский лесхоз; 6 — Минусинск. В одном масштабе.

Рентгенография М. А. Щербаковой

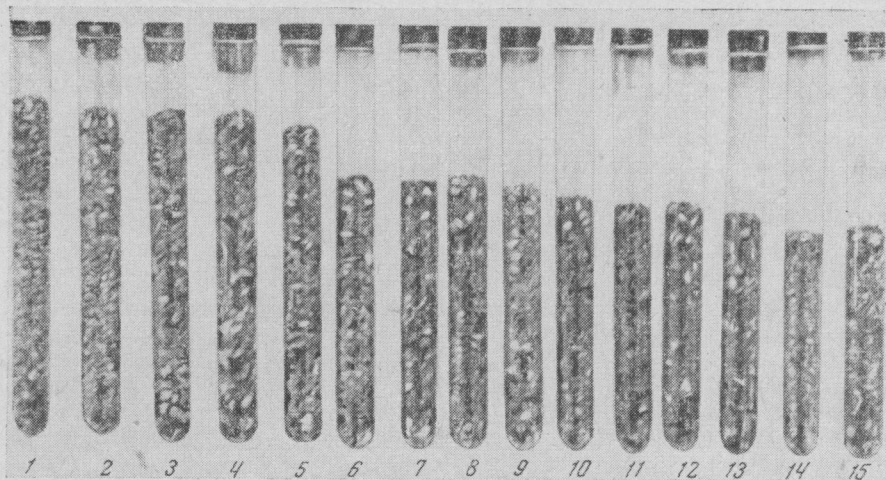


Рис. 23. Объем 1000 шт. семян сосны обыкновенной из разных районов СССР

Семипалатинская обл.: 1 — Бельгагачский лесхоз; 2 — Долонский лесхоз; 3 — Ново-Шульбинский лесхоз; 4 — Бегеневский лесхоз; 5 — Долонский лесхоз; 6 — Кавказ, Боржомский лесхоз; 7 — Казахская ССР, Алексеевский лесхоз; 8 — Брянская обл., опытный лесхоз; 9 — Брянская обл., Жуковский лесхоз; 10 — Тамбовская обл., Моршанский лесхоз; 11 — Казахская ССР, Красноборский лесхоз; 12 — Красноярский край, Мицусинский лесхоз; 13—15 — Мурманская обл., Апатиты из разных популяций

Danglard, 1892; Bortwick, 1906; Nickel, 1911; Groom, 1919; Boureau, 1938; Butts, Buchholz, 1940). Было установлено, что число и длина семядолей были меньше на севере Швеции, чем на юге (Holmerz, 1888): среднее число на севере Швеции было 4—5 и колебалось от 3 до 6, а на юге — 5—6 и изменялось от 4 до 7; средняя длина их на севере была 10 мм (6—17) и на юге длина семядолей доходила до 26 мм. В Шотландии среднее число семядолей было 5,1, с пределом изменчивости в ту и другую сторону 0,4, и средняя длина их 19,2 мм с колебаниями 2,0 мм.

Среднее число семядолей в географических посевах под Москвой было 5—6, с крайними вариантами от 4 до 8. Наименьшее число семядолей было в образцах из Мурманской обл. и севера Архангельской обл.



## ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Весьма важно изучение изменчивости эколого-физиологических особенностей вида в различных частях его ареала. Нами были изучены продолжительность жизни хвои, жирность семян, сезонная изменчивость количества хлорофилла, рост сосны с учетом фотосинтеза и транспирации. Рассмотрим изменчивость всех этих признаков для сосны различного географического происхождения.

### ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ХВОИ

Продолжительность жизни хвои сосны обыкновенной — важный диагностический признак, хотя ему до сих пор ботаниками и лесоводами не уделялось достаточного внимания. Причина этого кроется, видимо, в том, что этот физиологический признак очень изменчив, при этом изменчивость его зависит от многих причин, и прежде всего от весьма переменных внешних условий.

Детальных и систематических исследований о предельном возрасте хвои сосны обыкновенной не проводилось. В учебниках по лесоводству, составленных преимущественно по материалам о лесах на европейской территории СССР, и отдельных ботанических статьях имеются лишь общие указания о продолжительности жизни хвои сосны обыкновенной, или же они имеют чисто региональный характер. Буркгард (1876) предельным возрастом жизни хвои сосны в Западной Европе считает три года. Г. Ф. Морозов (1924) указывает, что хвоя сосны живет до двух-трех лет. М. Е. Ткаченко (1952) недолговечность хвои сосны (три-четыре года) считает признаком ее большой требовательности к свету. Но наряду с этими общими указаниями начинают появляться сведения, что в некоторых географических районах продолжительность жизни хвои сосны обыкновенной значительно больше трех-четырех лет.

М. М. Ильин и П. Н. Овчинников (1942) и И. А. Крупеников (1947) указывают, что хвоя сосны обыкновенной в Кокчетавских борах Западного Казахстана в условиях резко континентального сухого климата не опадает в течение пяти-шести лет.

Точно так же и у «солончаковой» сосны в Наурзумском бору хвоя живет пять-шесть лет (Крупеников, 1947). На предельный возраст хвои сосны в ленточных борах до семи-девяти лет нами уже указывалось (1958).

С. В. Алексеев и А. А. Молчанов (1954) для сосны Архангельской обл. указывают на средний возраст хвои в шесть лет, т. е. почти в два раза больше, чем для средних областей СССР. В горных лесах Забайкалья хвоя сосны живет семь — девять лет (Лихачев, 1962).



Продолжительность жизни хвой на Кольском полуострове достигает семи лет (Нестерчук, 1931), причем этому признаку придается диагностическое значение («Флора Северного края», 1934—1936; «Флора Мурманской обл.», 1953).

На широкую изменчивость срока, в течение которого хвоя держится на побегах сосны, указывали многие исследователи.

Одни из них объясняли изменчивость этого признака в пределах кроны одного дерева различными условиями освещения и питания побега, другие — условиями местообитания, третьи — результатом географической изменчивости. А. А. Молчанов (1952) на массовом экспериментальном материале установил, что с повышением возраста древостоя увеличивается долговечность хвой: в зоне смешанных лесов в древостоях 11-летнего возраста хвоя сохраняется до четырех лет, а в 150-летних — даже до пяти лет. На большую продолжительность жизни хвой на побегах слабоборастущих или на побегах с пыльниковыми «соцветиями», иногда до девяти лет, указывали Бортвик (Borthwick, 1906), Сильвен (1916), Бюсен, Мюнх и Томсон (Büsgen, E. Münch, T. Thomson, 1929). В то время как хвоя на севере Швеции не опадает в течение четырех — девяти лет, на юге она держится только три года — шесть лет (Holmerz, Ortenblad, 1888; Sylven, 1916). При перенесении сосны из одного района в другой сохраняется первоначальная продолжительность жизни хвой в годы, по погодным условиям близкие к таковым на родине (Zederbauer, 1908. 1912). Эти данные свидетельствуют о том, что признак — продолжительность жизни хвой — наследственный, хотя и сильно меняющийся в связи с изменением внешних условий (Steven, Carlisle, 1959).

Стивен и Карлайл (1959) исследовали изменчивость продолжительности жизни хвой сосны в Шотландии на большом материале, позволяющем его статистическую обработку. Они установили также изменчивость этого признака для различных естественноисторических районов Шотландии, разную степень участия в популяциях деревьев с различной долговечностью хвой, а также и связь этого признака с географической широтой. Так, для северных районов Шотландии ( $58^{\circ}$  с. ш. и  $4-5^{\circ}$  з. д.) из 190 деревьев было: с хвоей двух лет — 13,4%; трех лет — 76,9 и четырех лет — 9,7%, т. е. по мере продвижения на север число деревьев с большим возрастом хвой увеличивается. В среднем для всей Шотландии хвоя сосны не опадает три-четыре года с колебаниями от двух до пяти лет.

Уже краткий обзор литературных данных указывает, что изменчивость продолжительности жизни хвой сосны сопряжена не только с положением побега в кроне и возрастом дерева, но и с определенными географическими областями. Эта особенность хорошо заметна при длительных маршрутных экспедиционных исследованиях.

Для детального изучения вопроса, помимо личных экспедиционных поездок, нами был использован еще анкетный способ получения сведений с мест о продолжительности жизни хвой.

К методике сбора сведений о продолжительности возраста жизни хвой следует сделать несколько замечаний. Напомним, что пара хвоинок сосны обыкновенной представляет собой укороченный побег, или брахибласт, с расположенной в основании его почкой. С опадением хвой происходит отмирание и почки. Вызвать рост почки очень легко: стоит удалить верхушечную почку побега весной, как сейчас же начинается развитие расположенных ниже почек укороченных побегов, которые становятся хорошо видными невооруженным глазом. Из этих почек развивается пучок хвой.

Нормальное опадение хвой происходит осенью, в половине или конце сентября. Поэтому зимой число покрытых хвоей междоузлий нормально меньше, чем летом, на один год, так как осенью опадает хвоя старшего возраста. Если подсчет числа покрытых хвоей междоузлий производится

после опадения хвои, поздно осенью или зимой, то к числу лет продолжительности жизни хвои следует прибавлять еще один год. С учетом этих соображений нами обрабатывались анкетные данные, полученные с мест.

Степень участия в популяциях сосны деревьев с различной продолжительностью жизни хвои иллюстрирует рис. 24. Он убедительно свидетельствует, что в распределении сосны по признаку продолжительности жизни хвои наблюдается определенная последовательность. Так, соснам Европейской равнины свойственна наименьшая продолжительность жизни хвои, редко превышающая четыре года, в то время как сосны севера и Сибири имеют наибольшую продолжительность жизни хвои, часто достигающую восьми и девяти лет. Эта закономерность резко бросается в глаза при движении с запада на восток и совершенно не наблюдается в меридиональном направлении, с юга на север. Если мы попытаемся установить границу между районами, в которых произрастает сосна с предельным возрастом жизни хвои три-четыре года и семь-восемь (девять) лет, то можно видеть, что она идет с северо-запада на юго-восток, на Колыском полуострове совпадая с границей *Pinus silvestris* L. ssp. *lapponica* Fries, по побережью Белого моря, южнее Архангельска по 63° с. ш., дальше идет на Пермь, пересекает Урал севернее Свердловска на Курган, откуда идет на юго-восток до южной границы естественного ареала сосны. На восток от этой линии сосне свойственна продолжительность жизни хвои свыше пяти лет и даже до восьми-девяти лет. Сюда входят все островные боры Северного Казахстана и сосняки Сибири.

Нетрудно заметить, что проведенная нами граница имеет то же меридиональное направление, как и границы между *Picea excelsa* — *P. obovata* и западные границы *Pinus sibirica*, *Larix sukaczewii*, *Abies sibirica*. Границы этих древесных пород также нанесены на карту (рис. 24) и хорошо подтверждают это положение.

Причины совпадения меридионального направления современных западных границ главных лесообразующих древесных пород надо искать в особенностях расселения этих пород в послеледниковый период. Совершенно ясно, что пути расселения всех названных древесных пород были общими. По мере освобождения территории от льда и воды (Западно-Сибирская и Тургайская низменности), древесные породы занимали территорию в соответствии с их экологическими особенностями.

Сосна обыкновенная не представляла в данном случае исключения. Ареал сосны так же, как и ареал ели, пихты, лиственницы, кедра и других древесных пород (и, конечно, некоторых видов травянистых растений), был разобщен в конце третичного периода. Сосна так же, как и другие древесные породы, будучи разобщена на длительный период, изменилась генетически. Разная продолжительность жизни хвои сосны, произрастающей на Европейской равнине и на севере и в Сибири, является только одним из многих признаков, отличающих эти сосны. Отличия между западной и условно восточной сосной проявляются и в ряде других признаков, о которых частично уже сказано выше и еще будет сказано в дальнейшем. Безусловно, имеются и другие отличия между этими географическими формами, которые остаются еще неизученными.

На границе между областями распространения сосны, хвоя на которой живет до трех-четырех лет, и сосны с хвоей до возраста восьми-девяти лет, мы имеем как бы переходную полосу, аналогично полосе между елью европейской и елью сибирской (рис. 24). Такая же переходная полоса наблюдается и в ленточных борах Алтайского края примерно в районе Сростинского лесхоза. Возможно, эта переходная полоса является результатом скрещивания между условно западной и восточной соснами.

Суммируя данные по возрасту жизни хвои для Европейской равнины, Сибири и островных южных боров, можно построить кривые, наглядно

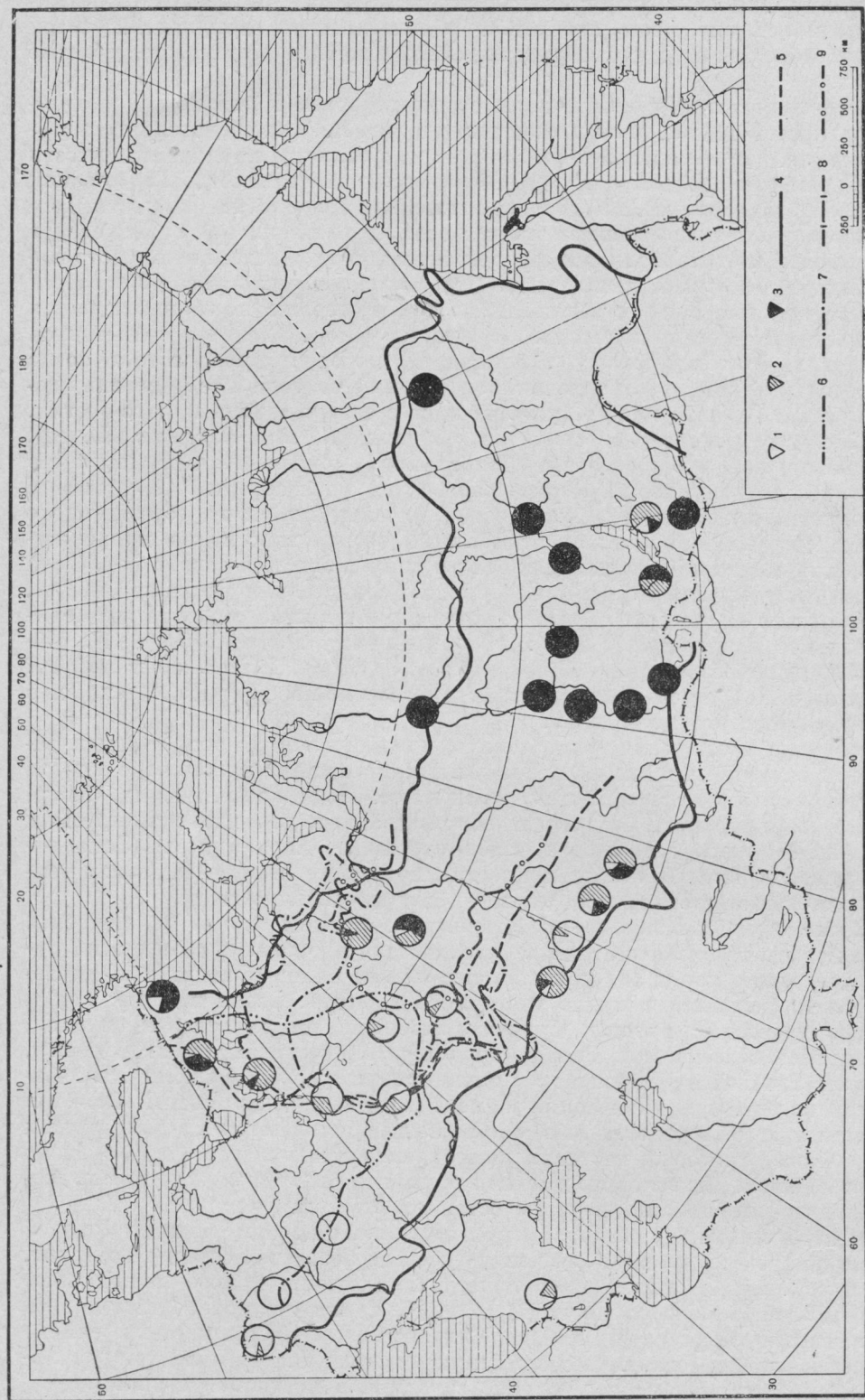


Рис. 24. Изменчивость встречаемости продолжительности жизни хвой сосны обыкновенной

1 — 2-3 года; 2 — 4-5 лет; 3 — 6-7 лет и более. Западные границы ареалов: 4 — сосна обыкновенная; 5 — ель европейская; 6 — ель сибирская; 7 — лиственница Сукачева; 8 — пихта сибирская; 9 — кедр сибирский



показывающие резкие различия в пределах изменчивости продолжительности жизни хвой (рис. 25).

Мы уже говорили выше, что продолжительность жизни хвой сосны зависит от многих факторов. При изучении этого признака необходимо уметь определить, опадает ли хвоя преждевременно в силу каких-либо случайных причин (повреждения насекомыми, грибные болезни, отклоняющиеся от средней нормы условия погоды и т. п.), или опадение ее естественно. Большое различие в продолжительности жизни хвой сосны, растущей на западе, и сосны, растущей на востоке, в рассматриваемом нами случае есть явление наследственного порядка. Доказательством этого служит устойчивость этого признака независимо от условий местобитания в пределах ареала, примеры чему приведены в табл. 29.

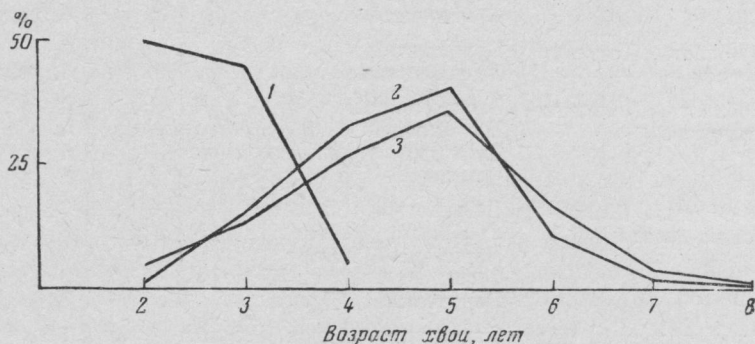


Рис. 25. Изменчивость продолжительности жизни хвой в разных районах СССР

1 — Львовская, Волынская, Брянская, Кировская, Костромская области;  
2 — Бурятская АССР; 3 — Павлодарская, Целиноградская, Кустанайская области

Из приведенных в табл. 29 данных ясно следует, что возраст хвой сосны, произрастающей на западе, и сосны, произрастающей на востоке, устойчив и не изменяется ни от возраста дерева, ни от условий местобитания. Возраст хвой сосны, произрастающей в Польше, на Карпатах, на Европейской равнине не превышает трех-четырёх лет, тогда как возраст хвой сосны в бассейне Енисея на протяжении 3000 км с юга на север, несмотря на резкое изменение условий местобитания, остается высоким и достигает предельной величины восемь-девять лет.

Все это свидетельствует о том, что продолжительность жизни хвой на сосне — в данном случае признак генотипический, а не фенотипический.

О генотипическом характере признака продолжительности жизни хвой сосны обыкновенной говорят и следующие соображения. Область, занятая сосной с длительным периодом жизни хвой, весьма различна по своим физико-географическим условиям. Она простирается от южной границы ареала в СССР (49° с. ш.) до северной его границы (выше северного полярного круга, местами до 70° с. ш.), пересекая таким образом степную зону (Кулундинские, Агинские, Минусинские степи, Западный Казахстан), лесную зону и лесотундру. На всем этом протяжении, несмотря на резкие изменения физико-географических условий, определяющих границы перечисленных зон, продолжительность жизни хвой сосны, произрастающей в них, остается очень высокой, до шести-семи, и даже выше, до девяти лет.

Это же самое можно сказать и о сосне с коротким периодом жизни хвой, т. е. о сосне, занимающей территорию Европейской части СССР. От Карпат и Кавказа на юге и почти до северного полярного круга и от западной границы ареала сосны до 60° в. д., несмотря на изменение физико-геогра-



**Изменчивость продолжительности жизни хвой сосны в зависимости  
от возраста и типа леса**

| Место взятия образца                              | Сосняк                         | Предельный возраст<br>жизни хвой, лет |
|---------------------------------------------------|--------------------------------|---------------------------------------|
| Костромская область, лесхоз<br>Шарьинский         | Черничный                      | 4                                     |
|                                                   | Брусничный                     | 4                                     |
|                                                   | Вересковый                     | 3                                     |
| Кировская область, Омутнин-<br>ский лесхоз        | Долгомошный                    | 4                                     |
|                                                   | Черничный                      | 4                                     |
|                                                   | Брусничный                     | 4, редко 5                            |
| Кировская область, Котельни-<br>ческий лесхоз     | Брусничный                     | 3                                     |
|                                                   | Липайниковый                   | 3, редко 4                            |
| Пермская область, Полозний-<br>ское лесничество   | Зеленомошный                   | 4                                     |
|                                                   | Брусничный                     | 4                                     |
|                                                   | Сложный с подростом из<br>липы | 4                                     |
| Львовская область, Ивано-<br>Франковский лесхоз   | Лещиновый, 95 лет              | 3                                     |
|                                                   | Грабовый, 16 лет               | 3                                     |
|                                                   | Черничный, 60 лет              | 3                                     |
|                                                   | Сосна по болоту, 85 лет        | 3                                     |
|                                                   | Вересковый, 25 лет             | 3                                     |
| Павлодарская область, Чал-<br>дайский лесхоз      | Сухой пологих дон, 115 лет     | 7                                     |
|                                                   | Западный, 62 лет               | 7                                     |
| Целиноградская область, Сан-<br>дыктавский лесхоз | Пристенной                     | 9                                     |
| Красноярский край, Минусин-<br>ский лесхоз        | Остепненный                    | 6                                     |
|                                                   | Брусничный                     | 6                                     |
| То же, Красноярский лесхоз                        | Осоково-сфагновый              | 7                                     |
| То же, Енисейский лесхоз                          |                                | 5                                     |
| Тувинская АССР, Тандинский<br>лесхоз              | Остепненный, 100 лет           | 7, редко 8                            |
| Якутская АССР                                     | Брусничный, 100 лет            | 8, редко 9                            |

фических условий, предельный возраст жизни хвой сосны остается здесь коротким.

Захождение на Европейскую часть СССР сосны с длительным периодом жизни хвой сосны за пределы Урала, по 64° с. ш., безусловно, — результат расселения сосны с востока на запад в историческом прошлом. Таким именно путем шло расселение сосны восточного очага с юга на север и северо-запад. Такой путь расселения сосны определялся прежде всего физико-географическими условиями Евразии, освобождением территории от ледника (районы вечной мерзлоты), появлением песчаных аллювиальных образований (верховья рек Оби и Енисея).

Захождение сосны с длительным периодом жизни хвой с востока на запад по 64° с. ш. свидетельствует о том, что расселение сосны восточного очага опередило в данном случае расселение сосны западного очага. Объяснить это явление можно тем, что освобождение суши от ледника шло быстрее в указанном направлении, т. е. с юго-востока на северо-запад. Таяние толщ льда последнего оледенения задержалось на Европейской равнине, и эта толща явилась физической преградой для расселения сосны, а вместе с нею и других лесобразующих древесных пород с запада и юга на северо-восток. Это предположение подтверждается отчасти работами А. А. Земцова (1959а, б).

Закономерен вопрос, сохраняется ли признак — продолжительность жизни хвои — при культуре за границами естественного местообитания. Проследить это было возможно на тех же опытах по происхождению семян, на которых мы имели уже случай изучать анатомию хвои. В опытах по происхождению семян под Москвой были выращены культуры сосны из местообитаний, в которых хвоя держится шесть — восемь лет: из Мурманской обл., островных боров Северного Казахстана, Якутии, ленточных боров Алтайского края. До возраста 12 лет на сосне из всех перечисленных районов, как правило, хвоя держится один-два года, т. е. даже меньше, чем на аборигенной сосне. Теплая зима 1960 г. отразилась одинаково на соснах местных и инорайонных: культуры 12 лет весной полностью сбросили хвою, но не погибли. За вегетационный период 1961 г. хвоя в виде пучка развилась из перезимовавших почек, сменив хвою всех возрастов.

Наконец, еще одним доказательством, подтверждающим, что западная граница «сибирских» древесных пород не случайна, а находит свое объяснение в ледниковом периоде, являются пути перелета птиц (Промптов, 1941).

### СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИГМЕНТОВ ХВОИ

Одним из важных показателей изменчивости физиологических признаков сосны обыкновенной является содержание хлорофилла в хвое. Последнее меняется в связи с географическим происхождением объекта, сезонностью года, возрастом хвои и другими факторами.

Лесоводы и биологи давно подметили, что окраска хвои сосны обыкновенной заметно меняется по сезонам года. Впервые это было описано Энглером (1908), который указывал, что зимняя окраска хвои исчезает через 10—11 дней после перенесения сосен в вегетационный домик. Наиболее интенсивная зеленая окраска хвои наблюдается в летне-осенние месяцы, зимой и весной хвоя приобретает желтую окраску. В географических посевах сосны, выросшей в одинаковых условиях местообитания, окраска хвои по сезонам меняется в зависимости от происхождения семян. У сосен северного происхождения по сравнению с соснами южного зимой и ранней весной хвоя приобретает наиболее желтую окраску. Например, хвоя лапландской сосны (*P. silvestris* ssp. *lapponica*) весной имеет золотисто-желтую окраску, постепенно переходящую в зеленый цвет с наступлением теплых дней.

Изучая изменение окраски хвои сосны обыкновенной в зависимости от происхождения семян, Калела (Kalela, 1937) установил, что чем теплее и влажнее климат места происхождения семян, тем хвоя более темно-зеленая, более сине-зеленая и менее желто-зеленая.

Изменение окраски хвои наступает осенью раньше и происходит более интенсивно у сосен северного и континентального происхождения, чем у южных и приморских. Ланглет (Langlet, 1938, 1942) в опытах с происхождением семян (в Швеции) изучал причины зимнего изменения окраски хвои. Результаты его исследований показали, что, наряду с уменьшением содержания хлорофилла в хвое в осенне-зимний период, количество каротиноидов остается почти постоянным, почему частное от отношения хлорофилла к каротиноидам уменьшается. Кроме этого, Ланглет видит причину зимнего изменения окраски хвои еще и в том, что в ней появляются химически неопределенные желтые нерастворимые в эфире красящие вещества, а также происходит перемещение или расход хлоропластов. Все эти изменения у сосен северного происхождения проявляются значительно интенсивнее.

К аналогичным результатам пришел и Болдуин (Baldwin, 1955) на основании изучения осенне-зимней окраски хвои сосны обыкновенной в географических посадках Международного общества лесных исследова-

тельских организаций (IUFRO) в США, штате Нью-Гемпшир. Вопрос этот изучался в связи с тем, что сосна обыкновенная в США и Канаде используется в качестве «рождественного дерева», почему она должна иметь по возможности зеленую окраску. Болдуин (1955) установил, что и здесь, далеко за пределами границы ареала сосны, континентальные сосны Скандинавии, северной Германии, восточной Европы принимают зимой бледно-желтую окраску, в то время как приморские сосны Восточного моря и Атлантики, а также высокогорные сосны центральной Европы зимой сохраняют свою сине-зеленую окраску хвои.

Вопрос изменения окраски хвои по сезонам неоднократно изучался с различных точек зрения. Детальный разбор работ, проведенных в этом направлении, находим в статьях Герхольда (Gerhold, 1959), Т. Г. Чубаряна и Л. В. Кеворковой (1962).

Первоначально причину сезонной изменчивости окраски хвои сосны исследователи видели в недостатке некоторых питательных веществ. Но при этом возникает два вопроса: во-первых, почему изменение окраски хвои приурочено к зимнему периоду покоя, в то время как в летний период хвоя приобретает нормальный зеленый цвет, во-вторых, почему при географических посевах сосны в одних и тех же условиях сезонное изменение окраски тесно связано с географическим происхождением семян? Решение этих вопросов побудило перейти к экспериментальным работам.

Чтобы установить, какое влияние на сезонную изменчивость в окраске хвои сосны оказывают питательные вещества, Герхольд поставил специальные опыты. Были внесены питательные вещества — азот, калий, фосфор, медь, сера, кальций, железо, бор. Однако анализ полученных данных со всей убедительностью показал полное отсутствие зависимости между количеством питательных элементов и окраской хвои у сосны. Определение же количества хлорофилла «а» и «б» и каротиноидов в хвое сосны различного географического происхождения в летний и зимний периоды показало, что основной причиной пожелтения хвои в зимне-весенний период является уменьшение количества хлорофилла.

Изменение окраски хвои сосны обыкновенной в осенне-зимний период связано не только с наступлением низких осенних температур, но прежде всего является результатом фотопериодической реакции. Это хорошо показали Веттштейн-Вестерсхейм и Грюлл (Wettstein-Westersheim, Grül, 1954) в своих опытах по изучению фотопериодизма у рас сосны обыкновенной. Так, сосна, из местообитаний, расположенных на высоте 100 м над ур. моря, в условиях короткого (6 час.) дня не только прекратила свой рост в сентябре, но к этому времени ее хвоя приобрела зимнюю желтовато-зеленую окраску.

Л. Ф. Правдин и К. Г. Щербина (1961) провели определение количества хлорофилла в хвое сосны в географических культурах 10-летнего возраста в Серебряноборском опытном лесничестве под Москвой. В отличие от Герхольда, который брал средние образцы хвои для определения хлорофилла только два раза в год — в августе и феврале, нами брались образцы хвои в подавляющем большинстве случаев два раза в месяц, с марта 1958 по сентябрь 1959 г., с учетом ее возраста. Это дало возможность установить динамику изменения количества хлорофилла за год.

В качестве опытных объектов была взята сосна из пяти пунктов следующих областей:

|                       | с. ш.  | в. д.  |
|-----------------------|--------|--------|
| Московской . . . .    | 55°48' | 37°37' |
| Воронежской . . . .   | 51°05' | 41°42' |
| Рязанской . . . . .   | 55°00' | 39°30' |
| Архангельской . . . . | 61°23' | 35°00' |
| Кустанайской . . . .  | 51°30' | 64°25' |



Таким образом, семена сосны были взяты из северной части таежной лесной зоны, из подзоны хвойно-широколиственных лесов, из лесостепной и степной зон. Степень континентальности названных районов происхождения семян возрастает с северо-запада на юго-восток. Для определения хлорофилла срезались ветки с хвоей трех возрастов: трехлетней (1956 г.), двухлетней (1957 г.) и текущего 1958 г., с четвертой-пятой мутовок сверху, расположенных в южной части кроны. Хвоя текущего 1958 г. бралась в анализ с июня.

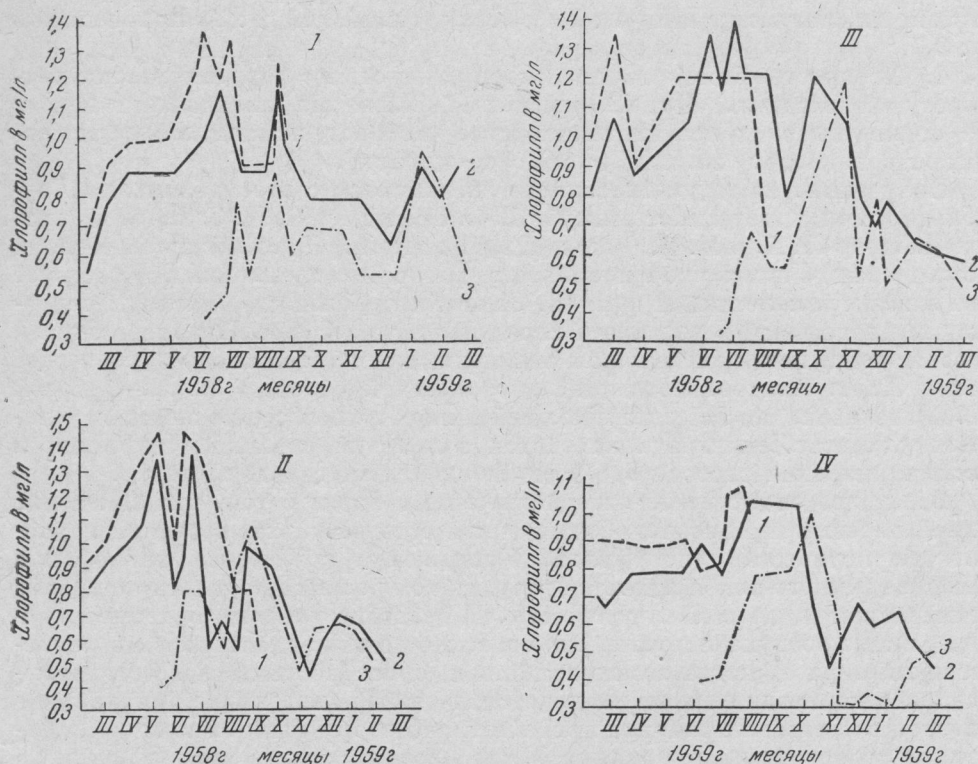


Рис. 26. Сезонная изменчивость количества хлорофилла в хвое десятилетней сосны обыкновенной разного географического происхождения, выращенной в Подмосковье

Семена: I — Московской обл.; II — Рязанской обл.; III — Воронежской обл.; IV — Архангельской обл., хвоя: 1 — трехлетняя; 2 — двухлетняя; 3 — текущего года

Результаты анализов представлены графически (рис. 26). Анализируя полученные данные по динамике количества хлорофилла в хвое сосен разного географического происхождения, но выросших в одинаковых условиях, можно сделать следующие выводы.

1. На количество хлорофилла в хвое оказывает большое влияние ее возраст. Независимо от географического происхождения семян, в хвое старшего возраста хлорофилла больше, чем в хвое более молодого возраста. Так, в хвое трехлетней (1956 г.) содержание хлорофилла резко увеличивается с весны к лету и превосходит в большинстве случаев количество хлорофилла в хвое двухлетней и текущего года. Уменьшение хлорофилла в трехлетней хвое наблюдается только в период ее опадения, но в этом случае хлорофилла в ней больше, чем в хвое текущего года.

2. Происхождение семян резко сказывается на сезонной изменчивости содержания хлорофилла в хвое сосны. Абсолютное содержание хлорофилла в хвое сосны северной (Архангельской обл.) для всех возрастов значительно ниже, чем в хвое центральных областей. Можно отметить



также, что и осенний опад хвои сосны Архангельской обл. начался раньше, чем у сосен других областей. Если максимальное количество хлорофилла в хвое сосны Московской обл. принять за 100%, то у сосны Архангельской обл. будет — 84, Кустанайской — 94%.

3. В динамике количества хлорофилла в хвое сосны наблюдается сезонная изменчивость. Наибольшее количество хлорофилла содержится в летние месяцы, наименьшее — в зимние. Различия в содержании хлорофилла между летним максимумом и зимним минимумом довольно большие: у сосны Московской обл. соотношение между зимним минимумом и летним максимумом равно 1 : 2, у сосны Рязанской 1 : 3, Воронежской 1 : 2,7.

4. Сезонность в содержании хлорофилла строго коррелируется с температурой воздуха. Летний максимум количества хлорофилла падает на период высоких летних температур, наоборот, зимний минимум совпадает с периодом зимних низких температур.

Полученные нами данные вполне согласуются с исследованиями Герхольда и не подтверждают выводов Штальфельта и Е. И. Захаровой (цит. по Иванову Л. А. и И. М. Орловой, 1931). Штальфельт на основании своих исследований считал, что в накоплении хлорофилла у хвойных существует два максимума: летний и зимний. Захарова наблюдала максимум содержания хлорофилла в декабре в хвое пятилетних сосен. Наиболее близок к объяснению истинной причины изменений количества хлорофилла в хвое сосны Л. А. Иванов. Последний в совместной работе с И. М. Орловой (1931) показал, что ассимиляционный аппарат хвои сосны зимой в условиях климата Ленинграда находится в инактивированном состоянии и ассимиляционная способность восстанавливается только к марту.

Все приведенные выше материалы ясно говорят о том, что изменение зимой окраски хвои сосны обыкновенной есть результат сезонной изменчивости количества хлорофилла. Уменьшение количества хлорофилла в период зимнего покоя является результатом реакции растения на низкие температуры и, по всей вероятности, на действие разницы в температурном режиме воздуха и почвы. Это особенно должно сказываться в ранневесенний период, когда ассимиляционная способность хвои восстанавливается, а корневая система находится в замерзшей почве, оттаивание которой в некоторых районах протекает крайне медленно. Различие в динамике содержания хлорофилла в хвое сосны разного географического происхождения говорит о наследственном характере этого физиологического свойства.

О наследственном характере сезонной изменчивости хлорофилла говорят и работы Т. Г. Чубаряна и Л. В. Кеворковой (1962). Они изучали степень пожелтения хвои и количество пигментов у разных видов сосен, в том числе и у интродуцированных. Опыт проводился в течение двух лет в Кировоканском ботаническом саду (Армения). Сравнивая полученные данные для интересующих нас только двух видов: *Pinus hamata* и *P. silvestris* из Кировской обл., можно видеть резкое различие в этих признаках. В зимней хвое обоих видов сосен резко понизилось содержание хлорофилла «б», но значительно сильнее у *P. silvestris* (Кировской обл.); количество хлорофилла «а» у *P. hamata* почти не изменилось, тогда как у *P. silvestris* заметно уменьшилось. Наоборот, количество желтых пигментов (каротин + ксантофилл) в хвое обоих видов увеличивается зимой по сравнению с летом, причем у *P. silvestris* их количество возрастает зимой очень сильно, а у *P. hamata* — незначительно. Поэтому меняется отношение зеленых пигментов к желтым, что наиболее четко заметно у *P. silvestris*: 1,7 в июне против 0,9—0,6 в феврале по сравнению с 2,4 и 1,9—1,7 в это же время у *P. hamata*. Исходя из этих данных авторы справедливо заключают, что непосредственной причиной зимней желтой окраски хвои является скрепе всего количественное преобладание желтых пигментов

над зелеными. В хвое *P. hamata* даже зимой преобладают зеленые пигменты. Желтых пигментов в хвое *P. silvestris* больше чем у *P. hamata* даже в июне, после восстановления нормальной окраски хвои; в это же время количество зеленых пигментов выше у *P. hamata*, чем у *P. silvestris*. Соотношение летнего максимума и зимнего минимума общего содержания хлорофилла составляет для *P. silvestris*—3,4, для *P. hamata*—1,7, что лишний раз подтверждает, что зимнее пожелтение хвои *P. silvestris* связано с более резкой убылью хлорофилла по сравнению с *P. hamata*.

Эти же авторы определили, что интенсивность дыхания хвои зимой у видов, хвоя которых желтеет, намного выше, чем у видов с зеленой хвоей. С восстановлением нормальной зеленой окраски весной интенсивность дыхания «желтеющих» видов сильно ослабляется, приближаясь к величине таковой у «нежелтеющих». Результаты этих опытов подтверждают ранее полученные Я. Ф. Ворошильской (1956) данные для условий Подмосквья.

Отсутствие пожелтения хвои у *P. hamata* наблюдается также и у однолетних сеянцев осенью в условиях Подмосквья. В это время года сеянцы этой сосны настолько сильно отличаются от соседних с ними сеянцев из других районов, что этот эколого-физиологический признак уверенно можно считать за диагностический, что нами и сделано в этой работе.

Оценивая признак пожелтения хвои зимой у разных видов сосен с эволюционной точки зрения, нельзя не согласиться с мнением Чубаряна и Кеворковой (1962) о том, что это явление надо рассматривать как закономерность эколого-географического характера и как адаптацию к окружающим условиям. Этот вывод вполне соответствует заключению Энглера (1913а, б), утверждавшего, что зимняя окраска хвои является приспособлением к континентальному климату с холодной и сухой зимой и вызывается сильной инсоляцией, энергичным испарением, пониженным водопоглощением и низкой температурой.

Заканчивая обзор результатов исследований зимней окраски хвои сосны, можно констатировать, что этот физиологический признак, как и изученные выше морфолого-анатомические признаки, также сильно изменчив и может служить более надежным и убедительным признаком в изучении внутривидовых категорий вида, чем морфолого-анатомические признаки. Энглер (1913а, б) не без основания установил четыре группы сосен в связи с их географическим происхождением. К первой группе он отнес сосны Урала, Скандинавии, хвоя которых желтеет раньше и сильнее всего; ко второй — альпийские сосны, тоже интенсивно желтеющие; к третьей — швейцарские и немецкие, мало изменяющие окраску хвои зимой; и к четвертой — с неменяющейся зимой окраской хвои или слабо изменяющейся — сосны французские, бельгийские и шотландские.

## ФОТОСИНТЕЗ И ТРАНСПИРАЦИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

В непосредственной связи с количеством хлорофилла в хвое сосны и его сезонной изменчивостью находятся другие физиологические свойства, прежде всего фотосинтез, дыхание, транспирация, а следовательно и накопление сухого вещества. Изменчивость всех этих свойств, поскольку они связаны тесно с продуктивностью лесов и с происхождением семян, интересует лесоводов давно и является объектом изучения на протяжении многих лет. Наиболее обстоятельная работа по этому вопросу принадлежит О. Ланглету (1936, 1937).

Интенсивность фотосинтеза и транспирации у сосен разного географического происхождения была изучена в географических культурах под Москвой (Гладкова, 1961). Взяты в опыт сосны в возрасте пяти —

семи лет, все из районов Европейской части СССР, были объединены в три группы: 1) северного происхождения — из Архангельской и Ленинградской обл. и Карельской АССР; 2) южного происхождения — из Курской и Воронежской обл.; 3) центральных областей — Московской обл.

Самым северным пунктом, откуда были взяты семена, является Олоонецкий лесхоз Карельской АССР ( $61^{\circ}25'$  с. ш.) и самым южным — Старо-Оскольский лесхоз Курской обл. ( $51^{\circ}17'$  с. ш.); расстояние между ними превышает 1100 км.

Средняя интенсивность транспирации за два года наблюдений (1952 и 1954) в абсолютном выражении хотя и была различной, что зависело от различий в погодных условиях этих лет, но соотношение между различными географическими районами примерно было одинаковым за оба года: наибольшая интенсивность транспирации в условиях Подмосковья была у сосен северного происхождения (Архангельской и Олоонецкой обл.), затем она постепенно снижалась и наименьшей была у сосен южного происхождения (Курской обл.), причем разница в интенсивности транспирации между крайними точками достигала 28%.

Интенсивность фотосинтеза, определяемая косвенно по количеству сухого вещества тех же опытных растений, различалась в зависимости от географического происхождения семян: наибольшая интенсивность накопления сухого вещества в хвое за день была у сосен южного происхождения (Курской и Воронежской обл.), средняя — у сосны Московской обл. и наименьшая — у сосен северного происхождения (Олоонецкой и Архангельской обл. и Карельской АССР). Разница между крайними районами происхождения семян достигала 37%, т. е. была очень существенной.

Как видно, закономерность в интенсивности фотосинтеза и транспирации сосен различного географического происхождения получилась обратного порядка. Сосны северного происхождения в одинаковых условиях Подмосковья транспирируют интенсивнее сосен южных, наоборот, интенсивность фотосинтеза у них значительно слабее, чем у сосен южных. Этот вывод находится в полном соответствии с данными других авторов, показавшими, что у северных растений интенсивность дыхания хвои намного выше, чем у южных, что можно рассматривать как адаптацию сосны к пониженным зимним температурам (Müller, 1937; Ворошильская, 1956; Чубарян и Кеворкова, 1962).

## ЖИРНОСТЬ СЕМЯН

Исследований по изучению изменчивости жирности семян сосны проведено мало. Из работ прошлых лет заслуживают внимания классические исследования С. Л. Иванова (1914, 1922, 1928) о маслообразовательном процессе у нескольких видов древесных пород, в том числе девяти видов сосен. При этом Иванов приводит данные по жирности семян сосны обыкновенной только в пределах Европейской части СССР.

Жирность семян, наряду с другими физиологическими и биохимическими особенностями сосны обыкновенной, изучал С. А. Самофал (1925). На основании этих исследований он пришел к выводу, что с продвижением сосны с юга на север изменяется ряд биологических свойств семян (энергия прорастания, процент масла, йодное число).

Жирность семян сосны обыкновенной изучалась нами в образцах из Европейской и Азиатской частей СССР. В урожае 1956 г. масло определялось в семенах всех окрасок, которые встречались в средней пробе; в урожае 1957 г. масло определялось только в темных и светлых семенах, в семенах же других окрасок (коричневой, пестрой и т. п.) масло не определялось.

Результаты анализов, предварительно опубликованные нами и К. Г. Щербина (1961), представлены на рис. 27.



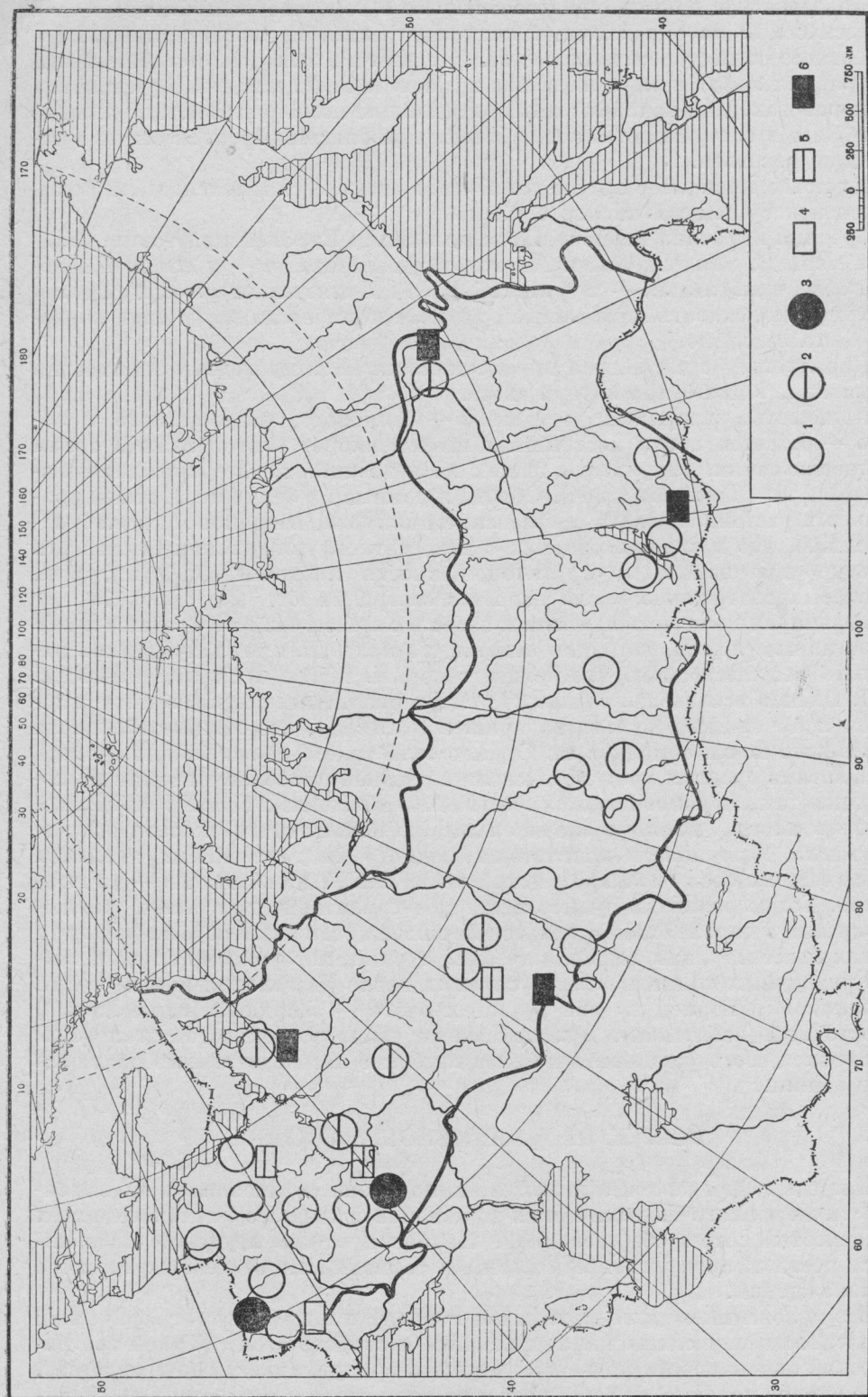


Рис. 27. Изменчивость встречаемости жирности и йодного числа семян сосны обыкновенной

Жирность семян (в %): 1 — менее 33 и до 35; 2 — 35—37; 3 — 37—39 и более; йодное число: 4 — 140—155; 5 — 155—170; 6 — 170—185 и более



Приведенные данные свидетельствуют о том, что количество масла в смеси семян из определенной популяции остается почти одинаковым и независимо от местообитания сосны. К таким же выводам о стабильности содержания масла в семенах сосны пришел и С. Л. Иванов в указанных выше работах. Как показали наши дальнейшие исследования, наибольшие колебания в содержании масла отмечены при взятии образцов семян с отдельных деревьев.

Качество масла характеризует йодное число, указывающее на количество ненасыщенных кислот в масле.

Средняя величина йодного числа для семян Европейской части СССР была меньше, чем для семян Азиатской; наименьшая — у семян Львовской обл., наибольшая — Бурятской АССР. Является ли это общей закономерностью, сказать пока нельзя, так как количество изученных образцов было невелико.

Параллельно с изучением жирности семян были проведены анализы на содержание в них белка и форм азота.

Количество различных форм азота — белкового, растворимого и общего — остается почти постоянным независимо от местообитания сосны и окраски семян. Результаты наших исследований не подтверждают выводов Н. И. Шарапова (1954). Обобщая данные по белковости семян травянистых растений в связи с изменением климата, Шарапов пришел к заключению, что в южных районах с недостатком увлажнения белковость культур повышается, в противоположность маслянистым культурам, у которых содержание масла падает с севера на юг.

Сравнивая количество масла и азота в семенах сосны в средней пробе семян из популяции, нетрудно видеть, что колебания этих признаков настолько несущественны, что можно говорить почти о их стабильности. С. Л. Иванов исследовал свыше 200 видов различных семейств и на основании полученных результатов пришел к выводу, что количество масла у них было почти одинаковым. Однако если такой вывод можно сделать в отношении средних количеств масла в средней пробе смеси семян из популяции (так как колебания количества масла в семенах сосны с отдельных деревьев иногда довольно значительны), то нельзя этого сказать о качестве масла. Наименьшие показатели йодного числа в наших анализах были в семенах сосны из Европейской части СССР, наибольшие — из Азиатской. Такие различия существенны для характеристики сосен, произрастающих в европейской и азиатской частях ареала, как особых форм или других более крупных таксономических единиц, исторически сложившихся в различных климатических условиях после разделения ареала сосны в ледниковый период на два крупных очага — западный (европейский) и восточный (азиатский). Дальнейшее изучение особенностей этих форм даст возможность установить и более глубокие лесоводственные различия между ними.

## РОСТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ СОСНЫ

В предыдущем изложении мы очень подробно остановились на изменчивости морфолого-анатомических признаков и эколого-физиологических особенностей сосны обыкновенной. Наиболее важно изучение изменчивости роста и продуктивности сосны в зависимости от географического происхождения.

