

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
Институт биологии, экологии, почвоведения,
сельского и лесного хозяйства
Кафедра лесного хозяйства и ландшафтного строительства

ДЕПАРТАМЕНТ ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА
АДМИНИСТРАЦИИ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО И ЗЕЛЕНое СТРОИТЕЛЬСТВО В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

**Материалы VII Международной научной
интернет-конференции**

Январь 2015 г., г. Томск

Томск
Издательский Дом Томского государственного университета
2015

- ной научно-практической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения видного ученого, агрария-экономиста, профессора М.А. Гендельмана «Инновации – путь к новому этапу развития АПК». Астана, 2013. Т. 1. С. 292–294.
7. *Обезинская Э.В., Токмурзин Е.Т., Кебекбаев А.Е., Крижановская Е.И.* Комплексная оценка состояния зеленых насаждений города Астаны // *Материалы Международной научно-практической конференции «Развитие «зеленой экономики» и сохранение биологического разнообразия»*. Щучинск, 2013. С. 253–257.
 8. *Обезинская Э.В., Бектемиров А.А., Ражанов М.Р., Калиакбарова Ж.М.* Возможные пути преодоления трудностей искусственного лесоразведения в сложных экологических условиях пригородной зоны города Астаны // *Материалы Международной научно-практической конференции «Развитие «зеленой экономики» и сохранение биологического разнообразия»*. Щучинск, 2013. С. 245–249.
 9. *Васильченко Н.И.* Качественные почвогрунты одно из условий успешного озеленения г. Астаны // *Материалы научно-практической конференции Озеленение населенных пунктов: состояние, проблемы создания и содержания зеленых насаждений*. Астана, 2010. С. 22–23.
 10. *Байзаков С.Б., Сарсекова Д.Н., Балахонцев В.Н., Данченко М.А.* Направления развития лесоводства на юге и юго-востоке Казахстана // *Вестник Томского государственного университета*. 2011. № 350. С. 182–184.

Оценка комбинационной способности родителей при внутривидовых контролируемых скрещиваниях березы повислой

Кабанова Светлана Анатольевна¹, Данченко Анатолий Матвеевич²,
Данченко Матвей Анатольевич²

¹ *Казахский НИИ лесного хозяйства и агролесомелиорации*

² *Томский государственный университет*
t-ekos@mail.ru

Работа заключается в определении комбинационной способности высокоурожайных деревьев березы повислой с целью использования их в качестве исходного материала для закладки лесосеменных плантаций, позволяющих получать гетерозисный эффект.

Ключевые слова: лесные культуры, селекция, продуктивность лесов, лесосеменные плантации.

В связи с возросшим дефицитом древесины во многих регионах страны повысился интерес к березовым насаждениям. В Казахстане ежегодно на 4–6 тыс. га закладываются культуры березы. Однако в лесохозяйственной практике возможности селекционного улучшения ее природных популяций не используются: смешиваются семена различного экологиче-

ского происхождения и не учитывается их видовая принадлежность. Выращивание посадочного материала и создание лесных культур осуществляются без учета экологической специфики произрастания материнских насаждений, что снижает конечную эффективность затрат на их производство. Все это – следствие недостаточно разработанной проблемы. Поэтому возникает необходимость широких исследований, направленных на повышение продуктивности березняков и создание лесных культур целевого назначения с использованием высокосортных семян местной селекции.

При изучении продуктивности лесов на селекционной основе лесоводы уделяют большое внимание познанию закономерностей изменчивости признаков и свойств в природных популяциях, установлению причин изменчивости и определению взаимосвязей между признаками, что позволяет оценить их отличительные особенности, определить потенциальные ресурсы вида и на этой основе строить отбор. Эти исследования представляют собой первый этап каждой селекционной работы, теоретической основой которой должно быть ботанико-географическое изучение вида.

Понятие комбинационной способности – одно из понятий генетики количественных признаков, нашедшее широкое применение в генетико-селекционных исследованиях, в том числе и с древесными растениями (Роне, 1980). Различают два вида комбинационной способности. Под общей комбинационной способностью (ОКС) понимают способность родительского генотипа давать гибриды с определенными отклонениями от общепопуляционной средней во многих комбинациях скрещивания, а под специфической комбинационной способностью (СКС) – то же, но в отдельных гибридных комбинациях. Как ОКС, так и СКС могут быть и положительными, и отрицательными. Генотипы, гибриды которых проявляют гетерозис, обладают высокой положительной комбинационной способностью.

