

Дмитрий Николаевич ШАУЛО —
зав. лабораторией «Гербарий»

Центрального Сибирского ботанического сада

СО РАН (Новосибирск),

доктор биологических наук

dshaulo@yandex.ru

Никита Сергеевич ДРАЧЕВ —

аспирант Центрального Сибирского ботанического сада

СО РАН (Новосибирск)

nikoneo@list.ru

Игорь Владимирович КУЗЬМИН —

зав. учебным ботаническим садом

биологического факультета

Тюменского государственного университета

ivkuzmintgu@yandex.ru

УДК 591.9 (571.1)

ИНТРОГРЕССИВНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В РОДЕ *SORBUS* (ROSACEAE) ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

INTROGRESSIVE HYBRIDISATION OF *SORBUS* (ROSACEAE) IN TYUMEN REGION BOREAL FORESTS

АННОТАЦИЯ. Впервые показана возможность интрогрессивной гибридизации видов рода *Sorbus* (Rosaceae), обитающих в лесной зоне Тюменской области.

SUMMARY. The article presents First data on structure and introgressive hybridization of *Sorbus* (Rosaceae) in the boreal forest of Tyumen region.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. Интрогрессивная гибридизация, рябина, Тюменская область.

KEY WORDS. Introgressive hybridization, mountain ash (*Sorbus*), Tyumen region.

Для рода *Sorbus* L. характерен значительный полиморфизм, что связано с интрогрессивной гибридизацией с последующим апомиксисом и полиплоидией [1]. Значительны разногласия во взглядах разных авторов на систематику sect. *Sorbus*: от признания единого вида *S. aucuparia* L. s. l. с широчайшей изменчивостью и распространением от Атлантического до Тихого океанов [2], до придания видového ранга так называемым региональным расам: *S. aucuparia* s. str., *S. gorodkovii* Pojark., *S. glabrata* (Wimm. et Grab.) Hedl., *S. sibirica* Hedl. [3], [4], [5], [6], [7], [8], [9], [10], [11] с близкими полярным *S. polaris* Koehne и дальневосточными *S. amurensis* Koelle и *S. kamtschatensis* Kom. Третий подход заключается в придании им ранга подвида [12], [13], [14]. При этом *S. gorodkovii* и *S. glabrata* часто сводятся в синонимы друг к другу или к *S. sibirica*. Простое сведение в синонимы, однако, скрывает реально существующую в природе изменчивость.

Для Сибири все авторы указывают лишь *S. sibirica*. Только Н.И. Науменко [15] для Южного Зауралья указывает оба вида как дикорастущие, а также приводит гибрид *S. sibirica* x *S. aucuparia*.

S. gorodkovii иногда считают гибридом *S. aucuparia* x *S. sibirica* [12], [15]. На наличие переходных форм и гибридов *S. aucuparia* x *S. sibirica* указывали на гербарных этикетках Н.И. Орлова (1957) и В. Васильев (1967).

При работе над флорой лесной зоны Тюменской области, лежащей на границе Европы и Азии, авторы также столкнулись со значительным полиморфиз-

мом рябин, отсутствием монографических работ по этой группе в Сибири и невозможностью их удовлетворительного определения по существующим «Флорам...» и «Определителям...». Наибольшее количество таксонов приводится во «Флоре СССР» [5] и работе С.С. Станкова и В.А. Талиева [16]: *S. aucuparia* s. str., *S. aucuparia* var. *glabrata* Gilib., *S. glabrata*, *S. sibirica*.

При уточнении таксономического состава рябин и их распространения в регионе использованы материалы авторов (194 листа), ИПОС СО РАН (13 л.), ТюмГУ (41 л.). Для сравнения использовались и образцы из других регионов из гербариев ЦСБС СО РАН (64 л. и лаборатории интродукции пищевых растений — 39 л.), ИЭРиЖ УрО РАН (13 л.), ООО «ТюменНИИГипрогаз» (1 л.).

