

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *ALNUS FRUTICOSA* RUPR. S.L. (*BETULACEAE*) В АЗИАТСКОЙ РОССИИ

Е.В. БАНАЕВ

PHENOTYPIC VARIATION OF *ALNUS FRUTICOSA* RUPR. S.L. (*BETULACEAE*) IN ASIAN RUSSIA

E.V. BANAEV

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7 (383) 330–19–86; e-mail: banaev@csbg.nsc.ru

В 25 популяциях на территории Азиатской России проведено исследование фенотипической изменчивости *Alnus fruticosa* Rupr. s.l. Выявлена значительная внутри- и межпопуляционная изменчивость признаков листьев и женских сережек. Установлено, что все произрастающие на территории Азиатской России формы ольховника, ранее выделявшиеся в самостоятельные виды, следует относить к одному виду *Alnus fruticosa*.

Ключевые слова: *Alnus*, *Alnobetula*, ольха, ольховник, популяция, изменчивость.

Phenotypic variation of *Alnus fruticosa* Rupr. s.l. was studied in 25 populations in the area of Asian Russia. Significant intra- and interpopulational variations of the characters of leaves and pistillate catkins were revealed. It has been established that all alder forms growing in the area of Asian Russia, earlier classified as independent species, should belong to the species *Alnus fruticosa*.

Key words: *Alnus*, *Alnobetula*, alder, population, variation.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования фенотипической изменчивости позволяют выявить закономерности формирования различных признаков и свойств видов в зависимости от меняющейся климатической и экологической обстановки. Эти данные необходимы для решения различных задач в области систематики, таксономии, микроэволюции, при интродукционных и селекционных работах.

Одним из объектов, в котором не решены таксономические вопросы, является подрод *Alnobetula*

(Ehrhart) Peterman (ольховник) рода *Alnus* Mill. s.l. Достаточно сказать, что для Азиатской России специалистами приводится от 1 до 6 видов ольховника (Комаров, 1936; Черепанов, 1955; Murai, 1968; Furlow, 1979; и др.). По объему подрод *Alnobetula* мы приравниваем к роду *Duschekia* Opiz (= *Alnaster* Spach).

Целью настоящей работы является установление взаимоотношений между различными таксонами подрода *Alnobetula* на основе анализа изменчивости морфологических признаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для анализа изменчивости метрических и качественных признаков был собран в 25 популяциях во всех наиболее характерных местообитаниях ольховника в Сибири и на Дальнем Востоке России (рис. 1). В качестве внешней группы при оценке уровня таксономических различий были

использованы сборы по *Alnus viridis* (Chaix) DC. из Словакии (поп. № 26) и Чехии (поп. № 27).

Сбор материала проводили по стандартным методикам исследования внутривидовой изменчивости (Мамаев, 1972, 1975; и др.). В анализ включили, преимущественно, те морфологические признаки,