Все изложенные выше материалы говорят о широкой географической изменчивости изученных нами признаков и свойств сосны. Такой географической изменчивости подвержены рост и продуктивность ее древостоев. И это вполне понятно, так как рост и продуктивность являются отражением климатических и почвенных факторов в сочетании с наследственностью. Изучение изменчивости роста и продуктивности древесных пород в связи

с географическим происхождением для нас важно и потому, что получение больших запасов древесины в короткие сроки — конечная цель лесоводов.

Сначала остановимся на изучении роста и продуктивности древостоев сосны в разных географических зонах, затем перейдем к изложению материалов, подтверждающих наследственность этого признака в потомстве, проявляющуюся не только на родине данного вида, но и при перенесении его в другие географические районы, даже за пределы границ естественного ареала.

Различная продуктивность сосны в пределах ее обширного ареала хорошо изучена; изменчивость этого признака послужила основанием для составления таксационных таблиц хода роста и объемов в разных географических зонах (Крюденер, 1908—1911). Эти данные, полученные в течение ряда лет на массовом материале, наглядно свидетельствуют, что производительность отдельных древостоев одного и того же класса бонитета и возраста наименьшая на севере, и она увеличивается по направлению к югу. Наглядно это передают данные производительности (в  $m^3$ ) древостоев сосны II класса бонитета в разных районах СССР в зависимости от возраста:

|                        | Возраст, лет |      |      |      |      |      |
|------------------------|--------------|------|------|------|------|------|
|                        | 20           | 40   | 60   | 80   | 100  | 120  |
| Архангельская обл. . . | 6,8          | 13,5 | 18,6 | 21,8 | 24,0 | 25,3 |
| Ленинградская обл. . . | 6,1          | 11,9 | 17,1 | 21,1 | 24,1 | 26,2 |
| Куйбышевская обл.* . . | 8,2          | 15,8 | 22,2 | 27,1 | —    | —    |
| Средний Урал** . . . . | 7,0          | 13,8 | 18,8 | 22,2 | 24,4 | 26,0 |
| БССР . . . . .         | 7,0          | 13,3 | 18,3 | 22,2 | 25,0 | 26,7 |

\* по М. М. Орлову (1926).

\*\* по В. К. Захарову и др. (1962).

Для нас важно установить, сохраняется ли приведенная здесь продуктивность древостоев при культуре их семян в других географических районах. Это особенно важно потому, что начиная со второй половины XIX века объем лесокультурных работ во всех странах возрастает, а в связи с этим неизбежно приходится пользоваться не только местными семенами, но и семенами, завезенными из других районов. Более чем 100-летний опыт лесных культур дал громадный материал, указывающий на то, что происхождение семян является настолько существенным фактором, который, при прочих равных условиях, определяет продуктивность, а также и качество древостоев.

Уже первые отрицательные опыты Швеции, Германии, Австрии, Венгрии, Швейцарии и других стран убедительно показали, что нельзя безгранично переносить семена из одного района в другой. После первых же неудач недооценки фактора происхождения семян при лесных культурах вопрос этот стал изучаться производством и научно-исследовательскими учреждениями. Вопрос о происхождении семян после работ Цизляра (Cieslar, 1899), впервые упомянувшего о физиологических разновидностях, с полным правом следует относить к физиологическим проблемам.

Опыты по географическому происхождению семян были проведены широким фронтом в разных странах: в 1877—1878 гг. Киниц (Kienitz) закладывает географические культуры в Германии; в 1878 г. проф. М. К. Турский — в учебной даче Петровско-Разумовской Академии под Москвой, ныне Московской сельскохозяйственной Академии им. К. А. Тимирязева; в 1893—1896 гг. Цизляр в Австрии; в 1900—1908 гг. Энглер в Швейцарии; в 1903—1904 гг. Шотт (Schotte) в Швеции; в период 1910—1916 гг. была заложена сеть опытных культур в ряде пунктов СССР: в Ленинграде (ЛТА) и его окрестностях (Охтенское лесничество), на Украине (Соби-

ческое и Никольское лесничества), в Брянском, Фашевском, Боровом, Казанском, Заокском и Северном опытных лесничествах и ряде других пунктов. Были заложены также опыты и другими исследователями в других районах. Так как широкая постановка опытов по влиянию происхождения семян не регламентировалась едиными программой и методикой работ, то потребовалось внести уточнения в дальнейшие работы по этому вопросу. Была разработана международная сеть постановки таких опытов

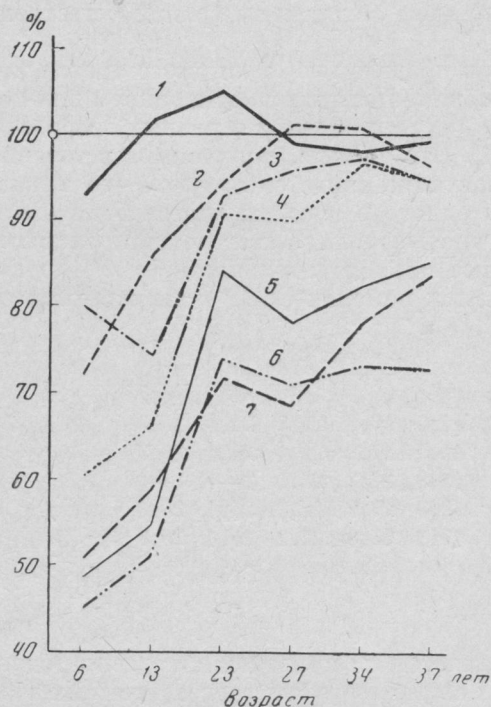


Рис. 28. Международный опыт по влиянию происхождения семян на рост культур (IUFRO, 1908). Бранденбург.

Средние высоты за 6 лет: 1 — Зап. Германия; 2 — Бельгия; 3 — Пфальц; 4 — Латвийская ССР; 5 — Шотландия; 6 — Южная Франция; 7 — Пермь; за 100% принята средняя высота 100 наиболее высоких деревьев (по Schutt, 1958)

по единой методике и программе, что давало возможность получать сравнимые между собой результаты. Такие опыты были заложены в разных странах IUFRO в 1908—1909 гг. и были повторены в 1937—1938 гг.

В порядке участия в международном опыте в 1907—1908 гг. А. Н. Соболевым были заложены опытные культуры из семян различного происхождения под Петербургом, однако они потеряли свое значение вследствие утраты плановых и документальных материалов после смерти Соболева (Фомин, 1940).

Внимание к опытам по происхождению семян не ослабевает и до настоящего времени. Сейчас заложены (Л. Ф. Правдиным) географические культуры сосны под Москвой бывш. Институтом леса АН СССР, достигшие возраста 18 лет; немного позже организованы (М. М. Вересиным) географические культуры сосны около Воронежа Воронежским лесотехническим институтом, закладывающиеся (П. И. Войчалем) опыты Архангельским лесотехническим институтом.

Опыты по происхождению семян имеют для нас двойное значение: 1) они отвечают на вопрос о наследственности роста и продуктивности древесных пород при перемещении семян на то или иное расстояние от родины; 2) результаты этих опытов являются основой для установления географических рас, а также предельно возможного расстояния от места родины семян для их использования. В настоящем разделе мы рассмотрим только первый вопрос, второй — в разделе о селекции сосны.

Опыты по происхождению семян дают определенный ответ, что рост и продуктивность древесных пород — наследственно передаваемые признаки. Об этом можно судить по большому числу опытов, заложенных и учтенных в разных странах, и прежде всего по результатам опытов IUFRO.

Первые международные опыты по происхождению семян, заложенные в 1908—1909 гг. в пределах естественного ареала сосны, были учтены и детально освещены в печати Калела (1937) и Ланглет (1938). В последующие 25 лет было опубликовано много работ по этому вопросу как на основе



международных опытов, так и опытов, заложенных разными исследователями в различных районах и разных по объему. Кроме названных выше двух авторов результаты опытов по происхождению семян сосны обыкновенной опубликованы в странах, в которых сосна произрастает естественно (Schott, 1904, 1907, 1934; Cieslar, 1907; Hesselman, 1907; Huffel, 1912; Нестеров, 1912; Wibeck, 1912, 1914, 1928, 1929, 1930/1931, 1931, 1933; Hesselink, 1922; Schotte, 1923; Münch, 1924, аб, 1925, 1932, 1949; Erteld, 1950; Самофал, 1925; Eneroth, 1926/1927, 1928, 1930; Gallot, 1930; Schmidt, 1930, 1943, 1954; Wiedeman, 1930; Burger, 1931, 1936, 1941, 1947; Grosse, 1932; Dengler, 1933, 1937, 1942, 1955; Langlet, 1934, 1936, 1938, 1942, 1944; Müller, 1937; Parde, 1937; Vanselov, 1938; Künkele, 1940; Обновленский, 1940, 1951а, б, 1953; Фомин, 1940; Petrini, 1944; Allegri, Morandini, 1949; Heikinheimo, 1949; Stoeckeler, 1950; Wood, 1950; Wood,

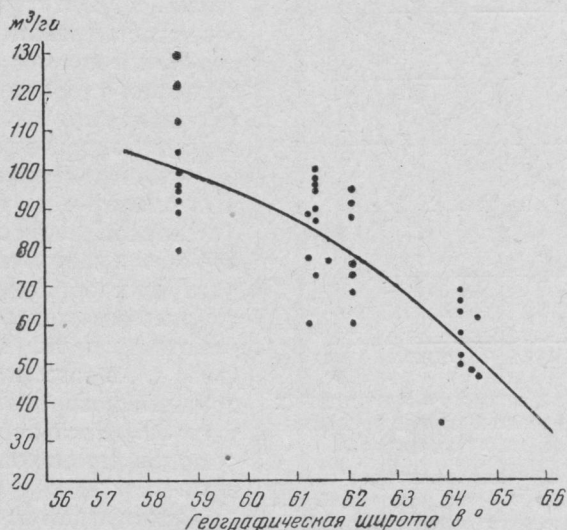


Рис. 29. Опыт по влиянию происхождения семян сосны обыкновенной. Соотношение между производительностью древостоя и географической широтой места происхождения семян. Швеция (по Johnsson, 1955)

Pinchin, 1951; Edwards, 1952; Veen, 1952; Edwards, Pinchin, 1953; Vincent, Polnar, 1953; Johnsson, 1955; Buszewicz, Edwards, Matthews, 1955; Schmidt, Stern, 1955; Rubner, 1956, 1957, 1959, 1962; Вепесин, 1963), а также и в странах за границами ареала (Heimbürger, 1944; Rudolf, 1948а, б, в; Stoeckeler, 1948, 1950; Saatcioglu, 1951; Baldwin, 1953; Cram, Brack, 1953; McGregor, Cowan, Spurr, 1954; Wright, Baldwin, 1957).

Происхождение семян оказывает решающее влияние на рост и продуктивность древостоев — таков общий вывод из всех перечисленных работ. На этом принципе основано выделение климатических экотипов или рас сосны и тесно связанное с ним районирование заготовок семян — вопросы, к которым мы вернемся позднее. Эти же многочисленные опыты убедительно доказали, что сосны более северного происхождения, чем место их культуры, отстают в росте и продуктивности по сравнению с местными и более южного происхождения. Наглядное подтверждение этому можно видеть на рис. 28, на котором графически изображен ход роста сосны разного происхождения в международном опыте 1908 г. в Германии, и особенно на рис. 29, показывающем соотношение между производительностью древостоя и географической широтой.

По росту и продуктивности высокогорные сосны проявляют некоторое сходство с соснами северного происхождения. В общем же, при прочих равных условиях, продуктивность падает тем больше, чем больше различаются климатические условия места культуры и места происхождения.

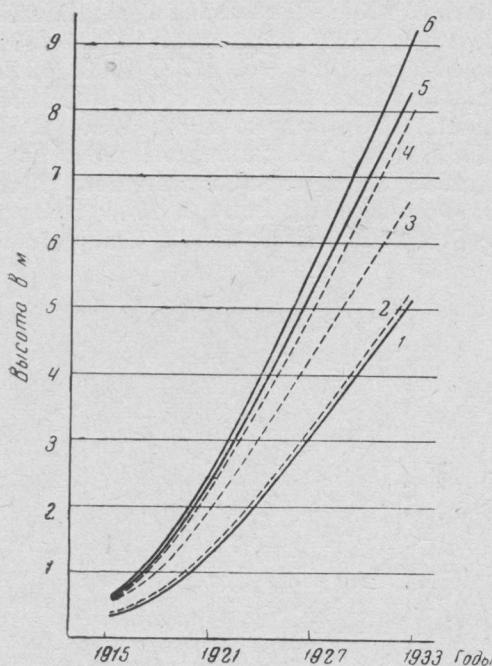


Рис. 30. Рост сосны в высоту в культурах разного географического происхождения в Брянском опытном лесничестве

Места сбора семян: 1 — северо-западная тайга; 2 — заволжская степь; 3 — восточноевропейская тайга; 4 — смешанные леса центральных районов Европейской части СССР; 5 — Брянская обл.; 6 — Полесье (по Обновленскому, 1940).

Географические культуры в возрасте 25 лет в опытах по происхождению семян в Европейской части СССР обследованы Ф. И. Фоминным (1940), что дало возможность дифференцированно оценить рост и продуктивность древостоев разного происхождения. Культуры из семян северного происхождения — Онежско-Вологодского и Печорско-Вычегодского районов — во всех опытах показали отставание в росте по высоте, причем особенно сильно это проявилось в юго-западных опытных пунктах, где высота их составила всего лишь 44 — 53 % от высоты наиболее быстрорастущих образцов в опыте. Эти же выводы подтверждает своими работами и В. М. Обновленский (1951 б), часть результатов исследований которого представлена на рис. 30. Рост сосны из северных районов происхождения наименьший.

Заканчивая этот краткий обзор многочисленных работ по росту и продуктивности древостоев, можно заключить, что этот физиологический признак сильно изменчив

не только в пределах одной области в результате влияния различных почвенно-климатических условий, но и в различных физико-географических районах в результате влияния климатических факторов. Другими словами, рост и продуктивность древостоев сосны подвержены географической изменчивости, причем признак этот наследственный.

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРИОТИПА

Исследований по изучению кариотипа сосны обыкновенной сравнительно мало, поэтому дать картину географической изменчивости этого признака или характеристику с этой стороны выделенных таксономических единиц в настоящее время не представляется возможным. Причина этого прежде всего заключается в том, что у сосны обыкновенной, как и у всех хвойных, большое число хромосом ( $2n = 24$ ) и их большая длина, а методика изучения морфологии хромосом очень сложна и еще находится в стадии усовершенствования и разработки новых методов. Методика изучения морфологии хромосом у видов рода *Pinus* неоднократно описывалась (Sax K., Sax H., 1933; Bhaduri, Ghosh, 1954; Bhaduri, Natarajan,

1956; Mehra, Khoshoo, 1956; Aass, 1957; Mergen, Novotny, 1957; Novotny, 1957; Pai, Natarajan, 1958; Stebbins, 1958; Vidaković, 1958; Suszka, Ohba, Simak, 1960; Sax K., 1960; Saylor, 1961).

В небольшом числе опубликованных работ по морфологии хромосом в роде *Pinus*, а так же, в частности, сосны обыкновенной, отмечалось следующее. К. Сакс и Х. Сакс (Sax K., Sax H., 1933) указывали на большое однообразие хромосом в кариотипе и сходство кариотипов разных видов. Они писали, что одна из 12 пар хромосом — разноплечая, остальные относительно равноплечие. При анализе мейоза гибридов белой сосны К. Сакс (1960) подметил морфологическое сходство хромосом и генетическую совместимость видов сосны. Мера и Кочу (Mehra, Khoshoo, 1956), изучая кариотип различных видов сосен, не обнаружили спутников хромосом, но установили наличие хромосом со вторичными перетяжками в диплоидном наборе отдельных видов. Вторичные перетяжки были также зарегистрированы у *Pinus parviflora* Сантамура (Santamour, 1960).

24 морфологически различные формы изучал Аасс (Aass, 1957) с целью определить, коррелируют ли морфологические признаки с цитогенетическими характеристиками (хромосомными aberrациями). Хотя aberrаций и не было обнаружено, но отмечены вторичные перетяжки в отдельных хромосомах, и было также установлено, что две пары хромосом значительно меньше остальных.

Митоз и мейоз двух видов сосен — *P. silvestris*, *P. nigra* — и их межвидового гибрида изучал Видакович (Vidaković, 1958). Определялись размеры соматических хромосом родителей и их гибридов. Было установлено, что хромосомы *P. silvestris* больше, чем у *P. nigra*, в то время как у гибрида они занимали среднее положение.

Сэйлор (Saylor, 1961) изучал морфологию хромосом у пяти видов сосен: *P. strobus* Loudon, *P. taeda* Ait., *P. palustris*, *P. virginiana* Mill. и *P. resinosa*. Никаких внутривидовых различий у всех пяти видов не было обнаружено. Четыре вида имели относительно сходные ядра, но гаплоидное ядро *P. resinosa* отличалось от других тем, что хромосомы его имели два плеча вместо одного (рис. 31).

Анализ кариотипа сосны обыкновенной в Швеции (59°24' с. ш. и 67°51' в. д.) провели Натараджан, Охба и Симак (Natarajan, Ohba, Simak, 1961). Микрофотографические документы воспроизведены на рис. 32. Авторы дают следующую морфологическую характеристику хромосом.

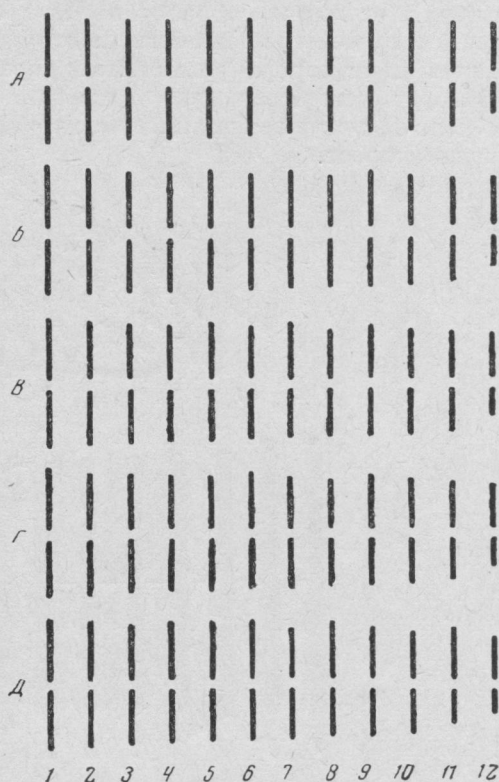


Рис. 31. Идиограммы пяти видов сосен. Хромосомы (1—12) расположены в убывающем порядке слева направо (по Saylor, 1961).

A — *P. strobus*; B — *P. taeda*; B — *P. palustris*; I — *P. virginiana*; D — *P. resinosa*.



Все 12 пар хромосом *P. silvestris* перетянуты посередине. Из них две пары коротких хромосом без спутников (размером 12—14), восемь пар среднего размера (16—19), из которых три пары имеют спутников, и две пары длинных хромосом (20—21) со спутниками. Однако, подчеркивают авторы, указанные размеры относительны, они зависят от применяемого фиксатора и от способа обработки. Четыре из пяти пар хромосом со спутниками имеют нечетко выраженные вторичные перетяжки, между тем как одна пара имеет хорошо различимого спутника. Две пары длинных хромосом могут отличаться друг от друга тем, что в первой паре хромосом плечо короче, а спутник длиннее; во второй паре, наоборот, плечо длиннее, а спутник короче.

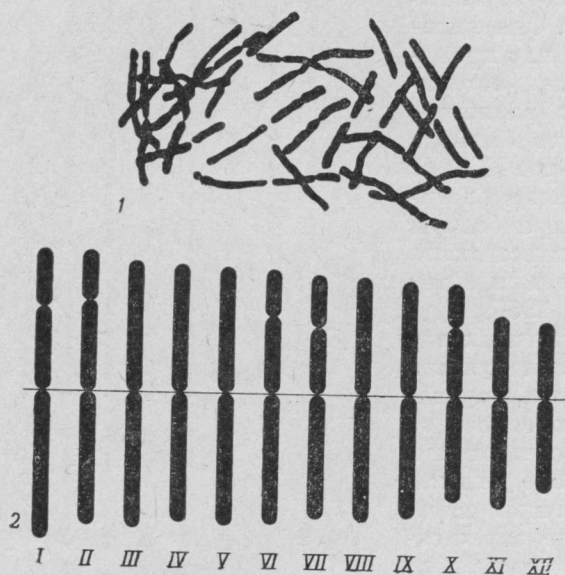


Рис. 32. Кариотип сосны обыкновенной, Швеция.

1 — Метафаза; хромосомы при обработке колхицином в течение 2 час.; 2 — идиограмма (I — XII — хромосомы)  
(По Natarajan, Ohba, Simak, 1961)

Измерение хромосом метафазных пластинок проводилось пять раз, кариотип представлен на рис. 32, где хромосомы представлены от I до XII пар. Хромосомы средней длины и хромосомы без спутников трудно отличить друг от друга, количество пар хромосом со спутниками не соответствует числу нуклеолой интерфазного ядра, которых насчитывают восемь-девять. Очень часто наблюдается уменьшение числа нуклеолой в ядрах.

*Pinus silvestris* используют для радиационно-цитологических исследований ввиду больших размеров хромосом.

На рис. 33 представлен кариотип сосны обыкновенной из Тувинской АССР (Балгазикский бор, 51° с. ш. и 96° в. д.). Корни сосны были также обработаны 0,01% колхицина и окрашены по методу Романовского — Гимза при использовании в качестве фиксатора смеси Карнуа. По предварительным данным анализа цитологических препаратов (метафазных пластинок и пластинок в стадии ранней анафазы), выявлены отличия в кариотипе сосны обыкновенной из Тувинской АССР по сравнению с сосной из Швеции (Natarajan, Ohba, Simak, 1961), заключающиеся в следующем. В кариотипе сосны из Тувинской АССР, обнаружены три пары спутничных хромосом (I, II и VI пары), вместо пяти пар у сосны из Швеции.

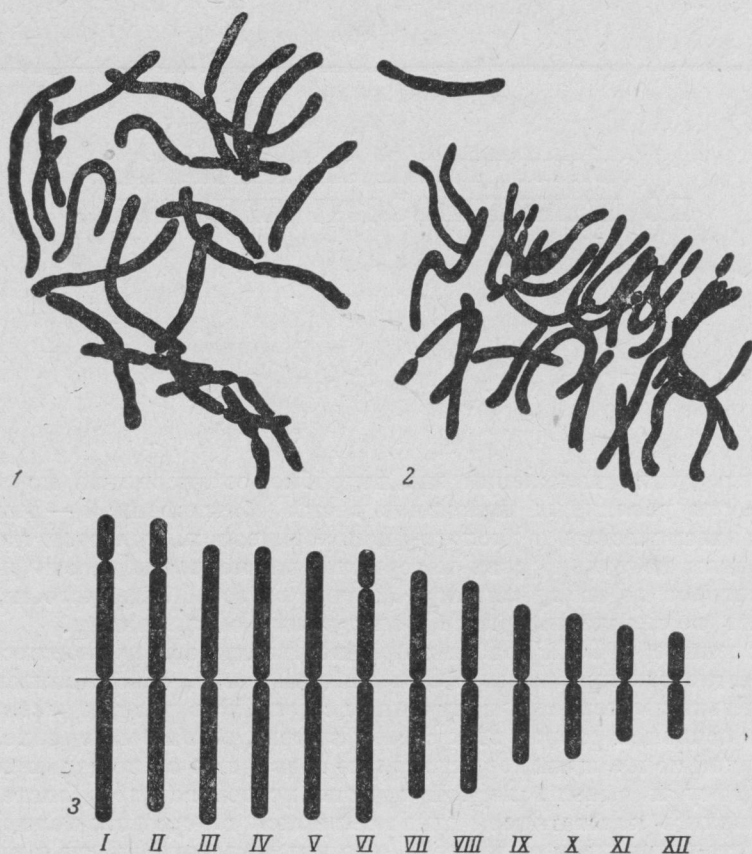


Рис. 33. Кариотипы сосны обыкновенной, Тувинск. АССР

1 — хромосомы при обработке 0,01%-ным колхицином в течение 4 час. (оптич. увел. 20×90); 2 — идиограмма (I — XII — хромосомы)

Кроме этого, у тувинской сосны не наблюдается также разноплечих хромосом, а между собой пары отличаются своими размерами. И, наконец, в кариотипе сосны из Тувинской АССР просматривается большее количество пар коротких хромосом: четыре последние пары короче по сравнению с двумя короткими парами в кариотипе сосны из Швеции. Полученные нами данные будут уточнены последующими исследованиями.

## ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛА ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ

В предыдущем изложении мы подробно остановились на изучении изменчивости различных признаков сосны обыкновенной — морфологических, анатомических и эколого-физиологических, при этом нами были использованы не только свои материалы, но по возможности и работы других авторов по этому вопросу. Анализ всего обобщенного нами материала дает возможность прийти к следующим заключениям.

Проведенные в СССР работы предшественников, касающиеся изучения изменчивости признаков сосны обыкновенной, основывались или на незначительном материале, полученном случайно в разных частях ареала (таковы в основном работы всех систематиков), или на материале, собранном на малой по площади территории по сравнению с площадью всего ареала. Поэтому и выводы первой группы исследователей (систематиков) ограничивались констатацией отклоняющихся от средних величин крайностей по тем или иным признакам, что получало отражение в выделении этих индивидов в особые формы или разновидности, а иногда виды и подвиды. Таковы формы по размерам шишек и хвои, цвету семян и хвои и т. д.; все они подробно будут описаны ниже. Выводы второй группы исследователей носили чаще региональный характер; таковы работы Лигачева (1962), изучавшего изменчивость признаков сосны в Бурятской АССР, Козубова (1962в) в Карельской АССР. Такой же региональный характер носят и работы, проведенные за пределами Союза: Соколовского (1934) в Польше, Сильвена (1916) в Швеции, Стевена и Карлайла (1959) в Шотландии. Те же немногочисленные работы, которые имели тенденцию проследить изменчивость того или иного признака в пределах всего ареала, располагали настолько незначительным (по отношению ко всему ареалу сосны) материалом, что не могли вскрыть явные закономерности изменчивости в географическом аспекте (Соколов П., 1928).

Поэтому все эти разрозненные данные могли играть лишь подсобную роль при анализе наших более обширных материалов, а также для проверки и сопоставления их выводов с нашими.

К числу особенностей прежних работ следует отнести также и то, что большая часть авторов изучала вопрос без достаточного учета данных по истории расселения вида, т. е. без учета его эволюции. Если же авторы и прибегали вскользь к этому вопросу, то их рассуждения без фактических данных носили чаще спекулятивный характер. Исключением в этом отношении является работа Стевена и Карлайла (1959) по изменчивости сосны обыкновенной в Шотландии.

Мы ясно отдаем себе отчет в том, что восстановить картину точной истории вида *P. silvestris* очень трудно, и даже невозможно, но все же надо подойти при решении этого вопроса как можно ближе к истине. В самом



деле, можно ли решить вопрос о географической изменчивости того или иного признака, если мы не можем представить себе пути расселения вида? Чтобы говорить об изменчивости признака в широтном направлении — с юга на север или с запада на восток, или в обратных направлениях, надо быть уверенным, какими путями шло расселение вида и какой из ведущих факторов среды оказывал влияние на естественный отбор особей, обладающих теми или иными преимуществами. Безусловно, для видов с ареалом от 40° с. ш. почти до 70° с. ш. одним из таких факторов будет фотопериодизм, на чем мы остановимся более подробно в дальнейшем изложении.

Вскрыть закономерности географической изменчивости признаков в отношении сосны обыкновенной не всегда легко еще и потому, что в ледниковой период этот вид, как и многие виды других древесных пород, обособились в изолированные друг от друга очаги, явным свидетелем чего является разорванный современный ареал их (*Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *P. cembra* и др.). Влияние длительной изоляции на процессы формы и видообразования теперь нам хорошо известны. Поэтому, чтобы судить о характере изменчивости любого признака тех видов, которые в современную нам эпоху вновь соединились, следует вопрос этот решать дифференцированно в каждой обособленной ветви. Этим определяется, будут ли формы (или виды) симпатрическими или аллопатрическими.

Определим эти два понятия, как они трактуются при обсуждении вопроса об эволюции вида (Майр, 1947; Кэйн, 1958; Завадский, 1961, и др.). «Две формы (или два вида) называются симпатрическими, если они встречаются вместе, т. е. если области их распространения перекрывают друг друга или совпадают. Две формы (или два вида) называются аллопатрическими, если они не встречаются вместе, т. е. если они географически исключают одна другую» (Майр, 1947, стр. 235).

Исходя из этого определения в применении данных понятий к длительно и исторически изолированным местообитаниям сосны обыкновенной (например, островные боры Казахстана среди степей), если сосна в них имеет свои специфические особенности, следует ее рассматривать как пример аллопатрического формообразования.

С учетом сказанного перейдем к оценке изложенного нами материала по изменчивости признаков.

В отношении изменчивости каждого из изученных нами количественных признаков наблюдается некоторая общая закономерность (Правдин, 1960; Pravdin, 1960). Начнем с изменчивости размеров хвои. Несмотря на сильную изменчивость этого признака в зависимости от внешних условий (в том числе и погодных), все же можно выделить районы, в которых преобладает сосна с длинной хвоей, районы с короткой хвоей и переходные между ними (см. рис. 13, стр. 36). Весьма существенно, что признак этот наследствен даже при перенесении объекта в другой физико-географический район. То же самое можно сказать и в отношении размеров шишек, числа семенных чешуй, веса семян и других количественных показателей. Но наряду с этим совершенно обособленно выделяются районы, сосна в которых по изменчивости этих же признаков не подчиняется такой закономерности. Это прежде всего сосна островных боров на юге ареала с длинной хвоей, крупными шишками, тяжелыми семенами, большой продолжительностью жизни хвои, большим числом в хвое смоляных каналов и т. д.

Весьма изменчивым признаком является продолжительность жизни хвои. Но тем не менее в отношении этого признака, которому мы придаем исключительно важное диагностическое значение, наблюдается приуроченность его к определенным географическим районам: на севере ареала, востоке и юге Азии хвоя держится на дереве свыше пяти лет, на западе и в центральной части его — два-три года. У сосны в Шотландии хвоя опадает чаще всего в возрасте двух-трех лет, хотя в отдельных районах она сохра-

няется до четырех-пяти лет, причем пятилетняя хвоя остается на деревьях чаще в 1—2% случаях. Намечается определенная граница, которая делит ареал сосны обыкновенной на две области — западную с сосной с малой продолжительностью жизни хвои и восточную с большой. Весьма знаменательно, что граница эта если и не совпадает полностью с западными границами *Picea obovata*, *Larix sukaczewii*, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*, то в общем имеет то же направление. С большой долей вероятности можно говорить, что это явление не случайно, а подчинено общей для всех названных видов закономерности. Причины, обусловившие отмеченную закономерность, следует видеть не только во влиянии влажного атлантического климата, но и в общих путях расселения этих древесных пород из изолированных очагов.

Приведенный выше материал вскрывает еще одну особенность в расположении смоляных каналов в хвое — признак исключительно важный и часто используемый в качестве диагностического. Еще П. Я. Соколов (1928) отметил, что особенностей в расположении смоляных каналов ни у одного из изученных им образцов из разных географических областей не оказалось, хотя в 25% от числа препаратов были отмечены ходы, погруженные в паренхиму. Наши данные убедительно показали, что сосна на юге ареала в Азии по анатомическому строению хвои резко отличается от сосны в других областях распространения. Особенно ясно это различие выражено у сосны островных боров северного Казахстана. Эта особенность в анатомии хвои привела нас к высказыванию гипотезы о гибридной природе сосны в Западной Европе и Северном Казахстане, причем гибридизация между *Pinus silvestris* × *P. nigra* могла произойти еще в третичный период, когда ареалы третичных прародителей этих современных видов соприкасались между собой, а может быть, и налегали один на другой. Об этом можно судить по захороненным остаткам обоих видов в Западной Европе, начиная с олигоцена (Gaussen, 1960).

Все сказанное свидетельствует о том, что построить естественную классификацию внутривидовых таксономических групп, к характеристике которых мы переходим в следующей главе, очень трудно. Предлагаемая нами классификация деления *Pinus silvestris* L. s. l. на пять подвидов и несколько внутривидовых категорий — первая попытка в этом отношении.

## ВНУТРИВИДОВАЯ СИСТЕМАТИКА *PINUS SILVESTRIS* L. S. 1.

### ВНУТРИВИДОВЫЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ

Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры (1959) приняты следующие внутривидовые категории: вид, подвид, разновидность, подразновидность, форма, подформа. Этим же кодексом предусмотрено, что в приведенный перечень таксонов «могут быть вставлены или добавлены и другие дополнительные ранги при условии, что этим не будет внесено путаницы или ошибок» (стр. 18). Что касается внутривидовой систематики *Pinus silvestris* L. s. l., то в этом отношении и на сегодня единой номенклатуры внутривидовых подразделений нет. Имеется большая литература, указывающая на необходимость внутривидовых подразделений сосны обыкновенной на основании существующих различий в морфологии и физиологии этого вида. Со времен Ф. Кенпена (1885) неоднократно делались попытки выделить внутри вида сосны обыкновенной разновидности. При этом руководствовались приуроченностью последних к обширным географическим районам (Ledebour, 1833; Schott, 1907; Фомин А., 1914, 1928; Münch, 1924a, б; Самофал, 1925; Burger, 1936; Klika, 1947 или к определенным условиям местопроизрастания (Каппер, 1932, 1946; Вересин, 1957, 1960; Rubner, 1957, 1959, 1962), или сильной изменчивостью сосны даже в пределах популяции (Lindquist, 1935, 1937, 1939 и др.; Langlet, 1936, 1937 и др.; Гаврись, 1938).

Различный подход к выделению внутривидовых категорий сосны обыкновенной явился причиной того, что объем понятия устанавливаемых внутривидовых таксонов менялся. Если авторы большей части работ определяли внутривидовые таксоны сосны обыкновенной рангом разновидности или формы, то авторы последних работ прибегают уже к тройной номенклатуре (Svoboda, 1953; Klika, Novak, 1953), пользуясь триноминальными названиями: *Pinus silvestris scotica*; *P. silvestris nevadensis*, *P. silvestris rigensis* и т. д.

Такая неопределенность и отсутствие четкости при внутривидовых подразделениях явились причиной того, что вопросы номенклатуры внутривидовой систематики продолжают обсуждаться на страницах печати и сейчас.

Все это требует вновь вернуться к вопросам внутривидовой систематики сосны обыкновенной и пересмотреть ее с учетом как опубликованных работ, так и изложенных выше оригинальных материалов.

В предыдущем изложении нами сделана попытка определить место *P. silvestris* в естественной системе рода *Pinus*; показаны пределы изменчивости основных, имеющих значение в систематике признаков и свойств этого вида в пределах его ареала. Все эти данные позволяют подойти более обоснованно к внутривидовой систематике *P. silvestris* и критически оценить те систематические работы, авторы которых в пределах линнеевского вида выделяют новые таксономические единицы — виды, подвиды, разно-



видности и формы. Сделать это тем более необходимо, что к настоящему времени внутривидовая систематика *P. silvestris* приняла такие широкие размеры, что потребовалось составление специальных руководств по определению выделенных таксонов. Такая работа была проведена Карлайл (Carlisle, 1958). Подробная характеристика внутривидового разнообразия сделана Клика и Новак (Klika et Novak, 1953) и Свобода (Svoboda, 1953).

Характерной особенностью всех работ по внутривидовой систематике *P. silvestris* является то, что все они основаны на материалах регионального значения. Исходя из отклонения того или другого признака, чаще всего морфологического, от средней величины его для данного района, авторы не имели полного представления о характере и пределах изменчивости этого признака в пределах всего ареала. Равным образом уклонения, обусловленные экологическими факторами, а потому претендующие на установление ранга часто не выше категории экотипа, возводились в таксон более высокого ранга, вплоть до видового.

В отношении вида *P. silvestris*, занимающего обширную территорию Евразии, давно сложилось общее мнение, что на таком огромном, с исключительно меняющимся комплексом природных условий, пространстве вид не может оставаться однообразным, что он неизбежно внутри себя должен иметь географические формы и разновидности. Это послужило основанием к оценке *P. silvestris* как «сборного» вида, хотя этот термин по своей неопределенности и не передает объема всего содержания.

На необходимость, обусловленную обширным ареалом, подразделения линнеевского вида *P. silvestris* на более мелкие систематические единицы — подвиды, разновидности, экотипы и другие таксоны — указывал В. Н. Сукачев (1934).

Сильную изменчивость всех признаков сосны обыкновенной особенно хорошо представил В. Л. Комаров (1944) в следующих словах: «Наша обыкновенная сосна, типичный эврихор, распространена на огромном протяжении от гор Шотландии до среднего течения Амура. На всем этом протяжении она дает изменения в строении древесины, хвои, которая может быть то очень короткой, то средней, то длинной, тонкой или толстой, с большим или меньшим содержанием стереомных пучков и смоляных ходов, наконец, шишек, чешуй которых могут быть более или менее плотными, с небольшими бугорчатыми возвышениями, как в Восточной Сибири. Все это показывает, что данный вид, расселяясь на громадном протяжении, занимая новые площади и вырабатывая новые особенности, может развиваться и дальше и распасться впоследствии на целый ряд видов, все еще прогрессирующих или же суживающих свою жизненную амплитуду. В одной и той же группе голосемянных мы находим и старые изменявшие себя организмы, стабилизированные и организмы развивающиеся, которые могут быть началом новых ветвей растительного мира» (стр. 197—198). Такие представления о виде *P. silvestris* стимулировали исследователей искать и видеть в большом разнообразии крайне изменчивых признаков основания для установления «больших» и «малых» таксонов (Кондратюк, 1960).

Все диагностические признаки, которые предшествующими авторами были положены в основу выделения новых внутривидовых таксонов *P. silvestris*, — видов, разновидностей и форм — лежат большею частью в пределах изменчивости этих признаков не только на всем ареале («большой популяции»), но часто даже в узких пределах «малой популяции». Этим и обусловлена ненадежность существующей внутривидовой систематики *P. silvestris* и потребность рекомендовать новую систематику на основе собранных нами обширных материалов.

Окидывая взором широту изменчивости изученных нами признаков сосны обыкновенной, прежде всего следует обратить внимание на следующие факты. В пределах рода *Pinus* есть виды, имеющие в укороченном

побеге одну, две, три, четыре и пять хвоинок. По этому признаку виды объединяются в систематические группы. *P. silvestris* — растение типично с двумя хвоинками в пучке, но наряду с этим оно может иметь и три хвоинки. Это явление не только обычно и широко распространено, но может быть очень легко вызвано искусственно. Имеются отдельные деревья с тремя хвоинками в пучке, почему возникал даже вопрос о выделении их в самостоятельную форму.

По числу двух проводящих пучков *P. silvestris* относится к подроду *Diploxylon* Коehне. Однако нами обнаружены экземпляры, в хвое которых имеется два развитых проводящих пучка и в середине между ними недоразвитый третий пучок (см. стр. 51).

Типично для *P. silvestris* расположение в хвое смоляных каналов, непосредственно прилегающих к гиподерме (Pilger, 1926). Однако наряду с подобными, имеются каналы, расположенные в паренхиме; а этот признак, как уже говорилось, характерен для других видов, объединяемых в другой таксон.

Все виды сосен имеют обычно число смоляных каналов не более 10—12, чаще 4—8. А *P. silvestris* имеет до 26 смоляных каналов в хвое — предельно максимальное число среди всех видов рода *Pinus*.

Как мы видели выше, широкой изменчивости подвержены и все другие признаки: размеры шишек, хвои, вес и окраска семян, продолжительность жизни хвои, строение поверхности семенной чешуи, фотопериодическая реакция и т. д.

Все перечисленные особенности, собранные как бы в фокусе, невольно приводят к вопросу: что же собой представляет вид *P. silvestris* L.? Есть ли это «хороший» вид и не является ли этот сборный и исключительно полиморфный вид очень сложным гибридом, объединяющим в себе наследственные свойства нескольких видов? По В. Л. Комарову, признаком вида гибридного происхождения «является, между прочим, сильная плодовитость, способность поддерживать свое единство, независимо от новых скрещиваний, жить своей жизнью, независимой от жизни родителей» (1944, стр. 144). В настоящее время мы не располагаем достаточным материалом, чтобы дать ответ на поставленные вопросы, а потому вынуждены ограничиться лишь предположениями и гипотезами.

Весь обширный материал по изменчивости многих признаков сосны со всей убедительностью подтверждает приуроченность некоторых признаков к определенным географическим местообитаниям со строго обозначенными границами. Последние особенно резко выражены, если популяции с характерными, им одним свойственными признаками изолированы от сплошного ареала вида физическими преградами. В ареале сосны обыкновенной такими физическими преградами являются чаще всего в равнинных условиях степи, в горных — ущелья и горные хребты.

Из большого числа изученных нами признаков привлекают внимание два наиболее существенных: продолжительность жизни хвои на побегах и число и расположение смоляных каналов в хвое. Эти признаки являются устойчивыми, встречаемость их приурочена к определенным географическим районам, и их области распространения хорошо очерчены границами.

Оба признака многими авторами, изучавшими род *Pinus*, принимались за диагностические. Шотт (Schott, 1907) при описании форм сосны для Западной Европы в числе других отличительных признаков приводит и продолжительность жизни хвои, указывая при этом не только крайние значения, но и средние величины. Продолжительность жизни хвои на побегах сосны указывается и другими авторами, хотя не все придают этому признаку равноценное диагностическое значение (Carlisle, 1958; Steven, Carlisle, 1959).

Что касается числа и расположения смоляных каналов в хвое сосны, то этот признак всегда считался хорошим диагностическим признаком.

Поэтому авторы многих работ по систематике рода *Pinus* всегда придавали исключительно большое значение анатомии хвои, о чем мы уже говорили выше в разделе об изменчивости анатомического строения хвои. Это всегда подчеркивал В. Л. Комаров (1951), указывая, что группы видов в роде *Pinus* вообще устанавливаются по строению листьев.

Подтверждением правильности отнесения названных признаков в категорию диагностических является также история формирования современного ареала сосны обыкновенной. Границы, определяющие местонахождение каждого из двух названных признаков, не случайны, а строго приурочены к определенным физико-географическим районам. Вот почему при решении вопроса о внутривидовой систематике того или иного вида мы неизбежно возвращаемся к исторической геологии. «Восстановление истории миграций, сложивших данную флору и давших материал для выработки свойственных ей форм,— необходимейшая задача современной флористики» (Комаров, 1947, стр. 46).

Принимая во внимание широкую изменчивость абсолютно всех признаков, которые нами изучены у *P. silvestris*, очень трудно, почти невозможно, говорить об устойчивости их в том или ином географическом районе или о приуроченности к той или иной экологической обстановке. Можно говорить лишь о преобладании того или иного признака в популяциях и конкретных условиях. Например, можно говорить, что на северной границе ареала преобладают популяции с мелкими шишками, а последние — с гладкой структурой поверхности семенной чешуи или с мелкими семенами и т. д. Наоборот, в изолированных борах на юге ареала преобладают популяции с крупными шишками, довольно часто с темно-коричневой окраской, с крупными семенами и т. д.

Наряду с очень варьирующими морфологическими признаками необходимо учитывать и физиологическую изменчивость, приуроченную к конкретным условиям. К сожалению, данными по физиологической изменчивости мы располагаем несравнимо меньше, чем материалами по морфологической изменчивости. Физиологическая изменчивость более четко проявляется в географических культурах. Например, установлено, что хвоя *P. hamata* Sosn. (syn. *P. sosnowskyi* Nakai) не подвергается сезонной изменчивости, что проверено в условиях культуры под Москвой и на Кавказе (Чубарян, Кеворкова, 1962) и в опытах по происхождению семян сосны в США.

Принимая все сказанное во внимание, на территории СССР и Западной Европы можно выделить пять крупных районов, сосна в которых имеет свои специфические, только данному району свойственные признаки: 1) северные лесные районы; 2) центральные и западные; 3) восточные; 4) районы степей; 5) Кавказ и Крым. Произрастающая в них сосна в силу своих отличий может быть объединена в пять групп. На основе сходства этих пяти групп по другим важным признакам, указывающим на их происхождение от одного предка, как общее строение хвои, определяющее их принадлежность к одному подроду *Diploxylon*, сходное строение древесины, одна и та же жизненная форма, ареал только на материке Евразии, нам кажется более правильным назвать ранг каждой из пяти групп подвидом — *subspecies*.

Так как изменчивость признаков, определяющих подвид, подчинена закону географической изменчивости (адаптация к окружающим условиям как результат процесса естественного отбора), то в данном случае «подвид» мы считаем синонимом географической расы многих авторов (Майр, 1947; Кэйн, 1958; Ромедер, Шёнбах, 1962, и др.). Наиболее ясное определение подвида приводит Майр: «Подвид или географическая раса есть географически локализованное подразделение вида, которое генетически и систематически отличается от других его подразделений» (1947, стр. 172). На географическую обособленность подвида как одного из характерных усло-



вий его указывают также Лоренц (Lawrence, 1951) и другие авторы (Коржинский, 1892; Семенов-Тянь-Шанский, 1910; Комаров, 1944; Завадский, 1961). С приведенным определением подвида, или географической расы, или географического экотипа (в понятии Турессона) согласно большинство авторов.

В применении этого понятия к сосне обыкновенной можно видеть, что уже давно были выделены и описаны подвиды на севере сосны лапландской; на Кавказе сосны крючковатой; в кулундинских степях сосны кулундинской и др. Таким образом, подход к выделению в пределах ареала сосны обыкновенной крупных подразделений — подвидов — был правильным.

В пределах каждого подвида, или географического экотипа, могут быть выделены климатические экотипы. С того времени, как было установлено, что происхождение семян сосны обыкновенной при лесных культурах имеет первостепенное значение, проводилось много исследований по определению районов, в пределах которых можно перемещать семена без влияния на качество лесных культур. Эти исследования и послужили основанием для установления на территории Европейской части СССР так называемых климатических рас сосны обыкновенной (Самофал, 1925; Ф. Фомин, 1940; Обновленский, 1951а, б). Эти же принципы легли в основу выделения климатических рас или разновидностей сосны в Западной Европе (Schott, 1904, 1907). Объем понятия «географическая раса» или «географический экотип» более обширен, чем понятие «климатическая раса». В районе «географической расы» могут быть выделены «климатические расы», что особенно наглядно можно видеть на примере сосны обыкновенной.

За основу выделения климатических рас сосны обыкновенной были взяты результаты географических посевов, т. е. опытов по влиянию происхождения семян на рост культур. Особенности всех перечисленных работ следующие. Объем районов климатических рас у разных авторов разный; четкие границы между ареалами климатических рас отсутствуют, они часто приурочены, в целях удобства пользования, к границам административных районов или к сочетанию этих границ с определенными изолиниями метеорологических элементов — температуры, осадков и др.; наименование климатических рас сосны обыкновенной чаще всего отражает не морфологические или эколого-физиологические особенности сосны, а ее географическое положение по наименованию одного из характерных административных пунктов, геоморфологических районов и т. д. (сосна якутская, минусинская, кулундинская, алтайская и др.).

Отсутствие четкости в выделении климатических рас, а потому и некоторая условность их границ, говорит о том, что в основе самого существования климатических рас лежит определенная закономерность, обусловившая это природное явление. Обширный ареал сосны, охвативший северные широты от 40 до 67—70°, свидетельствует, что сосна обыкновенная на протяжении своего ареала, наряду с другими факторами среды, прежде всего различно реагирует на длину дня. Другими словами, фотопериодическая реакция сосны на продолжительность дневного освещения в течение суток на различных широтах различна.

Сосна южного происхождения относится к растениям короткого дня; северного происхождения — к растениям длинного дня; промежуточных между ними широт — к растениям с длиной дня, средней между северным (24 часа) и южным (12 час.). На этом примере мы имеем явное доказательство того, что в пределах одного и того же вида фотопериодическая реакция различных географических форм различна. Фотопериодическая реакция и обуславливает в первую очередь различное поведение сосны в географических культурах.

Исследованиями последних лет установлено твердо, что фотопериодизм является приспособительным свойством растений к длине дня, изменяю-

щейся в течение вегетации, причем оно связано с приспособлением к сезонным изменениям других условий внешней среды, в первую очередь температуры и влажности, что дает возможность растениям переживать неблагоприятные периоды года (Любименко, Щеглова, 1927; Дорошенко, Разумов, 1929; Самыгин, 1946; Чайлахян, 1956).

Результатом такого представления о фотопериодизме является правильная оценка этого явления для практики растениеводства. «Установление приспособительного значения фотопериодизма и знание характера фотопериодической реакции разных видов и сортов растений является одним из важнейших принципов районирования сельскохозяйственных культур. В настоящее время в селекции и отборе сортов обязательно учитывается их фотопериодизм» (Чайлахян, 1956, стр. 14).

Районированию сосны для лесокультурных целей посвящается ниже специальный раздел. Здесь же мы привлекаем явление фотопериодизма сосны обыкновенной, конечно, совместно и с другими факторами среды, для обоснования выделения климатических рас.

Несколько слов о термине «климатическая раса». В широком, общераспространенном смысле «под расой мы понимаем популяцию, которая отличается от других популяций того же вида одним или несколькими наследственными признаками» (Ромедер, Шёнбах, 1962, стр. 102). Если на основу выделения «расы» положен комплекс климатических факторов, в том числе и фотопериод, то говорят о «климатических расах». Это понятие близко и даже тождественно понятию Турессона об «экотипах». Под этим термином, по Турессону, понимают «экологический комплекс, возникший в результате генетической реакции видов на особенности местобитания» (Ромедер, Шёнбах, 1962, стр. 103).

Ввиду большей определенности термина «экотип» и учитывая, что существование «климатических рас» обусловлено всем комплексом климатических факторов, мы сохраняем за климатическими расами название «климатических экотипов».

Еще в первых работах по внутривидовым категориям сосны обыкновенной (Schott, 1904, 1907) были выделены разновидности (varietes). Если последние были приурочены к географическим районам, то они и получали название этого района. Таковы *P. silvestris* var. *scotica*, *P. silvestris* var. *borussica*. В дальнейшем, после изучения этих разновидностей в культуре, стало ясно, что они не что иное, как климатические экотипы — за ними постепенно и упрочилось это наименование (Фомин, 1940; Обновленский, 1951а, б). Таким образом, два понятия — климатический экотип и разновидность — мы принимаем в своей работе за синонимы, хотя, в дальнейшем, сохраняя приоритет авторов и следуя правилам Международного кодекса ботанической номенклатуры, в их наименовании мы пишем «var.»

Нельзя не согласиться с мнением К. М. Завадского (1961) о неопределенности понятия «разновидность». Однако в нашем случае этот термин сложился исторически, и, чтобы не вносить путаницы, мы его сохраняем, но отождествляем с понятием «климатический экотип».

