

На правах рукописи

Галеев Энрик Ирасович

БЕРЕЗНЯКИ ЮЖНОГО УРАЛА
(на примере березы повислой)

06.03.03. - Лесоведение, лесоводство, лесные пожары
и борьба с ними

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата сельскохозяйственных наук

Екатеринбург - 2000

А
Г15
Работа выполнена в Башкирском государственном аграрном университете

Научные руководители:

доктор сельскохозяйственных наук,
Заслуженный лесовод РБ и РФ
профессор А.Ф. ХАЙРЕТДИНОВ;
кандидат сельскохозяйственных наук
профессор В.Ф. КОНОВАЛОВ

Официальные оппоненты:

доктор сельскохозяйственных наук,
профессор И.А. ФРЕЙБЕРГ;
кандидат сельскохозяйственных наук,
доцент Л.А. ЛЫСОВ

Ведущая организация:

Министерство лесного хозяйства и природных
ресурсов Республики Башкортостан

Защита диссертации состоится 16 ноября 2000 г. в 10 часов на
заседании диссертационного совета Д.063.35.01 при Уральской
государственной лесотехнической академии по адресу: 620032, г.
Екатеринбург, Сибирский тракт, 37

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Уральской
государственной лесотехнической академии

Автореферат разослан 13 октября 2000 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета, кандидат
сельскохозяйственных наук, доцент


С.В. Залесов

ОСНОВНОЙ
КЗЕМПЛЯР

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Березы на Южном Урале в пределах Республики Башкортостан являются наиболее распространенными породами, занимая около 1300 тыс. га или 26% от всей площади лесного фонда. Из-за экологической пластичности они произрастают практически на всей территории региона в различных природно-климатических и лесорастительных условиях. Это приводит к сложной иерархической структурированности популяций, без познания которой невозможно приступить к разработке мер по сохранению генофонда и селекционному улучшению берез. Существует ряд неблагоприятных тенденций (снижение устойчивости и производительности, большая доля перестойных насаждений, преобладание порослевого возобновления и т.д.) в березняках региона. Процессы возобновления, формирования, строения и принципы ведения хозяйства в березняках изучены достаточно подробно (Луганский, Лысов, 1991). Детально исследована внутри- и межвидовая изменчивость берез на Среднем и Северном Урале (Махнев, 1986, 1987; Махнев, Мамаев, 1972, 1975). Однако исследования популяционной структуры на Южном Урале проведены крайне недостаточно и носят неполный характер.

Цель и задачи исследований. Цель исследований - характеристика березы повислой на Южном Урале по комплексу лесоводственно-таксационных, морфологических и генетических параметров.

Для ее выполнения поставлены следующие задачи:

- 1) изучить особенности внутривидовой морфологической изменчивости березы повислой на Южном Урале;
- 2) выявить хозяйственно-ценные формы березы повислой на Южном Урале по лесоводственно - таксационным и морфологическим признакам;
- 3) установить уровень внутри- и межпопуляционных различий морфологических форм насаждений березы повислой.

Научная новизна. Выявлены степень изменчивости к рекреационным нагрузкам, установлены связи между таксационными показателями и морфологическими признаками форм березы повислой. Показаны закономерности ее внутривидового разнообразия в различных лесорастительных районах Южного Урала. Охарактеризованы популяционные различия морфологических форм березы повислой.

Практическая ценность. Результаты исследований могут быть использованы при проведении селекционных работ, направленных на повышение продуктивности березы повислой на Южном Урале, а также при разработке мероприятий по сохранению генофонда её популяций.

Личное участие автора заключается в разработке программы и методики исследований, сборе, обработке и анализе экспериментального материала, интерпретации полученных результатов и формулировке выводов.

Апробации и публикации. Основные положения и результаты исследований представлялись и обсуждались на международных ("Проблемы совершенствования лесопользования на современном этапе." - Архангельск, 1996, "Актуальные проблемы лесного комплекса." - Брянск, 2000, "Интеграция фундаментальной науки и высшего лесотехнического образования по проблемам ускоренного воспроизводства, использования и модификации древесины." - Воронеж, 2000), всероссийских ("Проблемы динамической типологии лесов." - Архангельск, 1995, "Интенсификация выращивания лесопосадочного материала." - Йошкар-Ола, 1996, "Биологические науки в высшей школе. Проблемы и решения." - Бирск, 1998) и региональных ("Резервы увеличения производства и повышения качества сельскохозяйственной продукции." - Оренбург, 1994, "Проблемы антропогенной эволюции почв Башкортостана." - Уфа, 1996, "Леса Башкортостана. Современное состояние и перспективы." - Уфа, 1997, "Проблемы агропромышленного комплекса на Южном Урале и Поволжье." - Уфа, 1997, "Современные проблемы учета и рационального использования лесных ресурсов." - Йошкар-Ола, 1998, "Современные проблемы создания молодых ле-

сов в Среднем Поволжье." - Йошкар-Ола, 1999) и на ежегодных научных конференциях профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов Башкирского государственного аграрного университета (1993-2000). По теме диссертации опубликовано 25 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, 4 глав, выводов и рекомендаций, приложений. Основной текст изложен на 128 страницах машинописного текста, содержит 17 рисунков и 52 таблиц. Список литературы включает 205 наименований, в том числе 55 на иностранных языках.

Глава 1. Природно-климатические условия района исследований.

В этой главе рассматриваются особенности климата, геологической структуры, рельефа и лесорастительных условий района исследований. Значительная протяженность региона в меридиальном направлении обуславливает проявление законов широтной, а наличие Южно-Уральского горного массива - вертикальной зональностей.

Береза повислая естественно произрастает во всех природных зонах (степная, лесостепная, горно-лесная), на значительной части территории региона возможно выращивание высокопродуктивных березовых насаждений. В то же время неоднородность лесорастительных условий обусловила необходимость дифференцированного подхода к изучению природных явлений и разработке систем лесоводственных мероприятий. Специфика рельефа Южного Урала, сочетающего типично горную и равнинные части, предопределяет разработку в них комплекса лесохозяйственных мероприятий.

Глава 2. Состояние вопроса.

2.1. Дендролого-лесоводственная характеристика березы повислой.

Рассмотрены отечественные и зарубежные литературные данные о биоэкологических свойствах березы повислой (Гуман, 1928, 1930; Морозов, 1949; Гроздов, 1952; Ткаченко, 1952; Серебряков, 1962; Смирнов, 1964; Кудряшов, 1972; Чуенкова, 1973; Мелехов, 1980; Фрейберг, Бирюкова, 1982; Bellefleur, Villeneuve, 1984; Karkkainen, 1984; Heikurainen, 1985; Mielikainen, 1985; Parviainen, 1985; Лысиков, 1986; Калиниченко, 1988; Застенская, 1990; Казерская, 1990; Денисов, 1979, 1991; Луганский, Лысов, 1991; и др.).

2.2. Внутривидовая изменчивость березы повислой.