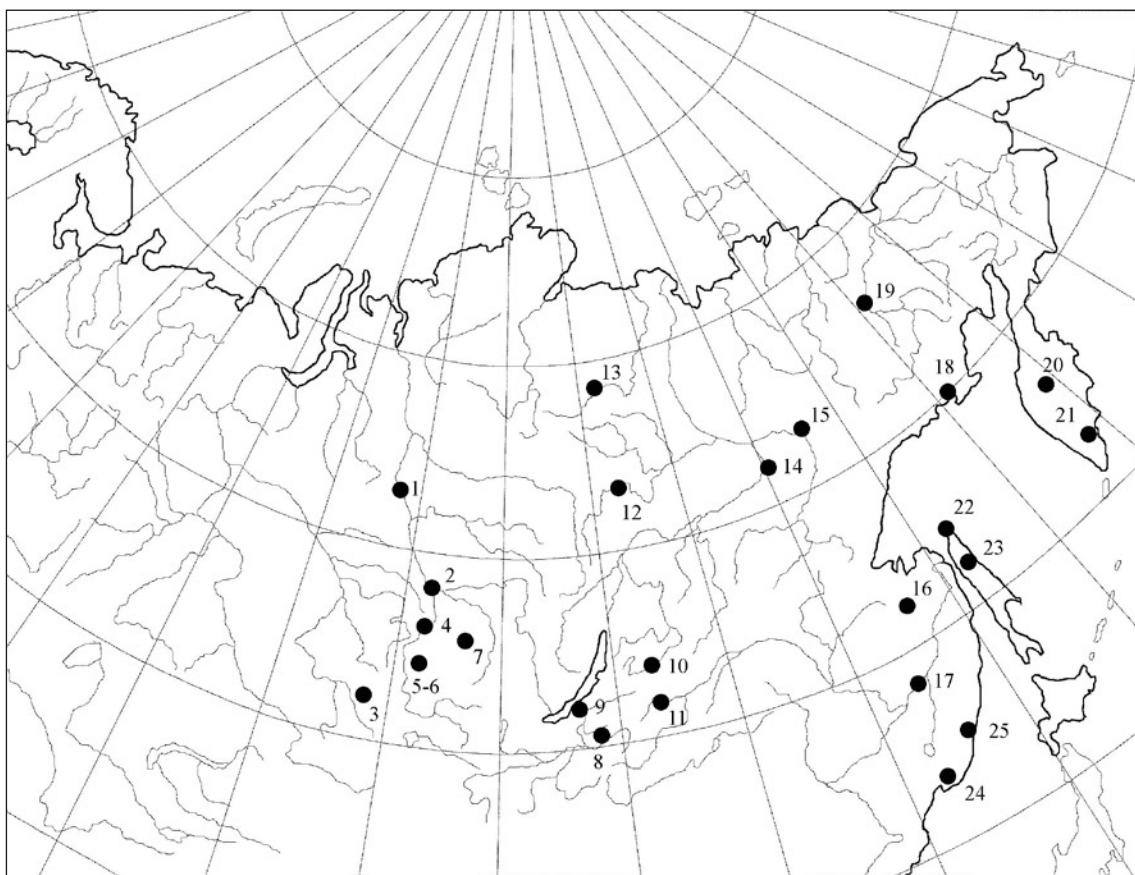


Рис. 1. Места сбора материала

которые, так или иначе, использовались во внутри-родовой систематике. Такие признаки, по мнению Л.Ф. Семерикова (1986), должны быть устойчивы к модифицирующему влиянию среды и косвенно отражают генетическую структуру вида. В то же время, анализ морфологической структуры по адаптивным признакам, подвергающимся значительному давлению отбора, позволяет выявить пути микроэволюции и адаптационные свойства вида.

С учетом вышесказанного, для исследования были отобраны признаки, характеризующие листовую пластинку и женскую (плодущую) сережку. Анализировали следующие признаки: длину листовой пластинки — A ; ширину листовой пластинки — B ; длину черешка листа — I ; верхний угол листовой пластинки — W ; нижний угол листовой пластинки — H ; число пар боковых жилок — N ; листовой коэффициент — B/A , а также I/A ; длину женской сережки — L , диаметр женской сережки — F и длину ножки пестичной сережки — LPC . Большинство этих признаков было использовано нами ранее для установления морфологической структуры других видов ольхи, где показан порядок их измерения (Банаев, Шемберг, 2000).

Мы не учитывали соотношение длины тычинок и длины околоцветника, поскольку этот признак, введенный А. Callier (1904) в дихотомические ключи подрода *Alnobetula* и встречающийся в ряде работ до последнего времени (Комаров, 1936; Недолужко, 1996), чрезвычайно изменчив. О несостоятельности этого признака писал еще Е. Hultén (1927), который отметил его явную связь со стадией развития цветка и изменчивость в пределах одного стебля. Значительное варьирование длины долей околоцветника и длины тычиночных нитей не только в цветках различных экземпляров, но и в различных частях одной сережки и даже в пределах одного дихазия отмечал также С.К. Черепанов (1954).

Из качественных признаков оценивали опушение ножек пестичных сережек. Степень опушения определяли по 5-бальной шкале: голые (полное отсутствие волосков) — 0; единично опушенные (отдельно стоящие волоски) — 1; редко опушенные (волоски рассеяны по поверхности) — 2; густо опушенные (волоски покрывают 50 % поверхности) — 3; шерстисто опушенные (волоски покрывают 100 %) — 4.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Эндогенная изменчивость

Анализ эндогенной формы изменчивости показал, что для большинства метрических признаков характерны закономерности, выявленные нами ранее для других видов ольхи (Банаев, Шемберг, 2000). Наблюдается изменчивость размеров и формы листьев в зависимости от местоположения листа на стебле и в зависимости от типа стебля. Отличие ольховника от ольхи (в узком смысле) заключается в более четкой дифференциации на удлиненные и укороченные стебли, причем последние доминируют в кроне по общему числу расположенных на них листьев. Обычно на укороченных стеблях ольховника развивается 2 листа, из которых нижний более мелкий. Для измерений мы отбирали верхние листья с укороченных стеблей или листья из срединной части удлиненных стеблей, которые можно использовать в качестве характеристики «среднего фенотипа» особи.