В пределах каждого климатического экотипа, в специфических условиях местобитания, могут быть, и на самом деле существуют, экотипы почвенные, или эдафические экотипы. Более крупной единицей является климатический экотип (климатическая раса, или разновидность); более мелкой внутривидовой категорией будет экотип почвенный, фитоценотический и др. С учетом объема этих понятий мы и применяем в дальнейшем оба эти термина. Почвенные экотипы наиболее четко выражены в крайних условиях существования вида; по отношению к сосне таковыми будут сосна меловая, сосна солеустойчивая, сосна болотная и др.

В пределах каждого экотипа (климатического, почвенного) существует

большое разнообразие форм, которые выделяются по самым разнообразным признакам; характеру кроны, строению поверхности корки, форме и размеру шишек, весу семян и т. д.

Разнообразие форм свидетельствует о полиморфизме вида. Под полиморфизмом, согласно Форду (Ford, 1940; 1945), мы понимаем совместное произрастание в одних и тех же популяциях какого-либо вида двух или более резко выраженных форм (фаз), причем при «балансированном» полиморфизме равновесие между фазами относительно стабильно и поддерживается балансом различно направленных селекционных сил, а при «переходном» полиморфизме имеется направленный сдвиг в процентном соотношении форм под влиянием сил отбора.

Соотношение этих форм в популяции меняется; оно свидетельствует о результатах естественного отбора и приспособленности (большей выживаемости) той или иной формы в конкретных условиях среды.

Все сказанное о внутривидовых категориях в применении конкретно к виду *P. silvestris*, характерная и специфическая особенность которого — его обширный ареал, можно представить следующей схемой:

Species, sensu lato — вид в широком смысле;

Subspecies — подвид — географическая раса по С. И. Коржинскому; иногда вид по В. Л. Комарову; географический экотип — по Турессону;

Oecotyp — экотип: { климатический (climaticus),  
эдафический (oedaphicus),  
фитоценотический (phytocenoticus);

Populatio — популяция, состоящая из форм (forma),  
разнообразие и число которых определяет степень полиморфности вида.

При описании внутривидовых категорий мы и будем следовать этой схеме.

\* \* \*

Как мы уже неоднократно повторяли, попытки установить внутри вида *P. silvestris* новые таксоны были сделаны многими авторами. В нашей дальнейшей внутривидовой классификации работы предшествующих авторов учтены, и там, где для выделяемого нами нового таксона было дано уже ранее нас название другим автором, мы, сохраняя приоритет, оставляем первоначальное название и автора. Названия сохранились нами и в том случае, если они не всегда отражали специфичность для данного таксона диагностического признака (например, *hamata* — крючковатая хотя шишки с загнутыми семенными чешуями, как мы убедились выше, встречаются по всему ареалу сосны), или, по нашим данным, границы выделяемого нами таксона следовало расширить по сравнению с указаниями авторов, впервые установивших название (например, границы var. *kulundensis* Sukaczew, var. *jacutensis* Sukaczew нами сильно расширены, но название и приоритет В. Н. Сукачева — автора — мы сохраняем).

На основании изучения изменчивости признаков можно выделить пять подвидов или географических рас (рис. 34) сосны обыкновенной.

#### *PINUS SILVESTRIS* L. SENSU LATO

I. *P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. — сосна обыкновенная, подвид — обыкновенная, лесная. Произрастает в Европейской части СССР и Западной Европе, южнее 62° с. ш., кроме Крыма и Кавказа.

II. *P. silvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin — сосна обыкновенная, подвид — крючковатая. Произрастает в Крыму и на Кавказе.

III. *P. silvestris* L. subsp. *lapponica* Fries — сосна обыкновенная, подвид — лапландская. Произрастает севернее 62° с. ш. в Европе и Азии.



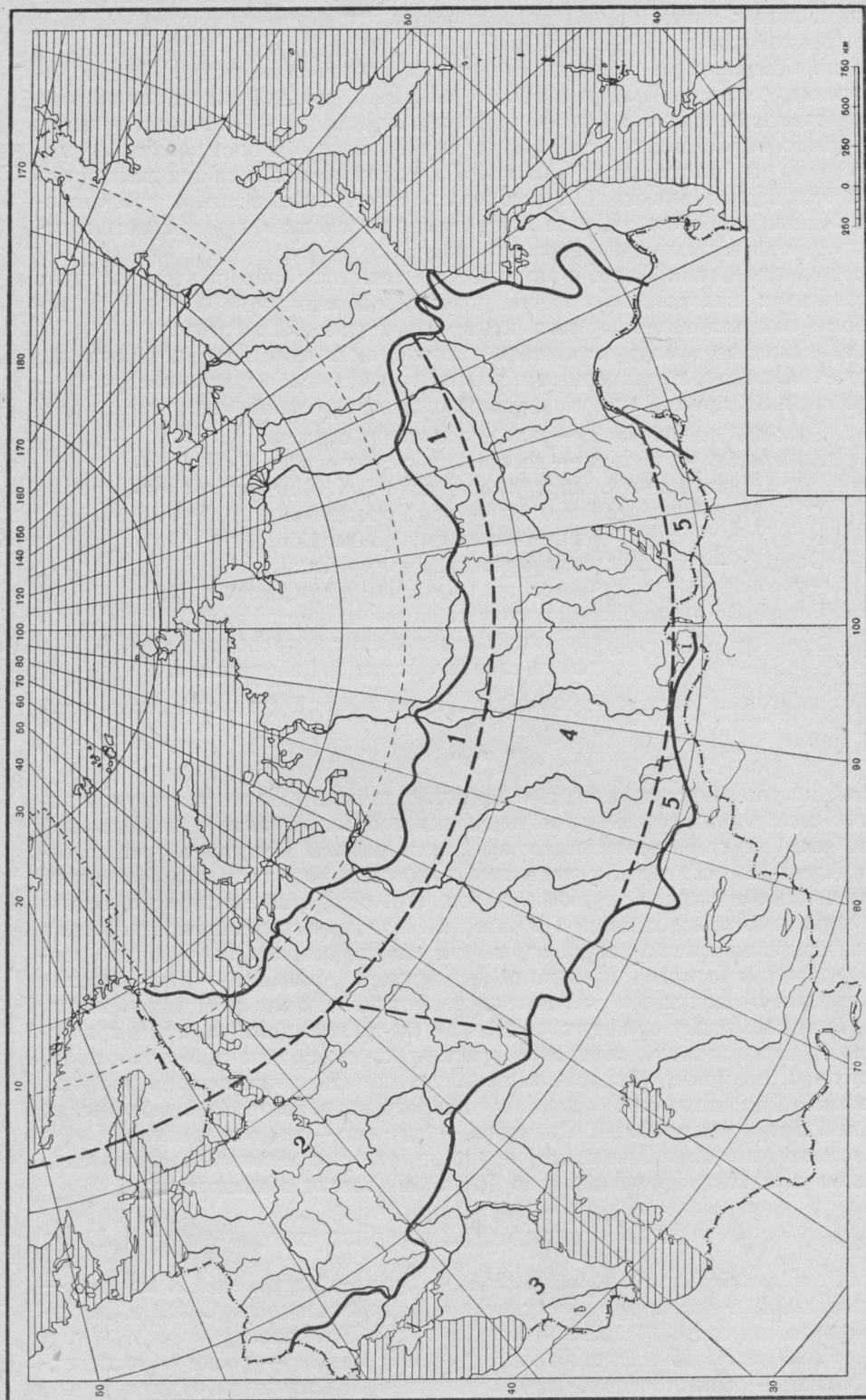


Рис. 34. Ареалы подвидов сосны обыкновенной

1 — ssp. *lapponica* Fries, 2 — ssp. *silvestris* L., 3 — ssp. *hamata* (Steven) Fomin; 4 — ssp. *sibirica* Ledebour; 5 — ssp. *kulundensis* Sukaczev

IV. *P. silvestris* L. subsp. *sibirica* Ledebour — сосна обыкновенная, подвид — сибирская. Произрастает в Азии южнее 62° с. ш. и до 52° с. ш.

V. *P. silvestris* L. subsp. *kulundensis* Sukaczew — сосна обыкновенная, подвид — степная. Произрастает в степной зоне Азиатской части СССР, в изолированных борах южнее 52° с. ш., а также на южных остепненных склонах Забайкалья.

В пределах каждого выделенного нами в категорию таксона subspecies — подвида — предыдущими исследователями были установлены виды, разновидности и формы. Обоснованность и целесообразность оставления их в том или ином таксоне мы обсудим при характеристике каждого подвида.

Некоторые категории, описанные предшествующими авторами как виды, нами рассматриваются или как разновидности (климатические экотипы, почвенные экотипы), или как формы. При этом мы руководствовались следующими советами Майра: «Систематик никогда не должен упускать из виду того факта, что он имеет перед собой не «вид», а лишь маленькую и неадекватную пробу из естественной популяции, которая образует этот вид» (1947, стр. 46).

Перейдем к характеристике каждого подвида, а в пределах подвида — климатических экотипов, в пределах последних, если существует, почвенных и других экотипов, а затем уже к характеристике форм.

## КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДВИДОВ

### *PINUS SILVESTRIS* L.s.l.

1. Хвоя живет 3—4 года, чаще менее . . . . . 2  
— Хвоя живет 5—6, часто 7—9 лет . . . . . 3
2. Среднее число смоляных каналов в хвое 8—12, максимально 12—15, при этом они непосредственно прилегают к гиподерме; хвоя зимой желтеет, весной приобретает первоначальную зеленую окраску . . . . .
  - I. *P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. — сосна обыкновенная, подвид — с. обыкновенная. Произрастает в Европейской части СССР и Западной Европе, южнее 62° с. ш., кроме Крыма и Кавказа.  
— Среднее число смоляных каналов в хвое 4—8, они прилегают к гиподерме, но хвоя зимой не желтеет . . . . .
  - II. *P. silvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin — сосна обыкновенная, подвид — с. крючковатая, кавказская. Произрастает в Крыму и на Кавказе.
3. Хвоя короткая, в среднем 3,0—3,5 см, максимально 5 см; шишки мелкие, в среднем 3,0—3,5 см, редко более . . . . .
  - III. *P. silvestris* L. subsp. *lapponica* Fries — сосна обыкновенная, подвид — с. лапландская. Произрастает севернее 62° с. ш. в Европе и Азии.  
— Хвоя длинней, шишки крупней . . . . . 4
4. Средняя длина хвои 4—5,5 см, редко более; средняя длина шишек 4—5 см, редко более; среднее число смоляных каналов в хвое 8—10, редко более 12 . . .
  - IV. *P. silvestris* L. subsp. *sibirica* Ledebour — сосна обыкновенная, подвид — с. сибирская. Произрастает в Азиатской части СССР, между 52—62° с. ш.  
— Средняя длина хвои 6—8 см, максимально 10—12 см, средняя длина шишек более 5 см, максимальная 6,5—7 см. Среднее число смоляных каналов 12—14, максимальное часто более 20 и даже 26 . . . . .
  - V. *P. silvestris* L. subsp. *kulundensis* Sukaczew (1934) — сосна обыкновенная, подвид — с. кулундинская. Произрастает в степной зоне Азиатской части СССР, в изолированных борах, южнее 52° с. ш.

## ОПИСАНИЕ ПОДВИДОВ *PINUS SILVESTRIS*

L. s. l.

### I. *PINUS SILVESTRIS* L. SUBSP. *SILVESTRIS* L.

СОСНА ОБЫКНОВЕННАЯ,  
ПОДВИД—С. ОБЫКНОВЕННАЯ

(Syn.: *Pinus silvestris* L. — сосна обыкновенная).

Дерево первой величины, достигает 40 м высоты и 1—1,5 м в диаметре (рис. 35). Крона в молодости более или менее конусовидная, к старости приобретает полшаровидную или как бы срезанную сверху столбовидную форму, различаются широко- и узко-кронные формы. Ветвление моноподиальное, мутовчатое. Ежегодно закладывается на побеге по одной мутовке боковых ветвей, благодаря чему по числу мутовок легко установить возраст дерева в части ствола с сохранившимися и не заросшими еще у основания ветвями, а также и величину ежегодного прироста дерева в высоту.

Побеги светло-коричневые или желтоватые, ветви и ствол покрыты коричнево-красной отслаивающейся коркой. Корка внизу ствола толстая, с продольными трещинами, серого и пепельно-серого цвета, вверх ствола — светло-желтая, гладкая. Почки конусовидные, на зиму покрыты смолой.

Хвоя длиной 4—6 см с колебаниями от 3 до 10 см, сохраняется на дереве в среднем два-три года и лишь редко — до четырех-пяти лет. Шишки длиной 3—5 (2—6) см; по структуре поверхности семенной чешуи встречаются все формы: f. *plana*, f. *gibba* и f. *reflexa* и переходные между ними; по цвету — серые и коричневые. Семена среднего веса — 4—5 г 1000 шт., редко 7 г, цвет семян варьирует — желтые, черные, коричневые, пестрые. Пыльниковые «соцветия» преобладают желтые, но реже встречаются розовые.

В указанных выше границах произрастания подвида сосны обыкновенной — subsp. *silvestris* — были выделены самостоятельные виды: *P. cretacea* Kaliniczenko, 1849; *P. fominii* Kondratjuk, 1950. На территории Украинской ССР Е. Н. Кондратюк установил, кроме того, два ряда: ряд *Silvestres* Kondr. (1960) и ряд *Hamatae* Kondr. (1960).

На основании изложенных выше данных по изменчивости морфологических признаков и эколого-физиологических свойств в пределах ареала сосны обыкновенной сделаем объективную оценку правильности и обоснованности выделения двух рядов: *Silvestres* и *Hamatae*, что сделал в сво-

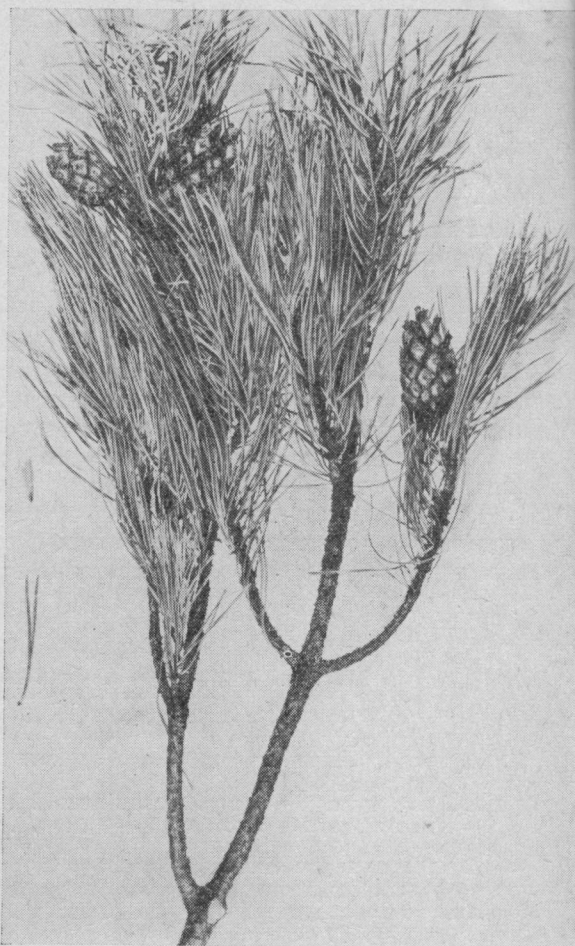






Рис. 35. Сосна обыкновенная, подвид—обыкновенная. Львов, Страфанское лесничество, насаждение в урочище Брезулау. Фото С. В. Шевченко

признаку выделяются три формы сосны: *f. plana*, *f. reflexa* и *f. gibba*, причем эти три формы встречаются в популяциях на протяжении всего ареала сосны обыкновенной в Евразии, но участие их в популяциях разное. Наглядное представление об этом дает рис. 18 на стр. 62.

Из всего сказанного вытекает, что выделение двух рядов *P. silvestris*, да еще для части ареала, только в границах Украинской ССР, по признаку структуры поверхности семенной чешуи, несостоятельно. Поэтому в своем дальнейшем изложении мы не придерживаемся подразделения *P. silvestris* на ряды: *Silvestres* и *Namatae*. Подтверждение правильности сказанного мы видим также и в том, что провести территориальную границу между двумя названными рядами на территории УССР невозможно, что, вполне естественно, не мог сделать и автор этих рядов.

В границах ареала *subsp. silvestris* L. были описаны два вида: *P. cretacea* Kalin. и *P. fominii* Kondr. При первоначальном описании меловой сосны основанием для выделения ее в самостоятельный таксон послужили почвенные условия — меловые обнажения, на которых эта сосна произрастает. Специфичность почвенных условий придала этой сосне и своеобразный облик, который привлек внимание систематиков и экологов (Козо-Полянский, 1931). Все это с очевидностью говорит о том, что меловую сосну более правильно и обоснованно считать за почвенный (эдафический) экотип. Поэтому характеристика меловой сосны будет дана ниже, в разделе о почвенных экотипах сосны.

ей последней работе Е. Н. Кондратюк (1960). Ведущими диагностическими признаками при характеристике этих двух рядов является структура поверхности семенной чешуи, признак, как мы могли убедиться в предыдущем изложении, весьма неустойчивый. Кондратюк дает следующую характеристику рядов:

Ряд *Silvestres* Kondr. — щитки шишек плоские, неправильно пирамидальной или ромбической формы; пупок не выдается либо вдавленный.

Ряд *Namatae* Kondr. — щитки чешуй сильно приподняты, вытянуты и загнуты к основанию шишки (Кондратюк, 1960, стр. 72, 81).

Как видно, основанием для выделения ряда *Namatae* явилась вытянутость и загнутость в виде крючка щитка семенной чешуи, т. е. тот самый признак, по которому первоначально была установлена Стевенем разновидность *P. silvestris* L. var. *hamata* Steven (1838), а в дальнейшем и вид *P. hamata* (Steven) Sosnowsky (1925). (Напомним, что *hamatus* и означает крючковатый). Однако, как мы видели выше (стр. 11), по этому

Что же касается сосны Фомина, описанной и выделенной Кондратьевым как вид, то поскольку признаки, послужившие основанием для такого выделения, присущи сосне в пределах всего ареала, а также и потому, что этот вид не имеет обособленного ареала, а рассеян в популяциях с другими формами, с которыми он может свободно скрещиваться, мы оставляем за ней ранг таксона формы.

### Климатические экотипы подвида *P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L.

Неоднородность внутри подвида сосны обыкновенной на территории Западной Европы привела к тому, что было выделено несколько таксонов, названных ранними исследователями (Schott, 1904 и др.) разновидностями, а более поздними (Svoboda, 1953; Klika, Novak, 1953) — климатическими экотипами. Как говорилось выше, эти две таксономические категории — разновидность и климатический экотип — мы считаем синонимами.

К настоящему времени выделены и описаны следующие климатические экотипы (разновидности) для подвида *P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L.

var. *haguenensis* Loudon (1838), var. *engadinensis* Heer (1862), var. *rigensis* Loudon (1838), var. *nevadensis* Christ (1863), var. *sarmatica* Zapalowicz (1906), var. *aquitana* Schott (1907), var. *batava* Schott (1907), var. *borussica* Schott (1907), var. *pannonica* Schott (1907), var. *scotica* (Willdenow) Schott (1907), var. *septentrionalis* Schott (1907), var. *superrhenana* Schott (1907), var. *vindelica* Schott (1907), var. *bohémica* Siman (1923), var. *hercynica* Münch (1923), var. *carpatica* Klika (1934), var. *balcanica* Svoboda (1950), var. *rhodopaea*, Svoboda (1950), var. *rossica* Svoboda (1950), var. *rumunica* Svoboda (1950).

Попытку классифицировать все разновидности сосны, выделенные авторами на территории Европы, сделал в своей последней работе Свобода (1953). Разновидности сосны, главным мотивом для выделения которых явились почвенно-климатические условия и которые приурочены к определенному ареалу, Свобода отнес в категорию климатических экотипов (климатипы). С таким взглядом на внутривидовую систематику сосны обыкновенной следует только согласиться. На этом же принципе были установлены экотипы сосны и автором термина «экотипы» Турессоном (Tureson, 1936).

Свобода все климатические экотипы сосны обыкновенной свел в три группы, применив при этом триноминальную номенклатуру. Эту же номенклатуру сохраняют Клика и Новак.

Однако в рекомендуемой Свободой классификации климатипов, в принципе, повторяем, правильной, с нашей точки зрения, допущены слишком большие обобщения. Во-первых, в группу *P. silvestris septentrionalis* включена отличная по своим морфологическим и эколого-физиологическим особенностям давно выделяемая в подвид сосна лапландская, с чем согласиться очень трудно. К тому же и история происхождения сосны лапландской иная, чем сосны, расположенной от нее к югу. Во-вторых, в три названные группы включена и сосна, произрастающая в Азии, которую, как мы покажем ниже, по ряду признаков и свойств следует выделить в самостоятельный таксон — подвид. В равной степени, в-третьих, и за сосной обыкновенной, произрастающей на Кавказе и в Крыму, следует сохранить самостоятельный таксон подвида или вида, так как эта сосна имеет только ей свойственные особенности, которые ее и отличают от сосны, произрастающей как на севере, так и на востоке и западе.

I группа климатических экотипов по Свободе:

*P. silvestris septentrionalis* (Schott) с климатипами: *P. silvestris scotica*, *P. silvestris norvegica*, *P. silvestris lapponica*, *P. silvestris suecica*, *P. silvestris fennica*, *P. silvestris borealis*, *P. silvestris borussica*, *P. silvestris baltica*, *F. silvestris rossica*, *P. silvestris ucrainica*, *P. silvestris sarmatica*, *P. silvestris baschkirica*, *P. silvestris uralensis*, *P. silvestris obensis*, *P. silvestris jakutensis*

II группа климатических экотипов по Свободе:

*P. silvestris montana* с климатипами: *P. silvestris nevadensis*, *P. silvestris iberica*, *P. silvestris pyrenaica*, *P. silvestris aquitana*, *P. silvestris alpina*, *P. silvestris vindelica*, *P. silvestris superherenana*, *P. silvestris pannonica*, *P. silvestris hercynica*, *P. silvestris carpatica*, *P. silvestris polonica*, *P. silvestris ramanica*, *P. silvestris illirica*, *P. silvestris rhodopaea*, *P. silvestris pontica*, *P. silvestris caucasica*.

III группа климатических экотипов по Свободе:

*P. silvestris stepposa* с климатипами: *P. silvestris scythica*, *P. silvestris kasachstanica*, *P. silvestris altaica*, *P. silvestris mongolica*, *P. funebris* Kom.

Учитывая все сказанное, а также и предшествующие работы (Самофал, 1925; Обновленский, 1940; Ф. Фомин, 1940), для подвида ssp. *silvestris* можно оставить следующие климатические экотипы (разновидности), считая, что каждому из них свойственна обособленная область местообитания.

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *septentrionalis* Schott.

Произрастает в средней, южной и юго-западной Скандинавии, распространена до северных границ ФРГ и западных границ СССР. На севере граничит с subsp. *lapponica*, а на юге — с var. *borussica*.

Шотт (Schott, 1904) рассматривал северную разновидность сосны обыкновенной как промежуточную между subsp. *lapponica* из Северной Швеции и var. *borussica* из северных низин Германии. Она напоминает var. *scotica*, но отличается от subsp. *lapponica* по редкой встречаемости в популяциях узкокронных деревьев, размеру хвои, продолжительности жизни хвои, числу и длине семян, окраске шишек, длине воздушного мешка пылевых зерен (Carlisle, 1958).

В популяциях преобладают деревья с широкой и выше поднятой, чем у subsp. *lapponica*, кроной. Узкокронных экземпляров мало, хотя последние и встречаются в восточных районах (Sylvén, 1916; Lindquist, 1935; Nordmark, 1950). Форма с компактной кроной (f. *condensata*) также встречается (Arnborg, 1941, 1946a). Хвоя серо-зеленая, средняя длина 35—43 мм, продолжительность жизни три — шесть лет, в среднем три-четыре года. Число семян четыре — семь (среднее пять-шесть), длина 26 мм (Holmerz, Ortenblad, 1888). По структуре поверхности семенной чешуи шишек наиболее обычна f. *plana*, реже встречается f. *gibba* и совсем редко f. *reflexa*. Средняя длина шишек 3,5—4,0 см, но шишки длиной более 4 см встречаются чаще, чем у subsp. *lapponica*; как правило, шишки серо-коричнево-зеленые (Sylvén, 1916). Семена чаще черные до темно-коричневых, коричнево-желтые, редко ярко-желто-белые; но более темные семена встречаются чаще, чем у subsp. *lapponica*. Крылышки семян обычно лилово-коричневые, часто красно-коричневые и желтовато-красно-коричневые (Sylvén, 1916). Средняя длина воздушного мешка пыльца (Lindquist, 1935) на деревьях с широкой кроной 33, 66, а с узкой — 37,84 м (Carlisle, 1958).

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *scotica* Schott.

Syn.: *P. scotica* Wildenow; *P. silvestris horizontalis* Antoine (1909); *P. horizontalis* D. Don. (1909).

Произрастает в Шотландии между 57°57' — 56°22' с. ш. и 2°53' — 5°38' з. д., на высоте около 600 м над ур. моря (Carlisle, 1958; Steven, Carlisle, 1959). По ряду признаков напоминает собой сосну из южной Швеции — var. *septentrionalis* — и отличается от сосны из северной Швеции по редкой встречаемости в популяциях узкокронных деревьев, размерами и продолжительностью жизни хвои, числу и длине семян, процентному соотношению шишек разной окраски и средней длиной пылевых воздушных мешков. Steven и Карлайл, детально изучившие изменчивость большого числа признаков сосны шотландской в сравнении с сосной южной Швеции, в таксономическом отношении рассматривают ее как географическую разновидность и сохраняют за ней таксон var. *scotica*.

По форме кроны встречаются чаще деревья с горизонтальной, цилиндрической и промежуточными формами, реже с компактной, раскидной, пирамидальной и плакучей. Редко встречаются с очень узкими кронами, почти красно-коричневые, редко ярко-



красные, хвоя обычно серо-зеленая, часто с налетом в весенний период; зимняя окраска темно-серовато-зеленая, реже желтоватая; средняя длина 14 мм, ширина 1,6 мм; продолжительность жизни два года — пять лет, в среднем три-четыре года; как правило, хвоя слегка скручена, редко очень скручена — у var. *spiralis* Carr.

Среднее число семян пять, длиной 19,2 мм. Все деревья в возрасте 100 лет имеют ядро красно-коричневого цвета; шишки по структуре поверхности семенной чешуи в популяциях встречаются: f. *plana* 42,4%, f. *gibba* 39,9%, f. *reflexa* 17,7%; средняя длина 3,8 см, обычно серо-коричневые или серо-зелено-коричневые, иногда светло-коричневые и желтоватые. Средний вес 1000 шт. семян 4,96 г, средняя длина семени 4,2 мм, от светло-серо-коричневых до почти черных, иногда крапчатых. Крылатки от светло-коричневых до темно-красно-коричневых, полосчатые и гладкие, от длинных и узких до коротких и широких. Пыльниковые «цветы» обычно желтые или розово-желтые, иногда ярко-лилово-красные или пурпурно-красные. Ширина пыльцевого зерна 43,5, длина 38,2 м и средняя длина воздушного мешка 33,7 м (Carlisle, 1958; Steven, Carlisle, 1959).

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *rigensis* Loudon (Fischer?).

Syn.: *P. rigensis* Desfontaine (1829); *P. rigensis* (Desfontaine) Ascherson et Graebner (1912).

Эта разновидность сосны обыкновенной была описана из района Рижского залива, она переходит в var. *septrionalis*. Хотя ниже мы приводим характерные признаки этой разновидности по описанию Карлайла (1958), однако рижскую сосну более правильно считать за проявление групповой изменчивости в пределах var. *septrionalis*. Это тем более справедливо, что первоначально именем рижской сосны назывался торговый сортимент древесины из этого района. Древесина этой сосны еще в XVIII—XIX вв. высоко ценилась для строительства корабельных мачт (Loudon, 1838; Sivers, 1903; Elwes, 1908; Seitz, 1927; Rehder, 1949). Основываясь на этом, одни авторы так же считают рижскую сосну синонимом var. *septrionalis* (Schott, 1907; Münch, 1924 a, б); другие — за самостоятельную географическую разновидность (Willkomm, 1887; Seitz, 1927; Bailey, 1933; Butts, Buchholz, 1940; Rehder, 1949).

Клика и Новак (1953) описывают рижскую сосну как разновидность *P. silvestris rigensis* (Desfontaine) Ascherson et Graebner, считая var. *septrionalis* за ее синоним.

Следующие характерные особенности характеризуют рижскую сосну. Ствол исключительно прямой. Крона пирамидальная или конусовидная, с тонкими восходящими ветвями. Отмечено (Chatin, 1865), что корка дерева над поверхностью земли 1—2 м имеет ярко выраженную красновато-желтую окраску. Побеги бледно-зеленые. Почки имеют желтоватую до красноватой окраску. Хвоя без выраженного блестящего налета. Шишки мелкие, обычно серые, но иногда имеют лиловый оттенок; как правило, апофизы слегка выпуклые. Семян пять — четыре — семь.

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *borussica* Schott (1907).

Syn.: *P. silvestris baltica* Svoboda (1950); *P. silvestris borussica* Schott (1907). Встречается в северо-восточных долинах ГДР, по описанию Мюнха (1924а, б). Эта разновидность иногда достигает 48 м высоты (Klika, Novak, 1953), имеет прямой ствол, умеренное развитие ветвей, форму кроны, среднюю между f. (var.) *superhrhenana* и f. (var.) *hercynica*; отличается быстрым ростом. В пределах этой разновидности отмечено, что ширококронные формы преобладают в южных и центральных, а узкокронные обычно встречаются в северных и восточных районах. Шотт считает эту разновидность наиболее подходящей для Германии. Шишки от лилово-зеленой до золотисто-коричневой окраски. Семена черновато-коричневые, часто пятнистые; крылышки серо-лиловые.

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *batava* Schott (1907).

Разновидность встречается в районах нижнего течения Рейна. По общему габитусу эта сосна занимает среднее положение между var. *borussica* и var. *superhrhenana*.

Хвоя длинная, на дереве сохраняется меньшее число лет, чем у var. *borussica*. Отличается быстрым ростом и ранним плодоношением (Schott, 1907).

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *superhrhenana* Schott (1907).

Syn.: *P. silvestris hagenensis* Loudon (1838).

Встречается в районах верхнего течения Рейна. По общему габитусу занимает среднее положение между var. *batava*, var. *borussica* и var. *vindelica*; более полнодревесна, чем var. *borussica*. Ветви часто прикрепляются к дереву под прямым углом, распростерты горизонтально и несут густую синева-зеленую хвою. Семена крупнее, чем у других разновидностей.

Клика и Новак (1953) считают за синоним var. *hagenensis* Loudon (1838).

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *pannonica* Schott (1907).

Эта разновидность произрастает в холмистых районах западной Венгрии, на высоте 300—800 м над ур. моря. Она напоминает var. *superhrhenana* по общему габитусу,

обильному «цветению». Шишки по структуре поверхности семенной чешуи всех трех форм — *f. plana*, *f. gibba* и *f. reflexa*. Семена черные, мелкие, но хорошей всхожести.

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *bohémica* Siman (1923).

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *sarmatica* Zapalowicz (1906).

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *carpatica* Klika (1934).

Syn.: *P. silvestris* f. *carpatica* Klika (1934); *P. silvestris* var. *carpatica* Domin (1937).

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *rumunica* Svoboda (1950).

В Карпатах растет на высоте 400—1500 м над ур. моря. Филогенетически близка к карпатской сосне.

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *vindelica* Schott (1907).

Syn.: *P. silvestris vulgaris genevensis* Banchin (1909); *P. genevensis* Hortul. ex Endlicher (1847).

Встречается в северном Предальпийском районе, на севере Швейцарии, в Австрии. Дерево имеет более прямой ствол, чем var. *superhrhenana*, и короткую хвою, хотя по общему габитусу отличается от северных сосен (Schott, 1907).

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *hercynica* Münch (1924).

Встречается на южных склонах гор в центральной Германии и в Швейцарии. Эта разновидность произрастает на высоте 1000 м, а в центральной Германии — 630—720 м над ур. моря. Ствол исключительно прямой, крона узкая, заостренная, с тонкими, гибкими ветвями. В условиях более низких местоположений ствол сохраняет свою стройную форму, но узкая, заостренная крона здесь менее выражена. Эта разновидность образует ценные насаждения. До некоторой степени сходный тип сосны встречается на северо-востоке Германии, но var. *hercynica* сильно отличается от var. *superhrhenana* (Münch, 1924).

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *haguenensis* Loudon (1838).

Syn.: *P. silvestris rubra* Endlicher (1847); *P. silvestris suerrhenana* Schott (1907).

Встречается в лесах Западной Германии по обе стороны от Рейна. По описанию Лудон (Loudon, 1883), дерево высокое, стройное, ствол хорошо очищается от сучьев. У старых деревьев корка гладкая, красноватая; у молодых деревьев почки красноватые, смолистые. Хвоя длинная, скрученная, светло-зеленая, слегка покрыта налетом. В молодости растет быстро.

Таксономическое положение этой разновидности не ясно. Мюнх (1924a) Шотт, (Schott, 1907), Клика и Новак (1953) считают ее синонимом var. *superhrhenana*, однако описание Лудон (1838) совершенно отлично от var. *superhrhenana* Schott. Муппей (1920) указывает, что var. *haguenensis* Loudon при выращивании из семян образует высокопроизводительные насаждения. Поэтому Карлайл (1958) считает, что эта разновидность сосны представляет определенную ценность для лесоводства, хотя ее таксономическое положение остается не установленным и до сих пор.

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *engadinensis* Heer (1862).

Syn.: *P. silvestris* subsp. *engadinensis* Ascherson et Graebner (1912).

Произрастает в Альпах (Engadine), в Швейцарии и в Тироле на высоте 1500—2200 м над ур. моря. Деревья, как правило, низкие, до 10—15 м высоты, с узкими кронами и низко опущенными по стволу ветвями. Общий габитус дерева придает этой разновидности сходство с subsp. *lapponica*. Отдельные деревья имеют пирамидальные, а некоторые старые деревья «зонтичные» кроны. Корка желтая или красноватая; хвоя короткая (менее 3,5—4 см), широкая (до 2 мм), толстая, желтая, острая, серо-зеленая, живет до пяти-шести лет; смоляных каналов в хвое до 20. Шишки мелкие, часто бледно-желтые, яйцевидно-конической формы, апофиз выпуклый и загнутый.

Описания этой разновидности, сделанные различными авторами, несколько отличаются друг от друга (Heer, 1862; Elwes, Henry, 1908; Bailey, 1933; Rubner, 1934; Rehder, 1949; Bean, 1951). Христ (Christ, 1865) и Уилком (Willkomm, 1887) полагают, что var. *engadinensis* является синонимом subsp. *lapponica*. Однако Карлайл (1958) справедливо считает ошибочным объединение этой разновидности с subsp. *lapponica*, основываясь только на сходстве габитуса. Он указывает, что узкокронные формы с низко опущенными по стволу ветвями часто встречаются как в северных, так и горных районах Европы; таким образом габитус сосны обыкновенной из северного района может напоминать габитус сосны из горного, т. е. совершенно другого географического района. Поэтому объединять эти две разновидности в один таксон нет оснований.

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *aquitana* Schott (1907).

Встречается на центральном массиве на юге Франции. Хвоя короткая темно-зеленая. Цветет в раннем возрасте. Семена мелкие, черного цвета, часто с лиловыми крылышками. В провинции Овернь выделена форма f. *ouvernensis* Bayer, произрастающая на высоте 600—1300 м над ур. моря (Klika, Novak, 1953).

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *nevadensis* Christ (1863).

Syn.: *P. silvestris hispanica* Svoboda (1950).

Произрастает в Сьерра-Неваде, в южной Испании, примерно 37° с. ш., на высоте 1600—2000 м над ур. моря. Это самая южная граница естественного ареала сосны обыкновенной (Rubner, 1934; Vazquez, 1947). Морфологические признаки этой разновидности изучены мало, однако некоторые данные свидетельствуют о плохой форме древесины (Schreiner, 1956). Хвоя короткая, широкая, жесткая, с белым оттенком на плоской стороне. Шишки почти сидячие, красновато-серые, с высоким пирамидальным апофизом (Elwes, Henry, 1908). Шрайнер (Schreiner, 1956) сделал общее описание разновидности испанской сосны: она отличается прямым, хорошо очищающимся от сучьев гладким стволом, поэтому var. *nevadensis* не является представителем характерного типа сосны обыкновенной для Испании; по Карлайлу (1958), ее можно считать местной географической разновидностью.

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *bougetii* Flous (1933).

Дерево с темно-зеленой хвоей, короткой и широкой. Растет на северных склонах Пиренеев на высотной границе лесной растительности (1900 м над ур. моря).

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *rhodopaea* Svoboda (1950).

Дерево до 40 м высоты, растет в Болгарии на высотах 850—1200—2200 м над ур. моря.

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *balcanica* Svoboda (1950).

В горах Балканского полуострова встречается во всех лесных формациях; растет на пологих склонах на высоте 1000 м над ур. моря, доходя до субальпийского пояса (1650 м над ур. моря). Встречается в Хорватии, Далмации, Боснии, Герцеговине, Сербии, Черногории, Албании и Македонии.]

Более обоснованное районирование климатипов сосны обыкновенной проведено С. А. Самофалом (1925), В. М. Обновленским (1951а, б) и Ф. И. Фоминым (1940) на основании детального изучения роста и развития культур сосны в географических посадках. Ими установлены следующие климатические экотипы (Фомин Ф., 1940):

- 1) климатип сосны северо-восточной, занимает Кировский и Пермско-Свердловский районы, является переходным к более южным климатипам;
- 2) климатип сосны северо-западной, занимает Ленинградско-Калининский район;
- 3) климатип сосны центральнорусский, занимает Казанско-Горьковский и Центральный районы;
- 4) климатипы сосны белорусской, охватывают Белорусский район и юго-восточный угол Южно-Прибалтийского района;
- 5) климатип полесской сосны — Полесский район и восток Западно-Полесского района;
- 6) климатип южнорусской сосны, занимает Орловский, Тульский, Курско-Воронежский и Пензенско-Ульяновский районы;
- 7) климатип башкирско-татарской сосны — Башкирско-Татарский район;
- 8) климатип западной сосны — из Привислянского, западной половины Западно-Полесского и из прибалтийских районов (б. Польша, Западная Белоруссия, Западная Украина, Литва, Латвия). Как видно, этот климатип включает в себя климатипы западноевропейских авторов (Schott, Svoboda, Klika): *rigensis* и *baltica*;
- 9) климатип юго-западной сосны, занимает украинскую лесостепь и правобережную степь;
- 10) климатип сосны островных боров южных степных районов;
- 11) климатип сосны островных боров Заволжской степи, Оренбургско-Куйбышевский район.

Все климатипы сосны Европейской равнины СССР хорошо сочетаются с физико-географическими районами этой территории. К приведенному районированию климатипов близко аналогичное районирование В. М. Обновленского (1951а, б).



Почвенные экотипы подвида  
*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L.

Особый облик сосны обыкновенной, произрастающей в крайних условиях местообитания, давно привлек внимание исследователей и послужил основанием к выделению этой сосны в особые таксоны — вид или разновидность. Много исследований посвящено сосне меловой и сосне болотной. Мы их рассматриваем как почвенные экотипы сосны обыкновенной, хотя по приоритету и сохраняем за ними первоначальный таксон «var.».

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *cretacea* Kalinicz.

Syn.: *P. cretacea* Kaliniczenko; *P. silvestris cretacea* (Kalinicz.) Komarov (1934); *P. stepposa* Svoboda (1950).

Сосна меловая, почвенный экотип сосны обыкновенной, растет на меловых обнажениях на юге Европейской части СССР и имеет свои экологические особенности, отличающие ее от граничащей с ней сосны обыкновенной. В настоящее время сосна меловая сохранилась в виде изолированных небольших насаждений по Северному Донцу. Она характеризуется следующими особенностями.

Дерево до 30 м высоты, с широкой кроной, часто опускающейся по стволу до низа, у старых экземпляров крона зонтикообразная. Хвоя короче (средняя длина 4,6 см с колебаниями 3,2—6,14 см), шире (ширина около 1,2 мм; 0,81—1,55 мм) и толще (толщина 0,55, 0,44—0,73 мм), чем у сосны обыкновенной. Шишки средней длины — 2,5—3 см; семенных чешуй на 20—25% меньше, чем у сосны обыкновенной; цвет шишек серый. Семядолей шесть (четыре — семь) (рис. 36).

Е. Н. Кондратюк (1960) приводит в качестве диагностического признака, отличающего сосну меловую от сосны обыкновенной и сосны Фоминки, еще размеры пыльцы, которая больше у сосны меловой.

Однако, несмотря на ряд морфологических особенностей, которыми пытаются характеризовать сосну меловую в отличие от сосны обыкновенной, все же следует сказать, что резких различий между ними нет. Если и отмечаются какие-либо отличия этой сосны (главным образом размеры хвои и шишек), то они вызваны прежде всего исключительно бедными почвенными условиями, что отмечает и Кондратюк. В анатомическом же строении древесины меловой сосны, в том числе и в анатомии хвои, резких отличий, которые бы убеждали нас в необходимости выделения этой сосны в таксон вида, нет.

Отсутствие убедительных доказательств в пользу сосны меловой как вида послужило основанием к тому, что большая часть дендрологов видела в ней лишь разновидность или даже форму сосны обыкновенной (Литвинов, 1891; Талиев, 1896; Козо-Полянский, 1931; Комаров, 1934; Фомин А, 1928; Сукачев, 1934). Лишь А. Л. Лыпа (1955), не приводя достаточных обоснований, высказался о меловой сосне как об особом виде.

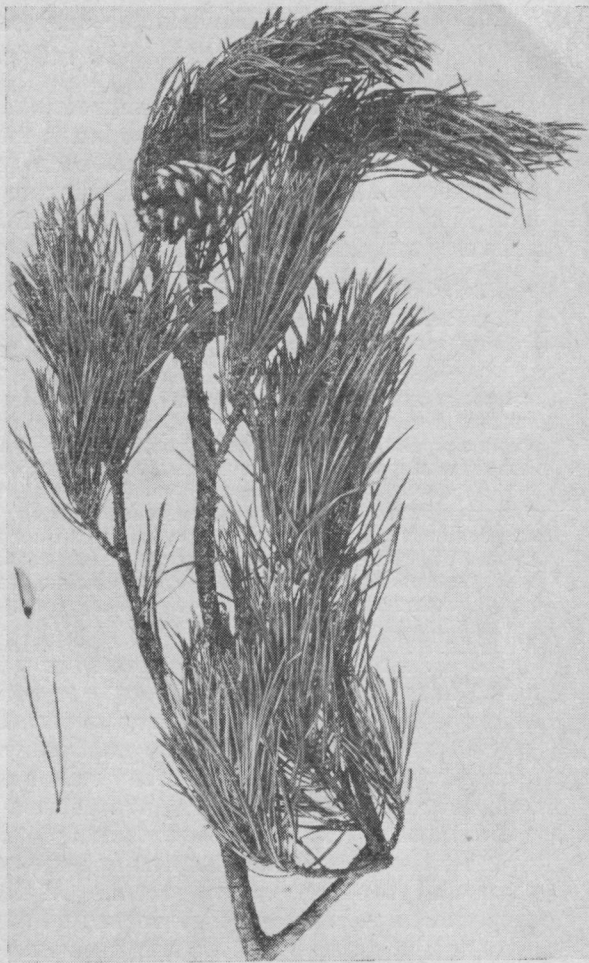
Обобщая все сказанное, более правильно и логично сосну меловую считать за экологическую форму (почвенный экотип), приуроченную к меловым обнажениям. Мы сохраняем за ней первоначальное название, данное автором до выделения в самостоятельный вид. — *P. silvestris* L. var. *cretacea* Kalinicz.

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. f. (var.) *nana* Pallas (1784).

Syn.: *P. silvestris* var. *sphagnicola* Ruprecht (1846); *P. silvestris* var. *reflexa* Heer (1862); *P. silvestris* var. *brevifolia* Rogov (1868); *P. silvestris* var. *turfosa* Woerlein (1893); *P. silvestris* var. *nana* f. *litvinovii* (Sukaczew (1905); f. *wilkommii* Sukaczew (1905); *P. silvestris* var. *nana* Litvinov (1905); *P. silvestris* var. *nana* f. *pumila* Abolin (Аболин, 1915).

Сосна обыкновенная, произрастающая на сфагновых болотах, имеет ряд морфологических и, конечно, физиологических особенностей, которые не могли не обратить внимание исследователей. Гмелин (Gmelin, 1747) первый обратил внимание на отличие сосны на болотах от сосны в других условиях местообитания; это послужило ему основанием для описания

болотной сосны как особой разновидности: *P. silvestris* L.  $\alpha$  *pumila*, характеризующейся слабым ростом, короткой хвоей, мелкими шишками. Но первое ботаническое описание сосны на болотах как особой разновидности сделал Паллас (Pallas, 1784) — *P. silvestris* L. var. *nana* Pallas. В своем описании Паллас сослался и на Гмелина. По приоритету сосна на болотах сохранила это название в специальной литературе. Однако на протяжении всего XIX и начала XX вв. ботаники неоднократно возвращались к описанию болотной сосны, причем многие из них давали ей свое новое название. Рупрехт (Ruprecht, 1846) описал и выделил сосну на болотах как систематическую единицу — var. *sphagnicola* Ruprecht; Рогович (1868—1869) сосну на болотах назвал как var. *brevifolia*, хотя и не привел никакого диагноза; Ф. Кеппен (1885), Вилькомм (Willkomm, 1887), Д. И. Литвинов (1891), Вэрлейн (Woerleip, 1893) описывали болотную сосну, как var. *turfosa*. Вилькомм подчеркнул, что болотная сосна на моховых болотах Германии и Австрии по внешнему облику — редкой и короткой хвое, корявому, часто изогнутому стволу — напоминает горную сосну (Krummholzkiefer). Почти дословно такое же описание болотной сосны приводит и Вэрлейн. Гребнер (Graebner, 1899) указывал на существование нескольких более или менее сильно различных между собой форм болотной сосны как с изогнутым, так и прямым стволом. (См. также Ascherson, Graebner, 1903).



В. Н. Сукачев (1905), сопоставляя многочисленные и часто противоречивые описания болотной сосны, приходит к заключению, что все перечисленные исследователи имели в виду следующие две формы болотной сосны: 1. *P. silvestris* L. f. *sphagnicola* Rupr. (var. *turfosa* Woerl.); 2. *P. silvestris* L. f. *willkommii* Sukacz.

Кроме этих двух форм, Сукачев описал еще третью форму, обнаруженную им на болотах Новгородской обл., которую он предложил назвать *P. silvestris* L. f. *litvinovii* Sukacz.

Но подробный, притом критический, анализ систематических работ о болотной сосне сделал Р. И. Аболин (1915) на основании всестороннего изучения изменчивости сосны, произрастающей на обширных болотных массивах Псковской и юго-западной части Новгородской областей, причем особое внимание он обращал на изучение характера роста и внешней формы. Аболин установил большое разнообразие сосны на болотах. На ос-

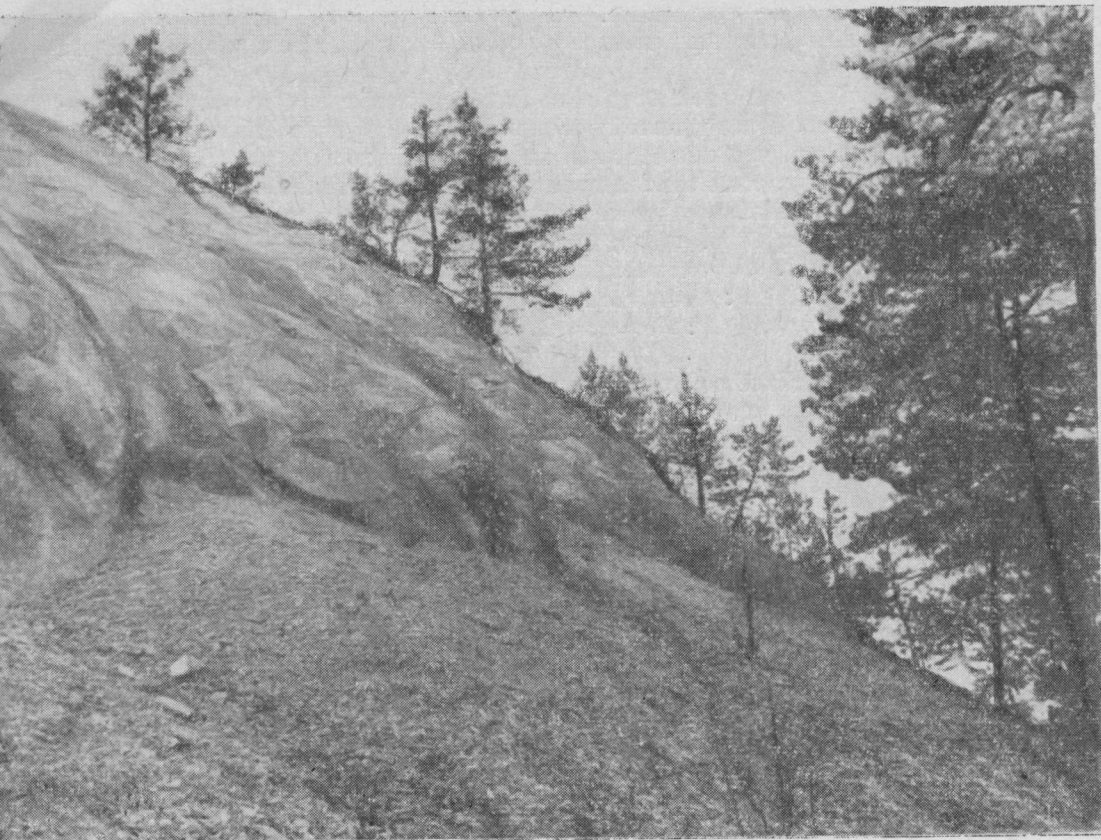


Рис. 36. Сосна обыкновенная, почвенный экотип — меловая, насаждение сосны на выходах мела, правый берег С. Донца, Славянский лесхоз.  
 ◀ Фото Д. Д. Лавриненко

новании этих исследований автор пришел к выводу, что большое разнообразие условий существования сосны на болотах обуславливает соответствующее разнообразие экологических форм сосны обыкновенной. Исходя из этого, Аболин считал, что генетического значения болотные формы сосны обыкновенной иметь не могут. Он понимал их лишь как экологические формы, сложившиеся под непосредственным влиянием среды и условий существования.

Делая такой вывод, Аболин в известной степени опирался на работы Н. П. Кобранова (1912), производившего посевы семян суходольных и болотных сосен в различных условиях. Как известно, на основании этих опытов Кобранов пришел к заключению, что болотная сосна есть физиологическая разновидность (форма) обыкновенной сосны, возникшая под деградирующим влиянием торфяного субстрата. Все же различия болотных сосен, отмечаемые отдельными авторами, являются различными стадиями одного и того же процесса вырождения сосны. И далее, Кобранов указывал, что при изменении условий существования болотная сосна способна к удовлетворительному росту.