Комбинационная способность – наследственно обусловленное свойство родительской формы. Оценка комбинационной способности и соответствующих популяционных параметров необходима в лесной генетике, во-первых, в теоретических исследованиях поискового характера. В этом случае основной интерес представляют общепопуляционные параметры, тип наследования важнейших признаков. Эта информация нужна для разработки стратегии лесоселекционных мероприятий, выбора наиболее адекватных систем селекции (Роне, 1980). Во-вторых, определение комбинационной способности нужно при оценке конкретных генотипов (плюсовых деревьев и т.д.) на разных этапах отбора при различных системах селекции.

Существует целый ряд методов оценки комбинационной способности – от свободного опыления и до диаллельных скрещиваний. Понятно, что наиболее полную генетическую информацию дает анализ диаллельных скрещиваний, при которых получают гибриды: во всех возможных комбинациях родителей.

Диаллельный анализ – самый точный метод оценки комбинационной способности, ко в то же время весьма трудоемкий. Даже если изучать только прямых гибридов, при P родителях нужно получить и оценить $P(P-1)/2$ гибридных комбинаций. Поэтому диаллельный анализ не может быть использован для массового скрининга перспективных форм на высокую комбинационную способность, а применим лишь на более поздних стадиях селекционной работы.

При необходимости испытания большого числа генотипов возможно применение более простых методов, таких как топ-кросс, неполные диаллельные скрещивания. Однако они менее точны.

Для разработки селекционных программ, рассчитанных на использование эффекта гетерозиса, большое значение имеет предварительная оценка комбинационной способности селектируемого материала, которая с достаточной точностью прогнозирует целесообразность его дальнейшего изучения или непосредственного использования в скрещиваниях для практических целей.

Выяснение генетической природы гетерозиса и совершенствование на этой основе методов селекции гетерозисных гибридов имеет большое практическое значение и поэтому давно привлекает к себе внимание селекционеров. Наиболее ответственный и сложный этап селекции на гетерозис заключается в оценке комбинационной способности родительских форм, привлеченных для использования в качестве исходного материала при получении гибридов.

Существующие методы оценки комбинационной способностей основаны на различных системах скрещивания и последующего испытания гибридного потомства.

Несомненный интерес вызывает использование диаллельных схем, для анализа изменчивости общей и специфической комбинационной способности. Как метод оценки комбинационной способности он предусматривает получение всевозможных комбинаций скрещивания между родительскими растениями, обеспечивая при этом однородную основу для анализируемых генотипов. Более того, он позволяет установить генетическую ценность всех охватываемых испытанием особей или клонов, а также характер изменчивости их признаков.

Методы статистической оценки компонентов, варианты общей и специфической комбинационной способности были впервые обоснованы теоретически и доказаны экспериментальным путем, которые получили дальнейшее развитие. В своей работе мы использовали методику оценки комбинационной способности, предложенную В.К. Савченко (1973).

Методика исследований. Задача наших исследований – определение комбинационной способности высокоурожайных деревьев березы повислой с целью использования их в качестве исходного материала для закладки лесосеменных плантаций, позволяющих получать гетерозисный эффект. Исходным материалом для скрещивания послужила береза повислая местного происхождения, произрастающая в аллеиных посадках арборетума и дендропарка Бармашинского опытного участка. В качестве материнских деревьев избраны особи, ежегодно более или менее устойчиво плодоносящие. Опылителями были деревья (10 шт.), отобранные в естественных насаждениях этого же лесхоза, далеко расположенные друг от друга и отличающиеся габитуальными показателями.