Имея дело с весьма разнообразным материалом, авторы попытались не ограничиваться формальным приведением всех образцов к одному-двум видовым названиям, а некоторым образом структурировать разнообразие рябин. Так, в природе были обнаружены особи, у которых опушение листьев весьма варьировало на одном и том же побеге и, более того, в пределах одного листа и листочка. Причем степень опушенности различных частей растения сочеталась самым разным образом. В некоторых районах подобные растения были массовыми и, казалось бы, подтверждали точку зрения о едином крайне полиморфном виде. Вместе с тем, если рассматривать не полиморфность признаков в общем, а полиморфизм как один из признаков конкретного таксона и выделить полиморфные особи в самостоятельную группу при анализе, обнаруживаются некоторые закономерности, приводимые далее. В частности, несомненна определенная географическая дифференциация и дискретность признаков.

Для анализа применен метод гибридных индексов [17], ранее использованный для изучения других древесных растений [2 и др.]. Метод требует оценивать изучаемые признаки, получая обобщенное балльное сравнение фенотипов. При этом признаки предполагаемых «чистых» видов получают крайние оценки, а признаки гибридов имеют промежуточные значения. Оценки всех признаков каждой особи суммируются, образуя индекс особи (*i*). Полученная сумма значений индексов всех особей популяции отображается на блок-диаграмме.

Исследовали следующие признаки, как используемые в таксономии рябин, так и дополнительные: опушение листочков (с градацией от 0 до 8), опушение черешков, почек, положение главной жилки на пластинке листа, наличие килей (выростов) и кармашков главной жилки (градация 0-2) (табл. 1).

Такие признаки, как, например, строение древесины, плодов, соцветий и т.п., не рассматривали, т.к. далеко не на каждом гербарном образце эти органы имеются и пригодны для исследования. Имеющиеся указания непригодности морфологических признаков листьев рябин для таксономических целей [8], [9], [10] основаны на очень малой выборке (10 листьев) и смешении материала из разных регионов (от Мурманской и Ленинградской областей до северо-восточного Зауралья и Новосибирска), поэтому не кажутся убедительными. Известны также работы по сравнительному анализу видов рябин с использованием количественных признаков листьев [18].

Из-за изменчивости внутри таксона сумма индексов *S. sibirica* колебалась от 0 до 5, *S. aucuparia* s. str. от 15 до 20. Промежуточные формы с индексом 6-14 составили большинство. В популяции высчитывается также средний индекс популяции (*i* сред.), который позволяет сравнивать в сопоставимых величинах популяции между собой, различать «чистые» и гибридные популяции и судить о степени развития гибридных популяций к тому или иному исходному виду.

Таблица 1

**Количественные показатели признаков *Sorbus*,
использованные для вычисления гибридного индекса**

№	Признаки и степень их выраженности	Количественная оценка признака		
		<i>S. sibirica</i>	Промежуточные	<i>S. aucuparia</i>
1.	Опушение листочков:			
-	Почти отсутствует	0		
-	По главной жилке и рядом		1	
-	По главной жилке и редкое равномерное по листу		2	
-	По главной жилке и редко-частое неравномерное по листу		4	
-	По главной жилке и равномерно густое по листу		7	
-	Сплошь очень густое			8
2.	Опушение черешков:			
-	Почти отсутствует	0		
-	Прерывистое и(или) только по бокам		1	
-	Сплошное довольно густое			2
3.	Опушение почек:			
-	Волоски короткие	0		
-	Волоски длинные редкие		1	
-	Волоски длинные очень густые			2
4.	Форма листочков:			
-	Ланцетные	0		
-	Промежуточные, варьирующие на побеге		1	
-	Широколанцетные			2
5.	Главная жилка:			
-	Лежит целиком в ямке	0		
-	Лежит в углублении, часто частично		1	
-	Лежит на поверхности листа просто			2
6.	Киль и выросты главной жилки:			
-	Выражены хорошо киль и(или) выросты	0		
-	Местами есть выросты		1	
-	Жилка круглая, киль и(или) выростов нет			2
7.	Кармашки главной жилки:			
-	Много, почти на каждой боковой жилке, глубоких	0		
-	1-2 кармашка на листочек, неглубоких		1	
-	Кармашков нет или слабые намеки на кармашки			2
Общая теоретическая оценка гибридного индекса:				
<i>S. sibirica</i>		0		
Промежуточные			10	
<i>S. aucuparia</i>				20

Изучено 5 популяций из зоны мелколиственных лесов (1: г. Тюмень, 2: окр. оз. Кучак), южного, среднего и северного поясов южной тайги (соответственно, 3: д. Мазурова, 4: п. Туртас и ур. Ильтым-гора, 5: ж.-д. ст. Демьянка). Количество изученных образцов (n) составило в каждом случае 47, 29, 22, 30 и 36.