Р. И. Аболин, наблюдая на болотах Псковской и Новгородской областей все «стадии и деградации» сосны, начиная от вполне стройного дерева высотой 10—15 м, при диаметре ствола на высоте груди 20—25 см, и кончая кустарником, совершенно не имеющим главного ствола, почти целиком погруженным в торф, составил следующий экологический ряд:



дерево — жердняк — кустарник. С учетом работ предшествующих авторов Аболин описал четыре формы сосны, произрастающей на болотах.

Все эти формы мы рассматриваем как результат изменчивости разновидности сосны на болоте, почему сохраняем приоритет Палласа. Это тем более справедливо, что сам Аболин не придавал систематического значения этим формам, т. е. не считал возможным возводить их в более высокий таксономический ранг, почему не привел и латинских диагнозов. Вот эти формы: 1) *P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *nana* Pallas f. *uliginosa* Abolin (1915); 2) *P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *nana* Pallas f. *litvinovii* Sukaczew; 3) *P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *nana* Pallas f. *willkommii* Sukaczew; 4) *P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. var. *nana* Pallas f. *pumila* Abolin.

Приведенные Аболиным характеристики этих форм сосны болотной свидетельствуют о том, что особенности их роста — результат прежде всего условий существования, среди которых на первое место следует поставить крайнее обеднение торфа зольными элементами и чрезвычайно интенсивный рост сфагнового ковра (Аболин, 1915).

Экологическая характеристика сосны в условиях заболоченных лесов Ильменского заповедника дана Ю. З. Кулагиным (1961). Некоторые данные о семенах болотной сосны приводятся Н. Кушниковым и А. Гавриловым (1958).

А. Н. Шатерникова (1929), проводя сравнительное изучение влияния стояния грунтовых вод в почве на анатомическое строение хвои сосны обыкновенной, пришла к заключению, что разница между соснами, выросшими на болоте и на дренированных субстратах, проявляется главным образом во внешнем виде; анатомические различия значительно меньше и, кроме того, подобны тем изменениям, которые претерпевает сосна обыкновенная вследствие разницы условий произрастания и возраста. Это лишнее подтверждение того, что болотную сосну в таксономическом отношении следует рассматривать как почвенный экотип сосны обыкновенной.

Наконец, указания о некоторых физических свойствах древесины сосны, выращенной на осушенном болоте, приводятся в работе Оллинмаа (Ollinmaa, 1960).

\* \* \*

Детальное изучение рас сосны обыкновенной в Федеративной Республике Германии провел Рубнер (Rubner, 1959, 1962). Положив в основу климатические экотипы, Рубнер провел детальное и дробное деление рас сосны, объединяя экотипы почвенные и высотные. Для выделенных рас (в нашем понимании экотипов) Рубнер указывает их ареалы.

### [Формы подвида *Pinus silvestris* L. subsp. *silvestris* L.

Формы сосны обыкновенной, как было сказано выше, свидетельствуют о высокой степени полиморфизма этого вида. Понятие о полиморфизме дано на стр. 109. Ниже будут описаны характерные особенности форм сосны обыкновенной. Следует иметь в виду, что большая часть приведенных ниже форм встречается и в популяциях других установленных нами подвидов, так как эти формы свойственны всему линейному сосны обыкновенной. Не учитывая этого обстоятельства при изучении внутривидовой изменчивости сосны обыкновенной в каком-либо районе, авторы часто описывают обнаруженную ими форму по тому или иному признаку, приписывая ей региональное значение. Однако если такая форма была уже

описана в другом месте ареала сосны, то выделять ее вторично и описывать нет никакой необходимости. Для подвида сосны обыкновенной мы приводим полностью все формы, которые были описаны разными авторами в разное время. Но поскольку эти формы могут и должны повторяться для других подвидов, то они являются общими для всего линнео-на сосны обыкновенной.

*P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. f. *fominii* Kondratjuk.†  
Syn.: *P. fominii* Kondratjuk (1950).

Е. Н. Кондратюк относит этот вид в ряд *Hamatae* Kondr. (1960). Он описан автором как реликтовое и эндемичное растение из Житомирского полесья. Характерные особенности этого вида следующие: дерево с прямым стволом до 30 м в высоту, черно-серой коркой. Крона округло-пирамидальная, иногда опущена до земли, хвоя 5—10 см длины и 1,5—2 мм ширины, голубовато-зеленая; на поперечном разрезе 9—12 периферических смоляных каналов. Шишки 4,5—7 см длины, чешуи шишек загнуты к основанию; шишки красно-бурого цвета. Растет на обнажениях кристаллических пород.

Исходя из ряда признаков, сближающих эту сосну с сосной, растущей на Кавказе, — *P. hamata* (Steven) Sosn., — и с некоторыми средиземноморскими видами, а также из того факта, что она растет на древних субстратах (гранитах, кварцитах и продуктах их выветривания), в местах естественного произрастания третичного реликта *Azalea pontica* L., автор придает этому виду большое фитогеографическое значение, могущее помочь решению ряда вопросов истории далекого прошлого растительного покрова нашей страны (Кондратюк, 1960).

*P. fominii*, как признает и сам автор, не имеет выраженных границ своего распространения и растет совместно с *P. silvestris* L. s. str. Учитывая все сказанное, более вероятно рассматривать этот новый вид в Житомирском полесье не более как одну из форм, самое большее — разновидность *P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. Мы сохраняем за ней таксон формы.

В своих исследованиях Кондратюк (1957) определил соотношения ранней и поздней древесины в годичном кольце как показатель прочности древесины у видов: *P. silvestris* L. s. str., *P. cretacea* и *P. fominii*. На основании анализа небольшого числа деревьев (до шести), произрастающих в одинаковых условиях, были установлены различия этого признака. Максимальный процент поздней древесины (41 %) был у меловой сосны, затем (35,5 %) — у сосны Фомина и потом (25 %) — у сосны обыкновенной. Однако, несмотря на приведенные различия, более правдоподобно дать им другое толкование; с одной стороны, их можно рассматривать как результат индивидуальной изменчивости, с другой — как результат влияния почвенных условий (меловая сосна — почвенный экотип). Поэтому приведенные различия в проценте поздней древесины у трех видов сосен не убеждают нас отказаться от высказанного выше положения: сосна Фомина и сосна меловая являются экотипами сосны обыкновенной.

#### Формы сосны обыкновенной по форме кроны и ствола

f. (var.) *horizontalis* D. Don (1814).

Несмотря на то, что по скорости роста эта форма не отличается от f. *ascensa*, ее крона и форма ствола обладают хорошими качествами с лесоводственной точки зрения. Эта форма встречается не только в Шотландии; Карлайл (1958) встречал деревья, очень напоминающие f. (var.) *horizontalis* D. Don. как в Западной Норвегии, так в Лагурианских Апеннинах, в Италии. Генетическая сторона этой формы не совсем ясна, во многих лесах преобладают формы, промежуточные между f. (var.) *horizontalis* и f. *ascensa* (Carlisle, 1958; Don, 1814). Утверждения Дона, что этой форме сосны свойственны сравнительно гладкая корка и гладкие толстые шишки, не были подтверждены исследованиями (Carlisle, 1958).

*f. ascensa* Carlisle (1958).

Это дерево быстрого роста, растет быстрее, чем *f. (var.) horizontalis*. Хвоя заметно гуще, чем у *f. horizontalis*; она серо-зеленого цвета. Имеющиеся данные говорят, что характерные признаки этой формы передаются по наследству. В лесах Шотландии преобладают формы, промежуточные между *f. ascensa* и *f. (var.) horizontalis* (Carlisle, 1958; Steven, Carlisle, 1959).

*f. fastigiata* Carrière (1867).

Встречается в Померании (Carrière, 1867; Schnerin, 1906), в Шотландии (Carlisle, 1958); используется для посадок в садах Англии и США (Veitch, 1900; Slavin, 1932). Особенности передаются по наследству (Carlisle, 1958).

*f. fastigiata glauca* hort.

Хвоя покрыта налетом. Упоминается в литературе (Schelle, 1920), хотя характеристика этой формы не дается.

*f. condensata* Fries (1890).

В Скандинавии обычно известна под названием «kvastall» или «bukstall» — раскидистое или кустарниковое низкорослое дерево. Было установлено, что у 12% потомства этих деревьев обнаруживается «сложный» ствол, т. е. особенности этой формы передаются по наследству (Fries, 1890; Arnborg, 1941, 1946а, б; Carlisle, 1958).

*f. pyramidalis* Elwes and Henry, (1908).

Дерево с пирамидальной кроной и прижатыми к стволу ветвями. Встречается в СССР, Норвегии, Финляндии, Шотландии (Carlisle, 1958). Некоторые ученые считают эту форму за синоним *f. fastigiata* и *f. watereri*. Пирамидальная форма кроны встречается часто в разных частях ареала. Она описана также для других подвидов: для *P. silvestris* L. subsp. *lapponica* — Г. М. Козубовым (1962 в); *P. silvestris* L. subsp. *stepposa* — Г. В. Крыловым (1961).

*f. pyramidalis glauca* hort.

Дерево с пирамидальной кроной и голубовато-зеленой хвоей, однако окраска хвои при культуре часто не передается потомству. (Beissner, 1909).

*f. pyramidalis compacta* Hornibrook (1938).

(Beissner und Fitschen, 1930; Hornibrook, 1938).

*f. columnaris* Croux (1889).

Садовая разновидность с колонновидной кроной.

*f. columnaris compacta* Croux (1889).

Карликовая форма, выращиваемая в питомниках Франции, редко достигает в высоту нескольких метров. Ветки короткие, прямые; хвоя глянцевитая, темно-зеленая, иногда с синеватым оттенком; длина хвои 4—5 см.

*f. watereri* Beissner (1902).

В Северной Америке эту форму размножают с декоративными целями (Carlisle, 1958).

*f. (var.) compressa* Carrière (1867).

Садовая форма, напоминающая *f. fastigiata*. Рост медленный, ветви прижаты к стволу и расположены по отношению к оси ствола более параллельно, чем у *f. fastigiata* (Carrière, 1867; Hornibrook, 1938). По габитусу и окраске хвои напоминают *f. watereri* (Carlisle, 1958).

*f. erecta* Mouillefert (1892).

*f. (var.) intermedia* Loudon (1838).

(Hooper, 1868; Carlisle, 1958).

*f. (var.) plicata* Schenk (1925).

(Schenk, 1925; Beissner, 1930; Carlisle, 1958).

*f. pendula* Caspary (1866).

(Caspary, 1866; Elwes, 1908; Beissner, 1930; Pardè, 1937; Dallimore and Jackson, 1954).

В Шотландии эта форма сохраняет свои особенности при семенном размножении, т. е. она наследственная. При этом часто образуются две формы кроны: цилиндрическая и куполообразная (Carlisle, 1958). Иногда используется в садоводстве (Bailey, 1933).

*f. virgata* Caspary (1822).

(Caspary, 1822—1823; Schwerin, 1906; Elwes, Henry, 1908; Sylven, 1910; Beissner, 1930), рассматривается как генотип (Carlisle, 1958).



*f. anguina* hort.

Садовая форма со скрученным стволом, ветви растут во всех направлениях, хвоя синеватая, шишки имеют длину 4 см, с плоскими апофизами (Beissner, 1930).

*f. tortuosa* Büttner (1897).

(Büttner, 1897).

*f. nana* Carrière (1854).

(Carrière, 1867; Bean, 1951; Dallimore, 1954).

Иногда рассматривается как синоним *f. pygmaea* (по Комарову, 1934). Эта форма соответствует var. *nana* Pall.; форма наследственная.

*f. globosa* hort.

(Pardè, 1937; Bean, 1951; Dallimore, 1954) (По Carlisle, 1958)

*f. globosa viridis* hort.

Карликовая форма с ярко-зеленой хвоей (Baissner, 1930).

*f. globosa nana* hort.

(Carlisle, 1958).

*f. pygmaea* hort.

(Hornibrook (1938).

*f. pumila* Beissner (1891).

(Beissner, 1909; Bailey, 1933; Pardè, 1937; Hornibrook, 1938; Bean, 1951). Синоним (*f. glauca* hort. (Beissner, 1930). Нельзя смешивать с *P. silvestris* (*f. pumilio* — устаревшее название *P. mugo* var. *pumilio* (Dallimore, 1954; Carlisle, 1958).

*f. saxatilis* Carrière (1867).

(Carrière, 1867; Hornibrook, 1938). Иногда входит в собирательное понятие (*f. pygmaea*.

*f. (var.) genevensis* Beissner (1909).

Медленно растущий, карликовый, изогнутый кустарник с многочисленными скрученными, раскидистыми ветвями (Beissner, 1909; Hornibrook, 1938).

*f. (var.) umbraculifera* Baissner (1891).

(Beissner, 1891, 1909, 1930; Hornibrook, 1938).

*f. beauvronensis* hort.

Карликовый густой ветвистый кустарник, достигающий высоты около 0,5 м в возрасте 25 лет; напоминает «помело» («witch's broom») сосны обыкновенной (Bean, 1951; Beissner, 1930; Hornibrook, 1938).

*f. turfosa* Woerlein (1893).

Syn.: *P. turfosa* Willkomm (Woerlein, 1893; Beissner, 1930) и, возможно, var. *nana* Pall. (Сукачев, 1934).

*f. katakeimens* Graebner.

Карликовая форма со стелющимся стволом, достигающим длины 50 см. Кустарник в высоту не превышает 2,1 м (Beissner, 1930). В. Н. Сукачев (1905) обратил внимание, что на дюнах встречается близкая к *f. turfosa* разновидность. Все ветви этой формы сосны лежат на почве и возвышаются над ней всего лишь на 30—50 см. Вершина ее прямая, но более старые части ствола скоро ложатся на землю, и тогда она напоминает *P. montana*. Иглы и плодоношение подобны *f. turfosa*. Сукачев предложил назвать эту форму как var. *katakeimos*. Автор отмечает, что на таких же местах растут жалкие экземпляры обыкновенной сосны с длинными слабыми плетевидными побегами, острыми иглами и без шишек; эти экземпляры представляют, конечно, только результат воздействия ветра на открытом пространстве на обыкновенную форму сосны.

#### Формы сосны обыкновенной по строению корки

*f. (var.) rubra* hort.

(Carrière, 1867; Beissner, 1891).

Syn.: var. *superrhenana* Schott (1907); var. *rubra* Borkh. (Carlisle, 1958).

Термин (*var. rubra*) использовался в различном смысле: (*var. rubra* Grigor (Gordon, 1858; Gilchrist, 1871) — устаревшее название сосны из Шотландии; (*var. rubra* Endl.

f. *gibberosa* Kihlman (1906).

(Beissner, 1906, 1911, 1930; Pardé, 1937).

f. *sigillita pilsudskiana* Stecki (1937). Редкая форма сосны встречается в Польше (Stecki, 1937).

f. *laevigata* Schwerin (1911).

f. *annulata* Fintelmann (1881).

Пластинки корки в нижней части ствола распределены по кругам, бороздка горизонтально опоясывает ствол поблизости от прежнего местонахождения старых узлов (мутьевки) ветвей, при этом пластинки заходят одна на другую наподобие кровельной драки на крышах. Поэтому ее иногда называют «сосна драньковая» («Schindekiefer», «shingle pine»). Эта форма встречается сравнительно редко в Германии (Caspary, 1882—1883; Beissner, 1930; Гроздов, 1958).

f. (var.) *bonopartei* Seitz (1929).

Корка из мелких, более или менее равновеликих, вогнутых, тонких, коричневых чешуек; известна под названием «сосны с чешуйчатой корой» или «корой в виде раковин» («Muschelkiefer») (Seitz D. 1929, 1930, 1931, 1933, 1936, 1938; Francois, 1947; Carlisle, 1958).

Вопрос, являются ли описанные три типа корки генотипическим признаком, обсуждался многими учеными (Seitz, 1929, 1930, 1931, 1933, 1936, 1938; Dengler, 1938, 1944; Hejtmanek, 1953). Карлайл (1958) в популяциях сосны в Шотландии нашел две серии корки. К первой относятся деревья с гребенчатой коркой (var.) *kienitzii*, но к возрасту зрелости она переходит в пластинчатую корку (var.) *seitzii*. Ко второй серии относятся деревья с коркой в виде ракушек (var.) *bonopartei*, которые образуют корку в зрелом возрасте в виде пластинок и ракушек, т. е. средний тип между коркой (var.) *kienitzii* и (var.) *bonopartei*. При этом не получили подтверждения предположения Д. Зейтца (Seitz D., 1929, 1930, 1931, 1933, 1936, 1938) о соотношении типа корки с другими характерными признаками. Поэтому Карлайл (1958) высказывает предположение, что три формы сосны по строению корки, описанные Д. Зейтцем (var. *seitzii*, var. *kienitzii* и var. *bonopartei*), не устойчивы, а подвержены возрастной изменчивости. Поэтому, если различают формы сосны по корке и дают им ботаническое название, то необходимо указывать и возраст дерева (Carlisle, 1958).

f. (var.) *kienitzii* Seitz.

Корка состоит из толстых, темных, шероховатых, заходящих друг на друга пластинок или гребней, разделенных глубокими бороздками. Эта форма широко известна под названием «сосна с чешуйчатой или гребенчатой корой» (Schuppenkiefer) (Seitz D., 1926, 1929, 1930, 1931, 1933, 1936, 1938; Seitz W. 1927; Francois, 1947; Carlisle, 1958).

Имеется указание, что такая корка свойственна деревьям с густой конической кроной, стройным стволом. Ветви короче, чем у (var.) *seitzii*; хвоя жесткая, темно-зеленая. Шишки продолговатые с выпуклыми апофизами. Ядро узкое, в сухом виде темно-красного цвета, древесина смолистая, более грубоволокнистая, чем у var. *seitzii*.

f. (var.) *seitzii* Schwerin (1906).

Поверхность корки состоит из тонких, гладких, более или менее равновеликих, светлоокрашенных пластинок, разделенных узкими, неглубокими бороздками. Корка очень напоминает панцирь черепахи. Широко известна под названием «сосны с пластинчатой корой» (Plattenkiefer) (Seitz D., 1926, 1929; Seitz W., 1927, Francois, 1947; Carlisle, 1958).

Д. Зейтц (1929, 1930, 1931, 1933, 1936, 1938) считает, что в Германии этот вид корки свойствен деревьям, имеющим склонность к развилке ветвей. Боковые ветки распростерты, хвоя редкая, желтовато-зеленая; апофизы шишек не очень выпуклые. Ядро древесины широкое, в сухом виде темно-красного цвета. Древесина однородная, волнистая, с небольшим содержанием смолы.

### Формы сосны обыкновенной по размерам и окраске хвои

f. (var.) *microphylla* Schwerin (1906).

Эта форма сосны характеризуется очень короткой хвоей и тонкими ветвями (Schwerin, 1906; Elwes, Henry, 1908; Beissner, 1930; Dallimore, Jackson, 1954). Байсенер считает, что эта форма наследственна. Она зарегистрирована в Германии.

f. (var.) *parvifolia* Heer (1862).

Дерево с голубоватой хвоей (Heer, 1862; Beissner, 1930; Parde, 1937; Czoppelt, 1938; Rehder, 1949). Возможно, синоним (var.) *microphylla* (Carlisle, 1958).

f. (var.) *brachyphylla* Wittrock.

(Beissner, 1906, 1930; Sylven, 1910).

Возможно, синоним (var.) *microphylla* (Carlisle, 1958).

f. (var.) *brevifolia* Heer (1862).

(Christ, 1865). Возможно, синоним (var.) *microphylla* и (var.) *brevifolia* Rogov (Комаров, 1934).

f. (var.) *baenitzii* Baenitz (Tscherning).

Дерево с очень короткой хвоей, встречается в Австрии (Tscherning, 1899). Возможно, синоним (var.) *microphylla*. Карлайл (1958) правильно допускает, что некоторые из описанных выше форм сосны с короткой хвоей могут быть объединены под одним названием var. *microphylla*.

f. (var.) *latifolia* Gordon (1858).

Деревья с необыкновенно широкой, длинной, покрытой налетом хвоей; отличаются быстрым ростом. Встречаются на Кавказе и на горах около Эрзерума. По наблюдениям Гордона, ареал этой формы расположен в Иране и на северо-востоке Турции (Gordon, 1880; Hooper, 1868). Гордон (Gordon, 1880) считает эту форму за синоним (var.) *persica* hort.; *P. erzeroomica* Calvert; *P. caucasica* Fischer; *P. altissima* Ledebour. Карлайл (1958), видимо, прав, считая форму f.(var.) *latifolia* одним из вариантов по хвое в географической разновидности (var.) *caucasica*.

f. (var.) *divaricata* (Wahlenb.) (по Beissner, Fitschen, 1930).

f. (var.) *argentea* Steven.

Форма хорошо выражена, характеризуется серебристо-зеленой хвоей, покрытой налетом. Серебристый оттенок заметен даже на шишках, а на хвое сохраняется, когда она высыхает. Дерево высокое, быстрого роста, с серовато-красной коркой. Шишки с крючковатыми апофизами, напоминающими f. (var.) *reflexa*. Встречается в естественных насаждениях на Кавказе (СССР) и разводится как декоративное дерево (Gordon, 1880; Carrière, 1867; Beissner, 1909; Elwes, 1908; Bailey, 1933; Hornibrook, 1938; Loudon 1838; Steven, 1838; Rehder, 1949; Bean, 1951; Dallimore, 1954; Carlisle, 1958).

f. (var.) *argentea compacta* hort.

Хвоя серебристая; крона округлая; компактная (Beissner, 1899).

f. (var.) *aurea* Beissner (1891).

(Beissner, 1909; Bailey, 1933; Bean, 1951).

Сезонное изменение окраски хвои свойственно северным географическим разновидностям сосны, которые мы объединяем в subsp. *lapponica* Fries. Вполне вероятно, что именно с этими географическими формами и имел дело Байсснер, так как они широко распространены в садоводстве.

f. (var.) *beissneriana* Schwerin (1896).

Форма напоминает f. (var.) *aurea* (Schwerin, 1906; Beissner, 1909; Beissner, Fitschen, 1930).

f. (var.) *viridis compacta* hort.

Syn.: (var.) *viridis compacta* Hornibrook (Beissner, Fitschen, 1930). Hornibrook, 1938.

Невысокое, медленнорастущее дерево, с узкой, конической кроной; хвоя травянисто-зеленая.

f. (var.) *nivea* Schwerin (1906).

(Schverin, 1906; Beissner, 1909; Beissner, Fitschen, 1930). Карлайл (1958) предполагает, и, видимо, он прав, что в данном случае мы имеем дело с хлорофилловым мутантом, с низким процентом выживаемости.

f. (var.) *variegata* Beissner (1891).

Дерево с пестрой хвоей. Предполагают, что данная окраска хвои является в большей степени результатом действия генетических факторов, чем условий произрастания (Beissner, Fitschen, 1930; Elwes, Henry, 1908; Sylven, 1910; Omanovic, 1937; Degelius, 1943; Rol, Pourtet, Turpin, 1954; Carlisle, 1958).

f. (var.) *alba* hort.

Подробного описания нет.

f. *alba spicata* Ouden (1949).

f. (var.) *tortuosa* D. Don (1814)

Хвоя короткая, скрученная (Beissner, 1930). Нельзя смешивать с (var.) *tortuosa* Büttner (Carlisle, 1958).

f. (var.) *spiralis* Carriere.

Быстрорастущее дерево с крупной, скрученной хвоей; «завитая», беспорядочно расположенная хвоя создает красивый лиственный орнамент. В культуре изменчива (Carriere, 1867; Beissner, 1930; Carlisle, 1958).



f. (var.) *crispata* Schwerin (1906).

Быстрорастущее дерево с длинной, изогнутой хвоей (Schwerin, 1906). Возможно, синоним (var.) *spiralis*.

f. (var.) *monophylla* Hodgins.

У этой формы две хвоинки каждого укороченного побега срастаются во всю длину и образуют одну хвою, цилиндрической формы, отчего хвоя на дереве редкая. Иногда смешивают эту форму с деревьями с большой хвоей (Young, 1935), у которых нет полного срастания тканей хвои. Эта форма наследственна (Carlisle, 1958).

#### Формы сосны обыкновенной по качеству древесины

f. (var.) *alba* Senilis (1866).

Форма сосны с кремово-белой древесиной, откуда и ее название — белая сосна обыкновенная («white scots pine»). Сенилис (Senilis, 1866) указывает, что эта форма сосны доминирует как в естественных, так и искусственных насаждениях Европы; она отличается от var. *alba* hort.

f.(var.) *rubra* Senilis (1866).

Форма сосны с желтовато-коричневой древесиной, откуда и ее название «красная сосна обыкновенная» («red scots pine»). В благоприятных почвенных условиях древесина имеет более темную окраску в сравнении с var. *alba*. Эта форма сосны преобладает в естественных насаждениях Шотландии (Senilis, 1866). Нельзя смешивать с var. *rubra* hort.

f.(var.) *montana* Sang.

Устаревший термин, относящийся к сосне обыкновенной с красной смолистой древесиной, причем эти признаки свойственны даже молодой древесине (Loudon, 1855). Подробных данных об этой форме сосны нет (Carlisle, 1958). В России давно упрочилось название «кондовая» (мелкослойная) и «мяндовая» (крупнослойная) сосна (Ткаченко, 1953).

#### Формы сосны обыкновенной по окраске репродуктивных органов и по строению шишек

f. (var.) *erythranthera* Sanio (1871).

Мужские (пыльниковые) «цветки» перед открыванием пыльников имеют лилово-красную, карминную, красноватую или лилово-коричневую окраску. Встречается в пределах всего ареала сосны обыкновенной. Имеется много промежуточных форм, но наиболее распространена желтая окраска. Форма наследственна (Caspary, 1882, 1883; Veith, 1900; Elwes, Henry, 1908; Kirchner, Loew, Schröter, 1908; Baissner, 1909; Baissner, Fitschen, 1930; Carlisle, 1954). Синоним — var. *rubriflora* Bouchenau.

f. *sulfuranthera* Kozoubow (1960).

Мужские (пыльниковые) «цветы» перед открыванием имеют желтую окраску (Козубов, 1962в).

f.(var.) *monticola* Schröter (1895).

Дерево производит большое количество мужских «цветков» в течение восьми лет и более подряд и сохраняет хвою в продолжение восьми лет. Развитие пыльников лишает нижние части годичного прироста побега хвои, которая развивается в верхней части прироста «мужского» побега, что придает ему «гребенчатость» («whorled») или «кудрявость». Встречается во всем ареале; отмечена в Швейцарии, северной Германии, СССР (Beissner, 1930; Kirchner и др., 1908). Преобладание на дереве мужских «соцветий» или женских шишек отмечалось многими авторами и послужило основанием к выделению «женских», «мужских» или «смешаннополых» индивидуумов (Müller, 1937; Правдин, 1950). Однако следует иметь в виду, что этот признак изменяется с возрастом дерева (Некрасова, 1960).

f. *plana* Christ (1864).

Syn.: f. *plana* Heer и P. *plana* (Galpern?) Carlisle (1958).

Форма сосны, имеющей шишки с плоскими апофизами; ширина их более чем в два раза превышает высоту, края чешуй острые. Встречается по всему ареалу сосны обыкновенной (Caspary, 1882—1883; Christ, 1864, 1865; Beissner, 1909; Beissner, Fitschen, 1930; Sylven, 1916).

f. *gibba* Christ (1864).

Форма сосны с шишками, несущими выпуклые апофизы, ширина которых вдвое меньше высоты; боковые края апофизов широкие, тупые; апофизы бугорчатые с более или менее выгнутыми сторонами. F. *gibba* Christ встречается там же, где и f. *plana*.

Часто встречаются шишки, по форме апофиза промежуточные между *f. plana*, *f. gibba* и *f. reflexa* (Christ, 1864, 1865; Caspary, 1882—1883; Beissner, 1909; Sylven, 1916). Синоним *f. gibba* Heer (Willkomm, 1887) и, возможно, *var. echinata* Link., имеющей конические шишки с пирамидальными чешуйками и встречающейся восточнее Байкала и в районе Амура (СССР) (Ромаров, 1934; Carlisle, 1958).

*f. (var.) reflexa* Heer (1862).

Syn.: (var.) *hamata* Steven.

Форма сосны с шишками, имеющими выпуклые апофизы, высота которых может превышать ширину; апофизы загибаются в форме крючка, обычно загиб направлен к основанию шишки, но иногда и к верхушке. Встречается по всему ареалу сосны обыкновенной, но в разных пропорциях с *f. plana* и *f. gibba* (Heer, 1862; Caspary, 1882—1883; Veitch, 1900; Elwes, Henry, 1908; Beissner, 1909; Sylven, 1916; Murray, 1920).

Не вполне доказано, что эти три формы наследственны (Carlisle, 1958).

*f. (var.) hamata* Steven (1838).

Syn.: (var.) *reflexa* Heer.

Форма сосны с продолговатыми, заостренными шишками и выпуклыми крючковатыми апофизами, длинными и узкими крыльшками; хвоя короче длины шишки. Эти признаки были взяты Стевенем в качестве диагностических для *P. silvestris* L. var. *hamata* Steven, впоследствии переведенной в *P. hamata* (Steven) Sosnowsky — *P. sosnowskyi* Nakai.

Поскольку крючковатость апофизов не является хорошим диагностическим признаком, так как она встречается в пределах всего ареала сосны обыкновенной, то это и вызвало возражения со стороны многих авторов. Г. Д. Гальперн (1949) указывал, что эта форма сосны типичная для центральной части СССР; также она была зарегистрирована для Западной Европы (Steven, 1838; Beissner, Fitschen, 1930; Sokolowski, 1931; Гулисавили, 1951). Шишки сосны с Кавказа были исследованы также и Карлайлом (1958), который установил, что они морфологически идентичны шишкам *P. silvestris* L., с ее формой — *f. (var.) reflexa*, которая встречается в Шотландии и других районах Европы.

Хотя Стевен (1838) первый обратил внимание на крючковатость апофизов и по правилам международной ботанической номенклатуры за ним бы следовало сохранить приоритет и авторство формы *f. hamata*, однако наиболее вошло в практику название формы — *f. (var.) reflexa* Heer (1862). В нашем приложении мы также пользуемся вторым названием.

*f. (var.) uncinata* D. Don (1814).

Разновидность сосны обыкновенной, обнаруженная Доном на плантациях в Шотландии. Дерево несет шишки с тупыми, отогнутыми назад апофизами; крона пирамидальная; хвоя светлоокрашенная, покрыта налетом. Возможно, эта разновидность по строению апофизов является синонимом *f. (var.) reflexa* (Carlisle, 1958). Не следует смешивать с *Pinus uncinata*.

*f. (var.) macrocarpa* Schröder.

Дерево с крупными шишками, размер и вес которых в два-три раза больше обычного; семена также крупные. Встречается под Москвой (Beissner, Fitschen, 1930; Carlisle, 1958).

*f. (var.) scariosa* Loddiges.

Лудон (1883) писал, что шишки этой формы имеют длинные семенные чешуи с тупыми краями и загнутыми назад апофизами. Синоним с *P. scariosa* (Loddiges?). По описанию эта форма близка к *f. (var.) reflexa* (Carlisle, 1958).

*f. conis aggregatis* Syreitschikow (1906).

На главном стволе, реже на боковых ветвях этой формы сосны, на местах брахибластов (укороченных побегов) развиваются гроздья шишек, от 5 до 145 шт. (Сырейчиков, 1906; Kirchner и др., 1908; Sorauer, 1909; Beissner, Fitschen, 1930; Parde, 1937; «Les forêts de pin silvestre vosges», 1941; «Kotterekord från Blekinge», 1942) (рис. 37).

Шишки располагаются по стеблю так же, как и брахибласты. Эта форма сосны встречается в наиболее крупных насаждениях. Карлайл (1958) наблюдал в Шотландии за такой сосной в течение трех лет; в первый год шишки были вполне нормальные (*f. plana*) и достигали длины 4,4 см; на второй год были такими же по форме, но меньше по размеру; на третий год они были чахлыми и частично недоразвитыми. Развитие шишек гроздьями наблюдается не только у сосны обыкновенной, но и у других видов; например, Бзэк наблюдал это явление у *P. contorta* Douglas. Такой необычный способ развития шишек носит наследственный характер; он спорадически встречается среди рода *Pinus* (Carlisle, 1958).

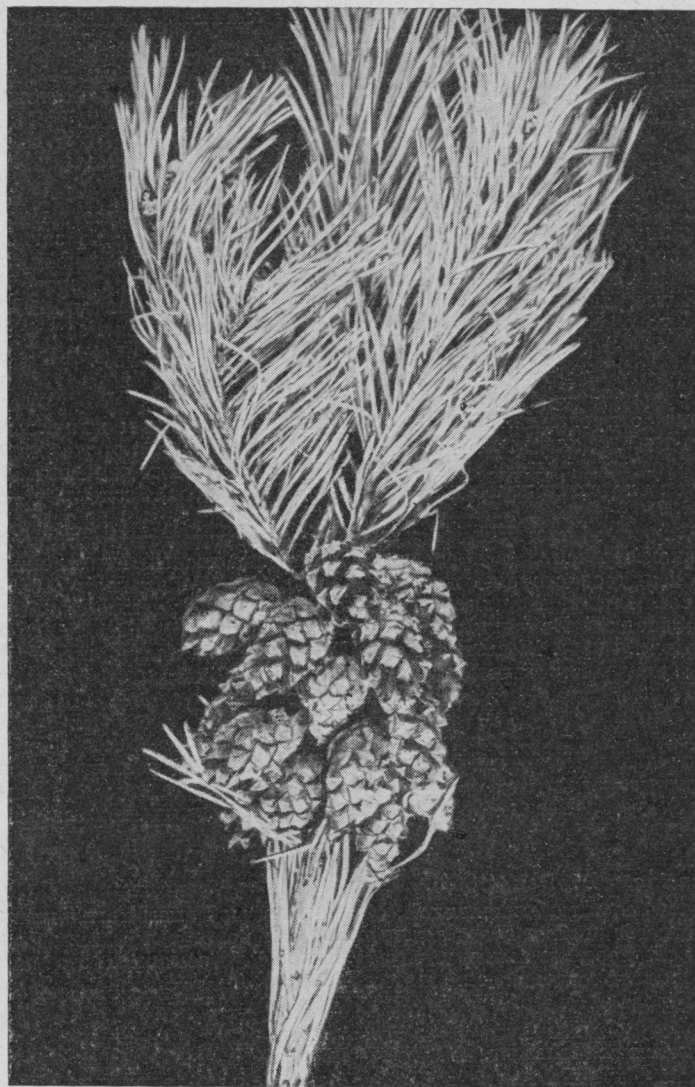


Рис. 37. Сосна обыкновенная, подвид — обыкновенная, форма  
скупенношишечная. Калининская обл., Удомельский лесхоз

*f. conglomerata* Carrière.

На дереве гроздь шишек образуются, как и у *f. conis aggregatis* (Carrière, 1867),  
за синоним которой ее и следует считать.

#### Формы сосны по цвету зрелых шишек

Все разнообразие шишек по их цвету, как было указано выше (стр. 11), мы свели в  
три группы: шишки серые, коричневые и цвета беж. В соответствии с этим нами уста-  
новлены и три формы сосны по этому признаку, описание которых приводится ниже.

*f. polioconus* mihi (forma nova) — сосна серошишечная.

*Maturi coni habent color polius.*

*f. erythroconus* mihi (forma nova) — сосна красношишечная.

*Maturi coni habent color erythrus.*

*f. cinnamomeoconus* mihi (forma nova) — сосна с шишками цвета беж.

*Maturi coni habent color cinnamomeus.*



Указанные три формы сосны, а также и формы с шишками других окрасок, встречаются в пределах всего ареала сосны обыкновенной, но в популяциях различных районов в разном процентном соотношении. Формы сосны красношишечной и с шишками цвета беж чаще встречаются в южных прибрежных борах, а также на южных склонах в Забайкалье.

Семена от разных форм по окраске зрелых шишек имели неодинаковые качественные показатели: семена из коричневых шишек и из шишек цвета беж были крупнее и тяжелее семян из шишек серых. Равным образом и сеянцы из семян первых двух форм были устойчивее и большего размера (Старченко, 1957; Лигачев, 1959; Петров, 1963). Таким образом, выделение форм сосны по окраске зрелых шишек имеет селекционное значение.

#### Формы сосны обыкновенной по цвету семян

f. *baliosperma* Kurdiani (1908).

Позднее описана Д. И. Литвиновым как разновидность — var. *baliosperma* Litvinov (1909).

f. *leucosperma* Kurdiani (1908).

Описана Д. И. Литвиновым как разновидность — var. *leucosperma* Litvinov (1909).

f. *melanosperma* Kurdiani (1908).

Описана Литвиновым как разновидность: var. *melanosperma* Litvinov (1909).

f. *phaeosperma* Kurdiani (1909).

Позже описана Литвиновым как разновидность: var. *phaeosperma* Litvinov (1909).

f. *cinnamomeosperma* mihi (forma nova).

Semini habent color cinnamomeus.

Изучая изменчивость окраски семян сосны в пределах всего ареала, мы нашли возможным выделить еще одну форму по этому признаку. Она имеет семена цвета беж (cinnamon-buff, по Ridgway, 1912).

Описанные пять форм сосны обыкновенной по цвету семян встречаются в пределах всего ареала, в одной и той же популяции. При этом каждому дереву свойствен один цвет семян; в пределах кроны одного дерева цвет семян остается постоянным, не меняется он и со временем, т. е. каждое дерево сохраняет присущую ему окраску семян в течение всей его жизни (Курдиани, 1908б, 1913, 1934). Наследственность окраски семян не установлена, лесоводственное значение этого признака также не вполне ясно. Имеются указания, что темноокрашенные семена (черносеменная форма сосны) тяжелее, и они отличаются лучшими посевными качествами.

## II. *PINUS SILVESTRIS* L. SUBSP. *HAMATA* (STEVEN) Fomin (1914)

### СОСНА ОБЫКНОВЕННАЯ, ПОДВИД — КРЮЧКОВАТАЯ, КАВКАЗСКАЯ

Syn.: *P. silvestris* L. var. *hamata* Steven (1838); *P. hamata* (Steven) Sosnowsky; *P. sosnowskyi* Nakai.

Дерево 20 (35) м высоты и до 1 м в диаметре доживает до возраста 200 лет. Часто наблюдается неправильное утолщение ствола у основания дерева. Кора красновато-желтая, отслаивающаяся тонкими пластинками.

Крона от широкой до узкой, сильно варьирует, пирамидальная, компактная, овальная или зонтикообразная. Почки овальные; зимой сильно заострены и покрыты смолой; хвоя прямая или слабо согнутая, жесткая, острая, сизо-зеленая до 7 см длиной; хвоя зимой не желтеет, смоляных каналов меньше, чем у сосны на Европейской равнине, обычно четыре — восемь; в центральном цилиндре склеренхимных клеток мало. Шишки желтого (молочно-кофейного) цвета, щитки отливают маслянистым блеском и как бы лакированы, сильно выпуклые, от верхнего края сразу круто поднимаются и искривляются вниз в виде тупого крючка, причем выпуклость и искривленность щитков увеличивается к основанию шишки; семена бурые, 5 мм длины, с крылом 14 мм длины. «Цветет» в мае, семена созревают в июле-августе на второй год.

Преобладают мужские «цветки» с желтыми пыльниками; пыльники с розовым оттенком встречаются лишь единично (рис. 38, 39).

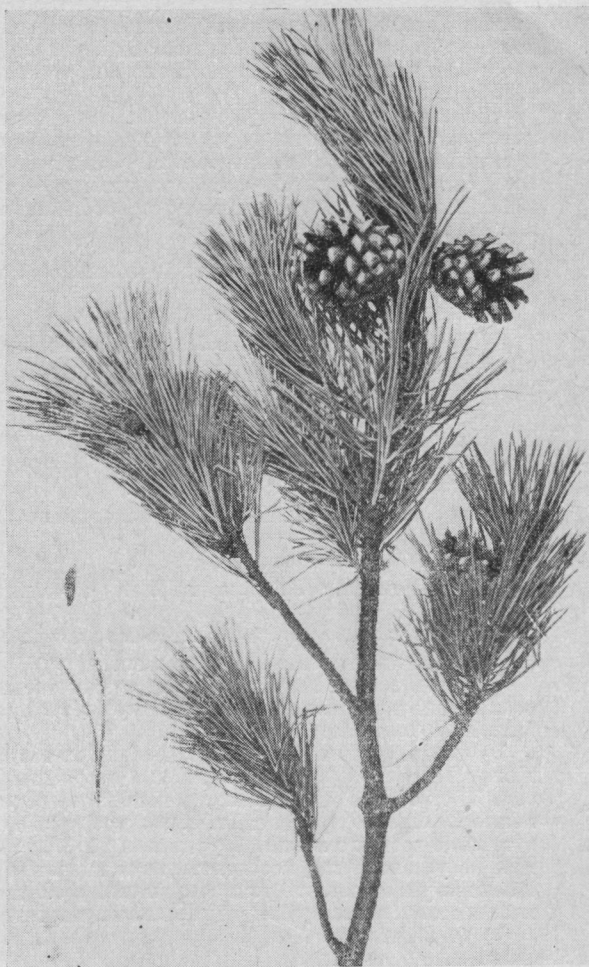
А. Фомин (1914) отмечает, что смолы и скипидар, добытые из *P. silvestris* var. *hamata* Steven, вращают плоскость поляризации совсем иначе (влево), чем смолы и скипидар от обыкновенной *P. silvestris* L.

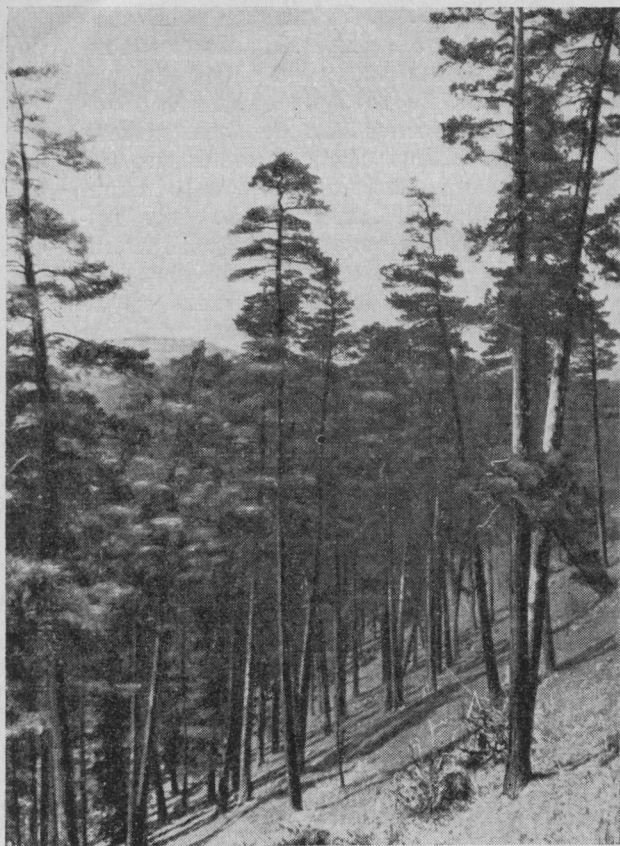
Произрастает на Кавказе и в Крыму. Подробный список местонахождений сосны ssp. *hamata* на Кавказе приводится в «Дендрофлоре Кавказа», т. I, 1959 (Сосновский, 1928; Гулисахвили, 1951).

П. Чернявский, С. Недялков, Л. Площанова и И. Димитров (1959) сосну, произрастающую в горах Болгарии на высоте 500—200 м над ур. моря, считают за *P. hamata* D. Sosn. Мы не имели в своем распоряжении образцов сосны из Болгарии. По описанию же и рисункам, которые приводят авторы в названной работе, сосна обыкновенная в Болгарии не может быть отнесена к *P. hamata* Sosn., о чем прежде всего говорит рисунок анатомического строения хвои. Более вероятно, что сосну, произрастающую также в изолированных местообитаниях Болгарии, следует считать за географическую разновидность. При описании сосны в Болгарии авторами упомянутой работы мы встретились впервые с тем, что в пучке хвои встречаются не только три хвоинки, но и пять; отмечено также, что, наряду со смоляными каналами в хвое, прилегающими непосредственно к гиподерме, имеются смоляные каналы, расположенные и в паренхиме.

До настоящего времени нет единого мнения в том, считать ли сосну, произрастающую на Кавказе, как самостоятельный «хороший» вид или это только разновидность сосны обыкновенной, отличающаяся некоторыми, в основном морфологическими, признаками. Решающее значение для нас имеет не ранг таксона, к которому можно отнести сосну, растущую на Кавказе, а признаки, определяющие ее особое положение в системе вида *P. silvestris* L. s. l. Это обстоятельство требует остановиться на вопросе более подробно. Необходимо прежде всего учитывать изолированное положение популяций сосны обыкновенной на Кавказе.

Первый, кто обратил внимание на особое систематическое положение сосны обыкновенной на Кавказе, был Стевен (1838). Описанную им разновидность *P. silvestris* L. var. *hamata* Steven он характеризует так: дерево несет продолговатые, заостренные шишки с выпуклыми крючкова-





тыми апофизами, длинными, узкими крылатками; хвоя короче длины шишки.

В хронологическом порядке работ необходимо остановиться на обстоятельном обзоре, который был сделан А. Фоминым (1914). Он указывает на особый полиморфизм *P. silvestris* L., произрастающей на Кавказе. Если Стевен, основываясь главным образом на рельефе щитков чешуй шишек, не нашел возможным выделить сосну, растущую на Кавказе, в особый вид, то А. Фомин приводит еще ряд не только морфологических, но и анатомических признаков, отличающих эту сосну от типичной *P. silvestris* L. Признаки эти таковы: «Сильная смолистость овальных и сильно заостренных зимних почек; более желтый цвет зрелых шишек, щитки которых отливают маслянистым блеском и как бы лакированы; бросающийся в глаза сизый цвет хвои не только с верхней стороны, но и с нижней; наконец, часто наблюдающееся утолщение ствола у основания дерева, на что уже давно указывал Д. И. Литвинов. Из анатомических признаков обращают на себя внимание меньшее, чем у *P. silvestris*,

Рис. 38. Сосна обыкновенная, подвид — крючковатая, или кавказская. Бакуриани, насаждение на высоте 1750 м над ур. моря. Фото Л. Ф. Правдина

количество смоляных ходов в хвоях, незначительное количество встречающихся склеренхимных элементов в промежутке, разделяющем ветви проводящего пучка, и расположение этих элементов почти исключительно у основания промежутка» (1914, стр. 4). Смолы и скипидар, добытые из *P. silvestris* var. *hamata* Steven, вращают плоскость поляризации совсем иначе, чем смолы и скипидар обыкновенной *P. silvestris*.

Вот все эти перечисленные отличительные признаки сосны, произрастающей на Кавказе, и побудили А. Фомина считать ее «за особый подвид», который он и назвал *P. silvestris* subsp. *hamata* (Steven) Fomin (1914). За обособление этого подвида, пишет А. Фомин, говорит также и распространение его только в Крымско-Кавказском крае.

В дальнейшем Д. И. Сосновский сосну обыкновенную, растущую на Кавказе, возвел в ранг вида, который назвал *P. hamata* (Steven) Sosn., а Накай, основываясь на том, что название *P. hamata* присвоено другому виду сосны, во избежание путаницы, назвал эту сосну *P. sosnowskyi* Nakai. Под этим видовым названием она описана в Дендрофлоре Кавказа (1959); это название упрочилось сейчас в дендрологической советской и мировой литературе.

В силу того что главным отличительным признаком *P. hamata* Sosn., обусловившим ее наименование, была сильная крючковатость и загнутость к основанию апофизов щитка, принадлежность кавказской сосны



к самостоятельному виду стала оспариваться. Г. Д. Гальперн (1949) считает этот признак типичным для центральной части СССР. Признак крючковатости был зарегистрирован не только на Кавказе, но и в Германии и Тироле (Beissner, Fitschen, 1930; Sokolowski, 1931; Сукачев, 1934; Кондратьев, 1961, и др.). Карлайл (1958) также исследовал образцы шишек

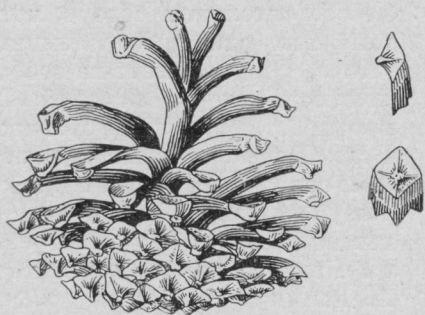


Рис. 39. Открывшаяся шишка сосны обыкновенной, подвид — крючковатая. Кавказ, Боржом

сосны с Кавказа и установил, что они морфологически идентичны с шишками формы *P. silvestris* L. var. *reflexa*, которая встречается в Шотландии и других районах Европы.

Уже из краткой ссылки на те работы, которые ставят под сомнение необходимость выделять кавказскую сосну в самостоятельный вид, следует, что авторы этих работ базировались главным образом на морфологии шишек. Но в нашем распоряжении сейчас имеется значительно больше материала, чтобы судить о целесообразности, с генетической точки зрения, выделения растущей на Кав-

казе в изолированных популяциях сосны в самостоятельный таксон. При этом ведущим и более убедительным признаком здесь должна быть не морфология шишек с широкой изменчивостью, а анатомия хвои (на что указывал и А. Фомин 50 лет назад) и некоторые другие физиологические особенности. В числе анатомических признаков хвои сосны, растущей на Кавказе, является меньшее число смоляных каналов, на что было обращено внимание не только А. Фоминым (1914), но и П. Я. Соколовым (1928); эта особенность подтвердилась нашим большим по объему материалом (стр. 37).

Другой признак, очень существенный, отличающий сосну на Кавказе от сосны из других географических мест, — физиологический. Цвет хвои сосны в популяциях на Кавказе не подвержен сезонной изменчивости и зимой остается таким же зеленым, как и летом, причем признак этот устойчивый, наследственный, сохраняющийся не только на родине, но и при перенесении далеко за пределы родины. Хвоя оставалась зимой зеленой под Москвой у однолетних сеянцев и у взрослых 12-летних растений. Это было отмечено при культуре сосны в условиях Армянской ССР (Чубарян и Кеворкова, 1962). Все перечисленные нами признаки, более существенные, чем форма шишек и щитков, являются достаточным основанием для того, чтобы сохранить за сосной, произрастающей на Кавказе, самостоятельный таксон. Руководствуясь изложенными выше принципами, что подвид — это синоним географической расы, мы рекомендуем сохранить за сосной, растущей на Кавказе, таксон подвида — *P. silvestris* subsp. *hamata*, поскольку это название более точно передает весь комплекс факторов, обусловивших особенности этой географической разновидности *P. silvestris* L. s. l. Учитывая, что название подвида было присвоено этой сосне 50 лет назад А. Фоминым, мы сохраняем за ним приоритет: *P. silvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin (1914).

