

Оценка морфологического разнообразия и репродуктивного потенциала карликовых сосен в Ширинской лесостепи

И. В. ТИХОНОВА

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок
E-mail: selection@ksc.krasn.ru

АННОТАЦИЯ

Сравниваются карликовые и типичные деревья популяции *Pinus silvestris* L. в Ширинской лесостепи по изменчивости вегетативных и генеративных органов, количественным и качественным характеристикам плодоношения. Особое внимание уделено изучению корреляционной структуры признаков в сравниваемых выборках. Установлено, что карликовые сосны характеризуются большой изменчивостью размерных и качественных характеристик. Несмотря на низкий репродуктивный потенциал карликовых растений, некоторые особи отличаются регулярным и обильным плодоношением. Они характеризуются большей коррелированностью признаков и стремлением к двудомности.

Ключевые слова: карликовость роста, адаптация, морфологическая изменчивость, плодоношение.

Появление в природных популяциях среди древесных форм карликовых растений – одно из наиболее интересных проявлений механизма повышения внутривидового разнообразия, приуроченное, как правило, к крайне неблагоприятным для видов условиям произрастания. И хотя формообразующая роль экстремальных экологических условий распространяется на природу в целом, анализ литературы показывает, что это явление наиболее характерно для видов, отличающихся высоким полиморфизмом и широким ареалом распространения. Описания карликовых растений приводятся для таких семейств, как Pinaceae, Rosaceae, Betulaceae, Salicaceae, Cupressaceae, Ericaceae и др. [1–8]. Один из таких видов семейства Pinaceae – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Карликовые сосны встречаются в остепненных борах Тувы и Забайкалья [9, 10], Казахстана [11] и Алтая [12], на болотах [13, 14] и в горах [2].

Интерес к ним не ослабевает в связи с высокой декоративностью низкорослых форм и

их неприхотливостью. Изучение изменчивости карликовых растений и их репродуктивных характеристик имеет большое практическое и теоретическое значение не только в связи с экологической, но и с наследственной обусловленностью карликовости роста [11, 15, 16]. В частности, оно позволяет оценить нижний предел реакции вида на пограничные условия среды и способы адаптации сосны к крайне засушливым условиям произрастания, что особенно актуально сегодня из-за изменений климата и прогнозируемой аридизации климата в южных районах страны [17].

Цель настоящего исследования – изучение морфологических характеристик вегетативных и генеративных органов низкорослых сосен и их репродуктивных характеристик в одной из популяций вида, произрастающей в крайне засушливых условиях Ширинской лесостепи на бедных каменистых почвах. Для ее решения были поставлены следующие задачи: провести наблюдения за ростом и состоянием карликовых деревьев; оценить их пыльцевую и семенную продуктивность; изучить морфологическое разнообразие карли-

ков по размерам хвои, размерам и окраске пыльников, шишек и семян и оценить селективную значимость некоторых морфогенетических признаков сосны для адаптации деревьев к засушливым условиям.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Карликовые формы сосны обыкновенной обнаружены в Хакасии в одной небольшой изолированной популяции на скалах. Согласно агроклиматическому справочнику [18], условия Ширинской лесостепи прохладные, засушливые, с вегетационным периодом 150 дней, суммой температур $>10\text{ }^{\circ}\text{C}$ – 1600°. Район исследования характеризуется высокой континентальностью климата. Средняя сумма осадков за год составляет 255 мм, с колебаниями от 116 мм в 1945 г. до 389 мм в 1972 г. Среднемесячная температура воздуха равна $0,7\text{ }^{\circ}\text{C}$, с колебаниями от $-1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ в 1947 г. до $3,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ в 1978 г. Сосна в этом районе занимает менее 1% от общей площади лесов. Сосна в ширинской популяции растет по IV–V классам бонитета. Состав древостоя 7С2Б1Л, возраст – до 240 лет. Пробные площади заложены в сосняке лишайниковом остепненном. Густота типичных насаждений – от 400 до 1900 деревьев (в среднем 800 шт.) на 1 га. Карликовые деревья растут на скальных выступах свободно, с густотой 50–120 шт./га. Рядом с ними встречаются и высокорослые деревья.