Выявлено, что все популяции неоднородны и состоят из растений с признаками 2-3 таксонов, однако их соотношение меняется в зависимости от широты местности (рис. 1).

Популяция 1 наиболее разнообразна. Очевидно, это связано с массовым завозом саженцев, стихийным культивированием и распространением птицами в черте города. 48% городской популяции составляют деревья с доминированием признаков *S. aucuparia* s. str. Растения с промежуточными признаками составили 43%, а *S. sibirica* — 9%, i сред. = 7,4. Роль стихийной интродукции хорошо заметна при сравнении с данными по окрестностям города (из разных мест Тюменского района, $n=15$, i сред. = 7,8), где преобладают деревья с промежуточными признаками.

В остальных популяциях соотношения составили: 14-72-14%, 14-41-45%, 0-93-7%, 0-72-28%. Средние индексы популяций составили 8,6 — 11,5 — 9,2 — 12,3 соответственно.

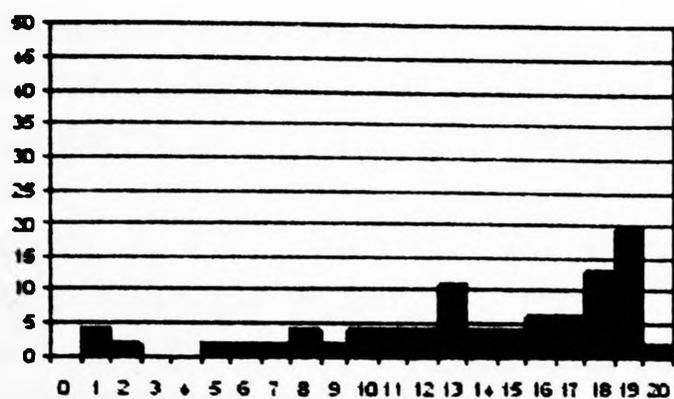
Видно, что при продвижении на север особи с признаками *S. aucuparia* s. str. исчезают полностью, а доля особей с признаками *S. sibirica* возрастает.

Для сравнения анализу подверглись также выборки из культурных посадок Академгородка в окр. г. Новосибирск (39 л.) и дикие рябины Республики Тыва (24 л.).

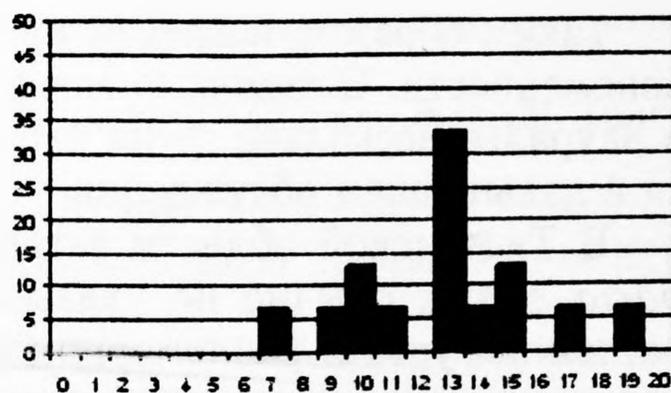
При анализе видно, что в Академгородке высажены деревья с промежуточными признаками (i сред. = 14,1). В различных местах Тывы, где почти отсутствует садоводство, признаки рябин намного стабильнее: 96% особей можно отнести к *S. sibirica* (сумма индексов от 0 до 5) и лишь 4% попадают в промежуточную группу, весьма близко примыкая к первой (сумма индексов = 6). Для Тывы i сред. = 3,8. Тывинские показатели приближаются к тенденциям рябин северных районов Западной Сибири (данные не вошли в настоящую работу). Можно говорить о том, что в Тыве и на севере Западной Сибири произрастает *S. sibirica*, в очень малой степени затронутая процессами гибридизации, в то время как популяции южного и среднего Зауралья — смешанные.