Что касается видового наименования сосны обыкновенной, растущей на Кавказе, — *P. sosnowskyi* Nakai, — то оба ранга, в данном случае подвид и вид, по своему содержанию равнозначны и употребление любого из этих таксонов будет правильным.

А. Л. Тахтаджян (1954) без достаточных на то оснований определил сосну крючковатую как *P. kochiana* Klotzsch (1849), приняв ее за синоним вида, ранее описанного Клотшем. В данном случае мы

полностью разделяем мнение авторов «Дендрофлоры Кавказа» (I, 1959), сохранивших за сосной Коха самостоятельное видовое название.

Учитывая, что Крым и Кавказ имеют общую историю развития и Крым является связующим звеном между флорой Кавказа, с одной стороны, и средиземноморской флорой — с другой (Гулисашвили, 1947), мы не видим оснований для выделения в самостоятельные виды *P. zerovii* Kondr. (крымский эндем) и *P. rostellata* Kondr. (крымский эндем). Недостаточность оснований для установления видового ранга за названными таксонами мы видим также и в том, что эти два крымских эндема только по структуре поверхности семенной чешуи, признаку весьма изменчивому, относятся к двум разным рядам — *Silvestres* и *Hamatae*.

Поэтому мы их объединяем с *P. sosnowskyi* Nakai, рассматривая их как географические вариации или климатические экотипы с некоторыми свойственными им особенностями, обусловленными экологическими условиями их произрастания.

### Климатические экотипы *Pinus silvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin

А. Фомин (1944) для крымских и кавказских видов и подвидов рода *Pinus* подробно описывает разновидности, приуроченные к разным высотным поясам: *P. silvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin var. *kochiana* (Klotzsch) Fomin; *P. silvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin var. *subalpina* Fomin. Выделяя сосну крючковатую в ранг подвида, мы считаем правильным, что А. Фомин описал две разновидности как экотипы, произрастающие на разной высоте. В нашем понимании их следует считать за климатические (высотные) экотипы.

*P. silvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin var. *kochiana* (Klotzsch).  
Syn.: *P. kochiana* Klotzsch (1849).

Дерево 3—5 м высоты, иногда имеет кустарникообразную форму. Крона густая с восходящими ветвями. Кора красновато-светлая. Хвоя жесткая, 3,5—5 см длины, зеленая, сильно заостренная; концы хвой сразу переходят в тонкую белую или желтоватую иголочку длиной 1—1,5 мм. Шишки яйцевидные, блестящие, желтовато-бурые или серые, 2—5 см длины, на короткой ножке или почти сидячие, одиночные, парные, реже по три-четыре верхние и средние щитки шишек вытянуты пирамидообразно вверх и заканчиваются обычно плоским пупком, окруженным темно-бурым колецком. Семена удлинено-яйцевидные с длинным крылом. Эта разновидность встречается большей частью на скалах северных склонов, доходя до 2 600 м над ур. моря.

Распространена в юго-западном Закавказье, Джавахетии, Турции и Западном Иране, но в пределах Советского Союза встречается лишь в Джавахетии и в бассейне р. Аджарисцкали.

*P. silvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin var. *subalpina* Fomin.  
Syn., *P. pontica* Koch.

Эта разновидность отличается менее сизым цветом хвои, концы которой совершенно тупые, неколющиеся, зрелые шишки небольших размеров, серовато-желтые, почти тусклые, щитки менее вздуты, за исключением самых нижних. Анатомическое строение хвой обнаруживает почти полное отсутствие склеренхимных элементов между проводящими пучками центрального цилиндра. Распространена в субальпийском районе Кавказа; А. Фомин (1944) высказывает предположение, что она, — по-видимому, встречается и в Крыму.

*P. silvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin var. *armena* (Koch) Pravdin.  
(var nova).

Syn.: *P. armena* Koch (1849); *P. silvestris* L. subsp. *armena* Koch (Фомин, 1914); *P. caucasica* Fischer (1889); *P. altissima* Ledebour (1889); *P. erzroomica* Calvert (1858); *P. silvestris latifolia* Gordon (1858); *P. montana* var. *caucasica* Medvedjev (1905); *P. silvestris caucasica* hort.; *P. silvestris persica* hort.

Не совсем ясно систематическое положение сосны, произрастающей в юго-западном и южном Закавказье и описанной первоначально Кохом в качестве самостоятельного вида — *P. armena* Koch (1849).

Руководствуясь высказанными выше положениями, что сосна обыкновенная, произрастающая на Кавказе, является географической разновидностью, или географическим экотипом, мы считаем более правильным рассматривать *P. armena* Koch как климатический экотип сосны крючковатой.

Дерево 7—9 м высоты с широкой кроной и низко опущенными по стволу ветвями. Хвоя 2,5—3,8 см длины, широкая (до 2 мм), зеленая. В анатомическом строении хвои А. Фомин отмечает следующие особенности, которые и побудили его выделить эту сосну в подвид сосны обыкновенной: средний смоляной ход на верхней (плоской) стороне погружен в хлорофиллоносную паренхиму и не примыкает к гиподерме, смоляные же ходы нижней (выпуклой) стороны примыкают к гиподерме. Анатомическое строение хвои этой сосны отчасти сходно со строением хвои сосны швейцарской — *P. engadinensis* Ascherson et Grebner, у которой также смоляные каналы примыкают к гиподерме и расположены глубоко в паренхиме. Однако А. Фомин, изучавший анатомию хвои сосны из Центрального Тироля, указывает, что максимальное число смоляных каналов у *P. engadinensis* доходило до 20, а у *P. armena* — только до 10.

Зрелые шишки имеют бурый цвет с маслянистым отблеском, верхние щитки сильнее выпуклы, нижние, наоборот, плоские; верхняя половина щитка правильно-треугольная, острая, с сильно развитым верхним продольным килем и заканчивается клювообразным острием, что особенно наблюдается на верхних и средних щитках, напоминая в этом случае форму шишек *P. montana* Miller.

Распространена в субальпийском поясе юго-западного Кавказа и, вероятно, в прилегающих областях малой Азии (Klika, Novák, 1953).

### Сосна в Кироваканском лесхозе Армянской ССР

Нам не представилось возможным изучить эту сосну *in situ*, поэтому мы воздерживаемся от выделения ее в особый таксон.

Изучение признаков, в частности анатомического строения хвои сосны, произрастающей в Кироваканском лесхозе, нами проведено на образцах, полученных непосредственно из этого лесхоза под названием *P. kochiana* Klotzsch. Однако морфологические признаки, анатомия хвои, размеры семян — все говорило о том, что в данном случае это не была *P. kochiana*, но и в то же время присланные нам образцы нельзя было отнести к *P. sosnowskyi* Nakai.

Характерные особенности этой сосны: деревья первой величины, 20—25 м высоты и до 25—30 см в диаметре (в то время как сосна Коха достигает высоты только 3—5 м), длина хвои 6—7 см; число смоляных каналов в хвое: от 4 до 8—17% случаев; 8—12—8% и 12—16 и более — 75% (в то время как у сосны Сосновского от 4 до 8 каналов встречаются в 90% случаев, а остальные 10% имеют каналов 8—12); шишки крупные, до 55—56 мм длины, тогда как они меньше не только у сосны Коха, но и у сосны Сосновского. Все эти признаки приближают сосну, произрастающую в Кироваканском лесхозе, скорее к сосне, произрастающей в изолированных степных борах Казахстана и ленточных борах Алтайского края.



## Формы *Pinus silvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin

Все формы, описанные для подвида subsp. *silvestris* L., могут быть отмечены и для подвида сосны крючковой. Повторять их здесь нет необходимости. Назовем лишь те из них, которые были выделены и описаны только для этого подвида.

А. А. Гроссгейм (1939) выделил три разновидности (формы) сосны крючковой: 1) var. *typica* Grossheim (1928); 2) var. *pontica* Grossheim (1928), syn.: var. *subalpina* Fomin (1914), *P. pontica* Koch (1849). [Эта разновидность описана нами выше как климатический (высотный) экотип]; 3) var. *argentea* (Steven) Fomin.

Разновидности и формы, отмеченные многими авторами для сосны крючковой, определяются ее высотным и изолированным положением. Однако экотипы сосны для разных высотных поясов Кавказа не изучены и не установлены. Сильная изменчивость формы кроны отмечена у сосны в урочище Мариамджвари (Гулисашвили, 1937) на высоте 900 м над ур. моря на южном склоне Цивгомборского хребта. Здесь выделены четыре формы; все они отмечены выше для сосны обыкновенной — subsp. *silvestris* L.

*P. sosnowskyi* Nakai var. *pyramidalis* Kurdiani.

Основной ствол ясно выражен, ветви отходят от ствола под острым углом, прижимаясь к нему.

*P. sosnowskyi* Nakai var. *compacta* Kurdiani.

Главный ствол не выражен, ветви растут с одинаковой интенсивностью, образуя крону формы полушария.

*P. sosnowskyi* Nakai var. *ovatus* Kurdiani.

Главный ствол поднимается несколько выше боковых ветвей.

*P. sosnowskyi* Nakai var. *umbraculifera* Kurdiani.

Боковые ветви отходят с середины ствола в сторону от главного ствола, достигают высоты последнего, создавая крону зонтикообразную, напоминающую крону сосны итальянской (*P. pinea*).

## III. *PINUS SILVESTRIS* L. SUBSP. *LAPPONICA* FRIES (1888) — СОСНА ЛАПЛАНДСКАЯ, ИЛИ СЕВЕРНАЯ

Syn.: *P. silvestris* L. var. *lapponica* (Summa, 1849, nomen nudum), Fries (1888); *P. lapponica* Mayr (1906); *P. frieseana* Wichura (1859); *P. silvestris frieseana* (Wichura) Caspary (1882) (рис. 40).

Дерево достигает 20 м высоты и 21 см в диаметре, доживает до 300 лет. В популяциях преобладают узкокронные формы, причем ветви в нижней части кроны сохраняются много лет, дольше, чем у var. *scotica* и var. *septentrionalis* (Carlisle, 1958; Sylven, 1916). Хвоя серо-зеленая, с меньшим налетом в первое лето, чем у var. *scotica*, короткая, 3,5 мм длины, толстая и широкая, держится на дереве четыре — восемь лет, осенью и зимой приобретает желтую или золотисто-желтую окраску. Шишки всех трех форм в соотношении: f. *plana* — 69,2%; f. *gibba* — 21,5%, f. *relfexa* — 9,3%; средняя длина шишки 3,0—4,0 см; они обычно соломенно-желтого или коричневатого-желтого цвета (Sylven, 1916).

Семена коричнево-желтые, часто черные до темно-коричневых, реже ярко-желтовато-белые; вес 1000 шт. 2—3 г; крылышки семян, как правило, желтовато-красно-коричневые, часто красно-коричневые, реже лилово-коричневые, от длинных и узких до коротких и широких.

Пыльца имеет среднюю длину воздушных мешков 37,13 м (Schotte, 1905; Schott, 1907; Neger, 1913; Sylven, 1916; Lindquist, 1935). Произрастает в Европе, в Северной Скандинавии, на Кольском полуострове и на Карельском перешейке, достигая на севере предела распространения

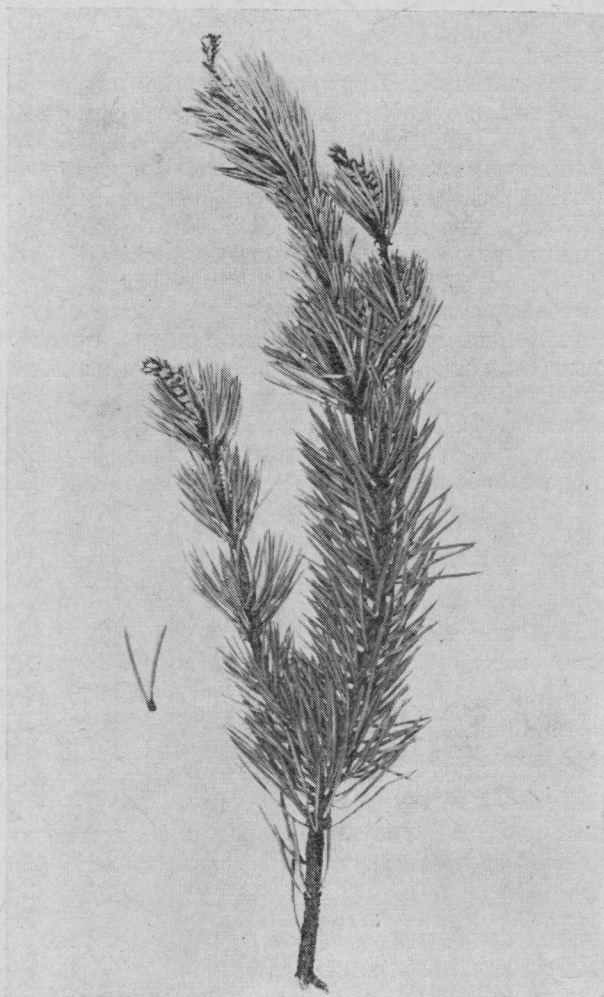


Рис. 40. Сосна обыкновенная, подвид — лапландская, или северная. Апатиты, Мурманская обл.

древесных пород —  $70^{\circ}$ , на юге —  $62^{\circ}$  с. ш., граничит здесь с var. *septrionalis*.

Сходство ряда признаков сосны лапландской с северной сосной в Азии, а также общая история их происхождения убеждают нас в том, что ареал *P. silvestris* L. ssp. *lapponica* Fries следует продолжить на восток до восточной границы ареала сосны, проводя южную границу примерно по  $62^{\circ}$  с. ш.

Карлайл (1958) считает, что сосна лапландская отличается от граничащих с ней на юго-западе и юге разновидностей var. *scotica* и var. *septrionalis* рядом характерных признаков: формой кроны, продолжительностью жизни хвои, окраской шишек и т. д. Майр возвел сосну лапландскую в ранг вида — *P. lapponica* Mayr (1906). Однако большинство ботаников, в том числе и шведы, считают сосну лапландскую за подвид (subspecies) так же, как и var. *septrionalis* (Arnborg och Hultsch, 1953).

*P. silvestris* L. ssp. *lapponica* по своему габитусу напоминает высокогорную разновидность в

Швейцарии — var. *engadinensis* Heer. Было сделано предположение о синонимичности этих двух разновидностей. Однако Рубнер (1934) считает, и совершенно правильно, что эти две разновидности хотя и отличаются друг от друга, но являются параллельными географическими формами. Карлайл (1958) также считает, что в данном случае Рубнер, возможно, прав (Willkomm, 1887; Christ, 1907; Beissner, 1909).

Выше был приведен большой материал по изменчивости признаков сосны лапландской, собранный Г. М. Козубовым (1962в) и нами.

Все эти данные наглядно показывают, что мы имеем дело с географической разновидностью или экотипом, северным вариантом сосны обыкновенной, и можем говорить только о категории не выше подвида, сохраняя за этой сосной приоритет автора — *P. silvestris* L. subsp. *lapponica* Fries. Причины, побудившие нас распространить этот подвид на восток, о чем частично говорилось уже выше, исторического порядка и сходство по ряду морфологических и эколого-физиологических признаков, о чем наглядно свидетельствуют следующие данные:

| Признаки                                | Сосна из Европы | Сосна из Азии                |
|-----------------------------------------|-----------------|------------------------------|
| Зимняя окраска хвои                     | желтая          | желтая<br>и золотисто-желтая |
| Продолжительность жизни хвои, лет . . . | 6—7             | 6—7 (8—9)                    |
| Средняя длина хвои, мм . . . . .        | 28—30 (35)      | 35—40                        |
| Число смоляных каналов в хвое, %:       |                 |                              |
| 4 — 8 . . . . .                         | 28—39           | 13—39                        |
| 8 —12 . . . . .                         | 54—63           | 77—90                        |
| 12 —16 . . . . .                        | 7—9             | 0—10                         |
| Длина шишек, мм . . . . .               | 25—30           | 30—35                        |
| Число чешуй в шишке . . . . .           | 50—60           | 50—60                        |
| f. <i>plana</i> , % . . . . .           | 18,9            | 22                           |
| f. <i>gibba</i> , % . . . . .           | 81,1            | 39                           |
| f. <i>reflexa</i> , % . . . . .         | 0               | 39                           |
| Вес 1000 шт. семян, г . . . . .         | 3,5—4,0         | 3,5—4,0                      |

### Климатические экотипы

#### *Pinus silvestris* L. subsp. *lapponica* Fries

Разновидности в подвиде сосны лапландской определяются крайними предельными климатическими границами или высотой над уровнем моря, вызывающими изменчивость всех признаков.

В пределах подвида (сосна лапландская) следует выделить две географические разновидности, определяемые не широтой (как при выделении климатических экотипов в более южных широтах, поскольку в данном случае северная сосна и в Европе и в Азии растет в условиях длинного дня), а почвенно-климатическими условиями. На востоке сосна растет в зоне вечной мерзлоты, хотя и на почвах, более прогреваемых летом. Границу между западным и восточным экотипами сосны северной более правильно провести по современной границе вечной мерзлоты, т. е. примерно по параллели 60° в. д. В соответствии с изложенным, эти климатические экотипы следует назвать так: 1. *P. silvestris* L. ssp. *lapponica* Fries var. *occidentalis* Pravdin; 2. *P. silvestris* L. ssp. *lapponica* Fries var. *orientalis* Pravdin. Оба названных экотипа изучены слабо.

#### Формы *Pinus silvestris* L. subsp. *lapponica* Fries

Так же, как и для подвида сосны крючковатой, или сосны Сосновского, почти все формы, описанные выше для ssp. *silvestris*, встречаются и для подвида сосны лапландской. Здесь мы остановимся лишь на тех работах, авторы которых подробно изучали изменчивость признаков этого подвида.

Формовое разнообразие более изучено для западной разновидности. Особенно много работ по изучению изменчивости сосны лапландской в естественных популяциях Швеции провел Линдквист (1935, 1937, 1938, 1939, 1935—1937—1939, 1946, 1948, 1956); в Карелии и на Кольском полуострове — Козубов (1961, 1952а, б, в).

Важное экономическое значение для лесоводства имеют следующие установленные и описанные ими формы. Линдквист (1938) на массовом материале показал преимущества для лесного хозяйства Швеции узкокронной формы северной сосны, т. е. «лапландской», по сравнению с северной ширококронной формой. Ширококронная же форма на юге Швеции представляет собой особую форму, отличную от ширококронной северной формы (Lindquist, 1935, 1937, 1939).

Формы сосны по форме кроны здесь повторяются и описаны были подробно другими авторами для других подвидов.





В Карельской АССР и на Кольском полуострове Козубов установил и описал следующие формы сосны лапландской.

*P. silvestris* L. ssp. *lapponica* Fries f. (var.) *prostrata* Kozubow (1961).

Растет на высоте 300—450 м над ур. моря, одиночно, преимущественно на западных склонах, в горной тундре. Кроме характерной стелющейся формы ствола с малыми размерами шишек и хвои отмечены следующие интересные биологические особенности этой формы. Хвоя опадает на шестой-седьмой год; характерно совместное расположение мужских и женских колосков на одном побеге; женские шишки интенсивно окрашены в период цветения в темно-красный и сливяный цвет; в отдельные годы наблюдается вторичное «цветение» с образованием аномальных (гермафродитных) колосков (Козубов, 1961, 1962в).

*P. silvestris* L. ssp. *lapponica* Fries f. (var.) *umbellifera* Kozubow (1962в).

Характерна своеобразная зонтиковидная крона. Растет в северной части Карелии, редко встречается южнее, в основном на заболоченных участках, но иногда и на сухих песчаных почвах и скалистых склонах. Устойчива против снега. Наследственно передаваемая форма. Зонтиковидная форма сосны описана ранее и другими авторами для других подвидов.

*P. silvestris* L. ssp. *lapponica* Fries f. *pyramidalis* Beissner.

Достигает высоты 24—26 м. Крона узкоконусовидная, с густыми, мелкими ветвями, отходящими от ствола под острым углом. Шишки преобладают f. *plana*. Отличается быстрым ростом и образует более полндревесный ствол. Вероятно, это типичная лапландская сосна, описанная Линдквистом как узкокронная северная сосна Швеции.



Рис. 41. Сосна обыкновенная, подвид — сибирская. Бурятская АССР, с. Байкальское, насаждение на южном склоне. Фото И. Н. Лигачева

*P. silvestris* L. ssp. *lapponica* Fries f. *cupressoides* Kozubow (1962b).

Найдено всего несколько деревьев в районе Калевалы, КАСР; форма очень декоративная. По всей вероятности, это одна из форм сосны лапландской, описанная неоднократно Линдквистом (1938) для Швеции.

*P. silvestris* L. ssp. *lapponica* Fries f. *erythranthera* Sanio.

*P. silvestris* L. ssp. *lapponica* Fries f. *sulfuranthera* Kozubow (1962b).

Хотя обе эти формы определенной экологической приуроченности и не имеют и встречаются во всех типах леса, но их соотношение в популяциях различно. Процент участия краснопыльниковых сосен возрастает с продвижением на север: в южной Карелии краснопыльниковых сосен 18,4%, в северной — 20,4% и на Кольском полуострове — 28,4% от общего числа деревьев. У стланниковой формы сосны на склонах Хибинских гор участие краснопыльничковой формы достигает 46,6%. Это свидетельствует о большей приспособленности краснопыльничковой формы к суровым условиям, о чем говорит и повышенное содержание в пыльниках этой формы антоциана, в 10 раз больше, чем у формы желтопыльничковой.

#### IV. *PINUS SILVESTRIS* L. SUBSP. *SIBIRICA* LEDEBOUR — СОСНА ОБЫКНОВЕННАЯ, ПОДВИД — СИБИРСКАЯ

Syn.: *P. silvestris* var. *sibirica* Ledebour (1833); *P. padufia* Ledebour et Gordon (1858); *P. silvestris sibirica* (Ledebour) Klika et Novák (1953).

По энергии роста и таксационным показателям мало отличается от подвида сосны обыкновенной *P. silvestris* L. ssp. *silvestris* L., но в то же время имеет ряд характерных, отличающих от него признаков.

Дерево 25—30 м высоты и более и свыше 1 м в диаметре, доживает до 400 лет и более. Кора снизу толстая, темно-бурого цвета, покрывает ствол на высоту  $\frac{2}{3}$ , далее светло-желтая, толстая. Встречаются узко- и ширококронные формы. Хвоя летом зеленая и темно-зеленая, зимой желтеет, приобретая иногда золотисто-желтый оттенок, живет более пяти лет, иногда шесть — восемь (девять) лет. Длина хвои в среднем 4,3—6,2 см, редко достигает 10 см; число смоляных каналов в среднем 8—9, с колебаниями от 4 до 16; наряду с периферическими смоляными каналами встречаются редко и паренхиматические.

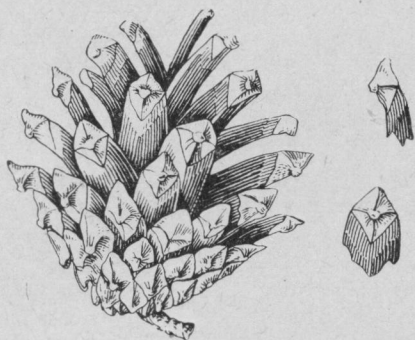


Рис. 42. Открывшаяся шишка сосны, подвид — сибирская. Забайкалье. Гербарий Ботанического института АН СССР

Шишки в среднем 4—5 см длины, с колебаниями от 2,5—3 до 5—5,5 см, по структуре поверхности семенной чешуи встречаются все три формы *f. plana*, *f. gibba*, *f. reflexa*. По окраске шишек выделяются формы с темно-коричневым цветом, светло-желтым и с зеленым оттенком. Семена всех цветов — черные, желтые, пестрые, коричневые; вес 1000 шт. 5—6 г, постепенно убывает в направлении с юга к северу.

Распространена на северо-западе Европейской части СССР и в Азии, южнее 62° с. ш., где границу с *ssp. lapponica* можно провести только условно, до 50—52° с. ш. (рис. 41 и 42). Некоторые данные о распространении сосны в Азиатской части СССР приводит Ю. К. Крубберг (1937) и Б. П. Колесников (1945).

#### Климатические экотипы

##### *Pinus silvestris* L. subsp. *sibirica* Ledebour

Попытки выделения климатических экотипов сосны, произрастающей в Западной и Восточной Сибири, были сделаны неоднократно. Здесь были выделены и описаны в общих чертах следующие разновидности, которые можно рассматривать как климатические экотипы: *var. uralensis* Fischer; *var. altaica* Ledebour; *var. annulata* Jurinson; *var. jacutensis* Sukaczew; *var. sibirica* Ledebour.

Все перечисленные разновидности приурочены к определенным географическим районам, а это свидетельствует о том, что в основе выделения разновидностей сосны в Сибири, как и в Европе, лежит географический принцип и связанная с ним географическая изменчивость. Поэтому так же, как для Европейской части СССР, для Швеции, для Западной Европы, на территории Сибири следует выделить районы, к которым должны быть приурочены климатические экотипы. Поскольку опытов влияния происхождения семян на рост культур в Сибири почти нет, как в Европейской части СССР, при выделении районов приходится ограничиваться теоретическими предположениями.

Район произрастания *ssp. sibirica* Ledebour мы ограничиваем координатами 52—62° с. ш. Следовательно, так же, как и в Европейской части СССР, одним из основных факторов, обуславливающих экологические особенности географических разновидностей, следует признать фотопериодическую реакцию сосны. При делении территории Швеции на лесокультурные районы (Lindquist, 1956) принято выделение их в пределах 3° по широте (с севера на юг) и 300 м по высоте над уровнем моря (с юго-



запада на северо-восток). В условиях равнинной Европейской части СССР площадь лесокультурного района ограничивается 4-5° по широте и 10° по долготе. Этими принципами следует руководствоваться и при лесокультурном районировании Сибири.

Специфические условия Сибири — прежде всего огромная площадь вечной мерзлоты и затем горный рельеф — требуют учета и этих факторов при установлении границ географических (климатических) разновидностей сосны.

И, наконец, бассейны рек также должны быть учтены при районировании Сибири в наших целях. С бассейнами рек, историей их формирования связано расселение сосны, протекающее в районах вечной мерзлоты прежде всего по аллювиальным песчаным наносам в долинах рек, более прогреваемых, одновременно с заселением и южных, более теплых склонов. Водораздельные высоты между бассейнами крупных рек, занятые в основном лиственницей и кедром, также ограничивали расселение сосны с востока на запад и в обратном направлении и создавали ее изолированные местообитания.

Руководствуясь выказанными принципами и проводя условные границы по водоразделам главных рек, мы получаем пять географических районов, каждому из которых свойственна своя географическая (климатическая) разновидность или, в нашем понимании, климатический экотип сосны:

1. Район Среднего Урала с выходом в Европейскую часть СССР, до западной границы подвидов сибирской сосны и на севере до границы с подвидом лапландской (восточной) сосны; 2. Бассейн Оби между указанными широтами, 52—62° с. ш.; 3. Бассейн Енисея в тех же широтах; 4. Бассейн Лены в тех же широтах; 5. Алтайские горы.

Наименование климатических экотипов в пределах выделенных пяти районов существенно облегчается тем, что для каждого из них уже выделена и описана та или иная разновидность. Сохраняем эти наименования и приоритет их авторов.

*P. silvestris* L. ssp. *sibirica* Ldb. (1833) var. *uralensis* Fischer (1889).

*P. silvestris* L. ssp. *sibirica* Ldb. (1833) var. *objensis* Pravdin (var. nova).

*P. silvestris* L. ssp. *sibirica* Ldb. (1833) var. *eniseensis* Pravdin (var. nova).

*P. silvestris* L. ssp. *sibirica* Ldb. (1833) var. *altaica* Ldb. (1889).

*P. silvestris* L. ssp. *sibirica* Ldb. (1833) var. *jacutensis* Sukaczew (1937).

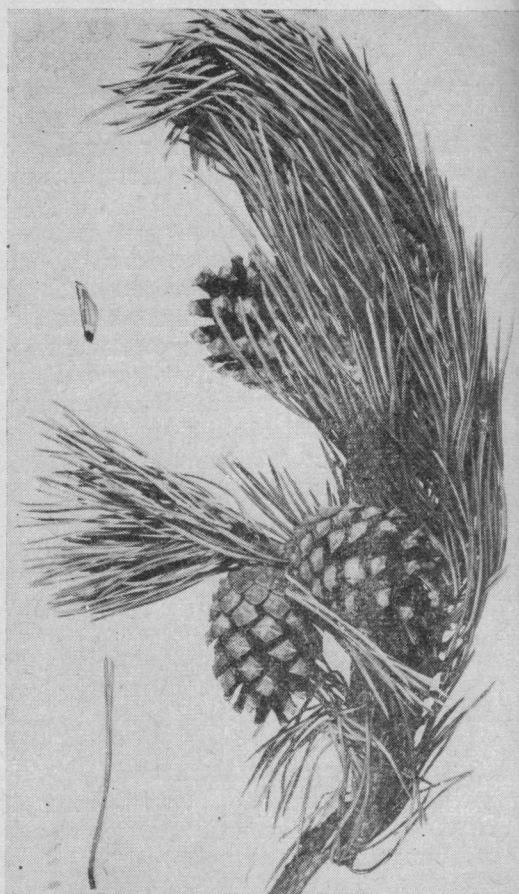
Syn.: *P. silvestris* L. var. *annulata* Jurinson (1937).

#### V. *PINUS SILVESTRIS* L. SUBSP. *KULUNDENSIS* SUKACZEW (1934) — СОСНА КУЛУНДИНСКАЯ

Syn.: *P. silvestris* L. ssp. *kasachstanica* G. Krylow, nomen nudum (1957); *P. silvestris* L. ssp. *minusiensis* G. Krylow n. n. (1957); *P. krylovii* Sergiewskaja et Kondratjuk (1953); *P. silvestris* L. ssp. *mongolica* Fomin (1936).

Дерево 20—25 м высоты и свыше 1 м в диаметре, доживает до 200 лет и более. Кора до половины или двух третей по высоте ствола от основания темно-серого цвета, толстая, выше по стволу светло-коричневого, но на старых деревьях темноокрашенная кора обычно отпадает, тогда весь ствол имеет светло-коричневый цвет. Крона по форме изменчива, от широкой до узкой, редко пирамидальная; на старых деревьях, особенно в одиночном или редком стоянии, крона сохраняется до основания ствола до глубокой старости.

Хвоя длинная, в среднем 5—6 см, с колебаниями от 3 до 11 см, ширина 1,6—2,0 мм, не опадает в течение шести-семи лет. Хвоя на взрослых деревьях зимой приобретает желтый оттенок, на сеянцах — фиолетовый. Число смоляных каналов в хвое сильно варьирует, в среднем 12—14, а иногда достигает 22 и более. Сильно изменчиво также и положение смоляных каналов в хвое; здесь более, чем в других частях ареала сосны, наряду с периферическими, имеются и паренхимные смоляные каналы, иногда они чередуются между собой. В анатомии хвои наблюдаются аномалии, выражающиеся в том, что в центральном цилиндре имеется третий, не вполне развитый, проводящий пучок (см. рис. 16). Шишки крупные, в среднем 5—6 см длины, но нередко достигают и 7 см; число чешуй в шишке 75—78, иногда оно доходит до 100. Отчетливо выделяются две формы по окраске шишек — светло-серая и темно-коричневая. Семена крупные, вес 1000 шт. в среднем 8—9 г, но на отдельных деревьях доходит иногда до 11—12 г; цвет семян варьирует: черные, пестрые, коричневые, светлые, но участие в популяции деревьев с семенами различного цвета разное (рис. 43—44).



доходит иногда до 11—12 г; цвет семян варьирует: черные, пестрые, коричневые, светлые, но участие в популяции деревьев с семенами различного цвета разное (рис. 43—44).

*Pinus silvestris* L. subsp. *kulundensis* Sukaczew, in *Dendrologia s osnovami lesnoi geobotaniki*, 1934. p. 177 (nomen et descriptio rossice). Ниже приводится наш диагноз.

Arbor ad 20—25 m. alta, trunco ad 1 m. et ultra in diametro. Folia acerosa (3—) 5-6 (—11) cm. longa, per annos 6—7 persistentia. Canaliculi resinosi (in sectione transversali folii) numero 12—14, peripherici atque etiam parenchymatici (interdum alternantes). Coni magni, 5—6—7 cm. longi. Mille semina 8-9 g. (interdum ad 11-12 g.) pondo.

Typus: Sibiria occidentalis, provincia Semipalatinskeensis, in pineto Jano-Semeiskyi leschoz non procul a Semipalatinsk, leg. Pravdin (N 343), in Herbario Mosquensis Universitas.

Сосна, которая отнесена нами к подвиду сосны кулундинской, образует следующие боры (по Шиманюк, 1962).

В К а з а х с к о й С С Р: 1) боры на песках в Кустанайской обл. (Боровской, Ара-Карагайский, Семиозерный, Басманский, Наурзумский);

2) боры на Кокчетав-Мунгактинском мелкосопочнике (Красноборский, Маралдинский, Отрадненский, Сандыктавский, Б.-Тюктинский, Алексеевский, Кызыл-Такракский, Отртивский, Арык-Барыкский, Буландинский, Бурлукский, Зерендинский Боровской, М.-Тюктинский, Урумкайский).



Рис. 43. Сосна обыкновенная, подвид — кулундинская. Семипалатинская обл., с. Бельагач, лишайниковый бор. Фото Л. Ф. Правдина

3) боры в Баяно-Каркаралинском горном районе (Баян-Аульский, Каркаралинский, Кувский, Коунрадский);

4) ленточные боры Обь-Иртышского междуречья (Чалдайский, Бескарагайский, Бегеновский, Морозовский, Долонский, Кононерский, Жано-Семейский, Бельагачский, Семипалатинский, Ново-Шульбинский, Букебаевский).

В Алтайском крае: 5) ленточные боры Обь-Иртышского междуречья (как продолжение к северу предыдущих) (Волчихинский, Ключевской, Кулундинский, Лебяжинский, Озеро-Кузнецовский, Сростинский, Степно-Михайловский, Тополинский).

В Красноярском крае: 6) ленточные боры на песчаных древнеаллювиальных почвах Минусинской котловины (впадины) (Инский, Луговский, Койский и Анашинский).

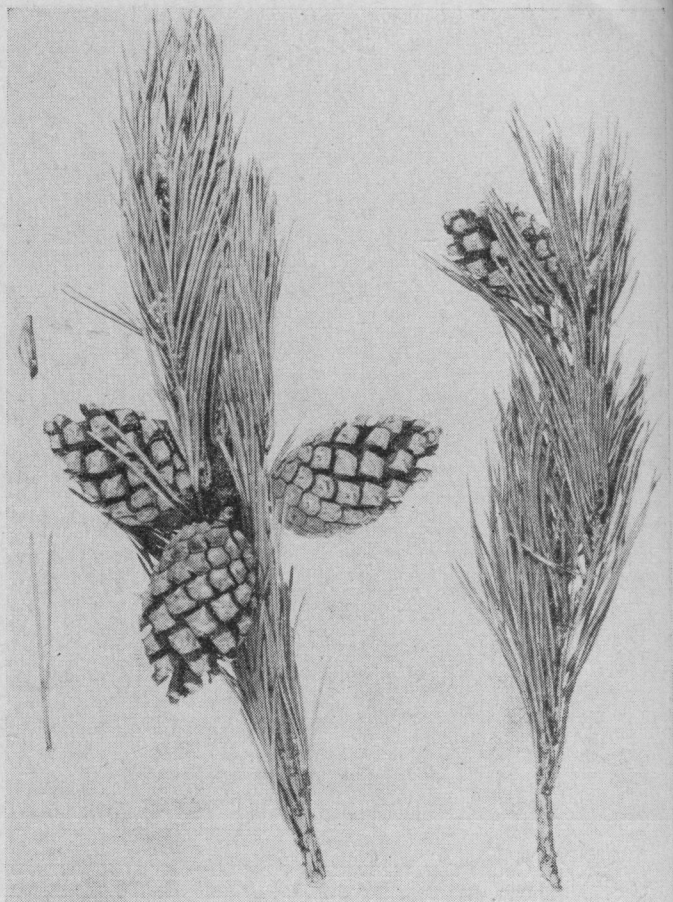
В Тувинской АССР: 7) ленточные боры Центрально-Тувинской котловины (Балгазиковский бор).

В Читинской обл.: 8) ленточные боры по р. Онон, бассейн р. Амура (Ононский бор).

9) боры в пределах Монгольской Народной Республики.

Все перечисленные боры (рис. 45, 46, 47) составляют узкую полосу южнее  $52^{\circ}$  с. ш. и являются на территории СССР самыми южными точками ареала сосны обыкновенной. Сосна этого подвида имеет тесное генетическое родство с сосной на южных склонах Забайкалья, хотя последнюю мы и не относим к этому подвиду. В верхнем течении рек Селенги и Онон



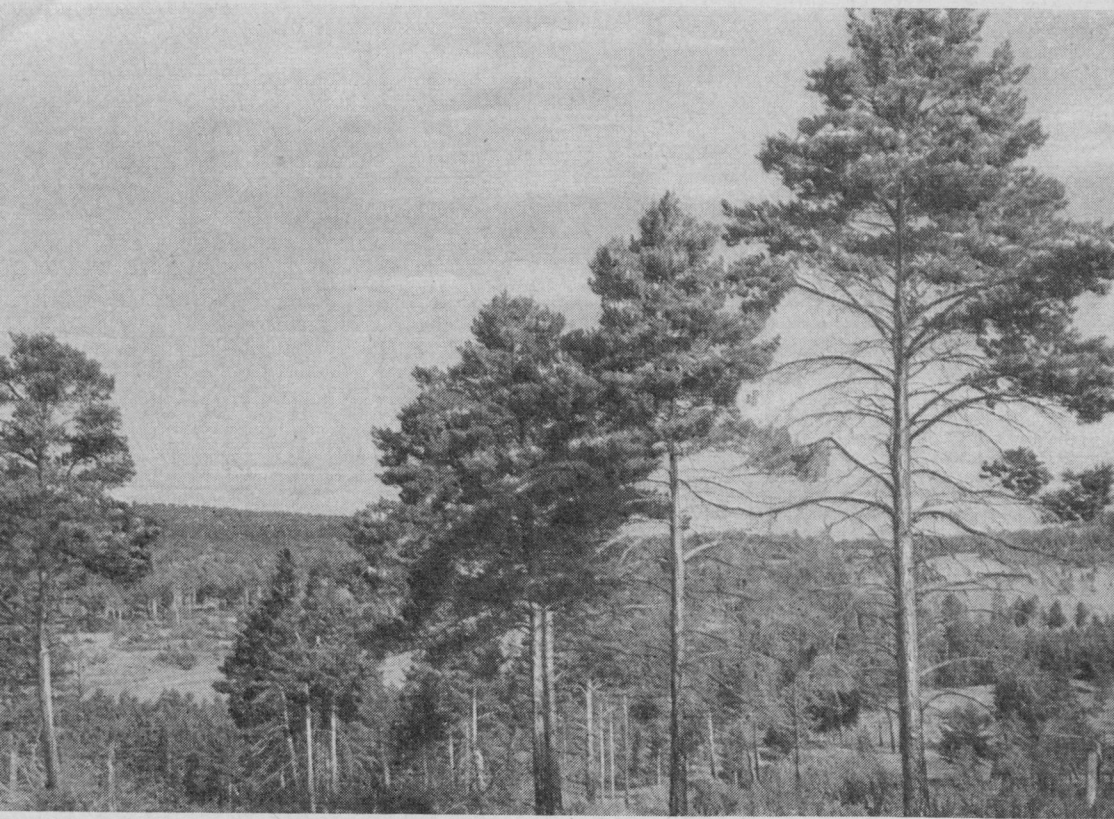


сосна выходит за пределы государственной границы СССР в Монгольскую Народную Республику. Все местообитания сосны степной относятся к группе сосново-остепненных казахстанско-западносибирских лесов (Семенова-Тяньшанская, 1956); боры в помещенном выше списке (с 1 по 6); Балгазикский и Ононский боры (№ 7 и 8) находятся среди мелкодерновинно-злаковых змеевиково-вострецовых и пижмовых восточносибирских степей межгорных котловин («Карта растительности СССР», 1960).

В юго-западном Хентее (МНР) сосна растет на большой высоте (1400—1800 м над ур. моря) и сильно угнетена, достигая в 100-летнем возрасте всего 16 м высоты и 20—24 см в диаметре (Юнатов, 1946; Вишпер, 1953). В систематическом отношении сосна в МНР близка к сосне, произрастающей в Забайкалье.

Общий генезис остепненных боров, их наиболее древний возраст, сходство условий местообитания, изолированность степными пространствами, большое сходство образуемых ими лесных биогеоценозов придают им много сходных черт в морфологических, анатомических, физиологических и фитоценологических признаках. Именно эти особенности и послужили основанием для объединения сосны этих изолированных остепненных боров в одну таксономическую группу.

Всестороннему изучению некоторых из южных островных боров, особенно их истории происхождения и типов лесов, было посвящено мно-



◀ Рис. 44. Сосна обыкновенная, подвид — кулундинская; Тувинская АССР. Балгазикский бор. Фото Л. Ф. Правдина

го работ (Гордягин, 1901; Барышевцев, 1911; Павлов, 1925; Баранов, 1927; Семенов, 1927; Сергеев, 1927; Жаркова, 1930; Голубинский, 1934; Месоед, 1934; Горелов, 1938; Крупеников, 1941; Сукачев, 1948а, б; Шахов, 1948, 1956; Пашковский, 1951; Вангниц, 1953; Воронов, 1954; Грибанов, 1954, 1957, 1960; Крылов, 1958, 1961; Правдин, 1958; Марцинковский, 1959; Гаель и др., 1962).

Многие из названных авторов отмечали, что сосна, произрастающая в южных островных борах Казахстана, Алтайского края и Западной Сибири отличается от типичной *P. silvestris* L. рядом морфологических и физиологических особенностей, что послужило поводом к установлению за ней самостоятельных таксонов. Так, В. Н. Сукачев для боров в Кулундинской степи выделяет подвид — ssp. *kulundensis*, отмечая, что «она отличается в 1,5, даже в 2 и более раза крупными шишками, сильно развитыми щитками и способностью удерживать хвою до 7—8 лет» (1934, стр. 177) (рис. 48). Эту сосну Г. В. Крылов (1958, 1961) предлагает называть сосной казахской (ssp. *kasachstanica*), не приводя описания (nomen nudum). Сосну в Минусинской котловине Крылов также выделяет в качестве подвида — ssp. *minusiensis* (1961), тоже nomen nudum.

Л. П. Сергиевская и Е. М. Кондратюк сосну, произрастающую в Ононском бору среди Агинских степей, выделяет в самостоятельный вид *P. krylovii* Serg. et Kondr., руководствуясь при этом в основном более крупными размерами шишек и хвои.



Рис. 45. Сосна обыкновенная, подвид — кулундинская.

1 — Казахский мелкосопочник; 2 — Наурзумский бор. Фото Л. Н. Грибанова





Рис. 46. Сосна по р. Онон, Агинские степи. Читинская обл. Фото Л. Ф. Правдина

О выделении более мелких таксономических единиц степных островных боров — разновидностей и форм — нами будет сказано ниже.

Крылов при выделении названных подвидов не приводит их описания. Сукачев указывает лишь на два признака — размеры шишек и продолжительность жизни хвои. Все это лишний раз свидетельствует о том, что сосна в изолированных борах, действительно, отлична от типичной сосны, но, не имея в своем распоряжении достаточного материала для анализа и изучения, приведенные выше авторы, естественно, и не могли дать детального описания этой сосны. Материалы, приведенные нами выше, позволили более обоснованно подойти к оценке ранга — таксономической единицы, которую следует закрепить за сосной в остепненных борах.

Объединяя все перечисленные островные боры в одну большую группу по сходству указанных признаков, в то же время мы должны сказать, что почти каждый бор, в силу своего изолированного положения, а также степени хозяйственной деятельности человека, имеет свою индивидуальность. Последняя сказывается в амплитуде изменчивости некоторых признаков, процентном соотношении их в популяциях и др. Вот почему Сукачев (1943, 1948а, б) и Крылов (1958), желая отметить специфические черты сосны островных боров, которые сразу обращают на себя внимание при первом посещении их, остановились на выделении подвида, хотя и не описав их.



Рис. 47. Минусинский бор Красноярского края. Фото Л. Ф. Правдина

Прибегать к такому дробному таксономическому делению сосны, произрастающей в почти одинаковых естественноисторических условиях, с одной историей развития этих боров и очень сходной по морфологическим и физиологическим особенностям, нет необходимости. Сосну в каждой группе изолированных остепненных боров можно рассматривать как разновидность, сосну же всех южных островных боров Азии более правильно выделить в подвид кулундинской сосны. Если учесть, что все южные изолированные степные бory Азии расположены в одной природной зоне и, следовательно, характеризуются близкими климатическими условиями, то сосна, произрастающая в них, может рассматриваться как один географический экотип, или, в нашем понимании, подвид. В. Н. Сукачев (1934) первый выделил в подвид сосну кулундинскую. Это название мы и сохраняем за подвидом всей сосны, произрастающей в Азии южнее  $52^{\circ}$  с. ш. Подвиды казахстанской и минусинской сосны, установленные Крыловым, целесообразно перевести в ранг разновидности, тем самым подчеркивая индивидуальность этих боров. Сосну Крылова (*P. krylovii* Serg. et Kondr., 1953), отличающуюся от сосны в других островных борах лишь мелкими особенностями, мы также считаем за разновидность подвида сосны кулундинской.

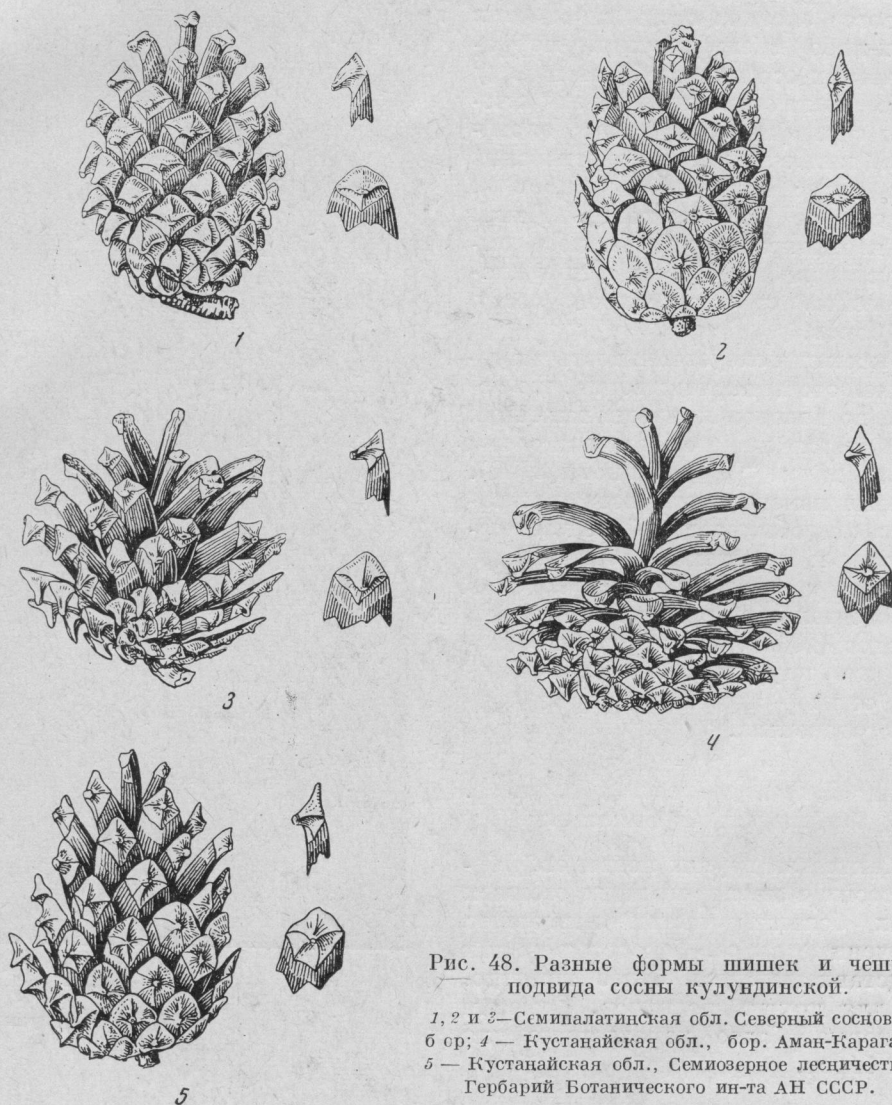


Рис. 48. Разные формы шишек и чешуй подвида сосны кулундинской.

1, 2 и 3 — Семипалатинская обл. Северный сосновый бор; 4 — Кустанайская обл., бор. Аман-Карагай; 5 — Кустанайская обл., Семиозерное лесничество. Гербарий Ботанического ин-та АН СССР.

### Почвенные экотипы *Pinus silvestris* L. ssp. *kulundensis* Sukaczew

Сосна в островных борах северо-западного Казахстана часто растет на солончаковатых почвах с содержанием  $Cl^-$  0,213 %,  $SO_4^{2-}$  0,606 %,  $Na$  0,419 %. Особенно это характерно для сосны и других древесных пород в Наурзумском бору (см. рис. 45), что послужило поводом к детальному изучению вопроса (Крупеников, 1940, 1941, 1943, 1945а, б, в; 1947; Шахов, 1948, 1956) и характеристике этой сосны как особого «солончакового» экотипа.

Создание черт солеустойчивости у сосны обыкновенной и у других, совместно с ней произрастающих, видов древесных растений объяснилось в данном случае следствием эколого-физиологической приспособляемости их в процессе прогрессивного засоления почв. Это особенно ярко выражено в островных борах северо-западного Казахстана, расположенных в пределах бессточной котловины, в которой происходит интенсивное континентальное соленакопление.



И. А. Крупеников (1947) у «солончакового» экотипа сосны не отметил каких-либо специфических морфологических особенностей, но наряду с этим была выявлена биохимическая специфичность этого экотипа, а также и ряд биологических черт: более ярко-зеленая хвоя и большая ее долговечность. Нами, как неоднократно указывалось выше, установлены особенности в анатомическом строении хвои сосны этих боров.

Высокая солеустойчивость наурзумской сосны наследственна, что послужило поводом к предположению, не является ли этот экотип сосны новым видом (Крупеников, 1947). Сильная изменчивость всех признаков сосны обыкновенной не дает оснований к выделению сосны Наурзумского и соседних с ним боров в самостоятельный вид, поэтому прав Сукачев (1948а, б), который считает, что наурзумская «солончаковая» сосна — яркий пример эдафического экотипа.

#### Формы *Pinus silvestris* L. subsp. *kulundensis* Sukaczew

Как и для других подвидов, формы сосны в изолированных степных борах большей частью повторяют отмеченные выше. Некоторые из них представлены здесь более типично, чем для других подвидов. Отметим некоторые, более характерные для этих боров.