Карликовыми, основываясь на описаниях А. И. Ирошникова [9] и В. В. Шульги [11], считали деревья, высота которых не превышает 0,5 от популяционного среднего соответствующего класса возраста. Возраст деревьев определяли с помощью возрастного бурава. У всех деревьев измеряли размеры ствола и кроны, однолетних побегов и хвои, окраску, размеры и форму шишек, пыльцы и семян. Всего учтено 24 морфологических признака вегетативных и генеративных органов у 47 карликовых и 60 типичных деревьев: высота (1) и диаметр (2) ствола; диаметр (3) и протяженность (4) кроны; длина однолетнего побега (5); длина хвои (6); длина (7) и ширина (8) шишек, окраска шишек (9), соотношение числа чешуй с плоской, бугорчатой и крючковатой формой апофиза щитка в шишках (10); длина пыльников (11), окраска пыльников (12); ширина (13) и высо-

та (14) пыльцевых зерен, ширина воздушных мешков пыльцы (15), жизнеспособность пыльцы (16); окраска семян (17), окраска семенных крылышек (18), длина (19), ширина (20) и толщина (21) семян, длина (22) и ширина (23) семенных крылышек, качество семян (24).

Исследования проводили в 2001–2006 гг. Образцы отбирали у карликов со всей кроны, у остальных деревьев – в средней части кроны по 20–100 шт. шишек, 20–30 микростробилов, 50 пар хвоинок с однолетних побегов. Полнозернистость семян определяли рентгенографическим методом [19], жизнеспособность пыльцы – проращиванием в чашках Петри при комнатной температуре в 15 % растворе сахарозы [20].

Абсолютные морфометрические показатели служили базой для индексных оценок, на основании которых исследовали формовое разнообразие деревьев в популяции. Рассчитывали индекс формы шишек, индекс формы семян и семенных крылышек по отношению их ширины к длине, а также отношение длины семени к длине крылышка. В качестве генетических признаков-фенов служили окраска шишек, пыльников и семян, перечисленные выше индексы формы шишек, семян и семенных крылышек, форма апофиза щитка семенных чешуй [2, 21]. В работе с данными использовали корреляционный и кластерный анализы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде чем перейти к изложению результатов, отметим, что признак карликовости роста у сосны не всегда является наследуемым, в том числе достаточным критерием для выделения самостоятельного таксона в ранге вида, подвида или разновидности. В литературе имеется немало примеров, когда сосны с подобными нашим карликам характеристиками выделяли в ряд разновидностей *Pinus sylvestris* L., таких как *P. s. subsp. kulundensis* Sukaczew var. *globosa*; *P. s. subsp. hamata* (Steven) Fomin var. *kochiana* и var. *subalpina* Fomin; *P. s. var. nana* Carriere, *P. s. var. pumila* и др. [2]. Известны примеры восстановления нормального роста растений при перенесении их в более благоприятные условия произрастания [22]. А. Farjon [23], опираясь на методы биохимической генетики,

относит карликовые наряду с обычными формами сосны обыкновенной к двум разновидностям: *var. hamata* Steven (сюда он включает описанные ранее *P. s. subsp. hamata* (Steven) Fomin *var. kochiana*, *P. montana* Hoffm. *var. caucasica* Medw. и др.) и *var. sylvestris* L. (в том числе *P. s. var. nana* Pall., *P. mugo* Jacq., *P. montana* Hoffm.). Примером, когда низкорослость деревьев можно считать одним из диагностических признаков вида, является сосна горная – *Pinus mugo* Turra. Причем два близкородственных вида *P. mugo* и *P. sylvestris* при совместном произрастании способны к естественной гибридизации [2, 24], что подтверждают и опыты по их искусственному скрещиванию [25, 26].

Ширинские карлики не образуют самостоятельной территориально обособленной популяции, встречаются только на ограниченной площади среди типичных древесных форм вида и составляют доли процента от общего числа деревьев в популяции. Преобладание карликовых сосен на бедных, сухих и ветреных участках свидетельствует об их более высокой выносливости. Учитывая это, а также то, что у сосны обыкновенной на всем ее обширном ареале при движении с севера на юг наблюдается клинальная изменчивость ряда адаптивных признаков [2], в том числе и тех, что используются в качестве генетических маркеров, можно ожидать разного распределения этих признаков в выборках низко- и высокорослых сосен.

