

1. Докинз Р. Эгоистичный ген. – М.: Мир, 1993. – 318 с.
2. Урманцев Ю.А. Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы // Система. Симметрия. Гармония; Под ред. В.С. Тюхтина, Ю.А. Урманцева. – М.: Мысль, 1988. – С. 38–130.
3. Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатроники. – М.: Наука, 1990. – 272 с.

Резюме

Рассмотрено соотношение селектогенетических и номогенетических механизмов эволюции. С использованием аналоговой модели эволюционного процесса показано существование преформистского и эпигенетического компонентов экзогенных и эндогенных факторов эволюции. Высказаны предположения о возможном механизме наследования «благоприобретенных признаков».

Розглянуто співвідношення селектогенетичних і номогенетичних механізмів еволюції. З використанням аналогової моделі еволюційного процесу показано існування преформістського та епігенетичного компонентів екзогенних і ендогенних факторів еволюції. Висловлені припущення про можливий механізм успадкування «набутих позитивних ознак».

The correlation of selectogenetic and nomogenetic mechanisms of evolution is considered. With the use of analog model of evolutionary process existence of preformistic and epigenetics components of exogenous and endogenous factors of evolution is shown. Suppositions about the possible inheritance mechanism of «acquiring signs» are outspoken.

СИВОЛАПОВ А.И.

Воронежская государственная лесотехническая академия,
Россия, 394613, Воронеж, ул. Тимирязева, 8, e-mail: lescul@vglta.vrn.ru

РОЛЬ ИНТРОГРЕССИВНОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ И ПОЛИПЛОИДИИ В ЭВОЛЮЦИИ РОДА *POPULUS*

Представления об эволюционной роли интрогрессивных гибридов древесных пород разноречивы. Дискуссионным является вопрос о значении гибридов в видообразовании. У хвойных пород примером такой гибридизации может служить лиственница Чекановского – гибрид лиственницы сибирской и Гмелина [6], что подтвердил В.Л. Семериков в 2007 г.; ель финская – гибрид ели европейской и сибирской (отметил Л.Ф. Правдин в 1975 г. и др.). Аналогичные закономерности интрогрессивной гибридизации наблюдаются среди тополей [1,2,8, 9, 10, 11].

У более 10 % всех покрытосеменных установлены хромосомные числа. Эволюция кариотипов покрытосеменных растений шла в основном двумя путями: изменение числа хромосом, без изменения их морфологии, и изменение морфологии хромосом с изменением или без изменения их числа.

Материалы и методы.

Тополь относится к древнейшему роду покрытосеменных растений, встречается с верхнего мела и широко распространен в третичных отложениях [5]. Предполагается, что тополь возник в высоких широтах и распространился к югу.

Род *Populus*, входящий в семейство *Salicaceae*, включает в северном полушарии 110 видов тополей (Соколов, 1951). В бывшем СССР В.Л. Комаров (1934) выделяет 30 аутохтонных видов, которые объединяет в три подрода: Туранга (*Turanga Vge.*), Лейка (*Leuce Duby*) и Настоящие тополя (*Europulus Dode*). Подрод *Turanga* и *Leuce* В.Л. Комаров разделяет на ряды, а Настоящие тополя – на секции. Эта система принята также в сводке «Деревья и кустарники СССР» (т. II, 1951). Французский систе-

матик Гинье (Güinier, 1956) предложил несколько другую схему классификации рода *Populus*, разделив ее на 5 секций: *Turanga Bge.*, *Leuce Duby*, *Aigeiros (Aegiri) Duby*, *Tacamahaca Spach*, *Leucoides Spach*. По Н.В. Старовой (1971), Турангу следует считать не подродом или секцией, а особым родом в семействе ивовых. Секция *Leuce* объединяет две подсекции *Albidae*, *Trepididae*. Классификация Гинье получила признание дендрологов и лесоводов как в отечественной, так и иностранной литературе (Щепотьев и др., 1962; Бессчетнов, 1969; Редько, 1975; Сиволапов [8] и др.). Г. Шёнбах относит род *Populus* к объекту, на котором впервые была доказана возможность применения селекции к лесным породам (Ромедер, Шёнбах, 1962).

Еще в 1805 году Смит описал тополь сереющий как вид. В дальнейшем другие исследователи рассматривали его как естественный гибрид, так Э. Регель (1871) выделил *P. hybrida* в самостоятельный вид. Ф.Л. Щепотьев и Ф.А. Павленко (1962) считают, что тополь гибридный, произрастающий на песчаных почвах европейской части СССР – экологическая форма тополя сереющего.