##### *f. conis aggregatis.*

Неоднократно отмечалась в ленточных борах Алтайского края (Крылов, 1961). На участке стебля длиной в 2 см, вместо хвои (брахибластов), 15 шишек расположены по парастихам спирали «гроздьями».

##### *f. (var.) columnaris* Sukacz. (1948).

В. Н. Сукачев (1948б) отмечает для Борового: форма сосны с относительно широкой кроной и долго не закругляющейся вершиной, с горизонтальными или слегка приподнятыми ветвями отличается медленным ростом.

##### *f. (var.) fastigiata* Sukacz.

Сукачев (1948б): форма с колонообразной кроной, быстрым прекращением роста в высоту, деревья достигают высоты 13—15 м. Эта же форма была отмечена нами в ленточных борах Алтайского края.

##### *f. (var.) compressa* Sukacz.

Сукачев (1948б): форма с более стройной, близкой к пирамидальной, кроной, с острой вершиной и ветвями, отходящими от ствола под острым углом. Эти деревья отличаются наиболее быстрым ростом (прирост по высоте в возрасте 30—40 лет до 80 см в год).



Рис. 49. Разная форма кроны  
1 — пирамидальная;



сны в ленточных борах Алтайского края.  
— цилиндрическая; 3 — столбообразная. Фото Л. Ф. Правдина

*f. pyramidalis.*

Описана В. В. Барышевцевым (1911). Эта форма сосны в ленточных борах Алтайского края встречается часто и неоднократно была отмечена нами. Нередко она встречается и в Минусинских борах. Пирамидальная форма сосны найдена в Северном бору, в урочище «Чека», и названа казахами «Сулу Карагай» («Красавица сосна»). Она имела высоту 21 м при диаметре 38—40 см в возрасте 70—80 лет. Крона узкопирамидальная, сходная с кроной кипариса. Эта сосна была огорожена и охранялась как памятник природы. В настоящее время она погибла, не будучи, к сожалению, перепривита; в привитом состоянии она могла быть сохранена в течение неопределенно долгого времени.

*f. (var.) globosa.*

Зарегистрирована в Сростинском лесничестве, ленточных борах Алтайского края. При толщине ствола 30 см имела высоту только 5 м, при поперечнике кроны 4 м. Такую форму сосны отмечает Крылов (1961) в Семипалатинской области.

Сосны с разными формами крон представлены на рис. 49.

## ЕСТЕСТВЕННАЯ МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ *PINUS SILVESTRIS* L. S. L.

Естественная межвидовая гибридизация древесных растений — широко распространенное явление в природе. Для одних видов растений распознавание естественных (спонтанных) гибридов не представляет затруднений, в то время как для других видов определить гибридогенное происхождение организма очень трудно. Естественные гибриды бесспорно установлены для многих родов: *Salix*, *Populus*, *Amelanchier*, *Rubus*, *Crataegus*, *Betula*, *Larix* и многих других. Несравненно меньшее число естественных гибридов описано у хвойных древесных пород. Явление это не случайно, так как распознавание естественных гибридов у хвойных, в том числе и гибридов в роде *Pinus*, затруднительно не только по морфологическим, но и по цитологическим признакам, поскольку у всех исходных видов и гибридов хвойных число хромосом остается постоянным ( $2n = 24$ ). Трудность изучения гибридной природы внутривидовых таксономических подразделений заключается еще и в том, что методика исследования гибридных популяций достаточно не разработана и сложна. В применении к сосне исследования затрудняются также и тем, что человек своим вмешательством в жизнь леса — методами его использования и особенно искусственными лесными культурами — сильно изменил состав лесных популяций.

Изучению гибридной природы естественных популяций за последние 15—20 лет уделяется исключительно большое внимание. Андерсон и Губрихт (Anderson, Hubricht, 1938) при изучении естественных гибридов в природе ввели новый термин — интрогрессивная гибридизация (*introgressive hybridization*), — который начинает получать широкое применение при изучении популяций (Бобров, 1961). В дальнейших работах с разными видами растений этот термин широко применялся, был уточнен и получил развернутое определение (Anderson, 1936, 1953; Natho, 1954/55, 1959). Под интрогрессивной гибридизацией, согласно Андерсону, следует понимать образование гибридов в естественных условиях, которые повторно скрещиваются с каждым из родителей, а также и между собой. Этот все время повторяющийся процесс приводит к тому, что природа гибридов маскируется. В результате широкой амплитуды изменчивости признаков родители связаны между собой постепенными переходами меняющихся признаков у своих гибридов, поэтому внутривидовое таксономическое подразделение становится весьма затруднительным. Так как при интрогрессивной гибридизации в течение длительного времени признаки переходят постепенно от одного вида к другому, то создается впечатление, что речь идет не о гибридах, а об очень изменчивых видах. Нато (Natho, 1959) хорошо это показал на примере изучения гибридизации среднеевропейских экотипов березы.

На существование естественных гибридов между сосной обыкновенной и сосной черной австрийской и обратного скрещивания указывалось



неоднократно [например: *P. nigra* Arnold (*P. laricio* Austriaca)  $\times$  *P. silvestris* = *P. neilreichiana* (Reichhardt, 1876); *P. silvestris* L.  $\times$  *P. nigra* Arn. = *P. permixta* Beck (1888)] (по Beissner, 1909). Редер (Rehder, 1949) указывает на существование гибрида *P. mugo* Turra  $\times$  *P. silvestris*, известного под именем *P. rhaetica* Bruegg. Имеются указания на существование естественных межвидовых гибридов других видов сосен.

Очень подробная характеристика морфолого-анатомических признаков и цитогенетический анализ естественного гибрида *P. nigra* var. *austriaca*  $\times$  *P. silvestris* L. осуществлена Видаковичем (1958). Эта работа была проведена в Арборетуме Королевского ветеринарного сельскохозяйственного колледжа в Копенгагене под руководством д-ра Сараха Ларсена, что внушает особое доверие к ее результатам. Для изучения были взяты три растения-гибрида и оба родителя. Были установлены существенные различия между родителями и их гибридами, причем гибриды чаще занимали промежуточное между ними положение. Гибриды обнаружили явное различие в анатомии хвои: эпидермиса, устьицах, гиподерме и положении смоляных каналов в ассимиляционной ткани. Цитологические исследования показали, что редукция микроспоры материнских клеток у трех образцов проходила нормально. Пыльца была фертильной. Длина хромосом соматических клеток сосны австрийской и сосны обыкновенной различна, у гибридов она была промежуточной между этими видами. Кроме этого, три изученных гибрида росли быстрее своих родителей, т. е. им был свойствен гетерозис. Несмотря, казалось бы, на явные доказательства в пользу гибридного происхождения изученных трех растений, автор все же очень осторожен в своих выводах; он только высказывает предположение, что изученные им растения, по всей вероятности, являются гибридами между сосной австрийской и сосной обыкновенной.

Позднее Шютт и Гаттемер (Schütt, Hattemer, 1959), изучавшие анатомию хвои у гибридов *P. nigra*  $\times$  *P. silvestris*, пришли к выводу, что руководствоваться при определении гибридов только признаками анатомии хвои нельзя; эти признаки сильно варьировали в связи с индивидуальной изменчивостью, возрастом хвои, хотя положение смоляных каналов в тканях хвои было более константным. Поэтому авторы справедливо заключают, что средние величины признаков анатомии хвои имеют значение только в том случае, если они используются совместно со средними величинами других анатомических и морфологических признаков.

Изучение изменчивости признаков искусственных гибридов *P. nigra* var. *austriaca*  $\times$  *P. silvestris* провели за последние годы Веттштейн (Wettstein, 1951), Дюффильд (1952a) и Жамблин (Jamblinne, 1954). Наиболее существенны следующие их выводы. Выживаемость семян-гибридов по сравнению с родительскими деревьями была всегда выше семян отца и почти всегда — семян матери; отмечается очевидная связь между гибридами и материнскими деревьями и отсутствие такой связи между гибридами и отцовскими деревьями; гибридизация оказала гетерозисное влияние на гибридное потомство, при этом решающую роль оказали, по видимому, материнские деревья, поскольку между отцовскими деревьями и гибридами не установлено никакой связи.

Изучение изменчивости признаков гибридов других видов сосны и их описание проводились многими исследователями (Chapman, 1922; Papajannou, 1936; Stockwell, Righter, 1946; Moss, 1949; Saito, 1951; Zobel, 1951a, б; Wright, 1956; Fowler, Heimburger, 1958; Mergen, 1958a, б).

Несмотря на то, что полиплоиды среди хвойных встречаются очень редко, в том числе и в роде *Pinus*, было обнаружено несколько растений, у которых число хромосом отличалось от числа хромосом их нормальных диплоидных родителей. Эти аномальные растения отличались от других растений по своему внешнему виду; они были низкорослые, с мясистой, толстой хвоей необычной окраски. Мерген (Mergen, 1954) приводит

результаты морфологического и цитологического исследований таких аномальных полиплоидных семян сосны караибской — *P. elliottii* Engelm. Такие полиплоидные семена составляли всего лишь 0,0002% от общего числа семян на грядке питомника. Выживаемость их была низкой, поскольку корни и побеги были ненормально развиты. Часть таких семян оказалась миксоплоидной с набором хромосом  $2n$ ,  $3n$  и  $4n$ . Ценности эти семена не представляют, поскольку они не могут образовывать репродуктивную ткань с пропорциональным (сбалансированным) числом хромосом.

Вот то небольшое число известных нам работ по естественной гибридизации видов рода *Pinus* и о естественных полиплоидных формах. Но и приведенные работы убедительно говорят о возможности существования естественных гибридов, хотя и очень редко. Эти малочисленные факты для нас очень важны, так как они могут пролить некоторый свет и объяснить причины сильной изменчивости признаков сосны обыкновенной, обеспечивших ее полиморфизм и благодаря этому расселение по обширной территории в самых разнообразных, подчас противоположных, условиях существования.

Из большого числа признаков сосны обыкновенной, изменчивость которых нами была изучена, наиболее пристальное внимание привлекает анатомия хвои. Возможно, отчасти это объясняется и тем, что этот признак с первых работ по классификации видов рода *Pinus* всегда был в центре внимания исследователей. И мы начали изучение изменчивости с хвои. Если большей изменчивости от влияния условий среды подвержены размеры хвои, т. е. процессы роста, что вполне естественно, то меньше изменяется ее внутреннее строение, и в первую очередь число смоляных каналов на срединном поперечном разрезе и их расположение в ассимиляционной паренхиме. Именно этот признак принимался во внимание всеми, занимающимися систематикой сосен, о чем мы подробно говорили выше. И не без основания, поскольку этот признак наследствен и сохраняется даже при перемещении вида на очень большие расстояния, примеры чему нами также были приведены.

Все систематики строго различают несколько типов в расположении смоляных каналов в хвое, на которых для сосны обыкновенной типичными считаются периферические смоляные каналы так же, как для *P. nigra* типичны только паренхимные смоляные каналы. Особенно это подчеркивал Пилгер (Pilger, 1926). Стевен и Карлайл (1959) для естественной сосны в Шотландии указывают смешанное расположение смоляных каналов в хвое на одном и том же срезе, т. е. наличие и паренхимных, и периферических. На приведенной ими микрофотографии это хорошо подтверждено, причем встречаемость такого типа расположения смоляных каналов повторяется в 64% случаев.

Такое же смешанное расположение смоляных каналов в хвое характерно для сосны, произрастающей в изолированных островных борах Казахской ССР и в меньшей степени в других частях ареала сосны.

Если исходить из положения, что расположение смоляных каналов в хвое в пределах вида является признаком устойчивым, наследственным и для *P. silvestris* L. s. l. свойственно периферическое расположение их, т. е. когда они непосредственно примыкают к гиподерме, а для *P. nigra* — паренхимное, когда они окружены ассимиляционной тканью, то смешанное расположение говорит о гибридном происхождении данного индивида. И не случайно на это обратили внимание исследователи, изучающие как естественные гибриды *P. silvestris* L.  $\times$  *P. nigra*, так и искусственно-полученные между этими же видами (Duffield, 1952a; Jamblinne, 1954). Поэтому мы склонны высказать предположение, что сосна, произрастающая в Западной Европе, а также и в Северном Казахстане, несет явные черты гибридогенного происхождения. Гибридность этой сосны

проявляется не только в большом числе смоляных каналов и их расположении в хвое, но и в размерах хвои, размерах шишек, большей продолжительности жизни хвои и, вероятно, в других признаках, еще не выявленных и не изученных.

Самое существенное возражение против такого предположения это отсутствие *P. nigra* Arnold в настоящее время в районах Северного Казахстана и других районах, где также встречается смешанное расположение смоляных каналов в хвое. *P. nigra* сейчас произрастает на юге Европы, Малой Азии и Закавказье, и здесь ареал этого вида имеет непосредственное соприкосновение с ареалом растущей здесь же сосны обыкновенной. Представители группы *Laricio Poir.*, в которую входит *P. nigra*, произрастают сейчас в Крыму и на Кавказе. Поэтому в Западной Европе не исключена возможность появления естественных (спонтанно) гибридов и сейчас, чего нельзя допустить для Северного Казахстана. Остается еще одна возможность найти подтверждение нашей гипотезы о гибридности сосны обыкновенной в Западном Казахстане. Это — воспроизвести области распространения интересующих нас видов в далеком прошлом.

Ископаемые остатки сосны группы *Laricio Poir.* доказывают, что она была широко распространена по всей Европе. Начиная с олигоцена фоссилии найдены в восточной Пруссии, Силезии, Прибалтике, восточной Сибири (Горбунов, 1958). В этих же отложениях в Западной Европе с олигоцена начинают появляться ископаемые остатки, близкие к *P. silvestris*, в миоцене — в Пруссии, в плиоцене — в бассейне р. Майна вместе с фоссилиями *P. nigra*. Последняя известная нам капитальная работа по ископаемому роду *Pinus* составлена Госсеном (Gaussen, 1960), данными которой мы и пользуемся.

Следовательно, начиная с олигоцена прародители обоих современных видов — *P. silvestris* и *P. nigra* — росли в непосредственном соприкосновении своих ареалов на широкой полосе территории Евразии, почему спонтанное возникновение гибридов между ними могло происходить. В местах длительной неоднократной изоляции (Шотландия, Северный Казахстан) гибридная природа сосны проявляется более выражено, по мере же приближения к северу и востоку количество и расположение смоляных каналов и другие признаки начинают затухать. Отсутствие четких промежуточных признаков, свойственных тому и другому родителю, в гибридном потомстве обусловлено тем, что на протяжении тысячелетий здесь происходила интрогрессивная гибридизация, о чем мы говорили в начале этой главы.

Приведенные доводы и рассуждения приводят нас к предположению, что сосна, произрастающая в островных борах Северного Казахстана, сохранила в себе более четко выраженные признаки, говорящие о ее гибридной природе. Местообитания сосны в Северном Казахстане, одни из самых древних, так же, как и местообитания сосны в Шотландии. Поэтому не случайно и то большое сходство в анатомическом строении хвои сосны в Шотландии и в Северном Казахстане, о чем можно судить по микрофотографии в работе Стевена и Карлайла: сходство это проявляется в общих размерах хвои, большом числе смоляных каналов, их смешанном расположении и, кроме того, в большом расстоянии между проводящими пучками и наличии между ними элементов третьего проводящего пучка. Хотя на последнее обстоятельство Стевен и Карлайл (1959) не указывают.



## СЕЛЕКЦИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Весь обширный материал по изменчивости сосны обыкновенной, который приведен выше, большое число установленных в пределах этого вида разновидностей и форм, перечень и описание которых заняло у нас много места, со всей убедительностью свидетельствуют о том, что «потенциальные возможности» вида *Pinus silvestris* L. s. l. в отношении селекции исключительно велики. В связи с этим назрела необходимость выделения в границах ареала сосны обыкновенной крупных таксонов, которые мы называли подвидами, а в пределах последних — климатических и почвенных экотипов и, наконец, в пределах ограниченной по площади популяции — отдельных деревьев, отличающихся от своих соседей какими-либо характерными морфологическими признаками, физиологическими или лесоводственными особенностями. Сказанным определяются результат, направление и характер селекционных работ с сосной обыкновенной.

Работы по селекции сосны обыкновенной начались давно, но первоначально носили исключительно стихийный характер. При этом особенностью лесного хозяйства всех стран мира являлось то, что лесная селекция в них была «отрицательной», так как была направлена на рубку самых лучших представителей древостоя и оставление на корне плохих и не находящихся сбита деревьев. Тем самым на протяжении многих сотен лет шло обеднение древостоев представителями высоких генетических качеств и обогащение его деревьями с нежелательными для хозяйства признаками. Только за последние 30—35 лет была осознана мысль о необходимости проведения систематических работ по селекции лесообразующих древесных пород, при использовании всех методов селекционной работы.

В истории разведения сосны обыкновенной давно привлекли внимание неудачные культуры ее из семян, завезенных из других районов. Уже в XVII—XVIII вв. было известно, что рост сосны и качество древесины варьируют в зависимости от того, из каких физико-географических районов были взяты семена. Экспериментальная проверка этого положения была начата Вильмороном во Франции в 1820 г., который заложил серию культур сосны из 30 различных пунктов Европы в окрестностях Парижа (Правдин, 1956). Начиная с этого времени опыты по изучению влияния происхождения семян сосны обыкновенной на рост и качество культур из них не прекращаются до наших дней. Эти опыты получили широко распространенное название «опытов по происхождению семян» или «географических культур» сосны обыкновенной. За истекшие почти 150 лет, естественно, этому вопросу посвящена обширная литература, причем результаты опытов продолжают обсуждаться и до сих пор. С этого вопроса мы начнем наш обзор работ по селекции сосны обыкновенной.

## ВЛИЯНИЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ СЕМЯН СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА РОСТ И КАЧЕСТВО КУЛЬТУР ИЗ НИХ

Многочисленные опыты по влиянию происхождения семян сосны на рост культур, заложенные как за границей, так и в СССР, имели одну общую практическую цель: выяснить дальность расстояния, на которое могут быть перенесены семена сосны обыкновенной без снижения качества культур. Наибольший интерес для нас, естественно, представляют опыты по происхождению семян в СССР.

В СССР первые географические культуры сосны обыкновенной были заложены проф. М. К. Турским в 1878—1892 гг. в лесной даче Московской сельскохозяйственной Академии им. К. А. Тимирязева (Нестеров, 1912; Эйтинген, 1946). В 1910—1916 гг. В. Д. Огиевский заложил сеть опытных культур на территории Европейской части СССР. Эти экспериментальные объекты были неоднократно предметом изучения и описаны С. А. Самофалом (1925), Ф. И. Фоминым (1940), В. М. Обновленским (1951а) и др. За последние 15—20 лет географические культуры сосны обыкновенной заложены Институтом леса АН СССР под Москвой и Воронежским лесохозяйственным институтом в Воронежской области.

Неоднородность в наследственных свойствах сосны различного географического происхождения, особенно проявляющаяся в характере роста при культуре в других районах, авторы объясняют способностью сосны формировать климатические экотипы в понятии Турессона, называемые иногда климатическими расами.

Климатические экотипы или расы сосны обыкновенной являются основой при организации лесосеменных хозяйств; они определяют дальность возможной переброски семян сосны, при которой рост и качество культур не снижаются. Дальность возможной переброски семян сосны предусмотрена действующими инструкциями. Однако обращает на себя внимание следующий факт. Несмотря на то, что в основу определения дальности перенесения семян сосны для культур были положены одни и те же географические культуры, разные авторы определяют дальность перебросок семян по-разному, причем различия в расстояниях иногда очень существенны (Самофал, 1925; Никитин, 1936; Фомин Ф., 1940; Обновленский, 1951; Дерюжкин, 1955; Вересин, 1963).

Такие различия в дальности возможных перебросок семян сосны объясняются трудностью определения границ климатических экотипов. Это отразилось и на попытках произвести районирование климатических рас сосны начиная с ранних работ и до нашего времени.

С. А. Самофал (1925) для Европейской части СССР условно выделяет три макрообласти климатических рас. Произрастающая в них сосна характеризуется следующими особенностями.

1. Северная макрообласть — выше  $56^{\circ}$  с. ш. до северной границы ареала. Сосна здесь характеризуется более короткой хвоей, более медленным ростом, мелкими семенами (1000 шт. весят 4 г), большей устойчивостью против заражения грибами. Весной эта раса сосны, будучи перенесена в северные или южные районы ареала, раньше трогается в рост. Семена сохраняют всхожесть более продолжительное время, чем семена других рас. При культуре в южных районах до  $50^{\circ}$  с. ш., сосна из северной макрообласти проявляет более медленный рост и склонность к обильному плодоношению.

2. Среднерусская макрообласть. Произрастающая здесь сосна по своим морфологическим признакам и физиологическим особенностям, по терминологии Самофала, представляет собой переходные формы между соснами из северной и из южной макрообластей.

3. Макрообласть юга и юго-востока. Произрастающая здесь сосна, преимущественно в сухих борах, по своим признакам и свойствам

представляет противоположность сосне из северной макрообласти; она имеет семена более крупные (1000 шт. весят 8—9 г), отличается более быстрым ростом в первые годы, более длинной хвоей, проявляет меньшую устойчивость к грибным болезням. При культуре на севере позднее трогается в рост и не успевает подготовиться к зимнему покою, почему страдает от зимних морозов. Семена утрачивают всхожесть при более коротких сроках хранения по сравнению с семенами из северных и среднерусских макрообластей.

Из приведенных характеристик трех макрообластей нетрудно подметить некоторое сходство их с ареалами установленных нами трех подвигов сосны на территории Европейской части СССР: *ssp. lapponica* Fries; *ssp. silvestris* L; *ssp. hamata* (Steven) Fomin.

Через 15 лет после исследований Самофала была опубликована работа по изучению климатических экотипов сосны обыкновенной Ф. И. Фоминым (1940). Результаты его исследований были более обширны, чем Самофала.

На основании анализа результатов роста географических культур Ф. И. Фомин дает ориентировочную схему климатических экотипов сосны обыкновенной для Европейской части СССР, положив в основу их выделения возможность использования семян для лесокультурных целей. Эта схема в сокращенном виде была приведена нами на стр. 118. Обобщая все сказанное о росте культур сосны в географических посадках, Ф. И. Фомин приходит к выводу, что переброска семян с севера на юг и с востока на запад дает более положительные результаты, чем обратная. Если с севера на юг переброска семян возможна на 5° широты, с востока на запад — до 20° долготы, то с юга на север переброска вовсе не рекомендуется или допускается только в пределах 2—3°, а с запада на восток переброску семян сосны обыкновенной следует совершенно прекратить из-за плохой формы стволов (их кривоствольности) в культурах.

Используя этот же метод географических культур сосны обыкновенной, В. М. Обновленский (1940, 1951а, б) установил дальность возможного переноса семян для культур в степных и лесостепных районах. На основании географических изменений сосны и обуславливающих их факторов физико-географической среды Обновленский выделил в пределах Европейской части СССР (без Крыма и Кавказа) 15 физико-географических областей с 36 районами естественного произрастания сосны.

Изучение наиболее старых географических культур сосны обыкновенной в Москве (лесная опытная дача Московской сельскохозяйственной Академии им. Тимирязева) привело к таким же результатам: рост сосны здесь из семян центральных районов во всех отношениях был лучше, чем из семян южных или северных широт (Турский, 1878; 1882; Троицкий, 1911; Нестеров, 1912; Медведев, 1915; Эйтинген, 1946).

С первых лет исследований по влиянию происхождения семян сосны обыкновенной на рост культур из них на первое место, как мы уже сказали, ставилась одна практическая цель: определить дальность переноса семян для культур, когда качество последних не снижается. При такой постановке вопроса исследователи, естественно, стремились к установлению границ районов, в которых можно производить заготовку семян для использования в этом же районе. Так подошли к установлению климатических экотипов или рас сосны. Результаты таких попыток нами приведены выше. Но при определении границ климатических экотипов все исследователи встречали большие трудности: установить точно границы климатических экотипов не представлялось возможным. Поэтому решительно все исследователи были вынуждены говорить об экотипах, средних и переходных между крайними экотипами. Так, при первой попытке Самофала (1925) установить три макрообласти сосны обыкновенной на территории Европейской части СССР, он был вынужден говорить



об экотипе сосны Среднерусской области, сосна которой представляет собой «переходные формы» между сосной Северной области и сосной Южной, — сухих боров. Такие же переходные зоны в области сплошного распространения сосны отмечают и другие авторы; о существовании постепенных переходов в изменчивости морфологических признаков сосны мы могли убедиться на ряде примеров, изложенных выше (глава об изменчивости признаков). Наиболее резкие переходы можно наблюдать в местах островного распространения сосны, что особенно характерно для степных боров.

Изучая основные физиологические свойства сосны обыкновенной — рост, производительность и качество ствола, — мы также убеждаемся в непрерывной изменчивости этих показателей. Чтобы объяснить это явление и вскрыть причины закономерностей, его обуславливающих, мы должны выяснить, какие факторы управляют ими. Из комплекса факторов внешней среды, которые влияют на рост и развитие растения, одно из первых мест занимает фотопериодическая реакция, т. е. реакция растения на продолжительность дневного освещения в течение суток или на длину дня в вегетационный период. С момента открытия фотопериодизма растений это явление подвергается самому тщательному и всестороннему изучению. Наряду с другими факторами внешней среды, сильно меняющимися как в течение сезона года, так и суток, изменения длины дня происходят совершенно одинаково из года в год. В настоящее время значение фотопериодической реакции в селекции растений общепризнано (Самыгин, 1946; Чайлахян, 1956; Scott, 1954, и др.). Изучение фотопериодизма древесных растений ясно показало, что изменения в длительности дня играют важную роль в годовом цикле роста и влияют на продолжительность сроков физиологических процессов, происходящих с наступлением состояния покоя.

В настоящем изложении нас прежде всего интересует, какая связь существует между характером фотопериодической реакции растений и их географическим происхождением. Оказывается, между названными двумя факторами существует самая тесная связь, имеющая огромное значение для выживания и распространения видов.

В. Н. Любименко и О. А. Щеглова (1927), А. В. Дорошенко (1927), А. В. Дорошенко и В. И. Разумов (1929) и другие установили, что родной растений короткого дня являются тропические и субтропические страны, лежащие между 35° с. ш. и 35° ю. ш.; растения длинного дня имеют или имели своих предков севернее и южнее этих широт; нейтральными являются виды, распространенные в разных широтах и приближающиеся или к растениям короткого дня, или к растениям длинного дня. Фотопериодизм — приспособительное свойство растений. Поэтому Любименко и Щеглова (1927) предложили обозначать реакцию растений на периодичность освещения термином «фотопериодическая адаптация», как более отвечающим сущности явления.

Сосна обыкновенная на разных широтах своего огромного ареала по-разному реагирует на длину дня: на юге она по фотопериодической реакции приближается к растениям короткого дня, на севере становится длиннопериодным растением. На юге ареала (45° с. ш.) продолжительность самого длинного дня 20 июня достигает 15 ч. 38 м., а на северной границе ареала (65° с. ш.) — 21 ч. 49 м., при этом переходы между этими точками непрерывны.

С широтой места меняется не только длина дня, но и длина вегетационного периода. Если для широты 65° длину вегетационного периода мы примем равным 4 мес. (с мая по август), то на широте 60° она равна 6 мес. на широте 50° — 8 мес., на широте 40° — 10 мес. и на широте 30° — 12 мес.

Возвращаясь к анализу приведенных выше данных по влиянию происхождения семян на рост культур, различия в росте и развитии растений

вне их родины следует объяснить различной реакцией растения на длину дня в новых для него условиях. Но поскольку длина дня в связи с широтой меняется постепенно, то и фотопериодическая реакция есть явление, непрерывно изменяющееся в связи с изменением широты. Поэтому-то и трудно установить твердые границы между климатическими экотипами, поскольку переходы между ними постепенны. Выделенные в пределах ареала сосны обыкновенной на территории Европы «географические экотипы», хотя и основаны на учете международного опыта по происхождению семян (Wright, Baldwin, 1957), можно принимать только условно, поскольку между ними нет резких переходов. Изменчивость видов является непрерывной в такой же степени, в какой постоянно изменяются определяющие эту изменчивость факторы внешней среды. В доказательство этого положения Ланглет (Langlet, 1959) приводит следующие факты. Изменчивость содержания сухого вещества хвои сосны, а также размера прироста по высоте является постоянной и непрерывной и зависит от продолжительности первого дня года (фотопериодический фактор!) с нормальной средней температурой  $6^{\circ}$  в естественном ареале. Между приростом в высоту и содержанием сухого вещества наблюдается тесная коррелятивная зависимость:  $r = -0,92$ .

Исходя из непрерывной изменчивости признаков, в том числе и фотопериодической реакции, Ланглет (1934) приходит к положению, что для таких широко изменчивых (или пластичных) видов, как сосна обыкновенная, таксономические подгруппы не только не могут иметь какого-либо значения, но они в корне вредны (Nuxley, 1939), поскольку они предполагают несуществующую однородность (гомогенность) среди случайных популяций, которая в действительности только лишь абстракция.

Различная фотопериодическая реакция проявляется у сосны обыкновенной, растущей на разных высотах над уровнем моря, что послужило основанием к установлению рас сосны. Ветштейн-Вестерсхейм и Грюль (Wettstein-Westersheim und Grüll, 1954) изучали фотопериодизм сосны, происходящей с разных высот Альп, и установили наличие рас короткого и длинного дня. Сосна, произрастающая на высоте 250 м над ур. моря, обладала признаками, присущими растениям короткого дня, в то время как сосны с более высоких отметок (1000 м) оказались приспособленными к условиям длинного дня. Сосны, произрастающие между этими высотами, имели промежуточную реакцию к длине дня. В данном случае мы имеем пример такой же непрерывности изменчивости фотопериодизма, как и на равнине с изменением широты.

Обобщая все сказанное о влиянии происхождения семян сосны обыкновенной на рост культур, можно заключить, что при использовании семян из других географических районов следует руководствоваться, наряду с другими факторами, также и продолжительностью дня в вегетационный период того места, откуда берутся семена. Продолжительность дня и продолжительность вегетационного периода — вот два основных фактора, которые лежат в основе всех рассуждений о влиянии происхождения семян на рост культур. Границы между отдельными географическими экотипами или расами сосны можно рассматривать лишь как условные разрывы; на самом деле изменения физиологических свойств непрерывны и постепенны, поскольку они определяются также постепенными и непрерывными изменениями физической среды.

На основании изучения изменчивости морфологических, анатомических и эколого-физиологических признаков и свойств нами установлены в пределах вида сосны обыкновенной пять таксонов ранга подвида. Основанием для такого подразделения послужили не только морфологические признаки и физиологические свойства, которые нами использованы в качестве диагностических, но и история этих подвидов в послеледниковый период. Каждый из подвидов имеет свою историю происхождения,

о чем мы уже говорили выше: история подвида северной сосны — *P. lapponica* Fries — связана с суровыми климатическими условиями, вечной мерзлотой (на востоке), длинным днем и коротким вегетационным периодом. Если считать, что расселение сосны шло вслед за таящими ледниками, то этот подвид наиболее позднего происхождения, т. е. более молодой. Формирование подвидов *ssp. silvestris* и *ssp. sibirica* протекало из двух изолированных между собой очагов — западного и восточного: эти подвиды в своем развитии испытывали действие, один — влажного, приморского западного климата, другой — континентального, засушливого восточного. Наиболее древними являются подвиды кавказской сосны [*ssp. hamata* (Steven) Fomin] и кулундинской сосны (*ssp. kulundensis* Sukaczew). Они остаются изолированными и сейчас и являются древними прародителями послеледниковой сосны.

Шмидт (Schmidt, 1957) при объяснении происхождения рас сосны обыкновенной придает исключительно большое значение вопросу истории расселения ее в послеледниковый период. Он считает, что древесные породы, в том числе и сосна обыкновенная, происходящие из Восточной Померании и Восточной Пруссии, происходят из другой группы переселения в послеледниковый период, чем юго-западногерманские породы. Группа восточных сосен происходит из районов юго-востока, служивших убежищем во время ледникового периода, а западная сосна — из служивших убежищем юго-западных районов (Firbas, 1949, 1952). Группа восточных сосен значительно отличается от группы западных сосен также и в отношении других свойств, что хорошо подтверждено работами Ланглетта (1953) и Шмидта (1954); эти группы по сей день четко различаются, как потомки континентального востока и приморского запада. Вполне естественно, что виды растений, населившие Центральную Европу из восточных и западных убежищ, сохранили определенные признаки. Даже в настоящее время восточные и западные расы различаются между собой по многим признакам: ветвистости, прямизне ствола и др. (Schmidt, 1957).

Как же ведут себя выделенные нами подвиды при культуре их в районах других подвидов? Мы не располагаем достаточными экспериментами, чтобы определенно ответить на этот вопрос, но небольшое число их говорит или о полной невозможности культуры каждого из них на территории другого подвида, или о подавленности роста. Сосны с Кавказа и прибрежных боров на территории Европейской части СССР почти полностью погибли; сосны из Сибири в Европейской части СССР подавлены в росте; сосна с севера при перенесении на юг сохраняет свой медленный рост и особенно характерную короткую хвою.

Таким образом, о фотопериодической реакции сосны в новых для нее районах произрастания можно говорить только в границах каждого подвида, имеющего свою историю развития в послеледниковый период.

## ПОЧВЕННЫЕ ЭКОТИПЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ

В пределах каждого климатического экотипа можно выделить почвенные экотипы. К числу последних следует отнести сосну солончаковую, произрастающую в южных островных борах Казахстана (Наурзумский бор), и сосну меловую, произрастающую на меловых обнажениях на юге Европейской части СССР. Эти экотипы нами описаны выше (стр. 119, 151). Использование их для лесных культур возможно в границах того климатического экотипа, в котором они произрастают.

Сосна способна произрастать на самых разнообразных почвах и по химическому составу, и по физико-механическим свойствам. Это также



свидетельствует о большой ее пластичности в отношении почвенных условий. Хорошо известно, что рост сосны, форма ствола, очищение его от сучьев различны в зависимости от почвенных условий. Но не одна почва определяет рост и форму ствола, а весь комплекс внешних факторов в их взаимодействии — климатических, почвенных, гидрологических. Поэтому, говоря о почвенных экотипах сосны обыкновенной, было бы правильной говорить о типологических экотипах или, еще шире, о биогеоценотических экотипах. В таком именно понимании используются терминами: «лесотипологические формы древесных пород» (Вересин, 1960); «почвенно-экологические типы» (Сельчуков, 1962, и др.).

Влияние происхождения семян из разных типов леса на качество получаемых семян и рост культур изучалось неоднократно (Капнер, 1932, 1946; Кулагин, 1939; Вересин, 1946, 1957, 1960; Ильин, 1953; Носков, 1953, 1959; Стецкая, 1960, 1963; Орлова, 1960; Сельчуков, 1962, и др.). Условия местопроизрастания сосны сказываются на росте культур. С этой целью М. М. Вересин (1960) делит сосняки на следующие пять групп.

I. Сложные сосняки (субори); эдатоны  $B_2, B_3, C_2, C_3, B_0, B_1, C_0, C_1$ . К эдатоны  $C_0$  и  $C_1$  он условно причисляет и меловые боры. Культуры из семян суборевой сосны на перегнойно-меловых почвах в Шиповом лесу в 35 лет показывают, по его данным, хороший рост.

II. Свежие боры — брусничники, верещатники, кисличники, черничники и географически замещающие последние в южных массивах молиновые травяные боры; эдатоны  $A_2, A_3$ .

III. Лишайниковые и лишайниково-травяно-степные боры; эдатоны  $A_0, A_1, A_1 - B_1$ .

IV. Боры сфагновые и долгомошниковые; эдатоны  $A_4, A_5$ .

V. Травяно-болотно-пойменные сосняки, преимущественно субори (эдатоны  $B_4, B_5, C_4$ ), отчасти травяно-болотные.

В результате изучения типологических экотипов сосны в лесных культурах Вересин (1960) дает следующие конкретные рекомендации.

1. При выращивании сосны в засушливых условиях, на более или менее сухих и бедных почвах, необходимо применить семена из сухих боров; эти семена обеспечат более высокую устойчивость насаждений, а также и лучший их рост. Применять семена из влажных типов леса и из боров по болоту не следует.

2. При выращивании сосны на достаточно увлажненных и относительно плодородных почвах следует применять семена из высокопродуктивных типов леса (свежих и влажных боров, суборей, судубрав). Семена из малопродуктивных типов нежелательны из-за возможных потерь на продуктивности и качестве насаждений (исключатся и «болотная сосна»).

3. При выращивании сосны на засоленных почвах следует применять семена солевосливых ее форм; песчано-боровые формы непригодны. При необходимости последние можно применять лишь на слабо засоленных почвах, при предварительном воспитании и отборе саженцев для посадки в таких же условиях.

4. При облесении сосной засушливых мест с маломощными перегнойно-карбонатными почвами на мелах целесообразно в первую очередь использовать семена меловой формы сосны. При дефиците ее семян допустимо, как показал опыт, применение семян сосны из сухих островных боров.

5. Отбор семян по лесотипологическому происхождению должен сочетаться с их высокой всхожестью и с хорошими посевными качествами. Для этого в соответствующих типах леса необходимо собирать семена в лучших по условиям урожайности, формовому составу, возрасту и состоянию маточных древостоях.

Теоретические обоснования использования почвенных или типологических экотипов сосны обыкновенной в селекционных целях правильно

дано А. С. Яблоковым (1962): в каждом типе леса в результате естественного отбора будут выживать всходы, наиболее приспособленные к комплексу лесорастительных условий и способные выдержать напряженную конкуренцию с другими видами.

## ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ ОТБОР ФОРМ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Один из перспективных методов селекции сосны обыкновенной, как и других древесных пород, — индивидуальный отбор наиболее ценных деревьев. Индивидуальный отбор производится по тем или иным показателям: скорости роста дерева, качеству древесины, смолопродуктивности, форме ствола, а также по морфологическим признакам, если последние являются показателями физиологических свойств, особенно энергии роста и качества древесины. Конечная цель индивидуального отбора — не столько сбор семян с отобранных деревьев, сколько использование их для организации специальных лесосеменных плантаций методом прививок (Pravdine, 1954; Правдин, 1963).

При индивидуальном отборе могут быть использованы любые морфологические признаки и все многочисленные формы, описание и перечень которых нами произведен выше. Нет надобности возвращаться к этому вопросу. Здесь мы остановимся на отборе как методе селекции сосны на наиболее важные в хозяйственном отношении качества.

### ОТБОР ДЕРЕВЬЕВ НА БЫСТРОТУ РОСТА И ФОРМУ СТВОЛА

Быстрота роста — главный хозяйственный признак, почему селекция сосны на быстроту роста должна быть поставлена на первое место. С этой целью производят индивидуальный отбор лучших деревьев в популяции.

В категорию лучших или, как их часто называют, «плюсовых» деревьев могут быть отнесены такие деревья, которые значительно превосходят по одному или нескольким признакам средние деревья одного с ними возраста и в одинаковых с ними условиях местопроизрастания. Как следует из определения, лучшие деревья отбираются по внешним (фенотипическим) признакам, наследственные же свойства их могут быть установлены дальнейшим испытанием потомства. Вот почему не каждое отборное дерево может быть элитой.

Лучшее дерево — понятие субъективное. Оно определяется, с одной стороны, теми или иными требованиями хозяйства, с другой — наличием насаждений определенного качества. В лесных районах, особенно не затронутых рубками, при высокопродуктивных насаждениях, требования к лучшим деревьям более высокие, наоборот, в районах, истощенных рубками, где лучшие деревья выбирались в первую очередь, требования к «плюсовым» деревьям могут быть понижены.

Лучшие хвойные деревья, по данным шведских лесоводов, должны удовлетворять следующим требованиям. Они должны иметь прямой ствол, тонкие ветви, быть хорошо очищенными от сучьев, с узкой кроной. Ветви отходят от ствола горизонтально или под острым углом (30—45°). По высоте, диаметру и другим показателям «плюсовые» деревья значительно превосходят соседние. «Плюсовые» деревья должны быть здоровыми, не пораженными грибными болезнями и насекомыми. В отношении сосны установлено, что деревья с тонкими ветвями обычно имеют и узкую крону, т. е. являются формой узкокронной.

Следует иметь в виду, что требования к «плюсовым» деревьям определяются прежде всего качеством древостоев в районе проведения работ и теми требованиями, которые предъявит хозяйство к будущим насаждениям, выращиваемым из семян, полученных на плантации. Поэтому мы

должны принимать во внимание будущие потребности хозяйства и экономики и при отборе предусматривать широкий размах вариаций, чтобы наши будущие леса могли удовлетворять и другим потребностям. Другими словами, создавая насаждения, лесовод должен обладать некоторой долей предвидения.

В соответствии с требованиями хозяйства отборные лучшие деревья можно подразделить на три группы: 1) отбираемые по объемной производительности; 2) отбираемые по качественным признакам; 3) устойчивые против неблагоприятных внешних воздействий (климатических, повреждений насекомыми, болезней).

Однако практически трудно отобрать деревья, которые бы удовлетворяли только одному требованию; деревья, лучшие по производительности, должны обладать и высокими качествами древесины, и наоборот. Но все отборные деревья должны быть устойчивыми к неблагоприятным воздействиям внешней среды.

К названным трем типам отборных хвойных деревьев в ГДР предъявляют следующие требования.

1. Деревья, отборные, по производительности: 1) диаметр на высоте груди и высота должна сильно отличаться от тех же показателей для окружающих деревьев; 2) форма кроны варьирует от широкой до узкой; 3) хорошее очищение ствола от сучьев; 4) не слишком мощные ветви; 5) прирост по диаметру за последние годы не уменьшается; 6) длинный, бессучковый и гладкий ствол, по крайней мере, на трети ствола; 7) полндревесный ствол; 8) отсутствие свиловатости.

2. Деревья, отборные по качеству: 1) тонкие ветви; 2) малое число сучьев; 3) узкая крона с короткими ветвями; 4) хорошее очищение стволов; 5) длинный, бессучковый и гладкий ствол, по крайней мере, на трети длины ствола; 6) полндревесный ствол; 7) отсутствие гнили и других болезней; 8) деревья мощного роста с сильными годичными побегами; 9) отсутствие свиловатости.

3. Комбинированные отборные деревья: они представляют собой сочетание «высокопроизводительных» и «качественных» деревьев, но встречаются очень редко.

Отобранные лучшие деревья используются для прививок в лесосеменных хозяйствах. Вопросы организации последних не входят в наши задачи; они разбираются в специальных работах (Lindquist, 1948; Larsen, 1956; Rohmeder, Schönbach, 1959; Gustafsson, 1962; Правдин, 1963, и др.).

Наиболее производительные и быстрорастущие деревья отбираются по многим морфологическим признакам. Узкокронные формы сосны более быстрорастущие по сравнению с ширококронными; семена из коричневых шишек дают больший выход стандартных семян, и последние устойчивей против высоких температур и засухи; деревья с пластинчатой коркой отличаются более быстрым ростом.

## ОТБОР ФОРМ СОСНЫ С ВЫСОКОЙ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ СМОЛЫ

Помимо древесины, сосновые леса составляют главную сырьевую базу для получения живицы. Индивидуальная изменчивость продуктивности смолы сосны в популяциях хорошо известна и практикам, и научным работникам (Разумов, 1940; Высоцкий, 1949; Канак, 1956; Васильевская, 1960, и др.).

Наиболее обстоятельная работа по изучению индивидуальной изменчивости смолопродуктивности сосны обыкновенной и связи этого физиологического свойства дерева с морфологическими и анатомическими признаками проведена в СССР Е. П. Проказиным (1959, 1961). Существенными



выводами этих обширных исследований являются следующие. Сосны с высокой и низкой продуктивностью смолы отличаются между собой многими анатомическими и морфологическими признаками, что свидетельствует о наличии в пределах вида *P. silvestris* L. смолопродуктивных форм (Проказин, 1959).

Все признаки сосен с высокой и низкой продуктивностью смолы сохраняются в потомстве при семенном размножении. Перспективно вегетативное размножение сосен с высокой продуктивностью смолы. В результате автор дает следующие практические рекомендации по селекции сосны обыкновенной по этому показателю. При заготовке следует отбирать шишки зеленовато-серые с плоским щитком (f. *plana*) и черными семенами, как принадлежащие высокосмолопродуктивной форме сосны. Организовать лесосеменные плантации этих сосен методом прививок, а также размножать их черенками.

## СЕЛЕКЦИЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ ПРОТИВ НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ

Сосна обыкновенная подвержена в сильной степени разного рода заболеваниям, а также повреждается насекомыми. Поэтому селекция сосны на устойчивость против этих неблагоприятных воздействий — очень важное мероприятие, оправдываемое еще и потому, что борьба с ними химическими и техническими способами оказывается не всегда эффективной. Одним из действенных методов селекции сосны на устойчивость является метод прямого отбора не подвергающихся заболеванию отдельных форм и индивидов. Однако следует иметь в виду, что эта работа в применении к лесным древесным породам, при всей ее привлекательности и эффективности, требует больших усилий и времени. Многолетние лесные древесные породы в разной степени подвержены заболеваниям в зависимости от возраста: вредитель, опасный в молодом возрасте, может не представлять опасности в возрасте более старом, и наоборот. Поэтому и отбор на устойчивость следует проводить с учетом возраста древостоя и отдельных индивидов.

Кроме отбора устойчивых от повреждений популяций и деревьев, селекцию на устойчивость можно проводить еще и методом искусственного заражения, что требует организации изолированных питомников и мероприятий.

Итоги работ по селекции на устойчивость в области лесоводства подведены Клаппером и Миллером (Clapper, Miller, 1949), Ромедером (Röhmeder, 1954), Ромедером и Шенбахом (Röhmeder, Schönbach, 1959), Шюттом (Schütt, 1959). Мы остановимся на некоторых, более важных результатах этих исследований в отношении более распространенных и опасных возбудителей болезней.

*Peridermium pini* Kleb. — пузырчатая ржавчина сосновой корки. Очень распространенное заболевание сосны обыкновенной. Селекция сосны на устойчивость против этого заболевания осложняется тем, что очень трудно обнаружить очаги поражения, которые к тому же меняются с возрастом дерева. Мюльдер (Mülder, 1953) на основании своих исследований пришел к выводу, что эта болезнь у сосны имеет наследственный характер. В пределах популяции имеются деревья, устойчивые от повреждения *Peridermium pini* (Liese, 1930, 1936), почему искусственное заражение удавалось только на тех стволах сосны, которые были уже поражены этим грибом. В международных опытах на происхождение семян (IUFRO) в Германии наиболее сильно поражались сосны из южной Франции, немного слабее — из Шотландии, умеренно — из Бранденбурга и едва поражались из всех остальных мест. Потомство от скрещивания боль-

ных (Б) и здоровых (З) деревьев поражалось *Peridermium pini* в разной степени:

| Скрещивание | Общее число растений | Процент пораженных в возрасте 5 лет |
|-------------|----------------------|-------------------------------------|
| Б×Б         | 13                   | 69                                  |
| Б×З         | 23                   | 43                                  |
| З×Б         | 34                   | 18                                  |
| З×З         | 23                   | 17                                  |

Эти данные лишний раз подтверждают, что восприимчивость к поражению сосны *Peridermium pini* наследуется, что было доказано и другими исследователями (Bolland, 1957; Rennerfelt, 1953).

*Melampsora pinitorqua* Röstr.— сосновый вертун. В. П. Гаврись (1939а, б) в СССР, а позднее Реннерфельт (Rennerfelt, 1953) в Швеции установили, что более устойчивыми к поражению сосновым вертуном оказались всходы из наиболее тяжелых семян и из сеянцев с большим числом семядолей. Так, по Гаврисю, растения от сеянцев, имеющих четыре семядоли, были поражены на 52 %, пять семядолей — на 24,8 %, шесть семядолей — на 18 %, семь — на 15,2 % и восемь — на 20 %. Однако приведенные данные в связи с коротким периодом наблюдений требуют повторения и проверки.

*Lofodermium pinastri* (Schrad.) Chev.— шютте. На разную степень устойчивости к шютте потомства с разных деревьев обратил внимание Цедербауер (Zederbauer, 1912), что послужило основанием к суждению о перспективности работ по отбору устойчивых индивидов (Dengler, 1933; Busse, 1936). Нечувствительное к шютте потомство было выделено в опытах Берндт (Behrndt, 1935), а также Веттштейн-Вестерсхейм и Берндт (Wettschtein-Westersheim, Behrndt, 1934). Отбор устойчивых индивидов провел Шютт (Schütt, 1957а, б, в), который также установил, что потомство, полученное вегетативным путем, при искусственном заражении имело ту же степень устойчивости, как и материнские деревья. Такие же результаты были получены и другими исследователями; все они согласованно подчеркивали наличие в популяциях сосны не подвергающихся заболеванию шютте деревьев (Zederbauer, 1912; Samson-Himmelstjerna, 1932; Bolland, 1957).

*Phacidium infestans* Karst.— снежное шютте. На восприимчивость к этому заболеванию влияет как индивидуальная склонность, так и внешние условия (Bjerkman, 1948, 1949).

Что касается селекции сосны обыкновенной на устойчивость от повреждений насекомыми, то на основании многочисленных исследований с разными видами сосен можно прийти к заключению, что наиболее перспективен метод отбора устойчивых индивидов. Одним из внешних показателей на устойчивость от повреждений насекомыми является быстрота роста дерева, высокая смолопродуктивность, толщина корки, способность образовывать адвентивные почки, а также и получение потомства от искусственного скрещивания между видами и формами, более устойчивыми против поражения насекомыми. Такие результаты получены в исследованиях по селекции на устойчивость в США и других странах от *Dendroctonus brevicornis*; *Cylindrocopturus eatoni*; *Pissodes strobi*; *Rhyacionia frustrana*; *Evetria buolianana*; *Retinidiplosis* sp. (Graham, Baumhofer, 1930; Clapper, Miller, 1949; Kriebel, 1954; Holst, Heimbürger, 1955).

Подводя итог многочисленным исследованиям, прямым или косвенным, по селекции сосны обыкновенной на устойчивость против грибных заболеваний и повреждений насекомыми, следует отметить, что наиболее перспективен метод индивидуального отбора устойчивых популяций, форм и отдельных деревьев.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение изменчивости и наследственности организма преследует две основных цели: во-первых, познание эволюции вида в его историческом развитии; во-вторых, определение потенциальной возможности его в селекционном отношении. Эволюционное учение пронизывает всю науку об отборе и селекции; селекция, по существу, есть вмешательство человека в формообразование животных и растений. Другими словами, селекция представляет собой эволюцию, направляемую волей человека (Вавилов, 1935).

В СССР, на территории которого многие древесные породы (лиственница, сосна, ель, кедр сибирский, дуб и др.) занимают обширные площади, создаются наиболее благоприятные возможности для изучения географической изменчивости вида и, следовательно, для вскрытия закономерностей формо- и видообразования.

В таком плане нами изучена изменчивость сосны обыкновенной, одной из главных лесообразующих древесных пород в СССР.