Проанализированы результаты изучения закономерностей внутривидовой изменчивости березы повислой, характеризующиеся разнообразием форм по типу коры (Lehonkoski, 1940; Мегалинский, 1950; Vaclav, 1961, 1963; Яблоков, 1962; Walter, 1964; Махнев, 1965; Добринов, Бончев, Минчева, 1971; Николов, и др., 1976, Coyle, Sharik, Feret, 1982; Илиев, 1989; Чубанов, 1969, 1975; Юркевич, 1974; Ермаков, Гоев, 1979; Технеряднов, Данченко, 1969; Данченко, 1970, 1972, 1975; Данченко, Бударагин, 1976; Мамаев, Махнев, 1974; Махнев, Мамаев, 1979; Махнев, 1986, 1987; Коновалов, 1986; Попов, и др., 1977; Ломовских, 1980; Русанович, 1982; Позолотина, 1987; Данченко, 1990; и др.), типов и категорий изменчивости генеративных и вегетативных органов (Махнев, 1969; 1970, 1971, 1975, 1987; Махнев, Мамаев, 1975; и др.). Приведены примеры использования форм в качестве исходного материала для селекционных работ (Анучин, 1932, 1933; Тихомиров, 1941; Алексеев, 1951; Абутков, 1957; Lindquist, 1946, 1947, 1951; Gardiner, 1958; Werner, 1986; Behrndt, 1952; Schrock, Scholz, 1953; Scholz, 1959, 1962, 1963; Schrotter, 1960; Коновалов, 1963, 1965, 1976; и др.). Проанализированы данные об изучении внутривидовой структуры вида с использованием молекулярно-генетических маркеров (Payne & Faibroth-

ers, 1973; Buttner & Fuhring, 1993; Wang, 1996; Шуляковская и Ветчинникова, 1998; и др.).

Глава 3. Объект и методы исследований.

В качестве объектов использовано 23 пробных площадей, расположенных в 19 лесхозах (Авзянский (АВЗ), Зилаирский (ЗИЛ), Калтасинский (КЛТ), Уфимский (УФА), Кушнаренковский (КШН), Дюртюлинский (ДРТ), Учалинский (УЧЛ), Шаранский (ШРН), Стерлитамакский (СТК), Баймакский (БМК), Абзелюловский (АБЗ), Белебеевский (БЛБ), Татышлинский (ТШЛ), Караидельский (КРД), Бурзянский (ГПЗ), Кигинский (КИГ), Куюргазинский (КРЗ), Белорецкий (БЛР), Ашинский (АША) лесхоз Челябинской области) и представляющие 4 лесотаксационных района. При изучении морфологических признаков анализировались деревья на пробных площадях (2100 экземпляров) по диаметру на 1.3 м, высоте, прямизне, степени выраженности и очищаемости ствола от мертвых сучьев.

За основу выделения форм берёзы повислой по строению и окраске коры принята классификация А.С. Бондарева (1954), А.С. Яблокова (1962), А.К. Махнёва (1987). После установления формового состава отбирались модельные деревья и вычислялись их таксационные показатели. Формы также сравнивались по морфологическим признакам габитуальных, вегетативных и генеративных органов. Изучены 17 генеративных органов (длина и толщина сережки (Дсер и Шсер), отношение длины к толщине сережки (Дсер/Шсер), длина и ширина орешка (Дор и Шор), длина и ширина семянки (Дс и Шс), расстояние от основания семянки до её наиболее широкой части (Рм), отношение ширины орешка к его длине (Шор/Дор), отношение ширины орешка к ширине семянки (Шор/Шс), длина чешуйки (Дч), ширина чешуйки (Шч), длина верхней лопасти чешуйки (Дв), ширина боковой лопасти чешуйки (Шб), длина столбика чешуйки (Дст), ширина столбика чешуйки (Шст), отношение ширины чешуйки к её

длине (Дч/Шч)) и 12 вегетативных (длина и ширина листа (Дл и Шл), длина черешка (Дч), расстояние до наиболее широкой части листовой пластинки (Рш), расстояние между второй и третьей жилками ($P_{2из}$), число зубцов (Чз) и жилок на листе (Чж), угол основания (Уо) и вершины листа (Ув), отношение длины черешка к длине листа (Дл/Дч), отношение длины к ширине листа (Дл/Шл), отношение числа жилок к длине листа (Чж/Дл)) признаков.

Для каждого признака находили среднеарифметическое значение и его ошибку ($M \pm m$), коэффициент вариации ($Cv, \%$), показатель точности опыта ($P, \%$) и критерий достоверности (t -Стьюдента). Статистические показатели рассчитывали с использованием пакета программ "Statgraf", «QPRO» и др.. Варьирование признаков оценивалось по шкале уровней изменчивости (Мамаев, 1972, 1975). Изучение корреляций признаков морфологических форм проводилось с применением метода корреляционных плеяд (Терентьев, 1959). Для определения сходства и различия выборок использовался t -критерий Стьюдента. Для сравнения степени различия выборок и форм по совокупности морфологических признаков генеративных и вегетативных органов березы повислой использовался кластерный анализ, который проводился по программе SIN-TAX IV (Podani, 1990), в качестве меры сходства использовалось Евклидово расстояние (Sokal, 1961), дендрограмма строилась по методу "дальнего соседа" (Песенко, 1982).

При анализе генетической изменчивости для разделения изоферментов использовали метод полиакриламидного диск-электрофореза с рН разделяющего геля 8.9 (Davis, 1964; Ornstein, 1964). Для подготовки растительных образцов к электрофоретическим анализам использовалась методика (Янбаев и др., 1997). Гистохимическое окрашивание изоферментов осуществляли с использованием стандартных методик (Корочкин и др., 1977) с небольшими модификациями. Исследовались изоферменты аспартатаминотрансферазы (ААТ, 2.6.1.1), аланинаминопептидазы (ААР, 3.4.11.2), НАДН-дегидрогеназы (NADHDH, 1.6.99.3.). Определение наследования полиморфных ферментов проведено при совмест-

ном анализе их фенотипов у материнских деревьев и потомстве (проростки) от свободного опыления (Gillet, 1991). Для анализа генетической изменчивости использовали компьютерную программу BIOSYS-1 (Swofford & Selander, 1981). Вычислялось среднее число аллелей на локус, наблюдаемая H_o и ожидаемая H_e гетерозиготности, индекс фиксации Райта F . Статистическую значимость гетерогенности аллельных частот определяли с использованием χ^2 и G критериев (Животовский, 1991). Для анализа уровня дифференциации популяций использовали F -статистику Райта (Wright, 1965) и генетическое расстояние Нея D (Nei, 1972).

Глава 4. Внутривидовое разнообразие березы повислой на Южном Урале.

4.1. Лесоводственные, таксационные различия форм в популяциях березы повислой по типу коры.