Таблица 1

Дисперсионный анализ результатов испытания потомства березы по росту в высоту (h) и диаметру (d)

Источник изменчивости	Число степеней свободы	Сумма квадратов		Средний квадрат		F расчетное		F табл
		<i>H</i>	<i>d</i>	<i>h</i>	<i>d</i>	<i>H</i>	<i>d</i>	
Общая (<i>X</i>)	119	176631	12,01	1484,3	0,100	1,65*	1,31*	1,3
Генотипы (<i>A</i>)	39	117052	6,54	3001,3	0,167	3,34**	2,18**	1,5
Блоки (<i>B</i>)	2	632	0,01	31,6	0,006	0,03	0,08	3,1
Взаимодействия (<i>AB</i>)	78	59516	5,46	736	0,070	0,85	0,91	1,4
Случайное отклонение (<i>Z</i>)	120	107699	9,22	897,5	0,077			
Общая комбинационная способность <i>i</i> -тых родителей	7	8332,6	0,174	1190,4	0,025	7,96**	0,32	2,8
Общая комбинационная способность <i>j</i> -тых родителей	4	546,2	0,014	136,6	0,004	0,91	0,05	3,5
Специфическая комбинационная способность	28	10625,1	45,47	379,5	1,62	2,54**	21,04**	1,9
Случайные отклонения	120			149,6	0,077			

* – достоверность на 5% уровне; * – достоверность на 15 уровне.

С ветвей материнских особей удалялись пыльники, а затем ветви изолировались пергаментными пакетами размером 25×50 см. При массовом

появлении женских цветков проводилось их опыление по диаллельной схеме. При этом на каждом дереве несколько ветвей с изолированными женскими цветками не опыляли. Если всхожесть семян из этого варианта была более 3–5%, опыт браковался. В результате удачными оказались скрещивания 8 материнских деревьев с 5 отцовскими.

Полученные семена высевались поодиночно в полиэтиленовые контейнеры с объемом почвы 600 см³. Сеянцы выращивались на полигоне в течение двух лет.

Результаты исследований

Данные по росту сеянцев в высоту и диаметру, полученные для 40 вариантов скрещиваний, включены в дисперсионный комплекс с целью проверки нулевой гипотезы об отсутствии генотипических различий между ними. По обоим изучаемым признакам (табл. 1) нулевая гипотеза отвергается при F_{01} , что позволяет перейти к дисперсионному анализу комбинационной способности.

Отсутствуют достоверные различия по общей комбинационной способности (ОКС) отцовских родителей как по высоте, так и по диаметру (табл. 2). Исключение составляет рост растений в высоту, где дисперсия, вызванная общей комбинационной способностью матерей, достоверно превосходит дисперсию, обусловленную случайными причинами. Различия по специфической комбинационной способности (СКС) в обоих случаях достоверны.

Один из важнейших этапов анализа – сравнение ценности индивидов при использовании их в качестве компонентов скрещивания для получения высоко гетерозисных потомств (см. табл. 2).

Таблица 2

Оценка эффектов общей комбинационной способности роста в высоту и по диаметру

Номер родительского дерева ♀	\hat{g}_i		Номер родительских деревьев ♂	\hat{g}_j	
	h	d		H	d
Д-5	-10,8	-0,008	2	1,7	0,034
Д-0	-6,0	-0,084	3	0,2	-0,005
Д-2	-15,0	-0,020	1	-3,2	-0,007
Д-21	4,4	0,038	17	5,9	-0,001
Д-17	5,5	-0,022	0	-4,5	-0,021
А-18	34,0	0,12			
А-2	-8,0	-0,086			
Д-57	-4,1	-0,062			

Таблица 3

Оценка эффектов специфической комбинационной способности

Родители ♀	Родители ♂					$\sigma^2 \Sigma j$
	2	3	1 J	17	0	
По диаметру						
Д-5	0,178	-0,053	0,039	-0,167	0,003	0,016
Д-0	-0,066	0,193	0,125	-0,161	-0,091	0,023
А-2	-0,010	0,109	-0,218	-0,005	0,125	0,019
Д-21	0,112	0,051	-0,277	0,247	-0,133	0,043
А-17	-0,158	-0,040	0,053	-0,103	0,24-7	0,025
А-18	-0,170	-0,281	-0,039	0,405	0,085	0,070
А-2	0,156	-0,105	0,147	-0,030	-0,189	0,022
А-57	-0,042	0,127	0,169	-0,187	-0,070	0,022
$\sigma^2 \Sigma i$	0,018	0,023	0,028	0,046	0,020	
По высоте						
Д-5	7,3	2,1	-10,3	-15,2	16,0	163,3
Д-0	-11,7	19,8	-17,8	-14,2	1,2	189,1
Д-2	12,7	14,2	-21,1	-9,4	3,5	227,9
А-21	-2,3	3,99	-17,4	38,5	-22,7	580,1
А-17	-21,2	-7,3	24,4	-7,4	11,4	194,9
А-18	-9,2	-30,2	-13,4	30,8	22,0	652,4
А-2	18,7	-12,3	20,1	-5,5	-21,0	344,3
Д-57	5,6	9,6	13,0	-17,6	-10,6	178,9
$\sigma^2 \Sigma i$	181,6	260,5	318,5	477,8	279,4	