На формирование современного ареала сосны обыкновенной, а вместе с этим и на сильно выраженный полиморфизм этого вида решающее влияние оказал ледниковый период. Обобщая многочисленные палеоботанические работы, можно заключить, что лесная растительность в период максимального оледенения сохранялась во многих небольших рефугиумах на материке Евразии: на юге Европы, в Карпатах, Средней России, Среднем и Южном Урале, Казахской горной области и Средней Сибири (Frenzel, 1960). Произрастающая здесь в настоящее время сосна является более древней.

Изолированные многочисленные рефугиумы сосны в ледниковый период можно объединить в две большие группы: восточную и западную. В период изоляции развитие сосны в этих очагах протекало независимо, под влиянием прежде всего факторов внешней среды и естественного отбора. В достоверности разрыва третичного ареала сосны обыкновенной на западную и восточную ветви убеждает нас и тот факт, что аналогичный разрыв ареалов произошел и у других видов, современные представители которых на западе и востоке возведены сейчас в ранг вида, как, например: *Picea excelsa* Link.—*P. obovata* Ldb.; *Pinus cembra* L.—*P. sibirica* (Rupr.) Mayr; *Larix europaea* DC—*L. sibirica* Ldb. (s. l.).

Миграция сосны, а вместе с ней и других древесных пород на новые рубежи так же, как и возвращение на свои прежние местообитания, происходили неоднократно. Они могут быть сравнены с волнами: то сосна проходила далеко на север, то опять отступала на юг. Вот почему при изучении географической изменчивости сосны обыкновенной нельзя забывать об истории ее расселения в послеледниковый период.



Прежде чем приступить к обобщению результатов работ по изменчивости разнообразных признаков сосны обыкновенной, уместно определить место этого вида в естественной системе рода *Pinus* L. В обстоятельных и полных классификациях рода Шау (1914), Пилгер (1926) *Pinus silvestris* L. s. l. занимает разное место. Существенные поправки и дополнения в систему подрода внесли Дюффилд (Duffield, 1952a), Милов (Mirov, 1953), Госсен (Gausse, 1955), а также Буро (Bureau, 1938), Ферре (Ferré, 1952), Флю (Flous, 1936).

Таким образом, за последние полвека место *Pinus silvestris* L. в естественной системе подрода *Diploxylon* более или менее определилось. Однако и сейчас группа *Silvestres* остается по-прежнему перегруженной и искусственной, что приводит к мысли о разделении ее на две близкородственные подгруппы: *Silvestres* и *Nigrae*.

Нами изучена географическая изменчивость многих признаков сосны обыкновенной: размеров, морфологии и анатомии хвои, шишек, семян, продолжительности жизни и сезонной изменчивости пигментов хвои, химического состава семян, фотосинтеза, дыхания и энергии роста.

В отношении изменчивости каждого из изученных нами количественных признаков наблюдается некоторая общая закономерность. Несмотря на сильную изменчивость размеров хвои в зависимости от внешних условий, в том числе и погодных, все же можно выделить районы, в которых преобладает сосна с длинной хвоей, район с короткой хвоей и переходные между ними. Весьма существенно, что признак этот наследствен и сохраняется даже при перенесении объекта в другой физико-географический район.

То же самое можно сказать и в отношении размеров шишек, числа семенных чешуй, веса семян и других количественных показателей. Но наряду с этим совершенно обособленно выделяются районы, сосна в которых по изменчивости этих признаков не подчиняется такой закономерности. Это прежде всего сосна островных боров на юге ареала, для которой характерна длинная хвоя, крупные шишки, тяжелые семена, большая продолжительность жизни хвои, большое число смоляных каналов и ряд других характерных признаков.

Привлекает внимание продолжительность жизни хвои. Этому признаку мы придаем исключительно важное диагностическое значение. Несмотря на значительную изменчивость его, что часто зависит от погодных условий года и грибных заболеваний, все же наблюдается приуроченность этого признака к определенным географическим районам: на севере ареала, востоке и на юге Азии хвоя держится на дереве свыше пяти-шести лет, на западе и в центральной части его — обычно два-три года. Намечается определенная граница, которая делит ареал сосны обыкновенной на две обширные области: западную (с малой продолжительностью жизни хвои) и восточную (с большой).

Весьма знаменательно, что граница эта если и не совпадает полностью с западными границами *Picea obovata* Ldb., *Larix sukaczewii* Djl., *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr., *Abies sibirica* L., то в общем имеет то же направление. Все это убеждает нас в том, что это явление не случайно подчинено общей для всех названных видов закономерности. Причины, обусловившие эту закономерность, следует видеть не только во влиянии влажного атлантического климата, но и в общих путях расселения этих древесных пород из изолированных очагов.

Расположение смоляных каналов в хвое — исключительно важный признак, и он обычно используется в качестве диагностического (Pilger, Shaw, Ferré). Полученные нами данные убедительно показали, что сосна на юге ареала в Азии по анатомическому строению хвои резко отличается от сосны в других областях распространения. Особенно ясно это различие

выражено у сосны островных боров Северного Казахстана. Эта особенность, наряду с исключительно большим числом смоляных каналов в хвое, побудила нас к высказыванию гипотезы о гибридной природе сосны обыкновенной в Западной Европе и Северном Казахстане. Гибридизация *P. silvestris* L.  $\times$  *P. nigra* могла произойти еще в конце третичного периода, когда ареалы третичных прародителей этих современных видов соприкасались между собой или, вероятно, налегали один на другой. Поддержку этой гипотезы мы видим в работах Госсена (1955), Ларсена (Larsen, 1956), Видаковича (Vidacovič, 1958) и др. Здесь заслуживает также упоминания и отмеченная нами аномалия в анатомии хвои, заключающаяся в том, что наряду с двумя проводящими пучками имеется еще и недоразвитый третий.

Наименьшая степень варьирования обнаружена в химическом составе семян сосны. При сравнении количества масла и азота в семенах сосны обыкновенной (в средней пробе семян из популяции) нетрудно видеть, что колебания этих признаков настолько незначительны, что можно говорить почти об их стабильности.

Эти результаты находятся в полном соответствии с прежними работами С. Л. Иванова (1914). Однако если такой вывод можно сделать в отношении средних количеств масла в средней пробе семян из популяции, то нельзя этого сказать о качестве масла. Наименьшие показатели йодного числа в наших анализах были в семенах сосны из Европейской части СССР, наибольшие — из Азиатской. Такие различия существенны для характеристики сосен, произрастающих в Европейской и Азиатской частях ареала, как особых таксономических единиц, исторически сложившихся в различных климатических условиях после разделения ареала в ледниковый период на два крупных очага — западный (европейский) и восточный (азиатский).

Хорошим показателем географической изменчивости размеров и качества семян сосны является рентгенография семян по методу Густавссона и Симака (Gustafsson, Simak, 1956).

Явление сезонной изменчивости пигментов хвои сосны обыкновенной давно привлекло к себе внимание исследователей (Kalela, 1937; Baldwin, 1955; Правдин, Щербина, 1961; Чубарян, Кеворкова, 1962). Этот признак имеет наследственный характер.

Одна из причин пожелтения хвои в осенне-зимний период — резкая убыль хлорофилла. Дыхание у тех форм сосен, хвоя которых зимой желтеет, намного выше, чем у форм с нежелтеющей хвоей. Признак — пожелтение хвои зимой — надо рассматривать как закономерность эколого-географического характера и как адаптацию к окружающим условиям, особенно резко меняющимся в связи со сменой сезонов года. Наиболее сильно желтеет хвоя в осенне-зимний период у сосен северных — в Скандинавии, на Кольском полуострове, на севере Сибири; хвоя сосны, произрастающей на Кавказе, остается зеленой в течение всего года не только в местах своего естественного произрастания, но и при интродукции далеко за пределы своего ареала.

Изучение кариотипа сосны обыкновенной одного из южных пунктов (Тувинская АССР) и сравнение его с сосной северной (59°24' с. ш. и 67°51' в. д.) (Natarajan, Ohba, Simak, 1961) дало существенные отличия в размерах и морфологии хромосом.

Обширный ареал сосны обыкновенной и сильно выраженный полиморфизм этого вида явились главной причиной того, что в пределах линнеевского вида *Pinus silvestris* L. s. l. были установлены не только ряды, разновидности, формы, расы, подвиды, но и самостоятельные виды. Все это внесло существенные трудности в представление о внутривидовых категориях *P. silvestris* L. Мы принимаем следующую схему внутривидовых подразделений *P. silvestris* L. s. l., в основу которой положены принципы

«Международного кодекса ботанической номенклатуры» (1959) и экологический принцип:

*Species, sensu lato* — вид, в широком смысле;

*Subspecies* — подвид — географическая раса по С. И. Коржинскому; иногда вид по В. Л. Комарову; географический экотип — по Турессону;

*Oecotyp* — экотип — { климатический (*climaticus*),  
эдафический (*oedaphicus*),  
фитоценотический (*phytocenoticus*);

*Populatio* — популяция, слагающаяся из форм (*forma*), разнообразие которых определяют степень полиморфности вида.

Исходя из этих представлений о структуре вида, на основании изучения изменчивости перечисленных выше признаков мы выделяем пять подвидов, или географических рас.

I. *P. silvestris* L. subsp. *silvestris* L. — сосна обыкновенная, подвид — обыкновенная, или лесная.

Отличительные особенности: хвоя живет три-четыре года, чаще менее. Среднее число смоляных каналов в хвое 8—12, максимальное 12—15, при этом они непосредственно прилегают к гиподерме. Хвоя зимой желтеет, весной приобретает первоначальную зеленую окраску.

Произрастает в Европейской части СССР и Западной Европе, южнее 62° с. ш., кроме Крыма и Кавказа.

II. *P. silvestris* L. subsp. *hamata* (Steven) Fomin — сосна обыкновенная, подвид — крючковатая, или кавказская.

Продолжительность жизни хвои такая же, как и у предыдущего подвида. Смоляных каналов в хвое меньше, среднее число их 4—8, они прилегают к гиподерме, но хвоя зимой не желтеет.

Произрастает в Крыму и на Кавказе.

III. *P. silvestris* L. subsp. *lapponica* Fries. — сосна обыкновенная, подвид — лапландская, или северная.

Хвоя живет шесть-семь лет, короткая, 3,0—3,5 см, максимально 5 см, шишки мелкие, в среднем 3,0—3,5 см, редко крупнее. Зимой хвоя сильно желтеет.

Произрастает севернее 62° с. ш. в Европе и Азии.

IV. *P. silvestris* L. subsp. *sibirica* Ledebour — сосна обыкновенная, подвид — сибирская.

Хвоя живет шесть-семь (девять) лет; ее средняя длина 4,0—5,5 см, редко длиннее; средняя длина шишек 4,0—5,0 см, редко крупнее, среднее число смоляных каналов в хвое 8—10, редко более 12.

Произрастает в основном в Азиатской части СССР между 52 и 62° с. ш., лишь незначительно переходит в Европейскую часть через средний Урал.

V. *P. silvestris* L. subsp. *kulundensis* Sukaczew — сосна обыкновенная, подвид — кулундинская, или южная.

Хвоя живет шесть-семь лет и более; ее средняя длина 6—8 см, максимальная 10—12 см; средняя длина шишек более 5 см, максимальная 6,5—7 см. Средний вес 1000 шт. семян в популяции часто достигает 10—12 г. Среднее число смоляных каналов в хвое 12—14, максимальное число более 20 и даже 26.

Произрастает в степной зоне Азиатской части СССР, в изолированных (островных) борах, южнее 52° с. ш.

Так как изменчивость признаков, определяющих подвид, подчинена закону географической изменчивости (адаптация к окружающим условиям как результат естественного отбора), то в данном случае «подвид» мы считаем синонимом географической расы многих авторов (Майр, 1947; Кэйн, 1958; Ромедер и Шёнбах, 1962; Rubner, 1959, 1962, и др.) или географического экотипа в понятии Турессона (Turesson, 1922a, б).

Основываясь на сходстве пяти установленных нами групп или подвигов по другим важным признакам, указывающим на их происхождение от одного предка (общее строение хвои, определяющее их принадлежность к подроду *Diploxylon*, сходное строение древесины; ареал только на материке Евразии), мы считаем более правильным сохранить за этими пятью группами название подвида.



В пределах каждого подвида, или географического экотипа, могут быть выделены климатические экотипы, или климатические расы. Ведущим фактором, определяющим границы климатических экотипов, следует признать фотопериодическую реакцию сосны на продолжительность дневного освещения в течение суток. Фотопериодизм есть приспособительное свойство растений к длине дня, изменяющейся в течение вегетации, причем оно связано с приспособлением к сезонным изменениям других условий внешней среды, в первую очередь температуры и влажности, что дает возможность растениям переживать неблагоприятные периоды года (Любименко, Щеглова, 1927; Чайлахян, 1956).

Для подвида сосны обыкновенной в Западной Европе выделили климатические экотипы Мюнх (Münch, 1924a, б, 1925), Шотт (Schott, 1934), Клика (Klika, 1947) и Свобода (Svoboda, 1953). В основу выделения климатических экотипов сосны на территории Европейской части СССР может быть положено физико-географическое районирование этой территории (Самофал, 1925; Обновленский, 1940; Фомин Ф., 1940). На этом основании устанавливаем следующие климатические экотипы сосны:

- 1) климатип северо-западный, занимает Ленинградско-Калининский район;
- 2) климатип центральнорусский — Казанско-Горьковский и Центральный районы;
- 3) климатип белорусский — Белорусский район и юго-восточный угол южной Прибалтики;
- 4) климатип полесский — Полесский район и восток Западно-Полесского района;
- 5) климатип южнорусский — Орловский, Тульский, Курско-Воронежский и Пензенско-Ульяновский районы;
- 6) климатип западный — Привислянский, западная половина Западно-Полесского и прибалтийские районы;
- 7) климатип башкирско-татарский — Башкирско-Татарский район;
- 8) климатип юго-западный — украинская лесостепь и правобережная степь;
- 9) климатип островных боров южных степных районов;
- 10) климатип островных боров заволжской стени — Оренбургско-Куйбышевский район.

В пределах климатических экотипов могут быть выделены почвенные (эдафические) экотипы, причем им может быть присвоено более полное и обширное наименование — фитоценоотические экотипы. Для подвида сосны обыкновенной давно выделены и описаны почвенные экотипы сосны меловой, сосны болотной. В эту же категорию почвенных экотипов могут быть отнесены и экотипы сосны ведущих типов леса: сосна боров липайниковых, вересковых, кисличных, долгомошных, брусничных, сложных. В настоящее время эти экотипы изучаются.

Но особенно много в пределах географических экотипов выделено форм, которые, как мы приняли, характеризуют степень полиморфизма вида.

В основу выделения форм положена индивидуальная изменчивость в пределах популяции, при этом ведущий признак при выделении формы наследствен. С морфологическими признаками формы сочетаются те или иные лесоводственные особенности.

Для сосны обыкновенной описано большое число форм по многим признакам: по форме кроны и ствола, по корке, по размерам и окраске хвои, по окраске мужских и женских «цветков», по размерам, форме и окраске шишек, по цвету семян. Все эти формы могут встречаться в пределах каждого из пяти установленных нами подвидов.

В основу выделения климатических экотипов подвида сосны крючковатой, или кавказской, положена высота над уровнем моря. Здесь различают экотипы сосны среднегорного пояса, 600—1600 м над ур. моря,

экотипы сосны высокогорной (сосна Коха) — 1600—2600 м, экотипы сосны субальпийского пояса.

Безусловно, здесь должны быть и почвенные (фитоценоотические) экотипы, которые достаточно еще не изучены. Более пристального изучения заслуживает сосна Кирово-Канского лесхоза Армянской ССР.

В пределах подвида сосны лапландской нами установлены два климатических экотипа: сосны лапландской на западе (Кольский полуостров и Карельская АССР, с отсутствием вечной мерзлоты) и на востоке — сосны азиатской, в районах с вечной мерзлотой.

В первом приближении климатические экотипы для подвида сосны сибирской намечаются следующие: экотип сосны Среднего Урала с заходом в Европейскую часть СССР, до западной границы подвида сосны сибирской; экотип сосны бассейна р. Оби, 52—62° с. ш.; экотип сосны бассейна Енисея в тех же широтах; экотип сосны бассейна Лены в тех же широтах; экотип сосны Горного Алтая.

Подвид сосны степная занимает узкую полосу на юге ареала и представлен несколькими изолированными островными борами. Последние имеют тесное генетическое сходство с сосной на южных склонах Забайкалья. В бассейне верхнего течения рек Селенги и Онон (бассейн Амура), сосна выходит за пределы государственной границы СССР в Монгольскую Народную Республику.

Общий генезис остепненных боров, их наиболее древний возраст, сходство условий местообитания, изолированность степными пространствами, большое сходство образуемых ими лесных биогеоценозов придают им много сходных черт в морфологических, анатомических, физиологических и фитоценоотических признаках. Все это и послужило основанием для выделения сосны этой группы островных боров в подвид сосны кулундинской.

Если учесть, что все южные изолированные степные боры Азии расположены в одной природной зоне, и, следовательно, характеризуются близкими климатическими условиями, то сосна, произрастающая в них, может рассматриваться как один климатический экотип.

Из почвенных экотипов подвида сосны кулундинской большое внимание привлекает сосна из Наурзумского бора — солончаковая сосна, описанная И. А. Крупениковым (1940).

\* \* \*

Изложенный выше материал по изменчивости сосны обыкновенной составляет основу для селекции этого вида. На первом месте по важности стоит вопрос о влиянии происхождения семян на продуктивность и качество лесных культур. Результаты международных опытов по происхождению семян сосны, параллельных с ними опытов, заложенных разными лицами в СССР и других странах, говорят о том, что использование семян за границами установленных нами пяти подвидов не дает должного эффекта и должно быть исключено. В пределах каждого подвида семена сосны обыкновенной для лесных культур следует ограничивать рамками климатического экотипа. В пределах климатического экотипа использование семян следует производить с учетом почвенного и фитоценоотического экотипов.

Но наиболее эффективным методом селекции является индивидуальный отбор деревьев в популяциях по скорости роста, форме ствола, качеству древесины, устойчивости против неблагоприятных факторов, смолопродуктивности и другим хозяйственно важным признакам.

## ЛИТЕРАТУРА

- А болин Р. И. Болотные формы *Pinus silvestris* L.— Труды Бот. музея. имп. АН, 1915, 14. Пг.
- А дамович Э. И. Подсочка сосны.— Лесное хоз., 1936, 7.
- А лексеев С. В., Молчанов А. А. Плодоношение сосновых и еловых насаждений Севера.— Лесное хоз., 1938, 2 (8).
- А лексеев С. В., Молчанов А. А. Выборочные рубки в лесах Севера. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- А льбенский А. В. Формы сосны в Забайкалье.— Лесное хоз., 1941, 1.
- А ндреев В. Н. Дендрология, ч. 1. Голосемянные. Киев, ГИЗ Украины, 1925.
- Б аранов В. И. Растительность черноземной полосы Западной Сибири.— Зап. Западно-Сиб. отд. Русск. географ. об-ва, 1927, 39. Омск.
- Б арышевцев В. В. Казенные лесничества Акмолинской и Семипалатинской областей. Омск, Изд. Упр. гос. имуществом Акмолинской и Семипалатинской обл., 1911.
- Б ерг Л. С. Физико-географические (ландшафтные) зоны СССР, ч. I. Изд. 2. доп. Л., Изд-во ЛГУ, 1936.
- Б иркенов А. Л. Сведения о границах ареалов некоторых хвойных пород на Дальнем Востоке.— Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы (МОИП), Отд. биол. 1936, 45, 2.
- Б о бров Е. Г. Об особенностях флоры эрратической области. (Один из путей формообразования).— Сов. ботаника, 1944, 2. Л.
- Б о бров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация во флоре байкальской Сибири.— Бот. журн. АН СССР, 1961, 46, 3. М.— Л.
- Б о г о с л о в с к и й С. Вариации сосновых шишек и семян в Швеции.— Лесопромышленный вестн. 1906. 11.
- Б у д а н ц е в Л. Ю., С в е ш н и к о в а И. Н. Третичная флора Калининградского полуострова (Pinaseae L.) Бот. журн., АН СССР, 1959, 44, 8.
- Б у р к г а р д т. Посев и посадка леса. СПб., 1876.
- Б у ш м е н. Еще из Якиманского леса.— Лесопромышленный вестн., 1902, 21.
- В а в и л о в Н. И. Селекция как наука. Теоретические основы селекции растений, т. I. М.— Л., Гос. Изд-во сельскохозяйств. совхозной и колхозной лит., 1935.
- В а н г н и ц П. Р. Ленточные боры. М.— Л., Гослесбумиздат, 1853.
- В а р ш а л о в и ч А. А. Руководство по карантинной энтомологической экспертизе семян методом рентгенографии. Ленинградская лаборатория государственной инспекции по карантину сельскохозяйственных растений. М., Изд. Министерства сельск. хоз. СССР, 1958.
- В а с и л е в с к а я Л. М. Анатомическое строение хвои сосен Черноморского побережья.— Труды Тбилисс. бот. ин-та, 1946, 10.
- В а с и л е в с к а я Л. М. Смолопродуктивность деревьев сосны, различающихся по морфологическим признакам. Сборник научных работ Института лесного хозяйства Академии сельскохозяйств. наук БССР, вып. 13. Минск., 1960.
- В а с ь к о в с к и й А. П. Краткий очерк растительности, климата и хронологии четвертичного периода в верховьях рек Колымы, Индигирки и на северном побережье Охотского моря. В сб.: «Ледниковый период на территории Европейской части СССР и Сибири». М., Изд-во МГУ, 1959.
- В е р е с и н М. М. Селекционный отбор быстрорастущих форм древесных пород при лесовыращивании.— Научн. зап. Воронежск. лесохоз. ин-та, 1946, 9.
- В е р е с и н М. М. Лесокультурное значение лесотипологического происхождения семенных желудей дуба.— Труды Воронежск. гос. заповедника, 1957, 7.
- В е р е с и н М. М. Значение и использование лесотипологических форм древесных пород в лесной селекции.— Научн. зап. Воронежск. лесотехн. ин-та, 1960, 18.
- В е р е с и н М. М. Лесное семеноводство. М., Гослесбумиздат, 1963.
- В и п п е р П. Б. Леса юго-западного Хентея.— Труды Монгольск. комиссии, 1953, 54, М., Изд-во АН СССР.
- В о й ч а л ь П. И. Физические свойства семян сосны и ели и их значение для сортирования (Дисс.). М., Ин-т леса АН СССР, 1953.
- В о р о н о в А. Г. О бореальных элементах во флоре средней части Кустанайской области.— Уч. зап. МГУ, 1954, 170.



- Борошильская Я. Ф. Дыхание и окислительно-восстановительные системы хвойных в связи с их экологическими особенностями (Дисс.) МГУ, 1956.
- Вульф Е. В. Историческая география растений. История флор земного шара. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1944.
- Вульф Е. В., Попова Е. М. Обыкновенная сосна в Крыму.—Труды Ленинградск. об-ва естествоисп. отд. ботаники, 1925, 55, 3.
- Высоцкий И. В. Схема классификации сосновых насаждений по их смолопродуктивности.—Лесное хоз. 1949, 5.
- Гаврис В. П. Многоформенность хвойных пород и практическое использование ценных форм сосны и ели.—Лесное хоз. 1938, 1 (7).
- Гаврис В. П. Селекционный отбор иммунных форм сосны обыкновенной. Лесное хоз. 1939а, 38.
- Гаврис В. П. Селекция на высокую устойчивость форм сосны обыкновенной. — Доклады Всесоюзной ордена Ленина АН сельского хозяйства, 1939б, 10.
- Гаель А. Г., Брысова Л. П., Каменецкая И. В., Оловяникова И. Н., Рафес П. М., Петренко Е. С. Лесорастительные условия ленточных боров Прииртышья.—Труды Лабор. лесоведения АН СССР. 1962, 4.
- Гальперн Г. Д. О лесной сосне в СССР.—Природа, 1949, 38, 5.
- Гальперн Г. Д. О половой изменчивости у некоторых видов сосен.—Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 1956, 24.
- Гитерман Р. Е. Основные этапы в истории развития растительности Якутии в течение четвертичного периода и их значение для стратиграфии четвертичных отложений (Автореф. дисс.) М., Геол. ин-т АН СССР, 1962.
- Гитерман Р. Е., Голубцева Л. В., Коренева Е. В. Матвеева О. В. Спорово-пыльцевые спектры четвертичных отложений западной и центральной Сибири и их стратиграфическое значение.—Труды геол. ин-та АН СССР, 1960, 31. М.
- Гладкова Л. И. Эколого-физиологические особенности сосны обыкновенной, выращенной из семян разного географического происхождения. Физиология древесных растений. Сборник к 90-летию со дня рождения члена-корр. АН СССР Л. А. Иванова. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Годнев Т. Н., Терентьев В. М. О количественном определении хлорофилла и некоторых каротиноидов.—Труды Ин-та физиологии растений АН СССР, 1950, 1.
- Голубинский С. С. Ленточные боры Западносибирского края.—Труды Лебяжинской зональной лесной опытной станции., 1934, 1. Свердловск.—М., Гослестехиздат.
- Горбунов М. Г. Третичные сосны Западной Сибири.—Бот. журн. СССР, 1958, 43, 3.
- Горбунов М. Г. и Баркалов И. А. К вопросу о стратиграфическом положении третичных флор в долине р. Оби в районе Томска.—Докл. АН СССР, 1955, 105, 5.
- Гордягин А. Я. Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири.—Труды Об-ва естествоисп. при Казанском ун-те, 1901, 34.
- Горелов Б. Б. Материалы к изучению растительности Наурзумского бора.—Труды Наурзумского гос. заповедника, 1938, 1, М., Комитет по заповедникам при президиуме ВЦИК.
- ГОСТ-2937-55. Семена древесных и кустарниковых пород. М., Гослестбумиздат; 1956.
- Грибанов Л. Н. Ленточные боры Алтайского края и Казахстана. М., Сельхозгиз, 1954.
- Грибанов Л. Н. К истории степных боров Западной Сибири и Северного Казахстана.—Бот. журн., СССР, 1957, 42, 4.
- Грибанов Л. Н. Степные боры Алтайского края и Казахстана. М.—Л., Гослестбумиздат, 1960.
- Григорьева А. П. Анатомическое исследование хвои сосны *P. pithyusa* Stev. и близких к ней видов.—Зап. Гос. Никитского опытного бот. сада, 1930, 11, 2. Ялта.
- Гроздов Б. В. О Брянской ботанической «аномалии».—Бот. журн. АН СССР, 1945, 30, 4.
- Гроздов Б. В. Воротничковая сосна.—Лесное хоз., 1958, 9.
- Гроссгейм А. А. Флора Кавказа, т. 1, Баку, АН СССР, Азербайджанский филиал, 1939.
- Гроссет Г. Э. Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена.—Бюлл. МОИП отд. биол., 1962, 67, 3.
- Гулисашвили В. З. Заповедник Мариамджварской сосны. Заповедники и памятники природы Грузинской ССР, т. I. Тбилиси, 1937.
- Гулисашвили В. З. Периодичность и ритм роста средиземноморских сосен как признак родственной связи их между собой.—Докл. АН СССР, новая серия, 1947, 57, 9.
- Гулисашвили В. З. Распространение лесообразующих хвойных пород в Закавказье и взаимоотношения между ними.—Бот. журн. АН СССР, 1951, 36, 3.

- Гулисашвили В. З., Васильев А. В. Род *Pinus* — сосна. Дендрофлора Кавказа, т. I. Тбилиси, Изд-во АН Груз.ССР, 1959.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М.—Л., Сельхозгиз, 1937.
- Дендрофлора Кавказа, т. 1. Тбилиси, Изд-во АН Груз.ССР, 1959.
- Дерюжкин Р. И. Географическая и экологическая изменчивость лиственницы и сосны и ее значение для лесного семеноводства. (Автореф. дисс.). Воронеж, Воронежский лесохоз. ин-т, 1955.
- Джапаридзе Л. И. Об анатомической связи хвои со смолоносной системой древесины у *Pinus* sp.— Докл. АН СССР, новая серия, 1937а, 15, 2.
- Джапаридзе Л. И. О центральных смоляных ходах у сосен.— Докл. АН СССР, 1937б, 15, 2.
- Джапаридзе Л. И. Содержание воды у растений разного пола.— Сообщ. АН Груз. ССР, 1942, 3, 4. Тбилиси.
- Джапаридзе Л. И. Новые данные по половому дифференциалу водосодержания у растений.— Сообщ. АН Груз. ССР, 1945, 6, 1. Тбилиси.
- Джапаридзе Л. И., Васильевская Л. М. К анатомической характеристике кавказских сосен.— Труды Тифлисс. бот. ин-та, 1933, 1.
- Добровлянский В. Я. Из русских лесов.— Ежегодн. СПб лесного ин-та, 1888, 3.
- Добровлянский В. Я. О некоторых признаках древесных семян.— Сельское хоз. и лесоводство, 1892.
- Добринов И. Формы обыкновенной сосны в зависимости от кроны.— Горско стопанство, 1963, 2.
- Дорошенко А. В. Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их географическим происхождением.— Труды по прикладной бот., ген. и сел. 1927, 17, 1. Л.
- Дорошенко А. В., Разумов В. И. Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их географическим происхождением.— Труды по прикладной бот., ген. и сел., 1929, 22, 1. Л.
- Жаркова А. М. К изучению торфяников Боровской лесной дачи б. Кокчетавского уезда Акмолинской обл.— Изв. Западно-Сиб. отд. Русск. географич. об-ва, 1930, 7. Омск.
- Завадский К. М. Учение о виде. Л., Изд-во ЛГУ, 1961.
- Захаров В. К., Трулл О. А., Мирошников В. С., Ермаков В. Е. Лесотаксационный справочник. Минск. Госиздат БССР, 1962.
- Земцов А. А. О задровой равнине в центральной части Западно-Сибирской низменности. В сб.: «Ледниковый период на территории Европейской части СССР и Сибири». М., Изд-во МГУ, 1959а.
- Земцов А. А. Реликтовая мерзлота в Западно-Сибирской низменности. В сб.: «Ледниковый период на территории Европейской части СССР и Сибири». М., Изд-во МГУ, 1959б.
- Иванов В. И. Курс частного лесоводства. т. 1. М.—Л., Госиздат, 1928.
- Иванов Л. А., Орлова И. М. К вопросу о зимнем фотосинтезе наших хвойных.— Журн. Русск. бот. об-ва, 1931, 16, 2—3, Л.
- Иванов Н. Н. Методы физиологии и биохимии растений. М., Сельхозгиз, 1946.
- Иванов С. Л. Физиологические признаки растений, их изменчивость и отношение к эволюционной теории.— Труды Бюро по частному растениеводству Ученого комитета главного упр. земледелия и землеустройства, 1914, 2. СПб.
- Иванов С. Л. Влияние климатических факторов на физиолого-химические признаки растений.— Труды по прикладной бот., ген. и сел., 1922, 13, 2, Л.
- Иванов С. Л. Климаты земного шара и химическая деятельность растений (Климатическая изменчивость растений).— Природа, 1928, 4.
- Ильин А. И. Влияние условий местопроизрастания на качество семян и сеянцев.— Научн. зап. Воронежск. лесохоз. ин-та, 1953, 12.
- Ильин М. М., Овчинников П. Н. О продолжительности жизни хвои.— Природа, 1942, 1—2.
- Каппер О. Г. Репродуктивная способность сосновых насаждений в южных областях СССР по исследованиям в лесах Воронежской губернии.— Зап. Воронежск. сельсхоз. ин-та, 1926, 6.
- Каппер О. Г. Сбор семян и типы леса.— Труды научно-иссл. станции лесного хоз. и агролесомелиорации ЦЧО, 1932., 14. Воронеж.
- Каппер О. Г. Изучение экотипов древесных пород.— Научн. зап. Воронежск. лесохоз. ин-та, 1946, 9.
- Каппер О. Г. Хвойные породы. Лесоводственная характеристика. М.—Л., Гослесбуиздат, 1954.
- Карта лесов СССР. М., Изд. Главн. упр. геодезии и картографии МВД СССР, 1955.
- Карта растительности СССР. М., Изд. Главн. упр. геодезии и картографии Министерства геологии и охраны недр СССР, 1960.
- Кезели Т. А. Изменение активности пероксидазы у некоторых двудомных растений.— Сообщ. АН ГрузССР, 1944, 5, 3, Тбилиси.

- К е п п е н Ф. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе, 1885, 4, СПб.— Зап. Имп. Академии наук, Приложение к т. 50.
- К н я з е в В. П. Изменчивость морфологических признаков шишек и семян деревьев сосны обыкновенной, выросшей в однородных природных условиях, в связи с посевными качествами семян (Дисс.). М., Ин-т леса АН СССР, 1954.
- К о б р а н о в Н. П. К вопросу о происхождении болотной сосны.— Изв. Лесн. ин-та, 1912, 23, СПб.
- К о б р а н о в Н. П. О цветосеменных расах обыкновенной сосны (*Pinus silvestris* L.).—«Лесопром. вестн.» 1914, 28.
- К о з о л о в П о л я н с к и й Б. М. В стране живых ископаемых. Очерк из истории горных боров на степной равнине ПЧО. М., Учпедгиз, 1931.
- К о з у б о в Г. М. Стланиковая сосна в Хибинах.— Бот. журн. СССР, 1961, 46, 9.
- К о з у б о в Г. М. О краснопыльниковой форме сосны обыкновенной.— Бот. журн. СССР, 1962а, 47, 2.
- К о з у б о в Г. М. О плодоношении сосны на Крайнем Севере.— Лесное хоз. 1962б, 1.
- К о з у б о в Г. М. Внутривидовое разнообразие сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в Карелии и на Кольском полуострове. (Автореф. дисс.) Л., Бот. ин-т им. В. Л. Комарова АН СССР, 1962в.
- К о л е с н и к о в Б. П. Обыкновенная сосна *Pinus silvestris* L. на юго-восточной границе своего ареала.— Бюлл. МОИП, отд. биол. 1945, 50, 5—6. М.
- К о м а р о в В. Л. Класс Coniferales. Флора СССР. АН СССР, т. 1. Л., 1934.
- К о м а р о в В. Л. Учение о виде у растений (страница из истории биологии). М.— Л., Изд-во АН СССР, 1944.
- К о м а р о в В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии. Изб. соч., т. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1947.
- К о м а р о в В. Л. Избранные сочинения, т. 7. Флора полуострова Камчатки. М.— Л., АН СССР, 1951.
- К о н д р а т ь е в П. С. Развитие кроны сосновых молодняков.— Рефераты докладов ТСХА, 1952, 14.
- К о н д р а т ь е в П. С. Закономерности формирования отдельных вегетативных органов дерева в разных типах леса и в различных зонах Европейской части СССР (Автореф. дисс.). М., МГУ, 1961.
- К о н д р а т ь ю к Е. М. Новый вид сосны з Житомирського полісся.—Бот. журн. АН УРСР, 1950, 7, 1. Київ.
- К о н д р а т ь ю к Е. М. До характеристики деревини деяких видів сосни. — Доповіді Академії наук Української РСР, 1957, 6. Київ.
- К о н д р а т ь ю к Е. М. Дикорастучі хвойні України. Київ, Вид-во АН УРСР.
- К о р ж и н с к и й С. И. Флора востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях. Томск, 1892.
- К р а ш е н и н н и к о в И. М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене.— Сов. ботаника, 1939, 6—7. Л.
- К р и ш т о ф о в и ч А. Н. Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода.— Сов. ботаника, 1936, 2. Л.
- К р и ш т о ф о в и ч А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы.— Материалы по истории флоры и растительности СССР, АН СССР, 1946, 2. М.— Л.
- К р у б е р г Ю. К. О географическом распространении сосны *Pinus silvestris* L. в Азиатской части СССР. — Уч. зап. Гос. пед. ин-та им. Герцена, 1937, 4, 2. Л.
- К р у п е н и к о в И. А. О почвенной приуроченности и солеустойчивости *Pinus silvestris* L.— Докл. АН СССР, новая серия, 1940, 26, 7.
- К р у п е н и к о в И. А. К истории островных лесов Кустанайской области.— Докл. АН СССР, новая серия, 1941, 30, 7.
- К р у п е н и к о в И. А. О произрастании сосны (*Pinus silvestris* L.) на солончаковых почвах.— Докл. АН СССР, новая серия, 1943, 41, 6.
- К р у п е н и к о в И. А. Некоторые данные по кальцефильности и солеустойчивости боярышника *Crataegus sanguinea* Pall.— Бот. журн. СССР, 1945а, 30, 6.
- К р у п е н и к о в И. А. Солеустойчивость осыны в природных условиях.— Докл. АН СССР, новая серия, 1945б, 49, 5.
- К р у п е н и к о в И. А. Эколого-биохимические особенности киргизской березы как результат ее приспособленности к высокому содержанию солей в почве.— Докл. АН СССР, новая серия, 1945в, 47, 1.
- К р у п е н и к о в И. А. Эколого-биохимические особенности «солончаковой» сосны как результат ее приспособления к засолению почвы.— Докл. АН СССР, новая серия, 1947, 56, 6.
- К р ы л о в Г. В. Направление улучшения использования лесных ресурсов и ведения лесного хозяйства Западной Сибири в зонально-типологическом разрезе.— Труды по лесному хоз. Сибири, 1958, 4. Новосибирск.
- К р ы л о в Г. В. Леса Западной Сибири. История изучения, типы лесов, районирование, пути использования и улучшения. М., Изд-во АН СССР, 1961.



- Крюденер А. А. Массовые таблицы и таблицы сбега для сосны. СПб., Изд. Главн. упр. уделов. 1908—1911.
- Кулагин С. Н. Влияние семян сосны различных условий местопроизрастания на рост насаждений.— Лесное хоз., 1939, 3.
- Кулагин Ю. З. Сравнительно-экологическая характеристика ольхи черной и серой, березы пушистой и сосны обыкновенной в условиях заболоченных лесов Ильменского заповедника.— Труды Ильменск. заповедника, 1961, 8.
- Курдиани С. З. К вопросу о сосновых семенах, добывание их из шишек и о семяносушильных.— Лесопром. вестн. 1908а, 20.
- Курдиани С. З. Деление *Pinus silvestris* L. на расы.— Лесопром. вестн. 1908б, 26.
- Курдиани С. З. О расах обыкновенной сосны.— Лесопром. вестн., 1913, 4.
- Курдиани С. З. Дендрология. Тифлис, ЗакГИЗ, 1934.
- Кушников Н., Гаврилов А. О сборе семян болотной сосны.— Лесное хоз., 1958, 4.
- Кэйн А. Вид и его эволюция. М., ИЛ, 1958.
- Лебедев В. Об изучении хвои сосен *Pinus silvestris*.— Материалы промышленных изысканий при Архангельск. губ. исполнительном комитете, 1928, 3.
- Лесной фонд РСФСР. М.— Л., Гослесбуиздат, 1958.
- Лигачев И. Н. Формы сосны обыкновенной в Бурятской АССР и их лесоводственное значение. (Автореф. дисс.). Свердловск, Ин-т леса АН СССР, 1959.
- Лигачев И. Н. Изменчивость морфологических признаков и биозкологических свойств сосны обыкновенной в Бурятской АССР.— Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1962, 54. М.
- Линдквист Б. Лесная генетика в шведской лесоводственной практике. Реферат по 2 нем. изд., 1954 г. Т. П. Некрасовой. Новосибирск, Изд. Новосибирского правления научно-техн. общ-ва лесной промышленности, 1958.
- Литвинов Д. И. Геоботанические заметки о флоре Европейской России.— Бюлл. МОИП, 1891.
- Лукашев К. И. Основные вопросы геологии и палеогеографии антропогена. Минск, Изд-во АН БССР, 1959.
- Лыпа А. Л. Определитель деревьев и кустарников, т. 1. Изд. Киевск. гос. ун-та им. Т. Г. Шевченко, 1955.
- Любименко В. Н., Щеглова О. А. О фотопериодической адаптации.— Журн. Русск. бот. общ-ва при АН СССР, 1927, 12, 1—2. Л.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М., ИЛ, 1947.
- Малышев Л. И. Применение анатомического метода для целей определения сосен и выявления их филогении.— Труды Восточно-Сиб. филиала, серия биол., 1958, 7. Благовещенск.
- Марциновский Л. А. Материалы к изучению сосновых лесов Тувы. (Балгазский бор).— Труды Сиб. техн. ин-та, 1959, сб. 22. Красноярск.
- Марченко А. Г. Семяношение сосновых насаждений по наблюдениям Лесной опытной станции в даче Руда Ново-Александрийского института сельского хозяйства и лесоводства.— Труды по лесному опытному делу, 1912, 38. СПб.
- Медведев Н. Влияние местопроисхождения семян на рост сосны. (Дипломная работа.) Кафедра лесоводства Моск. сельскохоз. Академии им. Тимирязева, 1915.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры. Париж, июль 1954. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1959.
- Месоед И. Ю. Основные типы леса и естественное возобновление сосны в средней части зоны ленточных боров.— Труды Лебяжинской зональной лесной и агролесомелиоративной опытной станции, 1934, 1. Свердловск, Гослестехиздат.
- Минина Е. Г. Биологические основы цветения и плодоношения дуба.— Труды Ин-та леса АН СССР, 1954, 17.
- Моисеев М. Применение количественно-анатомического метода при подразделении рода *Pinus* на более мелкие таксономические единицы.— Докл. АН СССР, 1937, 17, 5.
- Моисеев М. О центральных смоляных ходах в хвоинке.— Докл. АН СССР, 1941, 30, 9.
- Молчанов А. А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М., Изд-во АН СССР, 1952.
- Монозон-Смолина М. Х. К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus*.— Бот. журн. АН СССР, 1949, 34, 4.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.— Пг., Госиздат, 1924.
- Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., Изд-во АН СССР, 1957.
- Некрасова Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Нестеров Н. С. Влияние местопроисхождения семян на рост сосны.— Лесопромышленный вестн., 1912, 4.
- Нестерчук Г. И. Плодоношение и естественное возобновление сосновых насаждений Кольского полуострова.— Лесное хоз. и лесная промышленность, 1931, 3—4.

- Н и к и т и н П. Д. Физико-географическое районирование для организации лесосеменного хозяйства и семянозаготовок. Лесокультурный сборник.— Труды Всесоюз. научно-исслед. агро-лесомелиоративного ин-та, 1936, 7, серия 11. Лесоводство. М.
- Н о с к о в В. И. К вопросу о значении изменчивости сосны по типам леса для сбора и использования семян при лесокультурах.— Научн. зап. Воронежск. лесохоз. ин-та. 1953, 12.
- Н о с к о в В. И. Некоторые наследственные свойства разного лесотипологического происхождения.— Труды Воронежск. гос. заповедника, 1959, 8.
- О б н о в л е н с к и й В. М. Климатипы сосны обыкновенной в культурах Европейской части СССР.— Труды Брянск. лесохоз. ин-та, 1940, 4.
- О б н о в л е н с к и й В. М. Географическая изменчивость древесных пород и ее использование при селекционных работах и в лесном семеноводстве.— Труды Ин-та леса АН СССР, 1951а, 8.
- О б н о в л е н с к и й В. М. Географические изменения сосны обыкновенной.— Труды Брянск. лесохоз. ин-та, 1951б, 5.
- О б н о в л е н с к и й В. М. Об эдафических изменениях сосны обыкновенной.— Труды Брянск. лесохоз. ин-та, 1953, 6.
- О р л о в М. М. Лесная вспомогательная книжка для таксации и технических расчетов. Изд. 6. М., Гостехиздат, 1926.
- О р л о в В. М. Состояние и рост сосны обыкновенной в культурах в зависимости от условий местопроизрастания материнских деревьев.— Труды Брянск. технол. ин-та, 1960, 9.
- П а в л о в Н. В. Островные боры Тургайской области и некоторые вопросы их биологии.— Изв. Главн. бот. сада, АН СССР, 1925, 11.
- П а ш к о в с к и й К. А. Возобновление сосны в ленточных борах Прииртышья. Алма-Ата, Изд-во АН КазССР, 1951.
- П е т р о в С. А. Генетические основы селекции и семеноводства сосны обыкновенной.— Труды Казахск. научно-исслед. ин-та лесного хоз. 1963, 4. Алма-Ата.
- П р а в д и н Л. Ф. Половой диморфизм сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.).— Труды Ин-та леса АН СССР, 1950, 3. М.
- П р а в д и н Л. Ф. Восьмой международный ботанический конгресс в Париже.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1956, 6.
- П р а в д и н Л. Ф. Сосна ленточных боров Западной Сибири.— Труды Ин-та леса, АН СССР, 1958, 37.
- П р а в д и н Л. Ф. Основные закономерности географической изменчивости сосны обыкновенной. Вопросы лесоведения и лесоводства. (Доклады на V Всемирном лесном конгрессе). М., Изд-во АН СССР, 1960.
- П р а в д и н Л. Ф. Задачи и методы современного лесного семеноводства. М., Гослесбумиздат, 1963.
- П р а в д и н Л. Ф. и Щ е р б и н а К. Г. Динамика содержания хлорофилла в хвое и жирность семян сосны обыкновенной разного географического происхождения.— Труды Ин-та леса и древесины АН СССР, Сиб. отд., 1961, 50. Красноярск.
- П р о к а з и н Е. П. Селекция смолопродуктивных форм сосны обыкновенной. Опыт и достижения по селекции лесных пород. Сборник работ по лесному хоз., вып. 38. М., Изд. Министерства сельского хоз. СССР, 1959.
- П р о к а з и н Е. П. Создание высокопродуктивной лесосырьевой базы для подсочного производства.— Гидролизная и лесохим. промышленность, 1961, 7. М.
- П р о м п т о в А. Н. Сезонные миграции птиц. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1941.
- Р а з у м о в В. И. Индивидуальная изменчивость сосны по выходам живицы. Труды Брянск. лесохоз. ин-та, 1940, 4.
- Р а с к а т о в П. Б. Прирост годичных побегов сосны как показатель засухи.— Докл. АН СССР, 40, 7.
- Р о г о в и ч А. С. Обзорение семенных и высших споровых растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Волынской, Подольской, Киевской, Черниговской и Полтавской.— Киевские университетские изв., 1868—1869.
- Р о м е д е р Э., Ш ё н б а х Г. Генетика и селекция лесных пород. М., Изд-во сельскохозяйств. литературы журналов и плакатов, 1962.
- С а м о ф а л С. А. Климатические расы обыкновенной сосны и их значение в организации семенного хозяйства.— Труды по лесному опытному делу, 1925, 1 (65). М.
- С а м ы г и н Г. А. Фотопериодизм растений. Труды Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, 1946, 3, 2, М.
- С е л ь ч у к о в В. И. Почвенно-экологические типы сосны обыкновенной и их значение в лесном семеноводстве. (Автореферат дисс.). Брянск, Новочеркасский инженерно-мелиоративный ин-т, 1962.
- С е м е н о в В. Ф. О состоянии лесов Кокчетавских гор по наблюдениям летом 1927 г.— Сибиреведение, 1927, 1.
- С е м е н о в - Т ы н - Ш а н с к и й А. Таксономические границы вида и его подразделений. Опыт точной категоризации низших систематических единиц.— Зап. Имп. Академии наук, 1910, серия 8, 25, 1, СПб.

- Семенова-Тян-Шанская А. М. Сосновые леса. В кн.: «Растительный покров СССР». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.
- Сергеев А. А. Материалы к характеристике лесных насаждений в Марандинской и Джеландинской дачах Кокчетавского уезда Акмолинской области. Зап. Западно-Сиб. отд. Русск. географ. об-ва. Омск, 1927.
- Сергиевская Л. П., Кондратюк Е. Н. Сосновый остров в Агинской степи.— Бот. журн., АН УССР, 1953, 10, 1.
- Соколов А. Н. О свойствах лесных семян.— Лесной журн, 1908, 38, СПб.
- Соколов П. Я. К вопросу о географических расах *Pinus silvestris* L. — Изв. Главн. бот. сада СССР, 1928, 27, 5—6, Л.
- Соколов С. Я., Связева О. А. География древесных пород. Изд-во «Наука» (в печати).
- Сосновский Д. И. Флора Тифлиса, т. 1. Тифлис, 1925.
- Сочава В. Б. Растительность лесной зоны. Животный мир СССР, т. 4. Лесная зона. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953.
- Сочава В. Б. Темнохвойные леса. В кн.: «Растительный покров СССР». т. V, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.
- Старченко И. И. Сортировка шишек — важное мероприятие.— Лесное хоз., 1957, 8.
- Стецкая Д. А. Об индивидуальной экологической изменчивости сосны обыкновенной.— Труды Брянск. технол. ин-та, 1960, 9.
- Стецкая Д. А. Влияние типов леса на качество семян и рост культур. (Автореф. дисс.). Воронежский лесотехн. ин-т, 1963.
- Сукачев В. Н. О болотной сосне.— Лесной журн., 1905, 3.
- Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., Гослестехиздат, 1934.
- Сукачев В. Н. Кокчетавские горные леса.— Землеведение, 1948а, 2 (62). М.
- Сукачев В. Н. Очерк лесной растительности заповедника «Боровое» — Труды Гос. заповедника «Боровое», 1948б, 1. Алма-Ата.
- Сырейчиков Д. П. Иллюстрированная флора Московской губ. М., 1906—1914.
- Талиев В. И. Меловые боры Донецкого и Волжского бассейнов. Харьков, 1896.
- Танфильев Г. И. Пределы лесов на юге России. В сб.: «Географические работы». М., Географгиз, 1953а.
- Танфильев Г. И. Пределы лесов в полярной России по исследованиям в тундре Тиманских самоедов. В сб.: «Географические работы». М., Географгиз, 1953б.
- Тахтаджян А. Л. Pinaceae — сосновые. Флора Армении, т. 1. Ереван, Изд-во АН АрмССР, 1954.
- Тахтаджян А. Л. Экологическая эволюция покрытосеменных и проблема происхождения умеренной флоры Евразии. Тезисы докл. делегатского съезда Всесоюзн. бот. об-ва, вып. III, секция флоры и растительности, 1957.
- Тимирязев К. А. Жизнь растения. Собр. соч., т. 4, М., Сельхозгиз, 1938.
- Тихомиров Б. А. Происхождение, развитие и пути преобразования растительного покрова тундровой зоны СССР.— Вопросы ботаники, 1954, 1, М.—Л., Изд-во АН СССР и Всесоюзн. бот. об-ва.
- Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. Изд. 2. М.—Л., Гослесбумиздат, 1952.
- Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги., М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.
- Толский А. П. Частное лесоводство, ч. 1. Лесное семеноведение. М., Изд. журн. «Лесное хозяйство, лесопромышленность и топливо», 1927.
- Троицкий П. Влияние местопроисхождения семян на рост сосновых деревьев. (Дипломная работа) М., кафедра лесоводства Московск. сельскохоз. Академии им. Тимирязева, 1911.
- Турский М. Из наблюдений и исследований в лесном питомнике.— Изв. Петровск. земледельческ. и лесной Академии, 1878, 1. М.
- Турский М. Влияние местопроисхождения семян на рост сосны (однолетних сеянцев).— Изв. Петровск. земледельческой и лесной Академии, 1882, 2. М.
- Филипович М. Влияние густоты стояния деревьев на качество семян. Лесоводственные исследования студентов Петровской академии. М., 1879.
- Флора Армении, т. 1. Ереван, Изд-во АН АрмССР, 1954.
- Флора Мурманской области, вып. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, Кольский филиал, 1953.
- Флора Северного края, т. 1—2. Архангельск. 1934—1936.
- Фомин А. В. К систематике Крымско-Кавказских видов и подвидов р. *Pinus*.— Вестн. Тифлисс. бот. сада, 1914, 34.
- Фомин А. В. Голонасінньові Кавказу та Криму. Київ, Вид-во АН УРСР, 1928.
- Фомин Ф. И. Опыт районирования семенного хозяйства обыкновенной сосны на основе изучения ее климатических экотипов. В сб.: «Исследования по лесосеменному делу». Л., Гослестехиздат, 1940.
- Чайлахян М. Х. Фотопериодизм растений. М., Изд-во «Знание», 1956.
- Чернявский П., Недялков С., Площакова Л. и Димитров И. Дървета и храсти в норите на България. София, 1959.