Во всех изученных нами насаждений преобладают гладкокорая и ромбовиднотрещиноватая формы (53% и 42%, соответственно). Участие продольнотрещиноватой формы выражено намного меньше и, в зависимости от выборки, меняется от 1 до 9%, составляя в среднем 5%. Таким образом, в изученных древостоях березы повислой доминантной выступает гладкокорая форма. Так, средний состав древостоев выражается формулами для Калтасинской (КЛТ) выборки 6Гл3Рт1Пр; Авзянская (АВЗ)-7Гл2Рт1Пр; Зилаирской (ЗИЛ)-6Гл4Рт ед.Пр; Учалинской (УЧЛ)-6Гл4Рт+Пр, лишь у Уфимской выборки по количеству стволов преобладает ромбовиднотрещиноватая форма-6Рт3Гл1Пр. По прямизне ствола наибольшая доля приходится на прямые и слабоискривленные гладкокорой и ромбовиднотрещиноватой форм (59,2% и 48,0%, соответственно). На продольнотрещиноватую форму приходится большая часть средне и сильно искривленных стволов (75,7%). Хорошей очищаемостью ствола от мертвых сучьев выделяются деревья гладкокорой и ромбовиднотрещиноватой

форм (69,8% и 68,2%, соответственно), тогда как у деревьев продольнотрещиноватой формы сохраняется на стволе до половины, а когда и более всех мертвых сучьев (21,1%). Ствол наиболее выражен также у гладкокорой (61,3%) и ромбовиднотрещиноватой (59,3%) форм (табл.1). Различие форм по средней высоте деревьев не выражены ($H_{\text{ср}}=21,6-22,3$ м). По среднему диаметру гладкокорая форма немного уступает по этому признаку двум другим формам ($D_{\text{ср}}=22,6$ см, против $D_{\text{ср}}=25,0-25,2$ см). Таким образом, по трем основным габитуальным признакам худшим качеством ствола обладает продольнотрещиноватая форма.

Таблица 1

Характеристика ствола в выборках березы повислой:
по морфологическим формам

Характеристики ствола	Морфологические формы		
	РТ	ПР	ГЛ
1.Средний диаметр, см	25,2	24,9	22,6
2.Средняя высота, м	22,3	21,5	21,6
3.Представленность в насаждении, %:	42	5	53
а) по прямизне:			
-прямые и слабо искривленные	48,0	24,3	59,2
-средне и сильно искривленные	52,0	75,7	40,8
б) по очищаемости от мертвых сучьев:			
-сучья отсутствуют или их не более 3 шт.	68,2	42,5	69,8
-от 3 шт. и более	25,9	36,4	28,7
-сохранилось более половины всех сучьев	5,9	21,1	1,5
в) по просматриваемости ствола:			
-до вершины или до верхней трети	59,3	42,4	61,3
-в середине	31,0	48,5	23,3
-до нижней трети	9,7	9,1	15,4

Исследования насаждений березы повислой, подверженных различной степени рекреационной дигрессии, показали, что доминантной является гладкокорая форма (8ГЛ2РТ+ПР). По характеристике роста (по Крафту) деревья преимущественно представлены II-III классами роста: гладкокорая форма – 64,8%, ромбовиднотрещиноватая форма – 10,3%, продольнотрещиноватая форма – 2,2%, следовательно, на II-III классы роста приходится 77,3% всех деревьев на

участке, в том числе 50,8% на II класс роста. Остальная часть древостоя распределена следующим образом: в I классе роста 8-22% и IV-IVб классы роста - 3-15% деревьев.

Установлено, что в березняке снытьевом наибольшая изменчивость по линейному росту наблюдается у гладкокорой формы (12,0%), ромбовиднотрещиноватая форма (9,9%), продольнотрещиноватая форма имеет наименьшую вариабельность (6,6%). Аналогичная закономерность отмечается и по радиальному приросту.

В насаждениях березы повислой наиболее устойчивой и менее подверженной рекреационным нагрузкам (при одинаковой степени рекреационной дигрессии- вторая стадия (Тарасов, 1986; Хайретдинов, 1994, и др.) следует считать гладкокорую форму. При этом изменения в составе насаждений березы повислой по типу коры и по характеристике роста относительно, и с возрастом практически не изменяются. Это позволяет вести отбор лучших деревьев по типу коры в раннем возрасте, то есть на гладкокорую и ромбовиднотрещиноватую формы на получение высокотоварной древесины.

4.2. Изменчивость признаков генеративных и вегетативных органов, состава изоферментов различных форм по коре.

Кластерный анализ по параметрам генеративных и вегетативных органов деревьев различных форм показал, что ромбовиднотрещиноватая форма сильно отличается от пары продольнотрещиноватой и гладкокорой форм (рис.1).

Сравнительное изучение генетической изменчивости морфологических форм показало, что у всех трех форм выявлены по три генотипа, по два аллеля в локусе НАДН-дегидрогеназы. У ромбовиднотрещиноватой формы наблюдается большая частота аллеля 1 ($r=0,516$), в то время, как в продольнотрещиноватой и гладкокорой преобладают другие аллели ($r=0,596$ и $r=0,609$, соответственно). Тем не менее, по гетерогенности генотипических и аллельных частот различия между формами статистически недостоверны.

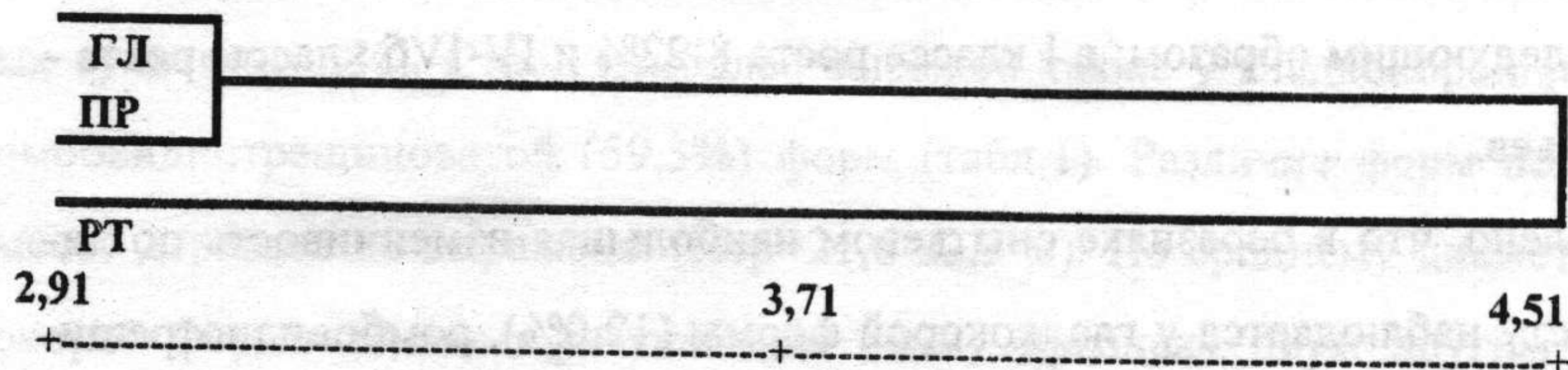


Рис.1 Дендрограмма средневыворочных значений генеративных и вегетативных признаков морфологических форм березы повислой по коре.