Рис. 2. Изменчивость длины ножек пестичных сережек *Alnus fruticosa* в пределах кисти (линия — 1 см)

Весьма вариабельной на эндогенном уровне оказалась длина ножек пестичных сережек (рис. 2). В кисти не прослеживается какой-либо закономерной изменчивости по этому признаку, кроме заметно укороченных ножек у «шишек» в верхней части. Несмотря на это, мы исследовали изменчивость этого признака на внутри- и межпопуляционном уровнях. Чтобы максимально нивелировать влияние эндогенной формы изменчивости мы измеряли наиболее длинные ножки пестичных сережек в кисти.

Характер опушения ножек пестичных сережек в пределах особи существенным образом не меняется.

Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость

Анализ размерных параметров листьев *Alnus fruticosa* s.l. показал, что во всех исследованных популяциях встречаются как мелко-, так и крупнолистные формы (рис. 3). Длина листа колеблется в пределах 4–11, а ширина — 3–9 см. Увеличение размеров листьев обнаружено в юго-западных и юго-восточных популяциях. Наиболее крупнолистными формами ольховника встречаются на Сахалине и в Приморье (поп. № 23, 25) а также на юге Красноярского края (№ 5). Самые мелкие листья имеют экземпляры из Якутии (№ 12, 13), Бурятии (№ 10), Магаданской обл. (№ 18) и популяции из субальпийского пояса Западного (№ 6) и Восточного (№ 7) Саян. Отметим, что мелколистными формами из Забайкалья и Якутии выделялись в самостоятельный вид *Alnaster glutipes* Jarm. ex Czerep. (= *Alnus glutipes* (Jarm. ex Czerep.) Worosch.) (Ярмоленко, 1937; Черепанов, 1955; Ворошилов, 1966).

Наряду с размерами меняется и общий облик листьев, поскольку часто признаки варьируют сопряжено. Более мелкие листовые пластинки обычно расположены на коротких черешках и имеют меньшее число пар боковых жилок — в среднем 9–9.5 пар. В популяциях с крупными листьями средние значения признака увеличиваются до 11 пар. Подобные закономерности в изменчивости признаков листьев ранее отмечались нами для *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. (Банаев, 1997).

Сходные черты во внутри- и межпопуляционной формах изменчивости у ольхи (в узком смысле) и ольховника на территории Азиатской России проявляются и по ряду других признаков, несущих характеристику формы листьев и служивших основанием для выделения различных таксонов.