Надо сказать, что в популяциях *P. sylvestris* встречаются разные по окраске и форме генеративных органов морфы, при этом межпопуляционные различия наблюдаются, как правило, по соотношению частот выделенных морф [21]. Выборка карликовых сосен в исследуемой популяции представлена разными по окраске пыльников и шишек формами во всем характерном для популяции (и для вида в целом) спектре: от карминово-красных до желто-зеленых пыльников и от песочных и серо-зеленых до темно-коричневых шишек (рис. 1). Обнаружено, что шишки карликовых сосен, как и типичных деревьев, содержат плоские, бугорчатые и крючковатые формы апофиза щитка семенных чешуй. У них также преобладают формы с бугорчатым апофизом щитка. Однако в отличие от типичных деревьев среди них нам не встретились

ни одного с исключительно плоскими по форме щитка шишками, что отмечено для типичных сосен. Это может иметь приспособительное значение и проявляться в изменении сроков вылета семян.

Кроме того, карлики отличаются более высоким диапазоном изменчивости формы семян, но меньшими пределами индивидуального варьирования формы семенных крылышек и шишек. Достоверные ($P < 0,05-0,01$) различия между сравниваемыми выборками обнаружены по характеристикам распределения деревьев (экссессу и асимметрии) по индексам формы шишек и семян, по окраске шишек и окраске семенных крылышек. Различия по средним значениям признаков не существенны. Меньшее разнообразие карликов по окраске и форме шишек и по форме крылышек по сравнению с нормой может свидетельствовать об ограниченном числе родительских генотипов, дающих низкорослое потомство, а также о возможном влиянии естественного отбора и ограниченном числе генотипов, способных выжить в данных условиях.

Карликовые особи достоверно отличаются от типичных деревьев по всем размерным признакам ствола и кроны (табл. 1). Они характеризуются большей изменчивостью по диаметру и форме кроны (овальной, шаро-, зонтиковидной, комбинированной), более короткой хвоей и меньшими приростами годичных побегов, у них мельче микростробилы и шишки. Однако встречаются деревья со средними для популяции значениями длины хвои и генеративных органов.

В связи с имеющимися в литературе данными о довольно постоянном соотношении нормы и карликов в семенном потомстве карликовых деревьев [11], подтверждающими возможность наследования признака низкорослости потомством, мы в течение шести лет наблюдали степень участия карликовых особей в репродуктивном процессе. Несмотря на небольшие размеры шишек у карликов, в них содержится не меньше, чем в контроле, число семян весьма высокого качества (рис. 2). Однако худшие условия для роста и репродукции карликовых деревьев в первую очередь сказываются на качественных характеристиках пыльцы (снижении жизнеспособности и размеров пыльцевых трубок в отдельные годы) и количественных показателях