По ожидаемой гетерозиготности между выборками различий практически не имеется, по наблюдаемой гетерозиготности выборка с ромбовиднотрещиноватой корой менее гетерозиготна; у нее обнаруживается положительный индекс фиксации Райта. Показатель F_{st} составил всего 1,3%. Эта величина включает в основном различия пар ромбовиднотрещиноватая / гладкокорая ($F_{st} = 0,016$) и ромбовиднотрещиноватая / продольнотрещиноватая ($F_{st} = 0,013$). Величина F_{st} для гладкокорой и продольнотрещиноватой форм равна практически к нулю (близость этих двух форм подтверждается и по морфологическим признакам). Об этой же закономерности свидетельствует и уровень генетических расстояний Нея D , который изменяется от 0,025 до 0,031 для первых двух пар ($D = 0$ для третьей пары) (рис.2).

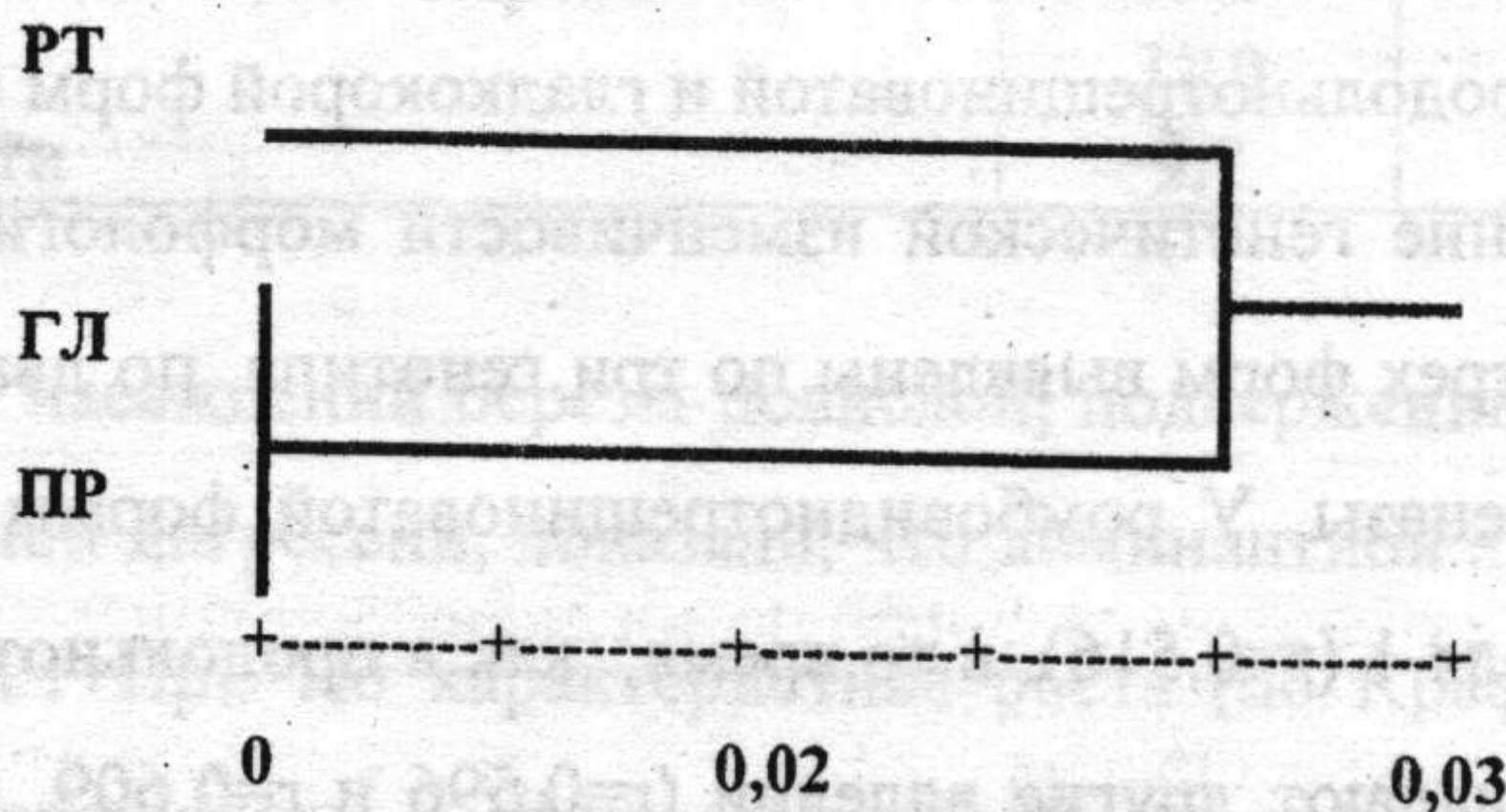


Рис.2 Дендрограмма генетических расстояний Нея между формами березы повислой по типу коры (по локусу NADHdh-1).

В целом же различия трех форм не выходят за пределы субпопуляционного уровня. В пределах насаждения для отдельных биогрупп деревьев F_{st} не превышает 0,018 (Галеев и др., 1998).

4.3 Анализ межпопуляционных различий по морфологическим признакам коры, плодов и листьев.

Кластерный анализ проводился в трех вариантах: по вегетативным параметрам, генеративным, тем и другим одновременно.

Результат анализа сходства выборок по морфологическим параметрам генеративных органов приведен на рис. 3. Выборки разделились на 2 кластера, один из которых объединил предуральские выборки (УФА и КЛТ), а другой - горные выборки (ЗИЛ, АВЗ и УЧЛ). В "горном" типе популяций выборки из среднегорной (АВЗ) и низкогорной части Южного Урала (ЗИЛ) практически не различаются друг от друга. Горно-зауральская выборка (УЧЛ) несколько отдалена от них. Некоторые из использованных нами морфологических признаков при рассмотрении их в отдельности на общем плане подтверждают полученную закономерность. В таблице 2 представлены средние значения параметров