Эти исследования показывают, что тополь сереющий с эволюционной точки зрения – наиболее молодой вид по сравнению с исходными родительскими формами и показывает высокую индивидуальную изменчивость.

Материалом исследований явились естественные и искусственные насаждения тополя в Воронежской области, коллекция индуцированных мутантов тополя, сортоиспытательный участок полиплоидных тополей в Семилукском питомнике.

Методами исследований явились дендрометрический, цитогенетический, анатомо-гистологический, изоферментный анализ и др. [7,8].

Результаты и обсуждение.

В коллекциях ВГЛТА и НИИ лесной генетики и селекции насчитывают более 100 различных видов, гибридов и сортов тополя.

При изучении тополя сереющего (*Populus canescens*) на территории Воронежской области не выявлены изоляционные барьеры при скрещивании тополя белого и осины. Отмечено что этот гибридогенный вид имеет все переходные формы от тополя белого до осины. Причем у гибридов с преобладанием признаков тополя белого, по видимому, в качестве материнской особи был тополь белый, в качестве опылителя – осина. Если у гибрида преобладают признаки осины, то в качестве материнской особи была осина. Эти исследования подтверждаются на искусственных гибридах – тополь белый × осина, где показаны промежуточные формы похожие на естественные гибриды, произрастающие в Хоперском заповеднике. Однако, искусственные гибриды: осина × тополь белый полностью оказались матроклинные, то есть уклонились в мать (осина).

J. Erdešič [9] считает, что название *Populus canescens* является собирательным для всех форм, переходных между *Populus tremula* и *Populus alba*. У тополя сереющего он выделяет следующие формы: *f.hugarica*, *f.gyonensis*, *f.macrophylla*, *f.glaberrima*, *f.obtusata*, *n.f.elysia*, *n.f.rotundifolia*, *f.fraxinoides*, *n.f.pendula*. J. Erdešič у тополя дрожащего равнинного произрастания упоминает формы: *n.f.parvifolia*, *f.inaequidens*, *f.subdentata*, *f.sinuata*, *f.lepida*, *n.f. rhomboides*, *f.Lángii*, *f.subcordifolia*, *f.purpurea*, *n.f.scabrosa*, *f.pendula*, *n.f.ramosa*, *n.f. edentula*.

Исследования в поймах Хопра и Дона, где совместно произрастают тополь белый и осина, подтверждают возникновение спонтанно-гибридогенного вида который имеет все промежуточные переходные формы от тополя белого до осины и носит название тополь сереющий.

Нами выделены: исполинская, крупнолистная, осиноподобная, узкокронная и полуплакучая формы. Первые четыре представляют ценность для промышленного лесоразведения, последняя – для озеленения [8].

Исполинская форма отличается быстротой роста, превышает почти в три раза продуктивность рядом растущей осины в том же возрасте (в 40 лет запас составляет около 1200 м³/га). Плотность древесины – 646 кг/м³, длина либриформа достигает 1,54

мм. Определение числа хромосом в соматических клетках меристемы листьев показало, что преобладают клетки с тройным набором хромосом. Однако наблюдается онтогенетическая изменчивость кариотипов растений с измененными числами хромосом [8]. Через 20 лет по той же методике повторно проведен подсчет числа хромосом в листьях побегов материнских деревьев и их вегетативного потомства. У тополя сереющего исполинской формы число триплоидных клеток в листьях сократилось до 8 %.

Крупнолистная форма отличается крупными листьями, до 13 см в поперечнике листовой пластинки, на длинных (до 10 см) черешках. Среди них обнаружена триплоидная форма (число триплоидных клеток 74 %), отобранная в Хоперском заповеднике. Отмечена высокая экологическая лабильность тополя, т.е. этот тополь показывает хороший рост в широкой амплитуде экологических условий: приспосабливается и произрастает в определенных условиях среды за счет изменения числа клеток с триплоидным набором хромосом.

В Семилукском питомнике НИИЛГиС заложен экспериментальный сортоиспытательный участок из полиплоидных и диплоидных тополей. На участке представлено 6 сортообразцов, из них 4 аллотриплоида [8]. Среди них лучшие результаты показал спонтанно-гибридогенный вид - тополь сереющий крупнолистной формы. В 2000 г. аллотриплоидная форма тополя сереющего зарегистрирована Госкомиссией РФ по испытанию и охране селекционных достижений как сорт – тополь сереющий Хоперский-1. На сортоиспытательном участке этот тополь в 18 лет достигает запаса 634 м³/га. Искусственный аллотриплоид Э.С.-38 (автор М.М. Вересин) в этом возрасте достигает запаса 361 м³/га. Контроль представлен тополем бальзамическим, который достигает запаса в этом возрасте 269 м³/га.