Микроструктурное разнообразие листовой поверхности может иметь экологическое и эволюционное значение. Различные структуры на листьях древесных растений (преимущественно флоры умеренного пояса) носят название домаций (domatia). К ним относятся и кармашки вдоль средней жилки некоторых особей рябин. Различные мелкие членистоногие (клещи и др.), обитающие на растениях, находят на таких листьях повышенное разнообразие микроместо обитаний, «убежищ», где мирные членистоногие (сапро- и микофаги) могут спрятаться от хищных форм. В свою очередь повышенная концентрация жертв привлекает и большее количество членистоногих-хищников, которые поедают и фитофагов, и паразитов растения [19]. Густое опушение препятствует передвижению микроартропод и вызывает снижение их численности. Таким образом, особи с развитыми кармашками и негустым опушением могут получать преимущество перед особями без кармашков или с кармашками, но и с густоопушенными листьями. Известно также, что наибольшая биомасса беспозвоночных из всех природных зон Западно-Сибирской равнины характерна для южнотаежных лесов [20], т.е. именно там, где среди рябин наибольшее распространение получают особи с промежуточными признаками (популяции 3 и 4), имеющие некоторое количество кармашков на листьях в сочетании с рассеянным опушением.

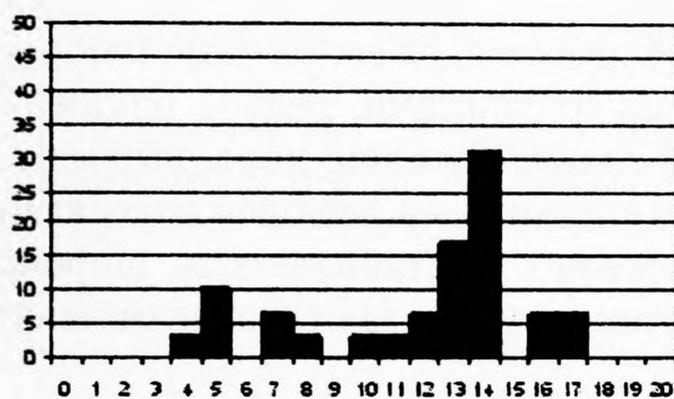
Полученные данные, несомненно, предварительны и нуждаются в дополнительном сборе материала. Одной из целей данной работы является привлечение внимания исследователей к проблеме полиморфизма рябин из родства *S. aucuparia*.