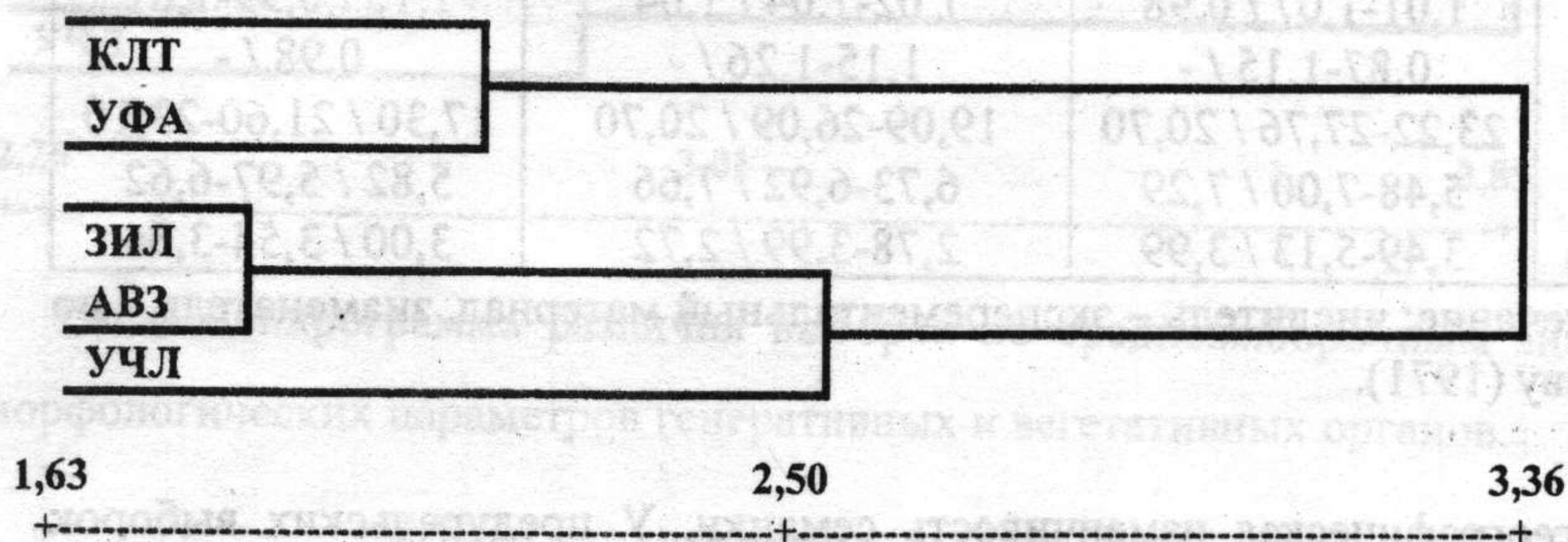


Рис. 3 Дендрограмма различия выборок по средневыворочным значениям морфологических параметров генеративных органов.

изменчивости берез на Среднем Урале (Махнев, 1970, 1971). Наиболее существенно выделяется по Дсер выборка УФА (имеющая более продолговатую фор-

му). У выборок АВЗ и РЕВ (по Махневу, 1971), принадлежащих к горно-уральскому типу популяций, плодовая сережка укорочена.

Таблица 2

Статистические показатели признаков генеративных органов
в популяциях березы повислой на Южном Урале

Признак	Популяции		
	Предуральская	Горно-центральная	Горно-зауральская
До	2,15-2,46 / 1,95	1,95-2,16 / 2,26	1,96 / 1,75-1,86
Шо	0,95-1,00 / 1,16	1,12-1,16 / 1,13	1,06 / 0,91
Дс	3,66-4,28 / 2,63	2,33-2,67 / 2,97	2,56 / 2,10-2,42
Шс	2,70-3,31 / 4,02	3,46-3,64 / 4,26	3,01 / 3,01-3,49
Рм	1,19-1,73 / -	1,60-1,83 / -	1,50 / -
Ис	0,28-0,49 / -	0,69-0,70 / -	0,59 / -
Шо/До	0,42-0,46 / -	0,53-0,60 / -	0,54 / -
Шс/Шо	3,01-3,31 / 3,99	3,04-3,36 / 3,83	2,88 / 3,29-3,87
Дс/До	1,37 / 1,36	1,72-1,80 / 1,32	1,54 / 1,21-1,32
Дч	5,18-5,57 / 4,67	4,16-4,82 / 4,90	3,80 / 3,70-4,12
Шч	4,90-5,53 / 4,78	4,05-4,73 / 4,81	3,32 / 3,67-4,20
Дв	1,53-1,59 / 1,08	0,70-1,16 / 1,18	1,02 / 0,93-0,98
Шб	1,59-1,74 / -	1,44-1,62 / -	1,22 / -
Дст	2,60-2,67 / -	1,96-1,98 / -	1,65 / -
Шст	0,99-1,01 / -	0,99-1,09 / -	0,91 / -
Дч/Шч	1,01-1,07 / 0,98	1,02-1,04 / 1,04	1,15 / 0,99-1,01
Шк/Шо	0,87-1,15 / -	1,15-1,26 / -	0,98 / -
Дср	23,22-27,76 / 20,70	19,09-26,09 / 20,70	17,30 / 21,60-23,10
Шср	5,48-7,00 / 7,29	6,73-6,92 / 7,66	5,82 / 5,97-6,62
Дср/Шср	3,49-5,13 / 3,99	2,78-3,99 / 2,72	3,00 / 3,54-3,64

Примечание: числитель – экспериментальный материал, знаменатель – по А.К. Махневу (1971).

Выявлена географическая изменчивость семянки. У предуральских выборок семянка вытянута по длине, тогда как горные и горно-зауральские выборки имеют несколько приплюснутую по длине форму семянки. Равнинная популяция по отношению к горно-уральским характеризуется большими размерами (имеет вытянутую форму) как сережки, так семянки и чешуйки. Полученные результаты согласуются с исследованиями А.К. Махнева (1987) для Среднего

Урала в том, что размер семян и плодовых чешуй имеет тенденцию к уменьшению в направлении с запада на восток.

Согласно полученным нами результатам, основными диагностическими признаками при выделении популяций можно считать форму семянки, верхнюю лопасть плодовой чешуйки и длину сережки (которая у равнинных популяций более чем в 4 раза превосходит ее ширину).

В целом, различие выборок по вегетативным признакам выражена значительно слабее и в расположение выборок на дендрограмме какие-либо закономерности не выявляются. Отсутствие закономерностей в кластеризации выборок свидетельствует о большем влиянии на вегетативный аппарат "случайных" трудно объясняемых факторов, различного проявления совокупности почвенно-эдафических и климатических факторов, а также особенностей размножения вида. Кластеризация выборок по совокупности морфологических признаков генеративных и вегетативных органов (рис.4) и только по параметрам гене-