Деревья узкокронной формы обнаружены в Богучарском лесхозе и отличаются прямизной ствола, тонкими сучьями отходящими под острым углом.

Полуплакучая форма характеризуется раскидистой кроной с повислыми ветвями.

Для того чтобы интрогрессивная гибридизация у Тополя между симпатрическими видами стала возможной, нужны три совместно действующих фактора: а) перекрытие ареалов, б) одновременность цветения, в) нарушение репродуктивной изоляции между видами.

Структура кариотипа а, следовательно, и его эволюция имеет большое значение для эволюции вида и эволюционного процесса в целом. В роде *Populus* естественно возникают триплоиды, тетраплоиды, анеуплоиды, гаплоиды [8]. Кроме того, получены индуцированные мутанты [3], полиплоиды (Машкина, 2000).

В центральной лесостепи России выявлены редкие генотипы, которые относят к числу геномных мутаций: это полиплоиды и миксоплоиды, которые характеризуются специфическими особенностями кариотипа и могут найти применение в лесном семеноводстве и лесной селекции.

Женский клон гигантской триплоидной осины отмечен С.П. Иванниковым в 1956 г. в Обоянском лесхозе Курской области. Позднее исполинская обоянская осина вошла во все учебники по селекции древесных растений как триплоидная. Однако анализ литературы оригинатора показал, что непосредственно кариологический анализ обоянской осины проведен не был. Известно, что полиплоиды с нечетным числом хромосом не могут давать качественное семенное потомство. Поведенные, спустя 40 лет, исследования показали, что обоянская исполинская осина (женский клон) диплоидная: в соматических клетках меристемы листьев число хромосом $2n=38$. Состояние 90-летнего осинника хорошее [8].

На питомнике Обоянского лесничества С.П. Иванниковым заложены культуры осины (мужской клон), их возраст 50 лет, бонитет Ia; надо полагать, что это клон

шарьинской исполинской осины. В соматических клетках меристемы листьев обнаружено 3,1% триплоидных клеток, 8,7% - анеуплоидные разного уровня, но превышающие двойной набор, остальные диплоидные.

Тополь Э.С.-38 «Воронежский гигант» получен М.М.Вересиным в 1952 г. от скрещивания тополя канадского смесью пыльцы тополя бальзамического, осины и тополя белого. Этот аллотриплоид (триплоидных клеток 78,4%) отличается быстрым ростом (в пойме Волги в первый год дает прирост 4-5 м за вегетационный период), пол мужской, хорошо черенкуется; нашел применение в промышленных посадках плантационных культур, озеленении и защитном лесоразведении.

Е.М. Гуляевой и др. в 1976 г. путем химического мутагенеза индуцирована автотетраплоидная форма тополя бальзамического из миксоплоидного растения путем расхимеривания. Тетраплоид отличается низкорослостью, утолщенными побегами, низкой жизнеспособностью.

О.С. Машкиной в 1985 г. синтезированы мейотические полиплоиды тополя белого путем искусственного получения диплоидной пыльцы с последующим использованием ее в гибридизации с диплоидными растениями.

Выводы

Таким образом, интрогрессивная и индуцированная гибридизация и полиплоидизация тополя являются основными факторами эволюционных изменений, протекающих в лесных популяциях и искусственных посадках средней полосы России.

В естественных лесах поймы Хопра и Дона, где совместно произрастают микропопуляции тополя белого и осины противоположного пола не имеющие изоляционных барьеров для панмиксии, происходит интрогрессивная гибридизация и возникает гибридогенный вид – тополь сереющий, среди них возникают полиплоидные формы. Все это приводит к возникновению новых форм и видообразованию.