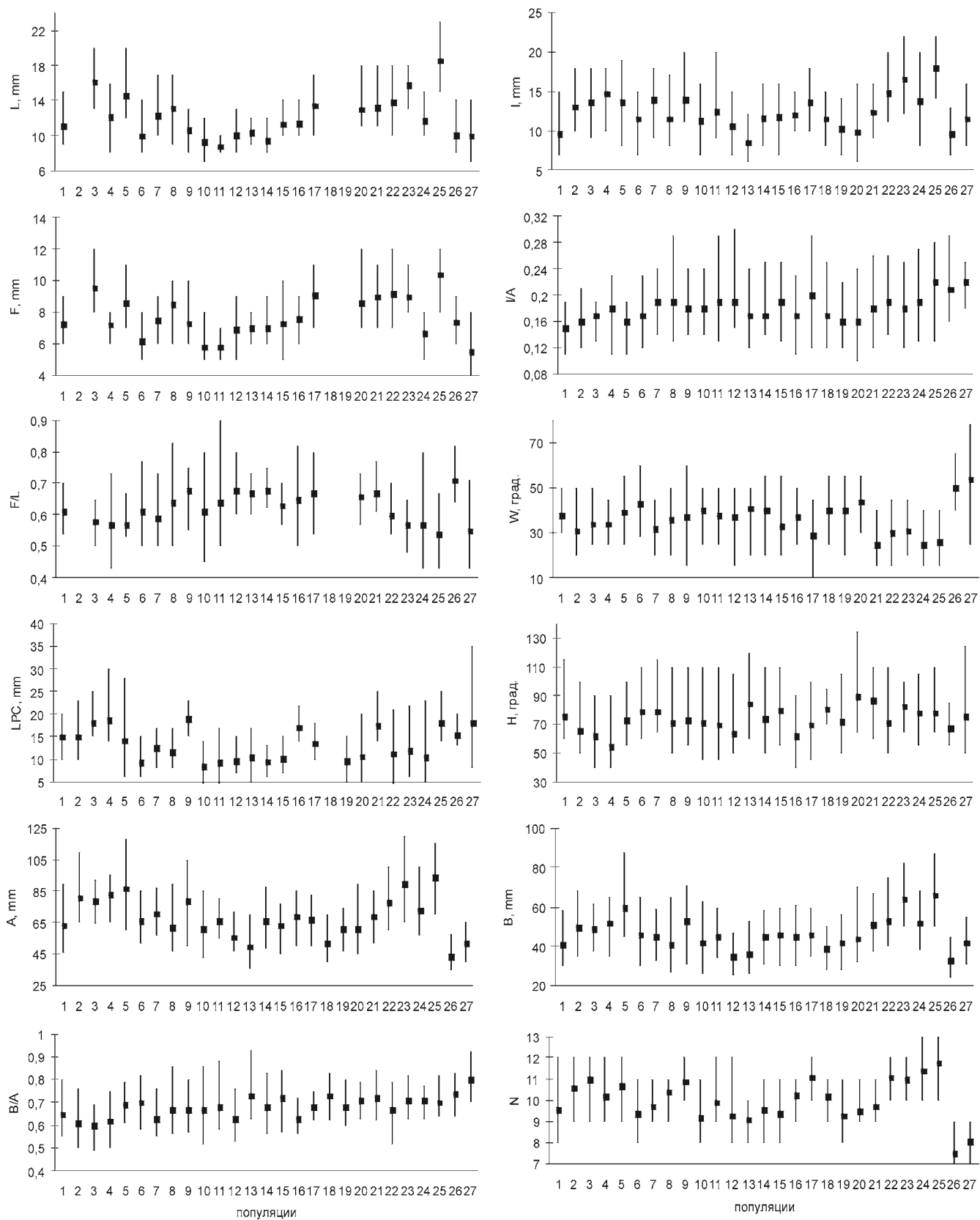


Рис. 3. Индивидуальная изменчивость метрических признаков *Alnus fruticosa* и *A. viridis*

Например, в юго-восточных популяциях (№ 17, 21–25) снижается верхний угол листовой пластинки, где средние значения (20–30°) соответствуют минимальным значениям «западных» популяций. Также в «восточных» популяциях незначительно увеличивается нижний угол листа и листовой коэффициент. Эти формы с широко- или округло-яйцевидной листовой пластинкой с сердцевидным основанием, тонкими изящными зубчиками, довольно длинными черешками (до 2.5 см) и крупными плодущими сережками (1.5–2.0 см длиной, 1.0–1.2 см в диаметре) были описаны как *Alnus maximowiczii* Call. ex С.К. Schneid. Однако эти формы на юге Приморья и Сахалине встречаются наряду с более узколистными формами с клиновидным или округлым основанием. Меняется лишь процентное соотношение тех или иных форм в популяциях. Так же, как и у *Alnus hirsuta*, у ольховника в более жестких условиях увеличивается признак I/A; это наблюдается в отдельных популяциях Якутии и в высокогорных популяциях.

Примечательно, что морфологические отличия образцов ольховника из высокогорных популяций от растений, произрастающих в том же районе на более низких высотах, могут достигать таких же значений, как и различия между географически отдаленными популяциями.

Данный факт продемонстрируем на примере популяций № 5, 6. Популяция № 5 (Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Н = 500 м над ур. м.) представлена растениями, произрастающими в подлеске смешанного кедрово-пихтового насаждения, а популяция № 6 из субальпийского пояса (окр. пос. Танзыбей, северный макросклон хр. Кулымыс, Н = 1400 м над ур. м.) представлена монодоминантной группировкой ольховника. Практически, по всем размерным признакам листьев средние значения в популяции № 6 соответствуют минимальным значениям популяции № 5. Причем листья отличаются не только размерами, но и текстурой, цветом и т.д.

У растений альпийского пояса листья всегда кожистые, жесткие, зубчатые до грубо зубчатых, часто снизу желтоватые. Эти формы по текстуре листьев близки к формам из Забайкалья (*A. glutipes*). Растения, произрастающие на более низких высотах, имеют более крупные листья, нередко с отчетливо выраженными зубцами (незначительными лопастями), в которых оканчиваются боковые жилки. Существенная разница в размерах и текстуре листьев может наблюдаться даже при различии высоты в 250–300 м между субальпийским, где ольховник часто произрастает в смешанном ред-

колесье, и альпийским поясами. У образцов ольховника, выросших в подлеске, особенно это характерно для растений из темнохвойной тайги, листовые пластинки всегда более тонкие, изящные. Возможно, это связано с дефицитом освещенности.