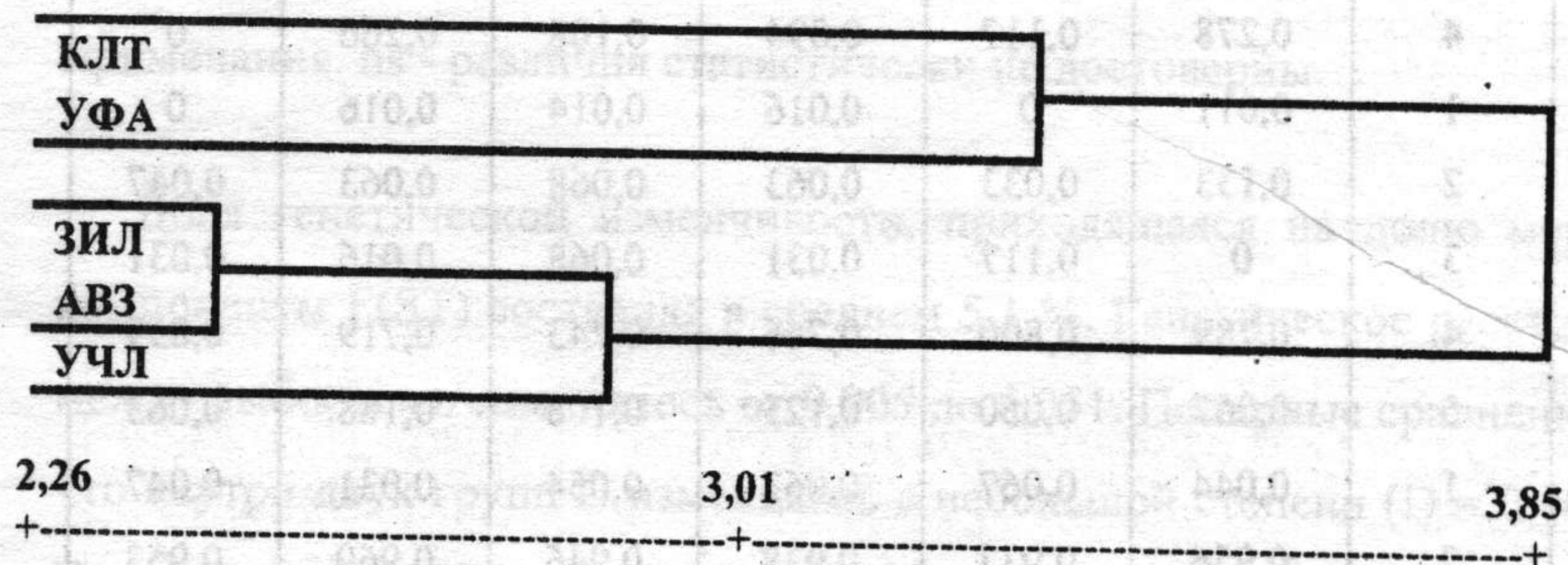


Рис.4 Дендрограмма различия выборок по средневыворочным значениям морфологических параметров генеративных и вегетативных органов.

ративных органов совпадает (рис.3). Следовательно, можно отметить, что наибольший вклад в популяционную дифференциацию березы повислой вносит изменчивость генеративных органов. Возможно, это прежде всего связано с консервативностью генеративного аппарата, его меньшей зависимостью от случайных факторов, способностью точнее отражать генотип.

4.3 Генетическая дифференциация популяций.

Первоначально нами изучены две группы из 6 выборок. Частоты аллелей изученных 6 полиморфных локусов приведены в таблице 3. Достоверная

Таблица 3

Частоты аллелей в выборках березы повислой

Локусы	Аллели	Выборки					
		Горно-уральские			Предуральские		
		УЧЛ	АША	ГПЗ	УФА	КШН	ШРН
Aap-1	1	0,067	0,050	0,094	0,149	0,297	0,188
	2	0,933	0,800	0,828	0,838	0,703	0,797
	3	0	0,083	0,031	0,014	0	0
	4	0	0,067	0,016	0	0	0,016
	5	0	0	0,031	0	0	0
Aap-2	1	0	0	0,016	0	0,063	0,094
	2	0,633	0,767	0,688	0,878	0,672	0,906
	3	0,089	0,117	0,203	0,014	0	0
	4	0,278	0,117	0,094	0,108	0,266	0
Aat-1	1	0,011	0	0,016	0,014	0,016	0
	2	0,133	0,033	0,063	0,068	0,063	0,047
	3	0	0,117	0,031	0,068	0,016	0,031
	4	0,789	0,800	0,766	0,743	0,719	0,859
	5	0,067	0,050	0,125	0,108	0,188	0,063
Aat-2	1	0,044	0,067	0,063	0,054	0,031	0,047
	2	0,956	0,933	0,938	0,946	0,969	0,953
Aat-3	1	0,989	0,950	0,906	0,986	1,000	0,969
	2	0,011	0,050	0,063	0,014	0	0,031
	3	0	0	0,031	0	0	0
NADHdh-1	1	0,433	0,383	0,375	0,595	0,734	0,672
	2	0,567	0,617	0,625	0,405	0,266	0,328

гетерогенность их при использовании G-теста обнаруживаются в 4 из 6 возможных случаях (таблица 4). Три горно-уральские выборки существенно отли-

чались по трем локусам на уровнях значимости $p < 0,01-0,05$, а предуральские лишь по одному локусу, но на очень высоком ($p < 0,001$) уровне.

Таблица 4

Статистическая оценка гетерогенности частот аллелей и генотипов

Локусы	Гетерогенность частот аллелей/генотипов		
	В группах выборок		Между Группами
	Южный Урал	Предуралье	
Aap-1	$p < 0,01$	Ns	$p < 0,001$
Aap-2	$p < 0,05$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
Aat-1	$p < 0,01$	Ns	$p < 0,05$
Aat-2	ns	Ns	Ns
Aat-3	ns	Ns	Ns
NADHdh-1	ns	ns	$p < 0,001$

Примечания. ns - различия статистически не достоверны.

Доля генетической изменчивости, приходящаяся на долю межгрупповой компоненты $F(ST)$ составила в среднем 5,1 %. Генетическое расстояние Нея D между выборками изменялось от 0,005 до 0,051. Парные сравнения показали, что внутри двух групп D изменялось в небольшой степени ($D = 0,006 - 0,021$ в Предуралье и на Южном Урале $D = 0,005 - 0,012$). В то же время между любой парой, выборки которой принадлежат к разным группам, значения D в несколько раз выше (0,017 – 0,051). Построенная на основе генетических расстояний дендрограмма представляет две группы кластеров (рис.5), разделенные на уровне $D = 0,033$. Наибольший вклад в разделение горно-уральских и предуральских выборок на дендрограмме внес локус NADHdh-1. По остальным локусам выборки располагались на дендрограммах хаотично или практически не были разделены.