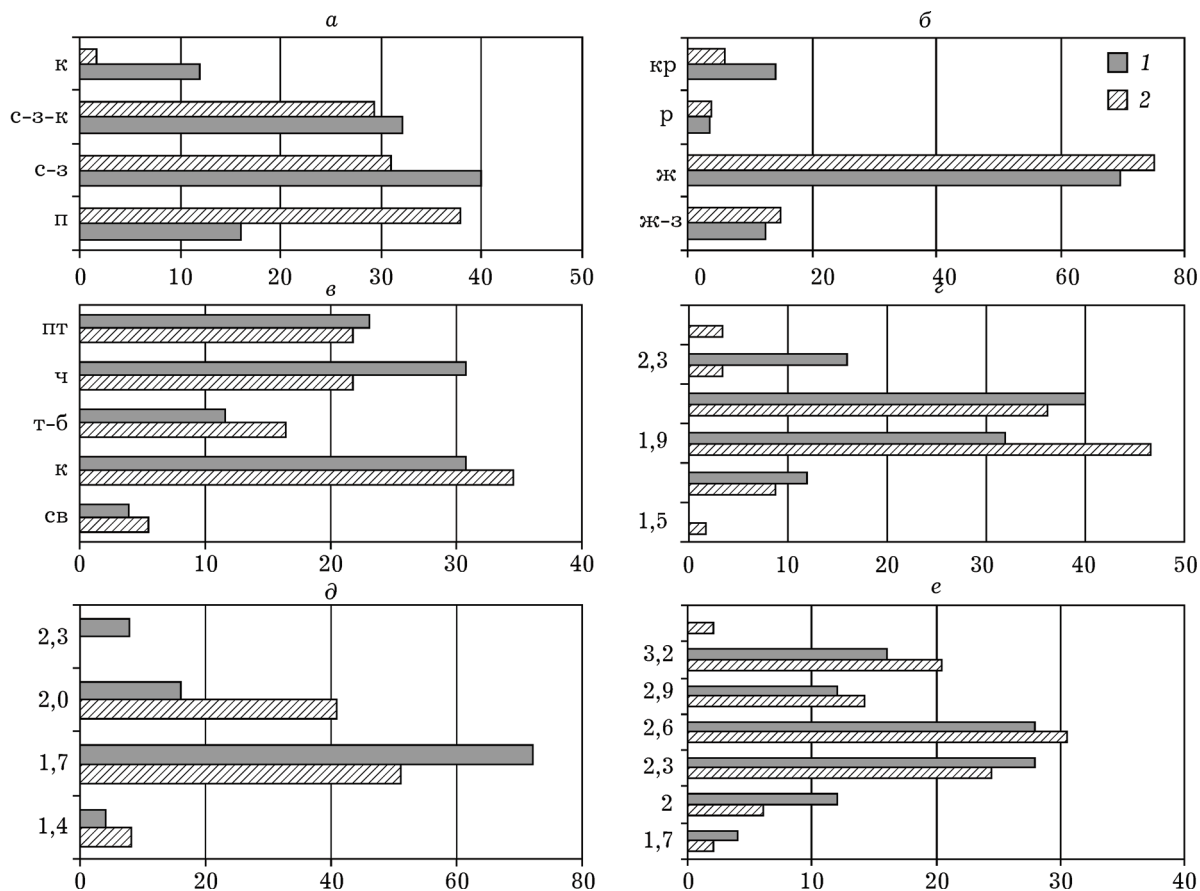


Рис. 1. Соотношение числа карликовых (1) и типичных (2) деревьев (%), различающихся по окраске шишек (а), пыльников (б) и семян (в): п – песочные, с-з – серо-зеленые, с-з-к – серо-зеленые с коричневым верхом, к – коричневые; кр – карминово-красные, р – розовые, ж – желтые, ж-з – желто-зеленые; ч – черные, т-б – темно-бурые, пт – пятнистые, св – светлые; по индексу шишек (г), семян (д) и семенных крыльшек (е)

плодоношения – слабого и более редкого по сравнению с нормой. В целом карлики характеризуются более высокой индивидуальной и временной изменчивостью количественных характеристик урожая, особенно пыльцы. Выборка в этом отношении неоднородна: у

девяти деревьев обилие, качество и частота урожаев за годы наблюдений совпадают с обычными соснами. У остальных особей генеративные побеги появляются гораздо реже: весной 2005 г. из почек, заложенных в 2004 г. (год максимального прироста побегов), на

Т а б л и ц а 1

Морфологическая характеристика деревьев сосны обыкновенной

Признак	Норма		Карлики	
	$X_{cp} \pm m$	Lim	$X_{cp} \pm m$	Lim
Высота ствола, м	8,3±0,27	4,0–13,2	2,0±0,22	0,4–5,6
Диаметр ствола, см	27,2±1,31	10,0–58,0	7,0±0,88	1,7–27,0
Диаметр кроны, м	5,1±0,18	2,8–8,9	1,4±0,16	0,3–5,4
Длина побега, мм*	32,0±3,07	21,0–47,0	16,8±2,85	3,0–36,5
Длина хвои, мм	53,2±1,33	34,1–69,5	34,5±1,32	21,8–56,7

П р и м е ч а н и е. Различия достоверны при $P < 0,05$. $X_{cp} \pm m$ – среднее значение ± ошибка; Lim – пределы варьирования.

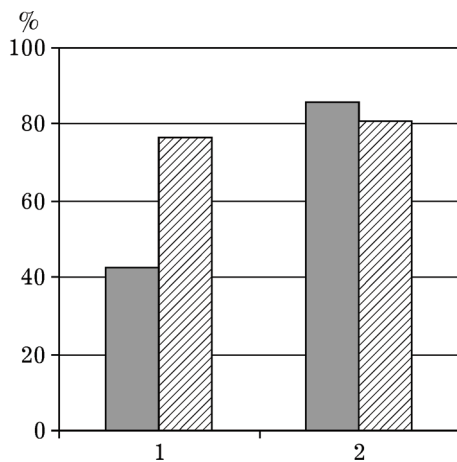


Рис. 2. Жизнеспособность пыльцы (1) и полнозернистость семян (2) у карликовых и типичных сосен в среднем за 2004–2006 гг.