Указанные отличия высокогорных популяций не ограничиваются каким-либо регионом. Такие закономерности мы наблюдали в Западном (поп. № 5, 6) и Восточном (поп. № 7, хр. Канское Белогорье, Н = 1550 м над ур. м.) Саянах, в Амурской области (хр. Тукурингра, Н = 1200, 1440 м над ур. м.), в Приморье (популяция № 24, хр. Ливадийский, Н = 500, 1250 м над ур. м.) (рис. 4).

Эти особенности характеризуют адаптивные свойства вида и являются примерами модификационной изменчивости. В этой связи, нельзя говорить об их таксономической нагрузке и, следовательно, мы не можем согласиться с мнением С.К. Черепанова, который южные формы ольховника относит к *Alnaster mandshurica* (Hand.-Mazz.) Jarm., а северные и высокогорные считает «более холодостойким» видом *A. fruticosa*. Примечательно, что С.К. Черепанов в ряде случаев допускает вариабельность признаков в зависимости от факторов среды. Так, в «Арктической флоре СССР» (Черепанов, 1966) он отмечает, что большинство арктических экземпляров *A. fruticosa* отличаются от типичных более мелкими, голыми листьями и компактными кистями пестичных сережек. Однако он не выделяет их «в особую расу», так как считает «...экологической формой крайних условий существования, встречающейся и в других более южных частях ареала...» (с. 134).

К аналогичным выводам С.К. Черепанов (1954) приходит и при описании *Alnaster maximowiczii* Jarm. ex Czerep., указывая, что на пределах высотного распространения и в крайних условиях произрастания он становится мелколистным и имеет менее раскидистые кисти пестичных сережек. Такие экземпляры ничем, кроме более широких листьев и голых ножек пестичных сережек, не отличаются от *A. fruticosa*. Как мы уже отмечали выше, для Приморских популяций ольховника характерно некоторое увеличение средних значений листового коэффициента и нижнего угла листа. Однако изменение средних значений в популяциях происходит за счет процентного соотношения форм. В каждой популяции встречаются растения с разнообразными листьями.

О значительной изменчивости формы и размеров листьев ольховника с указанием конкретных примеров говорит Е. Hultén (1927). Исследуя ольховник на Камчатке, он отмечает, что в одном