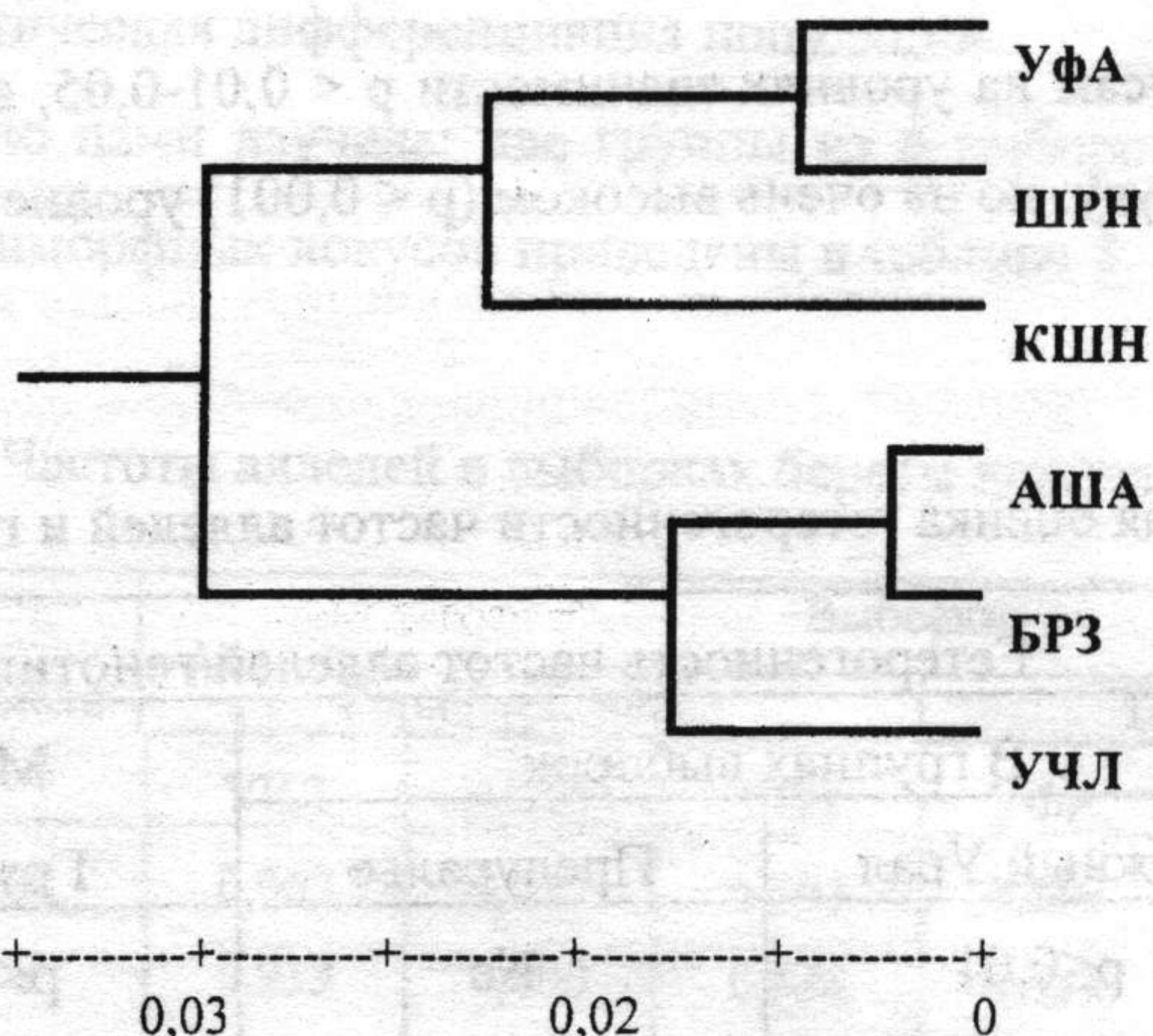


Рис.5. Кластеризация выборок березы повислой.

Попарные генетические расстояния приведены в таблице 5. Сравнение генетической изменчивости имеет тенденцию к увеличению полиморфизма в горных выборках ($A=2,9$, $H_e=0,295$, $H_o=0,298$) по сравнению с предуральскими насаждениями ($A=1,9$, $H_e=0,254$, $H_o=0,263$).

Таблица 5

Генетические расстояния Нея D между выборками березы повислой

Выборки	1	2	3	4	5	6
1. Учалинская	0	0,012	0,010	0,020	0,037	0,038
2. Ашинская		0	0,005	0,017	0,051	0,029
3. Бурзянская			0	0,021	0,051	0,034
4. Уфимская				0	0,018	0,006
5. Кушнаренковская					0	0,021
6. Шаранская						0

Полученный экспериментальный материал подтверждает предложенную А.К. Махневым (Махнев, 1987) схему подразделения березы повислой на Урале на группы популяций. Видимо, изученные нами три предуральские относятся к выделяемой по морфологическим признакам группе камско - уфимско - белебеевских популяций и остальные - к горно-уральской низкогорной группе. В

связи с тем, что по локусу *NADHdh-1* четко разделились на группы горных и равнинных (предуральских) популяций, мы проанализировали по этому локусу дифференциацию большего числа выборок. Увеличение количества пробных площадей до 17 в целом подтвердило распределение березы повислой по генетической структуре на группы равнинных и горных насаждений с практически тем же уровнем межвыборочной дифференциации ($F(ST) = 0,05$). Березняки Предуралья (Уфимская, Шаранская, Кушнаренковская, Белебеевская, Татышлинская, Месягутовская, Стерлибашевская, Дюртюлинская, Кумертауская) образовали собственную, довольно гетерогенную группу кластеров с максимальным уровнем кластеризации $D = 0,031$.

Внутри группы какой-либо закономерности в пространственном распределении пробных площадей не выявлено. Вторая группа выборок включает, за исключением двух насаждений из лесостепной зоны (Татышлинская и Кумертауская пробные площади), все горные березняки (Ашинская, Бурзянская, Учалинская, Зилаирская, Караидельская, Баймакская, Абзелиловская, Узянбашская). Группа разделена на дендрограмме от равнинных березняков на высоком уровне генетического расстояния ($D = 0,093$). Внутри группы дифференциация выражена намного меньше.

Большие различия аллельных и генотипических частот привели к их статистически значимой гетерогенности между насаждениями по локусу *NADHdh-1* на высоком уровне достоверности. В целом, равнинные березняки более дифференцированы, главным образом за счет выделения по частотам аллелей и генотипов Татышлинской и Кумертауской пробных площадей, расположенных на границе равнинной и горно-лесной зон. При исключении этих выборок различия равнинных насаждений становятся статистически недостоверным.

ВЫВОДЫ

1. Гладкокорая и ромбовиднотрещиноватая форма отличаются от продольнотрещиноватой формы по радиальному и линейному росту. Наиболее устойчивой, менее подверженной рекреационным нагрузкам и быстрорастущей следует считать гладкокорую и ромбовиднотрещиноватую формы.

2. По качеству стволов (прямизна, очищаемость и выраженность) ромбовиднотрещиноватые и гладкокорые формы превосходят деревья с продольнотрещиноватой корой.

3. Кластерный анализ признаков генеративных и вегетативных органов и данные электрофоретических экспериментов подтверждают эту же закономерность и показывают, что гладкокорая и продольнотрещиноватая формы отличаются от березы с ромбовиднотрещиноватым типом коры.

4. По генетической структуре и морфологическим признакам вегетативных и генеративных органов березовые насаждения региона разделяются на группы горных и равнинных популяций. Наиболее диагностическим являются морфологические признаки генеративных органов (форма семянки, длина орешка, верхняя лопасть плодовой чешуйки и длина сережки). В пределах групп межвыборочная генетическая дифференциация выражена слабо.

Полученные результаты могут использоваться при разработке мероприятий по промышленному лесовыращиванию гладкокорой и ромбовиднотрещиноватой форм березы повислой, сочетанию её морфологических форм при создании рекреационных лесов и сохранению генофонда популяций.