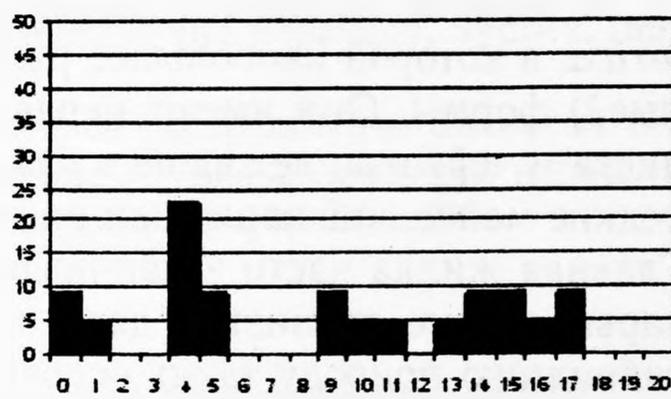
Тюмень



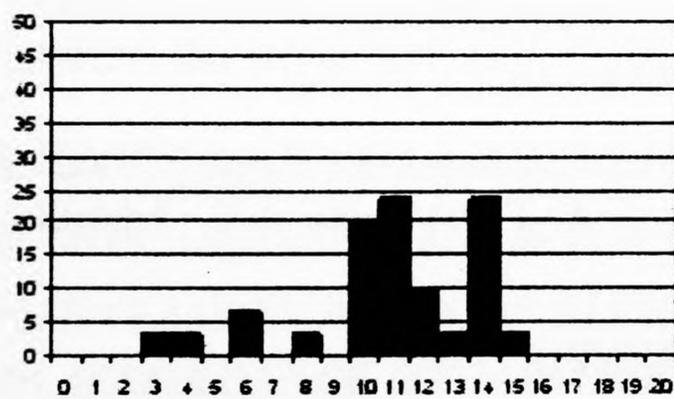
Тюменский район



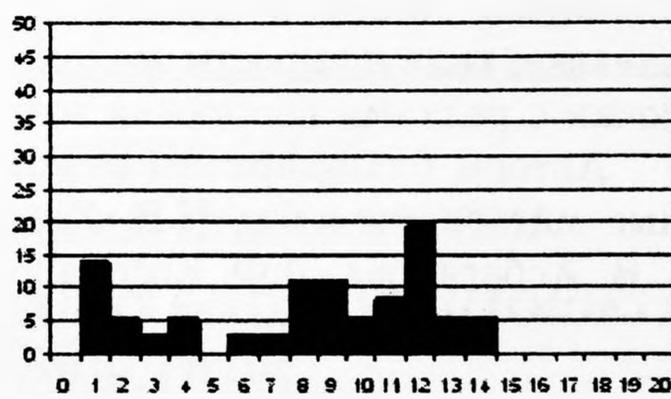
биостанция "Озеро Кучак"



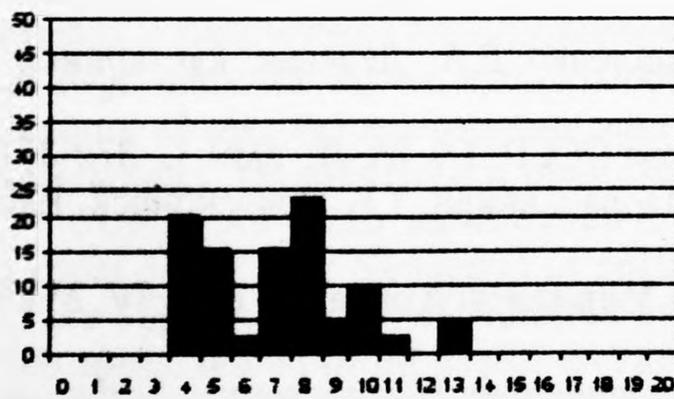
биостанция "Мазурова"



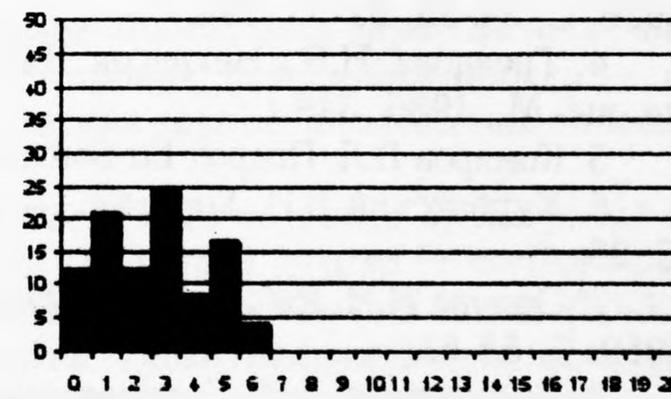
пос. Туртас и ур. Ильтым-гора



ж.-д. ст. Демьянка



Новосибирск – Академгородок



Республика Тыва

Рис. 1. Блок-диаграммы отдельных популяций рябин на основе метода гибридных индексов. По оси ординат — баллы индекса: от 0 до 5 — *S. sibirica*, 6-14 — промежуточные формы, 15-20 — *S. aucuparia* s. str. По оси абсцисс — проценты особей с соответствующими баллами

Таким образом, исследованный материал позволил выявить следующие закономерности. С помощью морфологических признаков листьев мы выделили в Зауралье несколько групп рябин, таксономический статус которых нуждается в дальнейшем обсуждении.