На фоне всех материнских особей выделяется только дерево А-18. По сравнению с остальными оно имеет очень высокий эффект общей комбинационной способности. В меньшей мере интерес представляют деревья А-17 и Д-21.

Оценка эффектов специфической комбинационной способности для роста в высоту (табл. 2) выявила высокие показатели в следующих комбинациях скрещивания: Д-21 с А-17, Д-18 с А-17 и Д-0, а также А-17 с А-1. Аналогичные результаты получены и в росте по диаметру (табл. 3).

Очевидно, что пары родительских деревьев, скрещивание которых приводит к наибольшему гетерозисному эффекту, и должны быть отобраны для последующего их вегетативного размножения на специальных прививочных лесосеменных плантациях для массового получения семян.

На основании проведенных исследований определено, что у березы повислой не по всем изученным хозяйственно важным признакам проявляется эффект общей комбинационной способности. Очевидно, учитывая наличие специфической комбинационной способности, при создании лесосеменных плантаций необходима предварительная проверка и соот-

ветствующий подбор деревьев, комбинации которых будут обладать эффектом гетерозиса.

Учитывая встречающиеся в литературе высказывания о том, что специфическая комбинационная способность в большей мере определяется взаимодействием генотипа и условий среды, то для получения надежных данных испытания гибридов необходимо проводить на различных экологических фонах.

Отбор на СКС может быть реализован вследствие искусственного скрещивания отобранных родительских особей и создания двухклоновых семенных плантаций, появление которых связано со значительным снижением полиморфизма полученного потомства. Однако применение метода экономически целесообразно при организации плантационного хозяйства. Для повышения полиморфизма потомства следует включать в состав плантаций клоны с мужской стерильностью. Исследование этого направления для сосны успешно решается, следовательно, необходимо начать аналогичные исследования и для березы.

Уровень наследуемости количественных признаков в онтогенезе не является величиной постоянной, а увеличивается с возрастом, хотя стабильность средних значений признаков продуктивности не всегда сохраняется.

Установлены некоторые закономерности эколого—географической дифференциации популяций в пределах Казахстанской части ареала берез повислой и пушистой, представляющих интерес для лесосеменного районирования. Эффективный межсемейный отбор на повышение продуктивности требует выявления оптимальных для географического района провениенций.

Выявленная внутрисемейная изменчивость анатомической структуры анатомических признаков позволяет предполагать наличие в них особей, способных к повышению интенсивности физиолого-биохимических процессов. Следовательно, отбор фенотипов по этому признаку может привести к существенному генетическому прогрессу.

Заключение. Березовые леса на севере Казахстана являются основным формирующим компонентом ландшафта, а на остальной территории – это составной элемент биogeоценозов. Крайне низкие лесистость и уровень хозяйственного освоения, сильное и длительное антропогенное воздействие – все это ставит березовые леса в особое положение. Каждая природная популяция, отработанная в процессе эволюции отбором, представляет собой определенную ценность. В сельскохозяйственной селекции уже сейчас ощущается потеря дикого исходного генофонда, основно-го источника изменчивости. Сохранение генофонда позволит мобилизо-

вать естественно исторические генетические ресурсы вида как источника продуктивности и устойчивости воспроизводимых насаждений. Рациональное использование, сохранение и приумножение ценного генофонда березовых лесов – важнейшая задача селекционной программы.

Составление долговременных интенсивных программ генетического улучшения лесов невозможно без тщательного изучения исходного материала. Знание закономерностей формирования природных популяций в условиях панмиксии, изоляции, интрогрессии позволяет научно обоснованно определить оптимальное решение программы улучшения березы в Казахстане (Данченко, 1990).