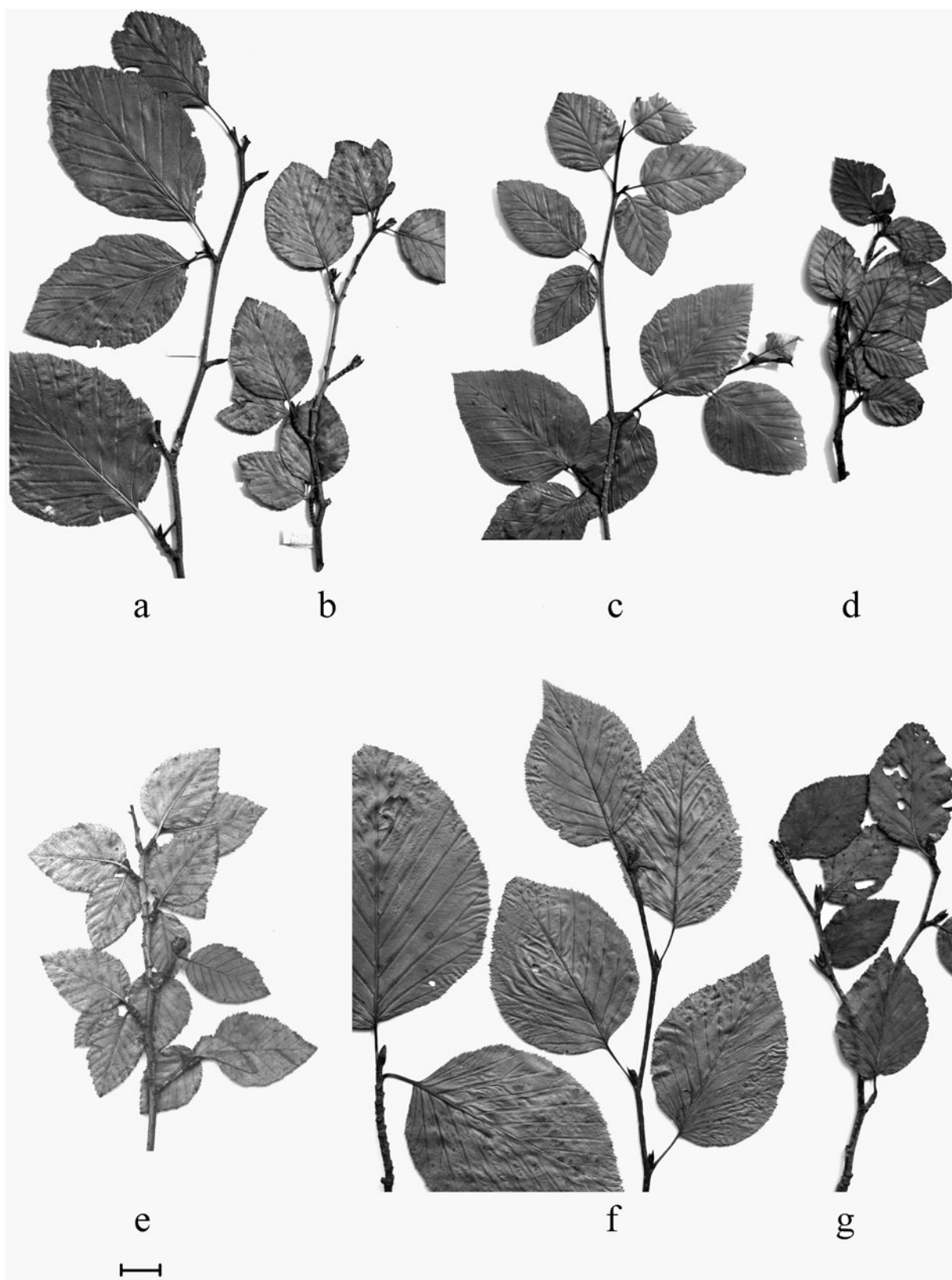


Рис. 4. Изменчивость листьев *Alnus fruticosa* (a — поп. № 5 H = 500 м над ур. м.; b — поп. № 6, H = 1400 м над ур. м.; c, d — хр. Тукурингра, H = 1200, H = 1440 м над ур. м.; e — поп. № 7, H = 1550 м над ур. м.; f, g — хр. Ливадийский, H = 500 м над ур. м., поп. № 24, H = 1250 м над ур. м.) (линия — 2 см)

и том же местообитании, где, безусловно, произрастает один вид, встречаются растения, которые можно определить как *Alnus kamtschatica* (Regel) Kom., *A. maximowiczii*, *A. sinuata* (Regel) Rydb. и т.д. В этой работе Е. Hultén высказал чрезвычайно важное замечание о непрерывности изменений в пределах ареала с запада на восток от узколистных форм с клиновидным основанием (*A. fruticosa*) до широколистных с сердцевидным основанием (*A. maximowiczii*) и выемчатым краем (*A. sinuata*). Таким образом, Е. Hultén впервые указал на наличие клинальной изменчивости признаков листьев у ольховника. По его мнению, в Евразии (от Архангельска до Чукотского п-ова и Кореи) и в Северной Америке (Аляска, на восток до Юкона и на юг до штата Вашингтон) произрастает только *A. fruticosa*.

К подобным выводам пришли и другие исследователи. В.А. Недолужко (1996), обработавший при участии А.К. Скворцова род *Duschekia* для сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», считает *Alnus mandshurica* (Call. ex С.К. Schneid.) Hand.-Mazz. и *A. kamtschatica* синонимами *D. fruticosa* (Rupr.) Pouzar (= *Alnus fruticosa*). Значительная вариабельность *D. fruticosa* по морфологическим признакам и отсутствие географической

определенности в изменчивости привело исследователей к выводу, что *D. fruticosa*, наряду с североамериканскими *D. crispa* (Ait.) Pouzar (= *Alnus crispa* (Ait.) Pursh) и *D. sinuata* (Regel) Pouzar (= *Alnus sinuata*), следует рассматривать как полиморфный вид с почти циркумбореальным ареалом. Однако В.А. Недолужко сохранил в качестве самостоятельного вида *D. maximowiczii* (Call. ex Schneid.) Pouzar (= *A. maximowiczii*), некритически используя признак соотношения длины околоцветника и длины тычинок.

По нашим данным, четко выраженной клинальной изменчивости формы листьев в восточном и юго-восточном направлениях, какую мы установили ранее для *Alnus hirsuta*, у ольховника на территории Азиатской России не наблюдается. Однако прослеживается ряд общих закономерностей. Например, наличие в Забайкалье «нетипичных» форм с более мелкими листьями и незначительным опушением, описанных как *A. sibirica* (Spach) Turcz. ex Kom. и *A. glutipes*, а также увеличение сердцелистных форм с оттянутой заостренной верхушкой в юго-восточных районах Дальнего Востока.