Список основных научных работ

1. Пути повышения продуктивности березовых лесов Южного Урала //Тезисы докладов 102-й научной конференции профессорско-преподавательского состава, научных сотрудников и аспирантов. - Уфа, 1993. - С.21-22. (в соавторстве с Коноваловым В.Ф., Крестьяновым А.Н.).

2. Оценка устойчивости скорости роста феноформ березы повислой //Тезисы докладов 13-й Региональной научно-практической конференции молодых ученых и специалистов. – Оренбург, 1994.-С. 22-23.(в соавторстве с Коноваловым В.Ф.).
3. Об очищаемости стволов от сучьев в насаждениях березы повислой //Тезисы докладов 13-й Региональной научно-практической конференции молодых ученых и специалистов. – Оренбург, 1994.-С.33.(в соавторстве с Коноваловым В.Ф.).
4. Внутривидовая и качественная структура древостоев основных типов березняков Южного Урала //Проблемы динамической типологии лесов (Тезисы докладов Всероссийского Соповещения).- Архангельск, 1995. - С.38-40. .(в соавторстве с Коноваловым В.Ф.).
5. Изменчивость фермента НАДН-дегидрогеназы в популяциях березы повислой //Интенсификация выращивания лесопосадочного материала(Тезисы Всероссийской научно-практической конференции).- Йошкар-Ола, 1996.- С. 61-63.(в соавторстве с Янбаевым Ю.А., Коноваловым В.Ф.).
6. Внутривидовая изменчивость вегетативных и генеративных органов березы повислой в Башкирском Предуралье //Проблемы совершенствования лесопользования на современном этапе (Тез. докладов междунар. конферен. посвящ. 285-летию со дня рожд. Великого рос. ученого М.В. Ломоносова. - Архангельск, 1996.-Ч.III.- С.115-118.(в соавторстве с Коноваловым В.Ф.)
7. Пути повышения продуктивности березняков Республики Башкортостан. В кн.: Леса Башкортостана: Современное состояние и перспективы. Материалы научно-практической конференции.-Уфа, 1997.- С.145-147. (в соавторстве с Коноваловым В.Ф.)
8. Внутривидовая изменчивость вегетативных органов березы повислой на Южном Урале. Леса Башкортостана: Современное состояние и перспективы. Материалы научно-практической конференции. -Уфа, 1997.-С.137-138.(в соавторстве с Коноваловым В.Ф.).

9. Изменчивость форм березы повислой по качественным признакам ствола //Проблемы агропромышленного комплекса на Южном Урале и Поволжье (Материалы региональной научно-практической конференции молодых учёных и специалистов).- Уфа,1997. - С.154.

10. Внутривидовая структура популяций березы повислой на Южном Урале //Современные проблемы учета и рационального использования лесных ресурсов (Материалы научно-практической конференции).- Йошкар-Ола,1998.- С.80-81.(в соавторстве с Коноваловым В.Ф.).

11. Популяционная изменчивость и ход роста феноформ березы повислой в Предуралье //Современные проблемы учета и рационального использования лесных ресурсов (Материалы научно-практической конференции).-Йошкар-Ола,1998.-С.82-83.(в соавторстве с Коноваловым В.Ф.).

12. Внутривидовая изменчивость березы повислой //Биологические науки в высшей школе. Проблемы и решения(Сб. материалов Всеросс. науч.-практической конф.) – Бирск,1998.-С.229-232.(в соавторстве с Янбаевым Ю.А., Коноваловым В.Ф., Ганеевым Р.М.).

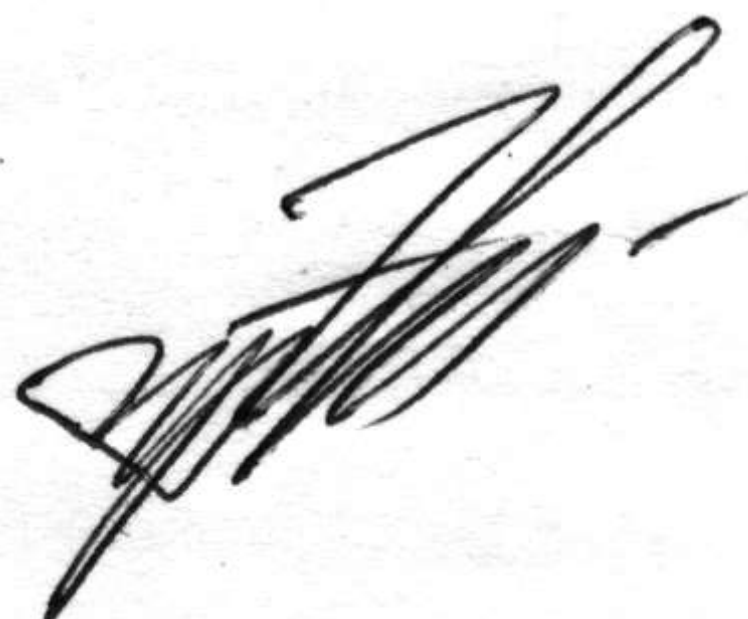
13. Уровень генетических различий форм березы повислой на Южном Урале //Современные проблемы создания молодых лесов в Среднем Поволжье (Материалы региональной науч.-практ. конференции). - Йошкар-Ола,1999. -С.114-116. (в соавторстве с Янбаевым Ю.А., Коноваловым В.Ф., Ганеевым Р.М.).

14. Изменчивость неспецифических эстераз у березы повислой на Южном Урале // Современные проблемы создания молодых лесов в Среднем Поволжье (Материалы региональной науч.-практ. конференции). - Йошкар-Ола,1999. - С.117-118.(в соавторстве с Янбаевым Ю.А., Коноваловым В.Ф., Ганеевым Р.М.)

15. Лесоводственно-биологические особенности фенотипов березы повислой в Республике Башкортостан // Тр. XI съезда Русского географического общества. – Санкт-Петербург,2000, т.8. – С.94-96. (в соавторстве с Коноваловым В.Ф., Магафуровым А.С.).

16. Популяционная изменчивость березы повислой на Южном Урале // Интеграция фундаментальной науки и высш. лесотехн. образования по проблемам ускоренного воспроизводства, использования и модификации древесины: Материалы Международной научно-практической конф.: Воронеж, Воронеж. гос. лесотехн. акад., 2000.- Т.1.- С. 228-232. (в соавторстве с Коноваловым В.Ф., Магафуровым А.С.).

17. Лесоводственно-биологические особенности феноформ березы повислой в Республике Башкортостан // Актуальные проблемы лесного комплекса: Сб. международной науч.-техн. конф.: Брянск, БГИТА, 2000.- Вып.1.- С.53-54. (в соавторстве с Коноваловым В.Ф., Магафуровым А.С.).



Изд. лицензия № 0261 от 10.04.1998 г

Подписано в печать 11.10.2000г.

Усл. печ. л. 1. Печать офсетная. Тираж 100. Заказ №

Издательство Башкирского государственного аграрного университета
450001, г. Уфа, ул. 50 лет Октября, 34