этих соснах появилось от 1 до 26 микростробилов и от 1 до 17 шишек. Эти деревья показывают большую индивидуальную и временную изменчивость качества пыльцы и семян. Встречаются экземпляры (их 6 шт. в выборке), развитие у которых пока идет по вегетативному типу. Одному из них 137 лет. Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о гораздо меньшем участии карликов в воспроизводстве популяции и значительных различиях между ними по репродуктивным характеристикам.

Чтобы оценить, какое место занимают карликовые особи в генетической структуре популяции, использовали кластерный анализ данных с предварительным нормированием значений по формуле: $x_k = (x_i - x_{\min}) / (x_{\max} - x_{\min})$. Мерой сходства послужило Евклидово расстояние (E_{ij}). Обе выборки были объединены. Деревья, не имевшие шишек и пыльников все годы наблюдений, исключены. Для классификации использовали следующие признаки: индексы шишек, семян и семенных крылышек, окраска пыльников, шишек и семян.

Анализ показывает, что при $E_{ij} = 0,76-0,94$ выделяются несколько редких форм, а затем при $E_{ij} = 0,37-0,64$ несколько соподчиненных кластеров (рис. 3). Примечательно, что карликовые деревья входят в состав всех больших и малых кластеров наряду с типичными деревьями. Их участие в выделенных группах варьирует от 1–3 до 7–10 особей. Однако у репродуктивно активных низкорослых деревьев разнообразие форм сильно

ограничено. Среди них имеются только одно краснопыльничковое дерево и одно дерево с шишками узкоконусовидной формы (остальные конусовидные), все деревья несут более широкие семена (с индексами от 1,43 до 1,64) темно-бурого и черного цвета с крылышками кофейного оттенка. Эти признаки могут оказаться полезными в работах по селекции наиболее устойчивых морфофизиологических форм вида. Например, известно, что период прорастания темных семян продолжительнее, чем светлых [27], а более округлая форма семян способствует сокращению потерь влаги на испарение за счет изменения поверхностно-объемного отношения. И то и другое важно в условиях недостатка влаги в почве.

По мнению некоторых авторов [28, 29], приспособления к условиям роста в пределах вида осуществляются в первую очередь за счет системных адаптаций – более лабильных по сравнению с изменениями биохимии и анатомии клеток и тканей. Это подтверждают многочисленные примеры изменения корреляционной структуры признаков популяций, находящихся в условиях стресса [30–34]. Поэтому большое внимание нами уделено признакам-корреляциям как наиболее чутким индикаторам взаимодействия вида со средой.

Обнаружено, что признаки в группе карликовых сосен скоррелированы сильнее, чем у обычных деревьев (табл. 2). Для них характерны довольно тесные связи между размерами вегетативных органов, с одной стороны, и качеством пыльцы и семян – с другой ($R_x = 0,60-0,77$). Подобная закономерность отмечена ранее для сосны в ответ на воздействие сильного стресса [35]. Типичные деревья образуют три независимые корреляционные плеяды по группам вегетативных и генеративных признаков: габитуальных; признаков хвои; признаков шишек, семян и пыльцы. Карликовые сосны отличаются наличием связи высоты дерева с полнозернистостью семян и жизнеспособностью пыльцы, с размерами и массой хвои. А так как последние два признака коррелированы у них со всеми метрическими и качественными признаками генеративных органов, то ростовые характеристики деревьев как прямо, так и опосредованно влияют на качество пыльцы и семян. С высотой у карликов коррелированы также форма шишек ($R_x = 0,51$) и форма семян ($R_x = 0,62-0,78$).