- Ч у б а р я н Т. Г. К е в о р к о в а Л. В. Сезонное изменение окраски хвои в роде *Pinus* и динамика ее пигментного состава.— Изв. АН АрмССР (биол. науки), 1962, 15, 10. Ереван.
- Ш а р а п о в Н. И. Химизм растений и климат. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- Ш а т е р н и к о в а А. Н. Влияние различного стояния грунтовых вод в почве на анатомическое строение сосны.— Труды по лесному опытному делу. Ленингр. филиал Центральной лесной опытной станции, 1929.
- Ш а т е р н и к о в а А. Н. Сосна крымская. Анатомо-физиологические исследования. Л., 1958.
- Ш а х о в А. А. О приспособлении сосны, березы и лоха к засоленности почвы.— Докл. АН СССР, 1948, 13, 5.
- Ш а х о в А. А. Солеустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Ш и м а н ю к А. П. Сосновые леса Сибири и Дальнего Востока (Лесоводственная характеристика). М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Э й т и н г е н Г. Р. Лесная опытная дача, 1865—1945. М., Гослестехиздат, 1946.
- Ю н а т о в А. А. Материалы по географии и экологии главнейших древесных пород Монголии.— Уч. зап. Монгольск. гос. ун-та, 1946, 2, 3. Улан-Батор.
- Я б л о к о в А. С. Селекция древесных пород. М., Изд-во сельхоз. литературы, журналов и плакатов, 1962.
- A a s s J. En cytologisk analyse of Skjakfurua.— Medd. Norske skogforsøksves., 48, 1957.
- A l l e g r i E., M o r a n d i n i R. Prime notizie sui risultati in Italia delle esperienze internazionali sulle razze del Pino silvestre.— Ann. sperim. agraria, nuova ser., 3, 1949.
- A n d e r s o n E. Hybridization in American Tradescantias. I. A method for measuring species hybrids.— Ann. Missouri Bot. Garden, 23, 1936.
- A n d e r s o n E. Introgressive hybridization.— Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., 28, 3, 1953.
- A n d e r s o n E., H u b r i c h t L. Hybridization in Tradescantia. III. The evidence of introgressive hybridization.— Amer. J. Bot., 25, 1938.
- A n d e r s s o n E. Nagra data om pollenvariationen och pollenfertiliteten hos gran och tall.— Svensk papperstidn., 57, 1954.
- A r n b o r g T. Busktallen.— Skogen, 28, 1941.
- A r n b o r g T. *Pinus sylvestris* f. *condensata*-kvasttallen.— Svenska skogsvårdsfören. tidskr., 44, 4, 1946a.
- A r n b o r g T. Kvasttallen — en marklig tallras.— Tidskr. Hushall. skogsvstyr. Gavl., 3, 1946b.
- A r n b o r g T., H u s t i c h J. Våra träd. Stockholm, 1953.
- A s c h e r s s o n P. F. A., G r a e b n e r R. O. R. Synopsis der mitteleuropaeischen Flora, Bd. I. Leipzig, 1903.
- B a i l e y L. H. Cultivated conifers of North America. N. Y., 1933.
- B a l d w i n H. J. The importance of the origin of forest seed.— Empire Forestry J., 12, 1933.
- B a l d w i n H. J. Provenance tests of common exotics in the Northeast.— Northeast. Forestry Tree Improv. Conf. Proc. 1, 1953.
- B a l d w i n H. J. Winter foliage color of scotch pine. Northeastern Forestry Tree Improv. Conf. Proc., 3, 1955.
- B e a n W. J. Trees and shrubs hardy in the British Isles, v. 1 — 3. 7-th ed., London, 1951.
- B e h r n d t G. Die bisherigen Ergebnisse der Individualauslese bei der Kiefer. I.— Mitt. Forstwirtschaft. und Forstwiss. 6, 1935.
- B e i s s n e r L. Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin, 1909.
- B e i s s n e r L., F i t s c h e n J. Handbuch der Nadelholzkunde. 3. Aufl. Berlin, 1930.
- B e n t h a m G., H o o k e r J. D. Handbook of the British flora. 7 — th ed. Ashford, 1945.
- B e r t r a n d M. C. E. Anatomie comparée des tiges et de fenilles chez les gnetacées et les conifères.— Ann. sci. natur. 5 ser., bot., 20, 1874.
- B h a d u r i P. N., G h o s h P. N. Chromosome squashes in cereals.— Stain Technol., 29, 1954.
- B h a d u r i P. N., N a t a r a j a n A. T. The Punjab Wheat — C 591. — A chromosomal mutation.— Indian J. Genet. and Plant Breed., 16, 1956.
- B j ö r k m a n E. Studies on the biology of snow blight (*Phacidium infestans* Karst) and its prevention.— Medd. Statens Skogsforskningsinst., 37, 2, 1948/49.
- B o l l a n d G. Resistenzuntersuchungen vor allem über Kienzoht und Schütte and der Kiefer.— Züchter, 27, 1957.
- B o r t h w i c k A. W. The life history of *Pinus sylvestris*.— Trans. Roy. Arboriculture Soc., 6, 1906.
- B o u r e a u E. Recherches anatomiques et expérimentales sur l'ontogénie des plantules de pinacées et ses rapports avec la phylogénie. Theses Fac. Sci. Univ. Poitiers, Paris, 1938.
- B o u r e a u E. L'évolution des végétaux et l'anatomie des plantules. Colloque internat. Centre nat. recherche scient. évolution et phylogénie végétaux. Paris, mai, 1952a.

- Boureaux E. L'évolution des végétaux et l'anatomie des plantules.— Année biol., 28, 19526.
- Buchenau. Flora von Bremen und Oldenburg. Bremen, 1885.
- Burger H. Einfluß der Herkunft des Samens auf die Eigenschaften forstlicher Holzgewächse.— Mitt. Schweiz. Anst. forstliche Versuchswes., 16, 1931.
- Burger H. Zuwachs und Nadelmenge bei verschiedenen Föhrenrassen in Eglisau, Schweiz — Schweiz. Z. Forstwes., 87, 1936.
- Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. V. Mitteilung. Fichten und Föhren verschiedener Herkunft auf verschiedenen Kulturorten. — Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswes., 22, 1941.
- Burger H. Holz, Blattmenge und Zuwachs. IX. Mitteilung. Die Föhre.— Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswes., 25, 1947.
- Büsgen M., Münch E., Thomson T. The structure and life of forest trees. London, 1929.
- Busse J. Forstliche Züchtung.— Dtsch. Forstverein. Jahrbuch 1936. Berlin, 1936.
- Buszewicz C., Edwards M. V., Matthews J. D. East Scotland scots pine seedling provenance trial.— Rept Forestry Res., 1954. London, 1955.
- Büttner G. Die Brehkiefer.— Mitt. Dtsch. dendrol. Ges., 6, 1897.
- Butts D., Buchholz J. T. Cotyledon numbers in conifers.— Trans. Illinois Acad. Sci., 33, 1940.
- Carlisle A. A guide to the named variants of scots pine (*Pinus silvestris* Linnaeus).— Forestry, 31, 2, 1958.
- Carrière. Traité générale des conifères. Paris, 1867.
- Caspary R. Schriften phys.— ökon. Ges. König sberg. 7, 1866.
- Caspary R. Schriften phys.-ökon. Ges., 23, 1882—1883.
- Chapman H. H. A new hybrid pine.— J. Forestry, 22, 1922.
- Chatin A. Le pin de Riga.— Bull. Soc. zool. acclimat., 2 sér. Paris, 2, 1865.
- Christ H. Beiträge zur Kenntnis europäischer Pinus-Arten.— Allgem. bot. Ztg, 47, 1864.
- Christ H. Der Formenkreise der europäischen Pinus-Arten. 1865.
- Christ H. Flore de la Suisse. Basel, Geneva et Lyon, 1907.
- Cieslar A. Über die Erblichkeit des Zuwachsvermögens bei den Waldbäumen.— Zbl. ges. Forstwes., 21, 1895.
- Cieslar A. Neues aus dem Gebiet der forstlichen Zuchtwahl.— Zbl. ges. Forstwes., 25, 1899.
- Cieslar A. Die Bedeutung klimatischer Varietäten unserer Holzarten für den Waldbau.— Zbl. ges. Forstwes., 33, 1907.
- Clapham A. R., Tutin T. G., Warburg E. F. The flora of the British Isles. Cambridge, 1952.
- Clapper R. B., Miller J. M. Breeding and selecting pest resistant trees.— US Dept Agric., Yearbook of Agriculture 1949, Washington, 1949.
- Cram W. H., Brack C. G. E. Performance of scotch pine races under prairie conditions.— Forestry Chronicle, 29, 4, 1953.
- Czoppelt H. The natural distribution of scots pine in the forest of Brostenil.— Rev. Paduzilor, 50, 1938.
- Daguillon M. Recherches morphologiques sur les feuilles des conifères.— Rev. gén. bot., 2, 1890.
- Dallimore W., Jackson A. B. Handbook of the coniferal. London, 1954.
- Danglard P. A. La Botanist. 3-meéd., Paris, 1892.
- Degelius G. Tall med försenad klorofyllbildning.— Skogen, 30, 1943.
- Dengler A. Die Aussichten einer forstlichen Pflanzenzüchtung.— Z. Forst- und Jagdwes., 65, 1933.
- Dengler A. 52-jährige finnische und märkische Kiefern im Forstamt Eberswalde.— Z. Forst- und Jagdwes., 69, 1937.
- Dengler A. Über Platten- und Schuppenborke bei den Kiefer.— Z. Forst- und Jagdwes., 70, 1938.
- Dengler A. Herkunfts- und Kreuzungsversuche im Versuchsgarten des Waldbauinstituts Eberswalde.— Mitt. Dtsch. dendrol. Ges., 55, 1942.
- Dengler A. Waldbau. Berlin, 1944.
- Dengler A. Wachstum türkischer und deutscher Kiefern im Versuchsgarten Eberswalde.— Arch. Forstwes., 4, 1, 1955.
- Doi T., Morikawa K. An anatomical study on the leaves of the genus Pinus.— J. Dept Agric. Kyushu Imp. Univ. Fukuoka, Japan, 1929.
- Duffield J. W. Relationship and species hybridization in the genus Pinus.— Z. Forstgenet. und Forstpflanzenzücht., 1, 4, 1952.
- Edwards M. V. Provenance studies. Rept Forestry. Res., March 1951. London, 1952.
- Edwards M. V., Pinchin R. D. Provenance studies. Rept Forestry Res., March, 1952. London, 1953.
- Ehrenberg C. Über Entwicklungsanomalien in Kreuzungsnachkommenschaften bei *Pinus silvestris* L.— Medd. Statens skogsforskningsinst., 48, 1958.

- Ehrenberg C., Gustaffson Å., Forshell C. P., Simak M. Seed quality and the principles of forest genetics.— *Hereditas*, 41, 1955.
- Eiche V. Spontaneous chlorophyll mutations in Scots pine (*Pinus silvestris* L.). *Medd. Statens skogsforskningsinst.*, 45, 13, 1955.
- Elwesh H. J., Henry A. The trees of Great Britain and Ireland, v. 3. Edinburgh, 1908.
- Endlicher S. Synopsis Coniferarum, v. 1. St.—Gallen, 1847.
- Engelmann G. Revision of the genus *Pinus*.—*Trans. Acad. Sci. St.—Louis*, 4, 1, 1880.
- Engler A. Tatsachen, Hypothesen und Irrtümer aus dem Gebiete der Samenprovenienz-Frage.— *Forstwiss. Zbl.*, 30, 1908.
- Engler A. Der heutige Stand der forstlichen Samenprovenienzfrage.— *Naturwiss. Z. Forst- und Landwirtschaft*, 11, 1913a.
- Engler A. Einfluß der Provenienz des Samens auf die Eigenschaften der forstlichen Holzgewächse.— *Mitt. Schweiz. Zentralanst. forst. Versuchswes.*, 10, 1913b.
- Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien.— *Gymnospermae*, 13, Leipzig, 1926.
- Eneroth O. Studier över risken vid användning av tallfrö av för orten främmande proveniens.— *Medd. Statens skogsförsöksanst.* 23, 1926, 1927.
- Eneroth O. Ytterligare bidrag till frågan om tallfröets proveniens.— *Svenska skogsvårdsfören. tidskr.*, 26, 1928.
- Eneroth O. Till frågan om sambandet mellan en Orts värmeklimat och hårdigheten hos dess tallvegetation.— *Norrl. skogsvårdsfören. tidskr.*, 1930.
- Erdtman G. An introduction to pollen analysis. Waltham, 1943.
- Erteld W. Die Entwicklung einiger Kiefernprovenienzversuche im Land Brandenburg.— *Züchter*, 20, 3/4, 1950.
- Ferré Y. Mlle de. Les formes de jeunesse des Abietacées ontogenie phylogénie.— *Trav. Lab. forestier Toulouse*, t. II, v. III, art. 1, Toulouse, 1952.
- Ferré Y. Mlle de. La structure des plantules de conifères son importance en phylogénie.— 8-ème Congr. internat. bot. Rapp. et communs parvenus avant de Congrès aux sect. 2, 4, 5 et 6, Paris, 1954.
- Fieschi V. Anatomie de la feuille chez les pins maritimes.— *Bull. Soc. histoire natur.*, 64, 1932.
- Fieschi V., Gaussen H. La classification des pins maritimes.— *Bull. Soc. histoire nature.*, 64, 1932.
- Firbas F. Spät und nacheiszeitliche Waldegeschichte Mitteleuropas, nördlich der Alpen, Bd. 1, 1949; Bd. 2, 1952, Jena.
- Flores F. Mlle. Classification et évolution d'un groupe d'Abietinées.— *Trav. Lab. forestier Toulouse*, t. 1, v. 11, art. 16, Toulouse, 1936.
- Ford E. B. Polymorphism and taxonomy. The new systematics. Oxford, 1940.
- Ford E. B. Polymorphism.— *Biol. Revs.*, 20, 1, 1945.
- Forshell C. P. Kottens och fröest Utbildning efter själv och Korsbefruktning hos tall (*P. silvestris*).— *Medd. Statens skogsforskningsinst.*, 43, 1953.
- Fowler D. P., Heimbürger C. The hybrid *Pinus peuce* Griseb.  $\times$  *Pinus strobus* L.— *Silvae genetica*, 7, 1958.
- François L. Le Pin sylvestre de race noble de Saint-Die des Vosges.— *Rev. eaux et forêts*, 58, 5—9, 1947.
- Frenzel B. Die Vegetations- und Landschaftszonen Nord-Eurasien während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. II. Teil. Akad. Wiss. und Literatur Wiesbaden, 1960.
- Fries T. M. Strödda bidrag till kannedom om Skandinavians barrträd.— *Bot. notizer*, 1890.
- Gallot R. Experience internationale sur l'origin des graines du pin sylvestre.— *Bull. Soc. Centz. forestière Belgique*, 37, 1930.
- Gaussen H. Les gymnospermes, actuelles et fossiles.— *Trav. Lab. forestière Toulouse*, t. 2, v. 1, 1960.
- Gaussen H. Classification des pins diplosteles.— *C. r. Acad. sci.*, 241, 20, 1955.
- Gerhold H. D. Seasonal variation of chloroplast pigments and nutrient elements in the needles of geographic races of Scotch Pine.— *Silvae genetica*, 8, 4, 1959.
- Gilbert-Carter H. British trees and shrubs. Oxford, 1936.
- Gilchrist W. Report on Scots fir (*P. silvestris*): its cultivation and varieties.— *Trans. Roy. Scott. Arboricultur. Soc.*, v. 6, 1871.
- Gmelin I. Flora sibirica, St. Pthg t. 1, 1747.
- Gordon G. The Pinetum. 3 ed. London, 1880.
- Graebner. Ueber die Moorkiefer.— *Naturwiss. Wochenschr.*, 15, 46, 1899.
- Graham S. A., Baumhofer L. G. Susceptibility of young pines to tip moth injury.— *J. Forestry*, 28, 1930.
- Groom P. Trees and the life histories. London, 1919.
- Grosse H. Zur Frage der Kiefernrasen.— *Mitt. Dtsch. dendrol. Ges.*, 7, 1932.
- Gustafsson Å. Genetik och växtförädling i skogsbrukets tjänst.— *Svenska skogsvårdsfören. tidskr.*, 2, 1962.



- Gustafsson Å., Simak M. X-ray diagnostics and seed quality in forestry.— Internat. Union Forest Res. Organizations. 12-th Congr. Sec. N 22, Oxford, 1956.
- Heer O. Section der Botanik und Zoologie. 1. Die Arten und Abarten. — Verhandl. Schweiz. naturforsch. Ges., Luzern, 1862.
- Heikinheimo O. Tuloksia kuusen ja maantieteellisillä roduilla snoritetuista kokeista. (Results of provenance trials of spruce and pine in Finland). Commun. Inst. forestalis Fenniae, 37, 2, 1949.
- Heimburger C. C. Strain testes of Scotch pine and Norway spruce. — Dept Mines and Resources, Lands, Parks and Forests. Forest Serv. Ottawa, Canada, July 1944.
- Hejtmánek J. Príspevek u otazce proměnlivosti borky i borovice lesní.— Preslia, 25, 1, 1953.
- Hesselinck E. De beteekenis van Lat Zaadvraagstyk voor onze growedenn nennboschen.— Meded. Rijksboschb. proefstation, 1, 1922.
- Hesselman H. Material för studiet av skogsträdens raser.— Medd. Statens skogs-försöksanst., 3, 1907.
- Hickel K. Graines et plantules. Paris, 1911.
- Holmerz C. G., Ortenblad T. Om den hognordiska tallformen *Pinus silvestris* L. lapponica Fries.— K. Svenska vetenskapsakad. handl., 13, 3, 1888.
- Holmgren A. Ett ärtförsök med tall., I—II. — Norrl. skogsvårdsförbund tidskr., 1939.
- Holst M., Heimburger C. The breeding of hard pine types resistant to the European pine shoot moth (*Rhyacionia buoliana* Schiff.). — Forestry Chronicle, 31, 1955.
- Hooper J. Book of Evergreens. N. Y., 1868.
- Hornibrook M. Dwarf and slow growing conifers. 2nd ed. London, 1938.
- Huet M. Détermination de différentes espèces de pins l'étude anatomique de l'aiguille.— Bull. Soc. forestière Belgique, 36, 1933.
- Huffel G. Influence de la provenance des graines sur la qualité des plants de pin sylvestre.— Rev. eaux et forêts, 51, 1912.
- Jamblinne A. Hybridations expérimentales dans le genre Pinus. — Z. Forstgenet. und Forstpflanzenzücht., 3, 1954.
- Johnsson H. Utvecklingen i 5-åriga försöksodlingar av tall i relation till proveniens och odlingsort.— Svenska skogsvårdsfören. tidskr., 53, 1955.
- Kalala A. Zur Synthese der experimentellen Untersuchungen über Klimarassen der Holzarten.— Communis inst. Forestalis Fenniae, 24, 5, 1937.
- Kana k K. O Smolnatosti kmenu borovice lesní (*P. silvestris* L.) různých stanovištních podmínek Cech.— Sbor. Českosl. Akad. zeměd. věd., 29, 1956.
- Karschön R. Über den Hohlkornanteil bei Föhrensaatgut autochtoner Populationen.— Schweiz. Z. Forstwesen, 101, 1950.
- Kirchner O., Loew E., Schröter C. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1908.
- Klika J. Lesní dřeviny. Lesní dendrol., Pisek, 1947.
- Klika J., Novák F. A. Jehlicnate. Praha, 1953.
- Koehne. Deutsche Dendrologie, Bd. 1. Stuttgart, 1893.
- Kottrekord från Blekinge. [s. a.] — Skogsägaren, 18, 2, 1942.
- Kottejuka pa tall. [s. a.] — Skogsägaren, 17, 1, 1941.
- Kriebel H. B. Bark thickness as a factor in resistance to white pine weevil injury.— J. Forestry, 52, 1954.
- Kucharski H. Zapfen und Samenuntersuchungen bei Litauischer Kiefernzapfen mit verschiedenen ausgebildeten Apophysen.— Z. Forest- und Jagdwesen, 59, 1927.
- Kujala V. Untersuchungen über der Bau und die Reimfähigkeit von Kiefern und Fichtensamen in Finland. Helsinki, 1927.
- Künkele T. Die Rassen der Kiefer in der Pfalz.— Mitt. Pollichia, 8, 1940.
- Kurdian S. Zur Frage über die Rassen *Pinus silvestris*.— Zbl. ges. Forstwesen, 34, 1908.
- Langlet O. Provenienzfragen i ny belysning.— Skogen, 11, 1934.
- Langlet O. Studier över tallens fysiologiska variabilitet och dess samband med klimat. Ett bidrag till kännendomen om tallens ekotyper.— Medd. Statens skogs-försöksanst., 29, 1936.
- Langlet O. Om miljö och ärtförsök samt om förutsättningarna för växtförädling av skogsträd.— Norrl. skogsvårdsförbunds tidskr., 49, 1937.
- Langlet O. Den svenska raser.— Skogen, 25, 1938.
- Langlet O. Nagra iakttagelser över vinterfärgningen hos tall, *P. silvestris* L.—Svensk-bot. tidskr., 36, 1942.
- Langlet O. Photoperiodismus and Provenienz bei der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.).— Medd. Statens skogs-försöksanst., 33, 1944.
- Langlet O. Nagra data från det internationella granproveniensförsöken av 1938 i Sverige.— Skogen, 11, 1953.
- Langlet O. A cline or not a cline — a question of Scots pine.— Silvae genetica, 8, 1, 1959.

- Langner W. Reziprok unterschiedliches Verhalten von Lärchenbastarden gegen eine Nadelkrankung.— Z. Forstgenet. und Forstpflanzenzücht., 1, 1952.
- Larsen C. Syrach. Genetics in Silviculture. London, 1956.
- Lawrence G. H. M. Taxonomy of vascular plants. N. Y., 1951.
- Ledebour C. F. Flora Altaica, 15, 1833.
- Les forêts de pin silbestre des Vosges. [s. a.].— Rev. eaux et forêts, 9, sér., 79, 1941.
- Liese J. Anatomische Unterschiede zwischen den Licht- und Schattenadeln der Kiefer.— Forstarchiv., 5, 1929.
- Liese J. Der Kienozopf und der Choriner Provenienzfläche.— Z. Forst- und Jagdwesen, 62, 1930.
- Liese J. Zur Frage der Verebbarkeit der rindenbewohnenden Blasenrostkrankheiten der Kiefer.— Z. Forst- und Jagdwesen, 68, 1936.
- Lindquist B. Studier over skogligt betydelsefulla svenska tallraser.— Norrl. skogsvårdsförbunds tidskr., I, 1935; II — 1937; III — 1939, Stockholm.
- Lindquist B. Växtförädlingen och Sagverksindustrien. Affärsekonomi, Stockholm, 1937.
- Lindquist B. Den Svenska tallen. Stockholm, 1938.
- Lindquist B. Virkeskvalitet och rotnettvärde hos smalkronig och bredkronig tall.— Svenska skogsvårdsfören. tidskr., 37, 1939.
- Lindquist B. Den Skogliga rasforskningen och praktiken. Stockholm, 1946.
- Lindquist B. Genetics in Swedish forestry practice. — Chronica Botanica, Waltham, 1948.
- Lindquist B. Forstegenetik in der Schwedischen Waldbaupraxis. 2. Aufl., Radebeul und Berlin, 1956.
- Litvinov D. J. Schedae ad Herbarium Florae Rossicae. A. Museo botanico Academiae Imperialis scientiarum Petropolitanae editum, 5, 1909.
- Lofting E. C. L. Danmarks skovfyrrproblem. Forst. Forsøgsv. Danmark, 20, 1, 1951.
- Loudon J. C. Arboretum et Fruticetum Britannicum. London, 1838.
- Loudon J. C. Encyclopaedia of plants. London, 1855.
- Loudon J. C. Trees and shrubs of Great Britain. London, 1883.
- Lukkala O. J. Über die Beschaffenheit der Moorkiefern Samen. — Communis inst. forestalis Fenniae, 22, 3, 1936.
- Marcet E. Pollenuntersuchungen an Föhren (*Pinus silvestris* L.) verschiedener Provenienz.— Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswes., 27, 1951.
- Mayr H. Die Waldungen von Nordamerika. München, 1890.
- McGregor W. H. D., Cowan D. R., Spurr S. H. Three races of Scotch pine compared in Southeastern Michigan.— Michigan Forestry, 5, 1954.
- McNeill W. M. Observations on cone and seed production in plantations of Scots pine in Scotland.— Forestry, 27, 2, 1954.
- Mehra P. N., Khoshoo T. N. Cytology of conifers.— J. Genet., 54, 1, 1956.
- Mergen Fr. Variation in 2-year-old slash pine seedlings.— Forestry Exptl Stat. Res. Notes, 62, 1954.
- Mergen Fr. Natural polyploidy in Slash Pine.— Forest Sci., 4, 4, 1958a.
- Mergen Fr. Genetic variation in needle characteristics of Slash pine and in some of its hybrids.— Silvae genetica, 7, 1, 1958.
- Mergen F., Novotny H. M. Squash technique for chromosome studies in pine needles and root tips of Slash pine.— Forest Sci., 3, 1, 1957.
- Meyer J. Über die Kronenvalbung und Zuwachschwankungen der Kiefer in Norddeutschland.— Z. Forst- und Jagdwesen, 71, 1939.
- Meyer J. Über spitzkronige Kiefern in Ostpreussen und im Schwarzwald.— Forstarchiv, 20, 1944.
- Mirov N. T. The terpenes (in relation to the biology of genus *Pinus*).— Annual Rev. Biochem., 17, 1948.
- Mirov N. T. Composition of gum turpentine of pines: A report on *Pinus echinata*, *P. rigida* and *P. ponderosa* from Utah L.— J. Amer. Pharmac. Assoc. Scient. Ed., 40, 1951.
- Mirov N. T. Chemical aspects of Diploxylon *Pinus*.— Z. Forstgenet. und Forstpflanzenzücht., 2, 5, 1953.
- Mirov N. T., Stanley R. G. The pine tree.— Annual Rev. Plant Physiol., 10, 1959.
- Mirov N. T., Wang T. H., Haagen-Smith A. J. Chemical composition of gum turpentine of pines; a report on *Pinus strobus*, *P. cembra*, *P. taeda*, *P. radiata* and *P. virginiana*.— J. Amer. Pharmac. Assoc. Scient. Ed., 38, 7, 1949.
- Mouillefert P. Traite des arbres et arbrisseaux, t. 1—3. Paris, 1892, 1898.
- Moss E. H. Natural pine hybrids in Alberta.— Canad. J. Res. Sec. C, 27, 1949.
- Mülder D. Die Disposition der Kiefer für den Kienzopfbefall als Kernproblem waldbautechnischer Abwehr.— Schriftenreihe forstl. Fak. Univ. Göttingen, N 10, 1953.
- Müller K. O. Über die Geschlechtsverteilung und den Eintritt der Geschlechtsreife bei der Waldkiefer (*Pinus silvestris* L.).— Z. Forst- und Jagdwesen, 69, 1937.
- Münch E. Beiträge zur Kenntniss der Kiefernrasen Deutschlands. I.— Allgem. Forst- und Jagdzeitung, 100, 1924a.

- M ü n c h E. Verhalten der Nachkommen fremder Kiefernrasen in zweiter Generation. — Forstwiss. Zbl., 46, 19246.
- M ü n c h E. Beiträge zur Kenntnis der Kiefernrasen Deutschlands. — Allgem. Forst- und Jagdzeitung, 101, 1925.
- M ü n c h E. Über Standortsrassen der Waldbäume. — Bot. Zbl., 49, 1932.
- M ü n c h E. Beiträge zur Forstpflanzenzüchtung. München, 1949.
- M u r r a y J. M. Variation in Scots pine. — Trans. Roy. Scott. Arboricultural Soc., 34, 1, 1920.
- N a t a r a j a n A. T., O h b a K., S i m a k M. Karyotype analysis of *Pinus silvestris*. — Hereditas, 47, 2, 1961.
- N a t h o G. Methoden zur Untersuchung von Hybridpopulationen. — Wiss. Z. Ernst Moritz Arndt-Univ. Greifswald, IV. Mat.-naturwiss. Reihe, 5, 1954/55.
- N a t h o G. Variationsbereite und Bastardbildung bei mitteleuropäischen Birkensippen. — Feddes repert. spec. nov. regni veget., 61, 3, 1939.
- N e g e r F. W. Die nordische oder Lapplandkiefer (*P. silvestris* L. var. *lapponica* Fr.). Thairandter forstl. Jahrb., 64, 1913.
- N o r d m a r k O. Om talltypens variation i Sydsverige. — Svenska skogsvårdsfören. tidskr., 48, 4, 1950.
- N o v a k F. A. Systematica botanika. Praha, 1930.
- N o v o t n y H. M. Squash technique for chromosome studies in pine. — Forest Sci., 3, 1, 1957.
- O l l i n m a a P. J. Eräistä ojitetuilla Soilla Kasvavan puun fysikaalisista ominaisuuksista. Helsinki, 1960.
- O m a n o v i c h S. Zlatni bor. Sumarski List, 61, 1937.
- O u d e n P. D. Coniferen, Ephedra, Ginkgo. Wageningen, 1949.
- P a i R. A., N a t a r a j a n A. T. Karyotypes of some varieties of barley. — Proc. Indian Acad. Sci., 48, 1958.
- P a l l a s. Flora Rossica, t. 1. 1784.
- P a p a j o a n n o u J. Über Artbastarde zwischen *Pinus brutia* und *Pinus halepensis* Mill. in Nordostchalkidisi (Griechenland). — Forstwiss. Zbl., 58, 1936.
- P a r d e L. Les conifères. Paris, 1937.
- P e r r y G. S., C o o v e r C. A. Seed source and quality. — J. Forestry, 31, 1933.
- P e t r i n i S. De Internationella Tallprovenienstförsöken ab År 1907. Medd. Statens skogsföröksanst., 33, 1944.
- P i l g e r R. Gymnospermae. B. K. Engler A. und Prantl K. «Die natürlichen Pflanzenfamilien». Bd. 13, 2 Aufl., Leipzig, 1926.
- P i t t a u e r. Studien über die Vielfarbigkeit von Schwarzkiefern Samenkörnern. — Zbl. Forstdeutsch. Ges. Forstwesen, 40, 5/6, 1914.
- P r a v d i n L. F. [П р а в д и н Л. Ф.] The main natural geographical variability of the Common Pine (*Pinus silvestris* L.). Questions of Forestry and forest management. — Papers for the V World Forestry Congress. USSR Acad. Sci. Moscow, 1960.
- P r a v d i n L. F. [П р а в д и н Л. Ф.] Le greffage des espèces arborescentes conifères et son importance dans la sélection. — VIII Congr. internat. bot., Sec., 13, Paris, 1954.
- R a f n J. The testing of forest seed during twenty-five years, 1887—1912. Copenhagen, 1915.
- R e h d e r A. Manuel of cultivated trees and shrubs Hardy in North America. 2 ed., N. Y., 1949.
- R e n n e r f e l t E. Biologische Untersuchungen über den Kieferndreher *Melampsora pinitorqua* (Braun) Rostr. — Internat. Union Forest Res. Organizat., 53/24/1/3, 1953.
- R i d g w a y R. Color standards and color nomenclature. Washington, 1912.
- R i g h t e r F. J. Pinus: the relationship of seed size and seedling size to inherent vigor. — J. Forestry, 43, 2, 1945.
- R i n v a l l A. Ein Beitrag zur Kenntniss der sogenannten partiellen Variabilität der Kiefer. — Acta forestal. Fennica, 3, 1, 1914.
- R o h m e d e r E. Erreichtes und erreichbares in der forstlichen Resistenzzüchtung. — Allgem. Forstzeitschrift, 9, 1954.
- R o h m e d e r E., S c h ö n b a c h H. Genetik und Züchtung der Waldbäume. Hamburg und Berlin, 1959.
- R o l l R., P o u r t e t J., T u r p i n P. Catalogue des espèces cultivation dans l'arbo- retum des Barres. — Ann. Ecole nat. eaux et forêts, 9, 1, 1954.
- R u b n e r K. von. Die pflanzengeographisch-ökologischen Grundlagen des Waldbaues. Naudamm und Berlin, 1934.
- R u b n e r K. von. Zum Baumrasenproblem in Mitteleuropa. — Schweiz. Z. Forstwesen, 107, 4, 1956.
- R u b n e r K. von. Über Kiefernrasen, insbesondere die Nordostbayerische Höhen- kiefer. — Forstarchiv, 28, 1, 1957.
- R u b n e r K. von. Kiefernrasenstudien in der Deutschen Bundesrepublik. 1 Teil. Die natürliche Verbreitung der Kiefer und ihre wichtigsten Rasseigenschaften. — Forstarchiv, 9, 1959; 2 Teil; 30, 11, 1959; 3 Teil, 33, 7, 1962.



- Rudolf P. O. Scotch pine seed sources for Northeastern Minnesota.— Proc. Minnesota Acad. Sci., 16, 1948a.
- Rudolf P. O. Winter damage to Scotch pine in northern Minnesota.— Techn. Notes Lake States Forestry Exptl Stat., N 305, 1948b.
- Rudolf P. O. Variation in Scotch pine.— Paper Michigan Acad. Sci., 34, 1948b.
- Ruprecht F. Symbolae ad hystoriam et geographiam plantarum rossicarum. St — Ptbg., 1846.
- Saatcioglu F. Ein Provenienzversuch mit Kiefern (*P. silvestris* L.) verschiedener Herkunft in der Türkei. Z. Weltforstwirtschaft, 14, 1951.
- Saito Y. On several cases of intermediate pine between Japanese black pine and red pine. (In Japan. with Engl. summary).— Japan. Forestry Soc. Trans., 59, 1951.
- Samson-Himmelstjerna von. Gibt es eine Schütteimunität bei der Kiefer? — Silva, 20, 1932.
- Santamour F. S. New chromosome counts in *Pinus* and *Picea*.— Silvae genetica, 9, 3, 1960.
- Sax K. Meiosis in interspecific pine hybrids.— Forest Sci., 6, 2, 1960.
- Sax K., Sax H. J. Chromosome number and morphology in the conifers.— J. Arnold Arboretum, 14, 1933.
- Saylor L. C. A karyotypic analysis of selected species of *Pinus*.— Silvae genetica, 10, 3, 1961.
- Schelle E. Mitteilungen über Koniferen.— Mitt. Dtsch. dendrol. Ges., 29, 1920.
- Schmidt W. Unsere Kenntnis vom Forstsaatgut. Berlin, 1930.
- Schmidt W. Das Ostwestgefälle der Kiefernrasen.— Intersylva, 1943.
- Schmidt W. Kiefernherkünfte und Einzelstammsaaten auf der Versuchsfläche Kaltenbrunn/ Schwarzwald.— Züchter, 24, 6, 1954.
- Schmidt W. Die Sicherung von Frühdiaagnosen bei langlebigen Gewächsen. — Züchter, 4. Sonderheft, 1957.
- Schmidt W., Stern R. Methodik und Ergebnisse eines Wachstumsvergleichs an vier zwanzigjährigen Kiefernversuchsflächen.— Forstgenet. und Forstpflanzenzücht., 4, 2, 1955.
- Schott P. R. *Pinus sylvestris* L. Die gemeine Kiefer. Beiträge zur Systematik und Provenienzfrage mit besonderer Berücksichtigung des in Deutschland in den Handel kommenden Samens.— Forstwiss. Zbl., 26, 1904.
- Schott P. R. Rassen der gemeinen Kiefer, *Pinus sylvestris* L.— Forstwiss. Zbl., 29, 1907.
- Schott P. R. Rassen der gemeinen Kiefer. — Dtsch. Forstwirtschaft, 16, 1934.
- Schotte G. Tallkottens och tallfröets beskaffenhet skördeåret 1903—1904. — Svenska skogsårdsrens. tidskr., 3, 1905.
- Schotte G. Über die Variation des schwedischen Kiefernzapfens und Kiefersamens. — Naturwiss. Z. Forst- und Landwirtschaft, 4, 1906.
- Schotte G. Tallfröets proveniens. — Norrlands viktigaste skogsodlingsfraga. Nagra norrländska skogsflrungsproblem. I.— Medd. Statens skogsförsöksanst., 20, 1923.
- Schreiner E. J. Report on a reconnaissance of *Pinus sylvestris* in Spain.— Proc. III North-Eastern Forest Tree Improvement Conf., Cornell Univ. August 30—31, 1955. Ithaca, N. Y., 1956.
- Schwerin F. Notizen über Coniferen.— Mitt. Dtsch. dendrol. Ges., 15, 1906.
- Schwerin F. Neue Gehölze. *Pinus sylvestris laevigata*.— Mitt. Dtsch. den drol. Ges., 20, 1911.
- Schütt P. Über Aussichten und erste Massnahmen einer züchterischen Bekämpfung der Kiefernschütte.— Allgem. Forstzeitschrift., 12, 1957a.
- Schütt P. Untersuchungen über Individualunterschiede im Schüttelefall bei *Pinus sylvestris* L.— Silvae genetica, 6, 1957b.
- Schütt P. Bisherige Resultate der Auslese schütteresistenter Kiefern in Nordwestdeutschland.— Silvae genetica, 6, 1957b.
- Schütt P. Züchtung mit Kiefern. T. I. Individualunterschiede und Provenienzversuche.— Mitt. Bundesforschungsanst. Forst- und Holzwirtschaft. Forstgenet. und Forstpflanzenzücht., N 40, Hamburg 1958.
- Schütt P. Züchtung mit Kiefern. T. II Kreuzungen, Resistenzzüchtung und Zytologie.— Mitt. Bundesforschungsanst. Forst- und Holzwirtschaft Forstgenet. und Forstpflanzenzücht., № 42, Hamburg, 1959.
- Schütt P., Hattemer H. H. Die Eignung von Merkmalen des Nadelquerschnitts. für die Kiefern-Bastarddiagnose.— Silvae genetica, 8, 3, 1959.
- Scott S. P. The photoperiodic response and its importance in tree improvement.— 8-me Congr. internat. bot., Sec. 13, Paris, 1954.
- Seitz D. Neue Gehölz — die Plattenkiefer und die Schuppenkiefer. — Mitt. Dtsch. dendrol. Ges., 37, 2, 1926.
- Seitz D. Unsere Edelkiefern. — Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges., 41, 1929; 42, 1930; 43, 1931; 45, 1933; 48, 1936; 51, 1938.
- Seitz W. Edelrasen des Waldes. IV. Unsere Urkiefern, Berlin, 1927.
- Senilis, J. N. Pinaceae. London, 1866.
- Shaw G. R. The genus *Pinus*. Public. Arnold arboretum, 1, 5, Cambridge, 1914.

- Shirasawa H. Investigation of tree seeds in relation to the producing districts of the mother trees and their descent.— Extracts from the Bull. Forestry Exptl Stat. Meguro, Tokyo, 1915.
- Simak M. Über die Samenmorphologie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.).— Medd. Statens skogsforskningsinst., 43, 2, 1953a.
- Simak M. Beziehungen zwischen Samengröße und Samenzahl in verschiedenen grossen Zapfen eines Baumes (*Pinus silvestris* L.).— Medd. Statens skogsforskningsinst., 43, 8, 1953b.
- Simak M. Samengröße und Samengewicht als Qualitätsmerkmale einem Samenprobe.— Medd. Statens skogsforskningsinst., 45, 9, 1955.
- Simak M., Gustafsson Å. X-ray photography and sensitivity in forest tree species.— Proc. 11-th Congr. Internat. Union Forest Res. Organizat., Rome, 1953.
- Simak M., Gustafsson Å. Fröbeskaffenheten hos moderträd och ymper av tall.— Medd. Statens skogsforskningsinst., 44, 2, 1954.
- Sivers M. von. Die forstlichen Verhältnisse der baltischen Provinzen. Riga, 1903.
- Slavin A. D. Conifers in cultivation.— Rept. Conifer Conf., London, 1932.
- Sokolowski S. Prace biometryczne nad rasami sosny zwyczajnej (*Pinus silvestris*) na ziemiach Polski. Polska Acad. Umiejtnosci, Krakow, 1931.
- Sorauer P. Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 3. Aufl., Berlin, 1909.
- Sowerby J. E. English botany. 8 ed., London, 1868.
- Stebbins G. L. Longevity, habitat, and release of genetic variability in the higher plants.— Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 23, 1958.
- Stecki K. Nowa forma sosny pospolitej.— Rozzn. nauk, roln., 41, 1937.
- Steven C. Pines found in the Taurian Caucasus.— Bull. Soc. Imp. natur., Moscou, 1838.
- Steven H. M., Carlisle A. The native pinewoods of Scotland. Edinburgh — London, 1959.
- Stockwell P., Righter F. J. Pinus. The fertile species hybrid between knobcone and Monterey pines. — Madroño, 8, 1946.
- Stoeckeler J. H. Recovery of winter-injured coniferes.— Amer. Nurseryman, 88, 9, 1948.
- Stoeckeler J. H. Preliminary report on results of Italian researches on the races of Scotch pine.— J. Forestry, 48, 1950.
- Strohmeyer G. Über die züchterische Bedeutung des Tausendkorngewichts der Kiefer. I.— Forstarchiv, 14, 9, 1938.
- Suszkab B., Ohba K., Simak M. Über das Wachstum von Kiefern-sämlingen aus röntgenbestrahltem Samen.— Medd. Statens skogsforskningsinst., 49, 9, 1960.
- Sutherland M. Microscopical study of the leaves of the genus Pinus. Trans. N. Z. Inst. 63, 1934.
- Svoboda P. Lesní Dzeviný a jejich porosty. Cast I, Praha, 1953.
- Sylvén N. Material for the study of «race» in forest trees. Some forms of Scots pine found in Sweden.— Medd. Statens skogsforskningsinst., 7, 1910.
- Sylvén N. Den nordsvenska tallen.— Medd. Statens skogsforskningsinst., 13, 9, 1916.
- Trost R. E. Eine Kiefernzapfen-Studie. Dtsch. Forstzeitung, 24, 41, 1926.
- Tscherning. Über *Pinus silvestris* L. f. *baenitzii* von Karlsbad in Bohemia. — Dtsch. bot. Monatsschr., 17, 1899.
- Tubeuf K. Samen, Früchte und Keimlinge der in Deutschland heimischen oder eingeführten forstlichen Kulturpflanzen. Berlin, 1891.
- Turesson G. The genotypical response of the plant species to the habitat.— Hereditas, 3, 1922a.
- Turesson G. The species and the variety as ecological units. — Hereditas, 3, 1922b.
- Turesson G. Rassenökologie und Pflanzengeographie. — Bot. notizer, 3—4, 1936.
- Vanselow K. Ein Kiefernprovenienzversuch im Lehrwald Wildtal des staatlichen Forstamtes Freiburg.— Allgem. Forst- und Jagdzeitung, 114, 1938.
- Vazquez E. G. Silvicultura. 2nd ed. Madrid — Buenos Aires, 1947.
- Veen B. Report of a tour of inspection of International provenance trials with larch, pine and spruce of 1938/39 and 1944/45 and suggestions for future treatment and assessments.— Internat. Union Forest Res. Organizat., Sec. 22, Zürich, 1952.
- Veitch J. Manual of the Coniferae. London. 1900.
- Vidaković M. Investigations on the intermediate type between the Austrian and the Scots Pine.— Silvae genetica, 7, 1958.
- Vincent G., Polnar M. Pokusne Provenienční Plochy s Porovici. «Experimental provenance plots of pine).— Prace vyzkumnych ustravu lesnickych CSR, 3, 1953.
- Wareing P. F. Photoperiodic control of leaf growth and cambial activity in *Pinus silvestris* L.— Nature, 163, 4150, 1949.
- Wareing P. F. Growth studies on woody species. II. The effect of day length on the shoot growth of *Pinus silvestris* after the first  $\times$  year. Physiol. plantarum, 3, 1950.
- Wettstein W. Über Bastarde *Pinus nigra* var. *austriaca*  $\times$  *P. silvestris*.— Z. Pflanzenzücht., 30, 3, 1951.

- Wettstein-Westersheim W., Behrndt G. Über Forstpflanzenzüchtungsversuche.— Züchter, 6, 1934.
- Wettstein-Westersheim W., Grüll H. Das photoperiodische Verhalten von Kiefernherkünften (*Pinus silvestris* L.).— 8-me Congr. internat. bot., Sec. B. Paris, 1954.
- Wibeck E. Tall och gran af sydlig härkomst i Sverige.— Medd. Statens skogsförskanst., 12, 1912.
- Wibeck E. Om tall-och granfrö i Norrland.— Skogen, 6, 1914.
- Wibeck E. Om tallens klimatformer och trädslagets förhållande vid vertikalförtlytning.— Skogen, 15, 1928.
- Wibeck E. Till frågan om sambandet mellan en Orts värmeklimat och hårdigheten hos dess tallvegetation.— Norrl. skogsvårdsförbunds tidskr., 1929.
- Wibeck E. Mera om systemen för beräkning av de svenska tallprovenienserernas inbördes hårdighet.— Norrl. skogsvårdsförbunds tidskr. 1930/1931.
- Wibeck E. An en gång om systemen för beräkning av svenska tall Proveniensers relativa hårdighet.— Norrl. skogsvårdsförbunds tidskr., 1931.
- Wibeck E. Till skogens rasfråga på lokalt Kallorter. Norrl. skogsvårdsförbund tidskr., 1933.
- Widemann E. Die Versuche über den Einfluß der Herkunft des Kiefernnsamens.— Z. Forst- und Jagdwesen, 62, 1930.
- Willkomm. Forstliche Flora von Deutschland und Oesterreich. Leipzig, 1887.
- Wodehouse P. J. Pollen grains. N. Y. and London, 1935.
- Woerlein. Die Phanerogamen- und Gefäß Kryptogamen Flora der Münchener Thalebene.— Ber. Bayer. bot. Ges., 3, 1893.
- Wood R. F. Provenance studies.— Rept. Forestry Res., 1949. London, 1950.
- Wood R. F., Pinchin R. D. Provenance studies. — Rept. Forestry Research, 1950, London, 1951.
- Wright J. W. Cone characteristics and natural crossing in a population of Pine hybrids.— Z. Forstgenet. und Forstpflanzenzücht. 5, 1956.
- Wright J. W., Baldwin H. J. The 1938 International Union Scotch Pine Provenance Test in New Hampshire.— Silvae genetica, 1957.
- Young H. E. Fused needle of species of pine.— Queensland Agric. J., 44, 1935.
- Zederbauer E. Die Farbe des Weissföhrensamens als systematisches Merkmal. Zbl. ges. Forstwesen, 34, 1908.
- Zederbauer E. Versuche über individuelle Auslese bei Waldbäumen. Zbl. ges. Forstwesen, 38, 1912.
- Zobel B. Oleoresin composition as a determinant of pine hybridity.— Bot. Gaz., 113, 1951a.
- Zobel B. The natural hybrid between Coulter and Jeffrey pines.— Evolution, 5, 4, 1951b



# ОГЛАВЛЕНИЕ

|                                                                                                                          |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Введение. . . . .                                                                                                        | 3   |
| Методика исследования. . . . .                                                                                           | 5   |
| Глава первая. Современный ареал сосны обыкновенной и история его развития                                                | 16  |
| Глава вторая. Положение <i>Pinus silvestris</i> L. в системе рода <i>Pinus</i> L. . . . .                                | 24  |
| Глава третья. Изменчивость морфологических и анатомических признаков сосны обыкновенной . . . . .                        | 32  |
| Глава четвертая. Изменчивость некоторых экологических особенностей и физиологических свойств сосны обыкновенной. . . . . | 79  |
| Глава пятая. Обсуждение материала по изменчивости признаков . . . . .                                                    | 100 |
| Глава шестая. Внутривидовая систематика <i>Pinus silvestris</i> L. s. l. . . . .                                         | 103 |
| Внутривидовые подразделения. . . . .                                                                                     | 103 |
| Ключ для определения подвидов. . . . .                                                                                   | 111 |
| Описание подвидов <i>Pinus silvestris</i> L. s. l. . . . .                                                               | 112 |
| I. <i>Pinus silvestris</i> L. subsp. <i>silvestris</i> L. . . . .                                                        | 112 |
| II. <i>Pinus silvestris</i> subsp. <i>L. hamata</i> (Steven) Fomin. . . . .                                              | 131 |
| III. <i>Pinus silvestris</i> L. subsp. <i>lapponica</i> Fries . . . . .                                                  | 137 |
| IV. <i>Pinus silvestris</i> L. subsp. <i>sibirica</i> Ledebour. . . . .                                                  | 141 |
| V. <i>Pinus silvestris</i> L. subsp. <i>kulundensis</i> Sukaczew. . . . .                                                | 143 |
| Глава седьмая. Естественная межвидовая гибридизация <i>Pinus silvestris</i> L.s.l.                                       | 154 |
| Глава восьмая. Селекция сосны обыкновенной . . . . .                                                                     | 158 |
| Заключение. . . . .                                                                                                      | 169 |
| Литература. . . . .                                                                                                      | 175 |

*Леонид Федорович Правдин*

**Сосна обыкновенная**

**Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция**

*Утверждено к печати Лабораторией Лесоведения  
Академии наук СССР*

Ведущий редактор *И. М. Культиасов.*

Редактор издательства *Е. В. Тихомирова*

Художник *А. П. Николаев.*

Технический редактор *О. М. Гуськова*

Сдано в набор 24/III 1964 г. Подписано к печати 13/VII 1964 г.

Печ. л. 12+1 вкл. Усл. печ. л. 16,61 (16,44+0,17). Уч.-изд. л. 17,3 (17,1+0,2) Тираж 1800 экз.

Т-09797. Изд. № 42. Тип. зак. № 397. Темплан 1964 г. № 1062

**ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»**

Издательство «Наука», Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография Издательства «Наука», Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

*Цена 1 руб. 22 коп.*