Что касается признака опушения ножек пестичных сережек, введенного впервые в диагнозы

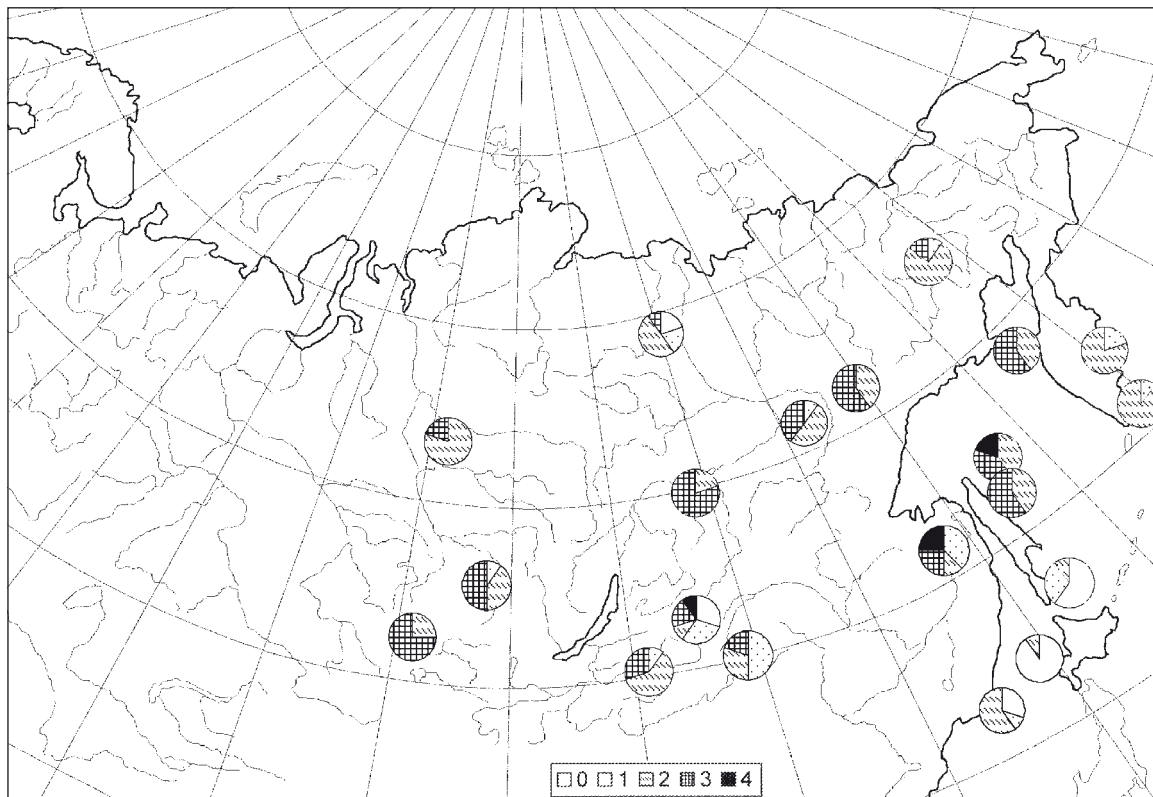


Рис. 5. Варьирование опушения ножек пестичных сережек *Alnus fruticosa*

видов ольховника А.В. Ярмоленко (1937) при описании *A. glutipes* из Забайкалья, то он также весьма вариабелен (рис. 5) и не может считаться надежным при решении таксономических задач. Этот факт косвенно подтвердил и С.К. Черепанов (1995), признав *A. glutipes* синонимом *A. fruticosa*. Однако для одних таксонов С.К. Черепанов допускает возможность изменчивости признака опушения, другие же считает «весьма странным исключением». Например, обсуждая опушенные формы ольховника с Сахалина (*Alnaster maximowiczii* var. *sachalinensis* (Koidz.) Czerep.), С.К. Черепанов (1954) отмечает, что их происхождение остается неясным, поскольку из других видов на Сахалине произрастает только сильно опушенная *Alnus hirsuta*, а возможность гибридизации между этими видами мало вероятна. Таким образом, в отличие от арктических образцов *A. fruticosa*, им не допускается мысль о существовании внутривидовой изменчивости и наличии опушенных отклонений от неопушенной «нормы» *A. maximowiczii*. Отметим, что *A. maximowiczii* и *A. hirsuta*, безусловно, не могут гибридизировать, хотя бы потому, что у них не совпадают сроки цветения.