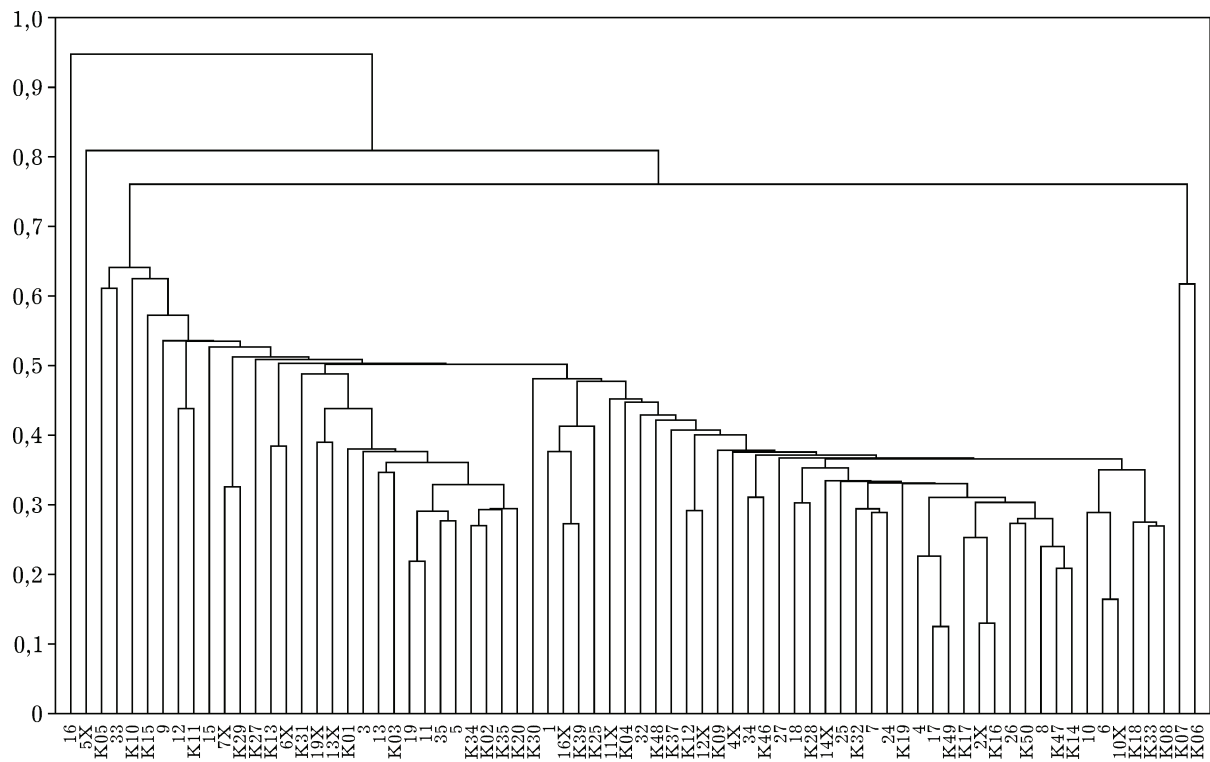


Рис. 3. Дендрограмма сходства деревьев ширинской популяции по формовому разнообразию генеративных органов. По оси ординат – Евклидово расстояние (E_{ij}), по оси абсцисс – номера деревьев

Т а б л и ц а 2

Число и сила корреляционных связей между признаками у карликовых и типичных сосен в ширинской популяции

Выборка	Число связей			
	$Rx > 0,7$	$Rx = 0,5-0,69$	Всего	Rm
Норма	17	22	39	0,173
Карлики	29	43	72	0,278

П р и м е ч а н и е. Rx – коэффициент корреляции, Rm – коэффициент детерминации (по [34]).

Интересно, что у карликов, по данным 2004 г., прослеживается высокая отрицательная связь между качеством пыльцы и качеством семян в кроне дерева ($Rx = -0,87$), между качеством пыльцы и числом семян в шишке ($Rx = -0,99$). Это указывает на проявление двудомности, ярче выраженное у карликовых сосен, поскольку для типичных деревьев оно обнаружено только с помощью многофакторного анализа [36], корреляционный анализ подобного разделения мужской и женской репродукции в кроне типичных деревьев не выявил.

Таким образом, карлики, представляющие самостоятельную экологическую группу, при-

уроченную к выходу скальных пород, и отличающиеся большей коррелированностью всех систем органов жизнедеятельности, по признакам генетического полиморфизма входят в состав разных морфологических групп наряду с типичными особями вида. Однако особи с высокими репродуктивными характеристиками представлены небольшим числом форм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Внутри популяции карликовые особи образуют своеобразную морфологическую группу, приспособившуюся к росту на крайне ограниченном по условиям почвенного пита-

ния и влаги каменистом и ветреном участке. Нельзя сказать, что все они короткохвойны и мелкошишечны, что иногда отмечают в литературе; эта группа очень изменчива по указанным признакам, некоторые особи не отличаются от нормы. Карликовые сосны характеризуются высоким полиморфизмом по форме и окраске генеративных органов, они широко представлены по всему характерному для популяции спектру значений признаков.