Березы Казахстана характеризуются значительной изменчивостью, которой подвержены даже признаки, имеющие важное диагностическое, лесохозяйственное и лесопромышленное значение. У большинства одноименных признаков берез близкие уровни изменчивости, т.е. отмечается специфичность изменчивости признаков без их связи с видовой принадлежностью. Чаще варьирование признаков в популяции имеет более широкий спектр, чем в метамерах особей. Изменчивость объемных величин значительно выше изменчивости величин линейных и числовых (меристических). Структурные признаки варьируют на различных уровнях изменчивости. Более константна высота растений. Внутри- и межпопуляционная изменчивость количественных признаков вегетативных и генеративных органов обладает примерно одним уровнем (Данченко, 1971; Данченко, Маркварт, Шульга, 1977; Данченко, Кабанова, 2000; Данченко, Бех, 2009а; Данченко, Куклина, 2009б; Данченко, Кабанова, Данченко М., Мясников, 2014).

В различных популяциях, характеризующихся неодинаковыми эколого-географическими условиями, изменчивость показателей многих признаков варьирует относительно слабо. Это позволяет считать, что изменчивость большинства признаков обусловлена в большей мере индивидуальными генотипическими особенностями растений, чем различиями в условиях их произрастания.

Анализ изменчивости признаков дает новые доказательства того, что каждая популяция обладает рядом особенностей, которые отличают ее от других популяций. Это не означает, что в каждом случае различия проявляются по комплексу одних и тех же признаков. Наоборот, чаще они обнаруживаются по разным признакам. Поэтому следует отметить важность изучения популяций по набору признаков, причем признаков коррелирующих.

Интрогрессивная гибридизация имеет место между березой пушистой и березой повислой, однако она не носит всеобщего характера, а ограни-

чена определенными популяциями и определенными условиями. Для идентификации промежуточных особей при наличии генетического взаимодействия видов (интрогрессия) предложено комплексное использование методов «гибридного индекса», «графиков профилей» и главных компонент. При четких различиях исходных видов по качественной характеристике листовой пластинки гибридные особи выделяются по комбинативному характеру качественных признаков побега и листовой пластинки.

Изучение взаимосвязей признаков в популяциях древесных растений имеет очень большое значение для практической селекции, так как сложнейшие взаимозависимости частей и органов, будучи сами продуктами эволюции, обеспечивают, в свою очередь, дальнейшее преобразование организмов как целостных систем.

Особенности структур корреляционных связей признаков в пределах одноименных органов заключаются в наиболее высокой связи между ними, в то время как связи между признаками разноименных органов значительно слабее. При этом у разноименных органов наиболее тесная связь между неустойчивыми или малоустойчивыми признаками. Устойчивые в метамерах признаки обладают или очень низкой связью с подвижными признаками, или такая связь отсутствует.

Исследование корреляционных структур признаков позволило для дальнейших внутри- и межпопуляционных сравнений выявить признаки-индикаторы в системе корреляционных структур, которые являются интегрированными и имеют важное значение.

Анализ структуры фенотипической изменчивости признаков особей в популяциях служит эффективным средством познания закономерности эволюции признаков и предпосылкой выявления и освоения ресурсов генотипической изменчивости.

Показано низкое участие аддитивной вариации в изменчивости энергии роста в высоту в раннем возрасте, что обуславливает низкую эффективность массового отбора в поликроссном потомстве. Уровень наследуемости количественных признаков в онтогенезе не является величиной постоянной, а увеличивается с возрастом, хотя стабильность средних значений признаков продуктивности не всегда сохраняется.

Береза под влиянием длительной эволюции в сложных экологических условиях обладает широкой наследственной изменчивостью, которая может служить основой дальнейших селекционных работ. Существует тесная связь природных популяций березы с условиями среды на различных участках ее ареала, где насаждения формировались исторически. В результате этого потомство деревьев различных популяций качественно

различается между собой, что должно учитываться при лесосеменном районировании Казахстана.