Литература

1. Бакулин В.Т. Особенности цветения и плодоношения тетраплоидных форм тополя // Проблемы репродуктивной биологии растений: Тез. докл. симпозиума (Пермь, 4-6 июня 1996 г).- Пермь: Перм.ун-т, 1996. - С.49 - 50.
2. Буторина А.К. Факторы эволюции кариотипов древесных // Успехи современной биологии. М.: АН СССР, 1989 - Т.108, вып. 3 (6). – С. 342 - 357.
3. Гуляева Е.М. Изменчивость тополей индуцированная химическими мутагенами / Е.М. Гуляева, О.С. Машкина, А.И. Сиволапов // Генетика. – 1984. - № 4. - С. 628 - 638.
4. Комаров В..Л. Тополя СССР // Ботанический журнал СССР. – 1934. - № 5
5. Криштофович А.Н. Палеоботаника. – 2-е изд. – Л.-М.-Грозный-Новосибирск, 1934. – 495 с.
6. Круклис М.В. Кариологические особенности лиственницы Чекановского (*Larix czekanowskii* Sz.) // Изменчивость древесных растений Сибири. - Красноярск: Ин-т леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1974. – С. 11 – 19.
7. Сиволапов А.И. Применение молекулярных маркеров в изучении происхождения тополя сереющего / А.И. Сиволапов, В.Л. Семериков // Селекция, генетические ресурсы и сохранение генофонда лесных древесных растений (Вавиловские чтения): Сб. научн. тр. Вып. 59. – Гомель: ИЛ НАН Беларуси, 2003. – С. 243 – 246.
8. Сиволапов А.И. Тополь сереющий: генетика, селекция, размножение. – Воронеж: ВГУ. – 2005. – 157 с.
9. Erdesi Josip. Nizinska jasika vojvodine I siva topola – *Populus tremula* L. et *Populus canescens* L. en plaine de la vojvodina // Topola broj. – Beograd, 1965. - № 52-53. – S. 8 – 28.
10. Sivolapov A.I. Theoretical basis of woody plants mixoploidy and its importance in

breeding // Genetics and breeding in forest service: Papers' Theses of International Scientific Practical Conference (June 28-29, 1996, Voronezh). - Voronezh, 1996. – S. 111.

11. *Sivolapov A.I.* Different levels of mixoploidy in hybrid poplars / A.I. Sivolapov, T.A. Blagodarova // Cytogenetic studies of forest trees and shrub species. IUFRO Cytogenetics symposium, 8-11. 09. 1993. – Croatian Forests, Inc., Zagreb, - 1997. – P. 311-316.

12. *Sivolapov A.I.* Changeability of Mixoploidy Level in Tree Species as Stability Regulation Mechanism for Extreme Environment Conditions // Assessment methods of Forest ecosystem status and sustainability. Workshop (August 8 – 13, 1999, Krasnoyarsk, Russia). Abstracts. - Krasnoyarsk: V.N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, 1999. – S. 152 – 153.

Резюме

Интрогрессивная гибридизация и полиплоидизация тополя являются основными факторами эволюционных процессов в роде Тополь. Спонтанная гибридизация тополя белого и осины в поймах рек Хопер и Дон приводит к появлению нового гибридогенного вида – тополя сереющего, отличающегося большим разнообразием форм.

Introgressive hybridization of poplars that are subgenus of *Leuce Duby* and its significance in breeding. In this work there is a research of hybridized processes of *populus alba* and aspen in the flood plain of the rivers Hoper and Don. Among the hybridogene species of *populus canescens* Sm. valuable forms for breeding are marked.

СУХАРЛЕВ В.А.

*Харьковская государственная зооветеринарная академия,
Украина, 62341, Харьковская область, Дергачевський район, пос. Малая Даниловка,
ХГЗВА, e-mail: zoovet@zoovet.kharkov.ua*

ДИВЕРГЕНЦИЯ – ВАЖНЫЙ ФАКТОР ЭВОЛЮЦИИ ОВЕЦ И ПОРОДООБРАЗОВАНИЯ В ОВЦЕВОДСТВЕ

Чарльз Дарвин, в работе „Происхождение видов путем естественного отбора”, изучал не только особенности диких видов растений и животных, но и домашних, а также их пород. Так он писал: „Всякий, конечно, согласится, что выведение пород, настолько резко различающихся, как, не могло быть результатом накопления сходных изменений в длинном ряде последовательных накоплений. В применении к человеческой деятельности, мы видим проявление того, что можно назвать принципом дивергенции, вызывающим неизменный рост различий, вначале едва заметных, вследствие чего породы расходятся в своих признаках как между собой, так и со своим общим предком. Здесь обнаружит свое важное значение принцип полезности, выведенный из расхождения признаков; в силу этого принципа изменения наиболее расходящиеся сохраняются и будут накапливаться естественным отбором [1].

Эволюция живого мира носит дивергентный характер, когда один таксон может разветвляться на два или несколько дочерних таксонов. То есть часть особей изменяются в одинаковом направлении и их потомки таким образом образуют новый таксон [2].

В результате эволюционного видообразования постоянно происходило разделение групп животных на новые виды. Так, подсемейство овце-козы разделилось на 5-ть родов (козы, тары, нахуры, овцы, гривистые бараны).