Однако имеется ряд особенностей, отличающих их от типичных деревьев популяции. В первую очередь это высокая коррелированность признаков вообще и коррелированность между собой вегетативных и генеративных органов, а также корреляции высоты дерева с качеством пыльцы и семян. Для них отмечено максимальное за 10-летний период исследований проявление двудомности в островных борах Средней Сибири, вплоть до функциональной связи, что накладывает определенные ограничения инбридинга в пользу перекрестного опыления. Кроме того, различия в распределении некоторых морфогенетических параметров у высоко- и низкорослых сосен, высокие значения эксцесса, а также малое формовое разнообразие наиболее активных участников репродуктивного процесса из числа карликовых деревьев свидетельствуют о функциональной значимости данных признаков в адаптации вида к экстремальным условиям произрастания и, возможно, о небольшом числе родительских генотипов, дающих карликовое потомство.

Несмотря на то что в целом вклад карликовых сосен в воспроизводство популяции невелик, он вполне соотносится с небольшой площадью, которую занимают скалы на данной территории. Их кажущаяся незначительная роль в современных условиях роста сосновых древостоев может существенно возрасти в периоды изменения климата.

Так как с высотой ствола у карликов связаны также формы шишек и семян, т. е. устойчивые генотипические характеристики, данный признак становится ключевым в изучении их половой репродукции и характеристики генотипа. Высокая сопряженность ростовых, габитуальных и репродуктивных характеристик у карликовых сосен, динамика роста и плодоношения служат не только доказательством ограниченности ресурсов для

прироста биомассы ствола и кроны деревьев, следовательно, и напряженности экологических условий для роста, но и признаками высокой чувствительности всех систем органов дерева к этим условиям. Учитывая низкую требовательность карликовых растений к почвам, тепло- и влагообеспечению, можно заключить, что высокая чувствительность и наличие тесных взаимосвязей составных частей повышают устойчивость организма в целом к воздействию неблагоприятных факторов, что и является основной стратегией роста, развития и выживания карликовых сосен в данных условиях. Поскольку высота дерева отражает качество лесорастительных условий (бонитет), отмеченные корреляции свидетельствуют о высокой комплементарности экологических ниш и приуроченных к ним (выживших) генотипов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ №11-04-98008-р_Сибирь-а и №11-04-92226-Монг_а.

ЛИТЕРАТУРА

1. Правдин Л. Ф. Ива и ее культура и использование. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 167 с.
2. Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 189 с.
3. Крылов Г. В. Леса Сибири и Дальнего Востока. Л.: Гослесбуиздат, 1960. 152 с.
4. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. школа, 1962. 374 с.
5. Манько Ю. И. Пихтово-еловые леса Северного Сихотэ-Алиня. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1967. 244 с.
6. Дубовик О. Н. Карликовые шиповники и их происхождение // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 38, № 5. С. 135–142.
7. Моложников В. Н. Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. М.: Наука, 1975. 203 с.
8. Шемберг М. А. Береза каменная. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 174 с.
9. Ирошников А. И. О генотипическом составе популяций сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала // Селекция хвойных пород Сибири. Красноярск: ИЛиД, 1978. С. 76–85.
10. Сунцов А. В. Формовое разнообразие сосны обыкновенной в Центральной Туве // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. Красноярск: ИЛиД, 1984. С. 124–132.
11. Шульга В. В. О карликовой форме сосны и “ведьминой метле” // Лесоведение. 1979. № 3. С. 82–86.
12. Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. История изучения, типы лесов, районирование, пути использования и улучшения. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 255 с.
13. Сукачев В. Н. О болотной сосне // Лесной журн. 1905. № 3. С. 354–372.
14. Кобранов Н. П. Из области лесного семеноведения. Влияние величины и веса шишек на качество и ко-