Перспективным направлением повышения продуктивности березовых лесов является межпопуляционный отбор, основанный на высокой степени изоляции между территориально-смежными популяциями, в которых проявляется реакция генотипа на воздействие локальных условий обитания. В результате сдвига частот различных генотипов в сторону большей приспособленности популяций к конкретным условиям среды здесь проявляется локальная адаптация и соответствующее формирование специфической популяционно-генетической основы насаждений.

Заслуживают внимания в отборе на засухоустойчивость популяции, произрастающие в экстремальных условиях на южной окраине колочных лесов, где отмечаются потенциальные возможности приспособления вида к суровым местообитаниям. Изучение таких изолятов позволит выявить устойчивость тех или иных комбинаций признаков, а сами микроэкологические условия их обитания, дополняемые неизбежной гомозиготизацией генетического материала, способствуют обнаружению новых форм, не встречающихся в больших популяциях.

С этой целью необходимы дальнейшие детальные исследования изолятов с отбором особей, обладающих высокой ОКС, для создания из них прививочных семенных плантаций и проведения свободного и контролируемого опыления для получения синтетических популяций, обладающих популяционным гетерозисом.

Методом диаллельных скрещиваний выявлены эффекты общей и специфической комбинационной способности в экспериментальной популяции березы, отобраны особи, обладающие высокой специфической комбинационной способностью по продуктивности, которые и рекомендуются для вегетативного размножения на специальных двухклоновых плантациях с целью массового получения высококачественных в наследственном отношении семян для создания плантационных культур.

Реализация ряда выводов предполагает дальнейшее развитие популяционно-морфологических исследований. Последовательное применение в практике ботанических исследований популяционно-морфологических принципов должно привести к дальнейшему познанию процесса морфогенеза и его эволюции.

Литература

1. Данченко А.М. Спонтанная гибридизация и изменчивость качественных морфологических признаков у березы бородавчатой и пушистой на севере Казахстана // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. 1971. № 10. С. 80.

2. Данченко А.М., Маркварт В.Р., Шульга А.В. Влияние географического происхождения семян берёз бородавчатой и пушистой на их всхожесть при различных температурных режимах // Экология. 1977. № 1. С. 94.
3. Данченко А.М. Популяционная изменчивость березы. Новосибирск : Наука, 1990. 205 с.
4. Данченко А.М., Кабанова С.А. Возрастная динамика наследуемости и изменчивости признаков материнских деревьев берёзы и их потомков // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. 2000. № 3. С. 132–153.
5. Данченко А.М., Бех И.А. Оценка типологического разнообразия лесных экосистем на основе данных таксации и ландшафтно-типологического анализа модельных территорий // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 2. С. 70–74.
6. Куклина Т.Э., Данченко А.М. Осеннее развитие *Betula pendula* Roth. и *Betula pubescens* Ehrh. в озеленении г. Томска и пригороде // Вестник Томского государственного университета. 2009. № 322. С. 239–242.
7. Данченко А.М., Кабанова С.А., Данченко М.А., Мясников А.Г. Перспективы создания смешанных лесных культур (на примере северного Казахстана) // Фундаментальные исследования. 2014. № 6-1. С. 87–91.

Влияние эколого-географических условий на биологические свойства семян и сеянцев березы повислой и березы пушистой

Кабанова Светлана Анатольевна¹, Данченко Анатолий Матвеевич²,
Мясников Алексей Геннадьевич²

¹ *Казахский Научно-исследовательский институт лесного хозяйства
и агролесомелиорации*

² *Национальный исследовательский Томский государственный университет
t-ekos@mail.ru*

Изучались способность семян березы прорасти в солевых растворах, рост и устойчивость сеянцев различного географического происхождения в двух экологических фонах.

Ключевые слова: берёза повислая, берёза пушистая, эколого-географические условия, рост и устойчивость сеянцев, прорастание семян.

Одним из способов повышения продуктивности будущих лесов являются отбор и размножение перспективных для народного хозяйства популяций и форм лесных пород. В этом отношении весьма ценными объектами для изучения морфологии, физиологии и анализа генофонда считаются географические изоляторы (Дубинин, Глембоцкий, 1967). Северная часть Казахстана характеризуется плотным распределением березовых колков, между которыми, очевидно, нет достаточных репродуктивных барьеров. К западу и югу плотность их значительно понижается, они