В целом, для ольховника характерно наличие волосков на ножках пестичных сережек. Неопушенные формы чаще встречаются в Забайкалье, в Арктике, а также на юге Приморья и

юге Сахалина. Какое-либо объяснение, кроме случайного варьирования, для географического размещения голых или сильно опушенных форм найти сложно. На наш взгляд, этот признак не несет ни таксономической, ни адаптивной нагрузки.

Длина ножек пестичных сережек *A. fruticosa* s.l. также варьирует значительно. Снижение максимальных значений признака отмечается в Саянах (поп. № 6, 7), в Забайкалье и Якутии (поп. № 8, 10–15, 19). Приблизительно аналогичным образом варьируют и размеры плодущих сережек. Причем, как и в случае с *A. hirsuta*, в крайних условиях обитания шишечки приобретают бочковидную форму, что связано с более значительным снижением длины сережки, по сравнению с диаметром. Этот факт, по нашему мнению, объясняется важностью для растения такого органа, как плод. Даже в жестких экологических условиях размеры орешков снижаются незначительно, что и отражается в диаметре плодущих сережек.

При сравнении популяций *A. fruticosa* s.l. с популяциями *A. viridis* (№ 26, 27) заметны существенные различия по многим признакам. Особенно хорошо эти виды отличаются размерами листьев и числом пар жилок (в среднем 7.5–8 пар). В этой связи, мы не можем согласиться с мнением J.J. Furlow (1979), который считает, что в Евразии и Северной Америке произрастает только один вид *A. viridis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ внутривидовой изменчивости метрических и качественных признаков листьев и женских сережек показал, что *Alnus fruticosa* является полиморфным видом со сложной внутренней структурой. Ряд выявленных фенотипических различий, таких как размеры листьев и женских сережек, является результатом адаптации вида к различным эколого-климатическим условиям. Варьирование в пределах ареала различных форм, отличающихся размерными параметрами, объясняется реакцией вида на сдвиг градиентов среды. Такие изменения следует отнести к клинальной изменчивости

или к «серии постепенно изменяющихся популяций» по Э. Майру (1974). Варьирование опушения ножек пестичных сережек не обнаруживает какой-либо закономерности и связей с факторами среды или с географическим размещением популяций. Изменчивость этого признака носит случайный характер. Во всех исследованных популяциях *Alnus fruticosa* лимиты признаков трансгрессируют и в каждой популяции можно обнаружить весьма разнообразные формы, в связи с чем невозможно различить такие таксоны, как *A. mandshurica*, *A. maximowiczii*, *A. kamtschatica* и *A. glutipes*.

ЛИТЕРАТУРА

- Банаев Е.В. Изменчивость количественных признаков листьев и женских сережек *Alnus hirsuta* (Betulaceae) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 86–91.
- Банаев Е.В., Шемберг М.А. Ольха в Сибири и на Дальнем Востоке России. Новосибирск, 2000. 99 с.
- Ворошилов В.Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 478 с.
- Комаров В.Л. Род ольха — *Alnus* Gaertn. Флора СССР. М.-Л., 1936. С. 306–319.
- Майр Э. Популяции, виды, эволюция. М., 1974. 460 с.

- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.
- Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск, 1975. С. 3–14.
- Недолужко В.А. Сем. 48. Березовые — *Betulaceae* S.F. Gray // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т.8. С. 9–28.
- Семерилов Л.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). М., 1986. 140 с.
- Черепанов С.К. Монография рода *Alnus* Mill. s.l.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1954. 22 с.
- Черепанов С.К. Система рода *Alnus* Mill. s. str. и близких к нему родов // Бот. матер. Гербария Бот. ин-та АН СССР. М.-Л., 1955. Т. 17. С. 90–105.
- Черепанов С.К. Род *Alnus* Mill. — Ольха // Арктическая флора СССР. М.-Л., 1966. С. 136–138.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Ярмоленко А.В. Сем. XXIV. *Betulaceae* — Березовые // Флора Забайкалья. М.-Л., 1937. Т. 3. С. 236–242.
- Callier A. Gattung 11. *Alnus* Gaertn. // *Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde*. Jena, 1904. B. 1. P. 119–136.
- Hultén E. Flora of Kamtchatka and the adjacent islands. Stockholm, 1927. 218 p.
- Furrow J.J. The systematics of the american species of *Alnus* (*Betulaceae*) // *Rhodora*, 1979. Vol. 81. № 826. P. 151–248.
- Murai S. Relationships of allied species between northwestern U.S.A. and Japan on the genus *Alnus* // *Biology of Alder*. Oregon, 1968. P. 23–36.