- личество семян у горной сосны // Отт. из Лесного журнала. 1910. 25 с.
15. Кулаева О. Н. Карликовые мутанты и их роль в «зеленой революции» // Соросовский образоват. журн. 2000. Т. 6, № 8. С. 18–23.
 16. Ирошников А. И. Исследования потомств лесных древесных растений: состояние и перспективы // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Тула: ТГУ, 2001. С. 44–47.
 17. Кашкаров Е. П., Поморцев О. А. Глобальное потепление климата: ритмическая основа прогноза и ее практическое значение в охране лесов Северного полушария // Хвойные бореальной зоны. 2007. № 2–3. С. 207–216.
 18. Агроклиматические ресурсы Красноярского края и Тувинской АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 210 с.
 19. Щербак М. А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. Красноярск: ИЛИД, 1965. 35 с.
 20. Поддубная-Арнольди В. А. Цитозембриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М.: Наука, 1976. 508 с.
 21. Видякин А. И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке европейской части России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ, 2004. 48 с.
 22. Синская Е. Н. Динамика вида. М.; Л.: Сельхозгиз, 1948. 525 с.
 23. Farjon A. Conifers. Kew: Royal Botanic Gardens, 2001. 309 p.
 24. Christensen K. I. Taxonomic revision of the *Pinus mugo* complex and *P. rhaetica* (*P. mugo* × *P. sylvestris*) (Pinaceae) // Nordic. J. Bot. 1987. N 7. P. 383–408.
 25. Johnson L. F. V. A descriptive list of natural and interspecific hybrids in North American forest tree genera // Canad. J. For. Res. 1939. N 17. P. 411–444.
 26. Bobowicz M. A., Stephan B. R., Prus-Glowacki W. Genetic variation of hybrids from controlled crosses between *Pinus montana* var. *rostrata* and *Pinus sylvestris* in morphological needle traits // Appl. Genet. 2001. Vol. 42, N 4. P. 449–466.
 27. Абатурова М. П. и др. Особенности формирования популяций сосны обыкновенной. М.: Наука, 1984. 126 с.
 28. Ушаков Б. П. О лабильных и стабильных признаках вида // Вестник ЛГУ. Сер. биол. 1957. Т. 21, № 4. С. 153–154.
 29. Ефимов В. К., Галактионов Ю. К., Галактионова Н. С. О связи величин коэффициентов корреляции и вариации с абсолютными значениями признаков // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38, № 1. С. 24–26.
 30. Munch E. Investigation of the hormony of tree shape // Jahrb. wiss. Bot. 1938. Vol. 86, N 4. P. 581–673.
 31. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса // Избр. труды. М.: Наука, 1983. 360 с.
 32. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Учебн. пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.
 33. Старова Н. В. Генетическое разнообразие, адаптивность и надежность популяционных систем хвойных // Тез. докл. конф. “Биологическое разнообразие лесных экосистем”. М., 1995. С. 112.
 34. Ростова Н. С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. Популяции видов *Leucanthemum* (Asteraceae) в природе и в условиях культивирования // Ботан. журн. 2000. № 1. С. 46–54.
 35. Тихонова И. В. Признаки пыльцы *Pinus sylvestris* L. как индикатор состояния деревьев в условиях сухой степи // Лесоведение. 2005. № 1. С. 63–69.
 36. Тихонова И. В., Шемберг М. А. Сопряженная изменчивость признаков сосны обыкновенной на юге Средней Сибири // Там же. 2004. № 1. С. 48–55.

Evaluation of the Morphological Diversity and Reproductive Potential of Dwarf Pines in Shirinskaya Forest-Steppe

I. V. TIKHONOVA

V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS
660026, Krasnoyarsk, Akademgorodok
E-mail: selection@forest.akadem.ru

Dwarf and typical trees of the population of *Pinus sylvestris* L. in the Shirinskaya forest-steppe are compared in the variability of vegetative and generative organs, quantitative and qualitative characteristics of bearing. Special attention is paid to the investigation of the correlation structure of indices in the samples under comparison. It is established that the dwarf pines are characterized by high variability of the size and qualitative characteristics. In spite of the low reproductive potential of dwarf trees, some individuals are distinguished by regular and abundant bearing. They are characterized by the higher correlation of signs and tendency to gonochorism. In spite of the generally small contribution from dwarf individuals into the reproduction of pine population, it is quite corresponding to the small area occupied by rocks at the territory under study. Some individuals are distinguished by the high reproductive potential and can be used to solve the problems of selection.

Key words: dwarfism of growth, adaptation, morphological variability, bearing.