В Тюменской области встречается не только *S. sibirica*, но и *S. aucuparia* s. str., обычно не указываемая для Сибири. Листья и черешки этих растений густо и равномерно (sic!) опушены; главная жилка выступает над поверхностью пластинки листа; киль, выросты и кармашки отсутствуют; почки с длинными густыми волосками. Северная граница распространения таких особей проходит в южной тайге, севернее г. Тобольск, но южнее п. Туртас, примерно по 58°30' с.ш.

В регионе находится пограничная зона между *S. aucuparia* s. str. и *S. sibirica*, в которой наибольшее распространение имеют промежуточные (гибридные?) формы. Они имеют неравномерное, с проплешинами, редкое опушение листа и черешка; лежащие в канавке участки главной жилки; киль, выросты и редкие маленькие кармашки на жилках; почки с длинными редкими волосками. Главная жилка часто заканчивается зигзагообразно. Нестабильность, широкое варьирование признаков даже на одном растении указывают на возможную гибридную природу таких особей.

В регионе произрастают рябины, имеющие признаки *S. gorodkovii* (обычно не указываемой для Сибири), в т. ч. многочисленные крупные кармашки в углах боковых жилок.

С увеличением широты местности все более часты растения с признаками *S. sibirica*. Листья и черешки их почти голые; главная жилка целиком лежит в канавке; киль и выросты жилок выражены слабо; кармашки почти отсутствуют; почки с редкими короткими волосками.

Авторы благодарят за возможность работы с гербариями и предоставленные материалы к.б.н. Н.В. Хозяинову, к.б.н. В.А. Глазунова, А.С. Афолина, С.В. Асбаганова, Л.Ф. Косолапову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Габриэлян Э.Ц. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван, 1978. 284 с.
2. Коропачинский Ю.И., Милютин Л.И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск, 2006. 223 с.
3. Баранова Е.В. Рябина // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений. М., 1976. С. 34-35, 52-53, 294.
4. Гроздова Н.Б., Некрасов В.И., Глоба-Михайленко Д.А. Деревья, кустарники и лианы. М., 1986. 349 с.
5. Комаров В.Л. Подрод *Eu-Sorbus* Kom. // Флора СССР. Т.9. М.-Л., 1939. С. 372-377.
6. Курбатский В.И. *Sorbus* L. — Рябина // Флора Сибири. Т.8. Новосибирск, 1988. С. 26.
7. Орлова Н.И. Рябина — *Sorbus* L. // Флора Мурманской области. Вып. IV. М.-Л., 1959. С. 58-61.
8. Сальникова Л.И. Сравнительная анатомия перикарпия и спородермы *Sorbus aucuparia* L., *S. gorodkovii* Pojark. и *S. sibirica* Hedl. // Вестник ЛГУ. Сер. биол. Л., 1980. С. 60-66.
9. Сальникова Л.И. Сравнительная анатомия побегов *Sorbus aucuparia*, *S. gorodkovii* и *S. sibirica* (Rosaceae) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 11. С. 1591-1600.
10. Сальникова Л.И. Морфология и анатомия листа *Sorbus aucuparia*, *S. gorodkovii* и *S. sibirica* (Rosaceae) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1264-1271.
11. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

12. Заиконникова Т.И. Рябина — *Sorbus* L. // Флора Восточной Европы. Т. X. СПб., 2001. С. 535-543.
13. Крылов П.И. *Sorbus* L. — Рябина // Флора Западной Сибири. Вып. VII. Томск, 1933. С. 1464-1465.
14. Попов М.Г. Флора Средней Сибири. Т. 1. М.-Л., 1957. 551 с.
15. Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья. Курган: Изд-во Курганского ун-та, 2008. 512 с.
16. Станков С.С., Талиев В.А. Рябина — *Sorbus* L. // Определитель высших растений Европейской части СССР. М., 1949. С. 402.
17. Anderson, E. Introgressive hybridization. New York, 1949. 109 p.
18. Озерская Т.М. Сравнительный анализ видов рябин (Rosaceae: *Sorbus* L.) коллекции ВИР по количественным морфологическим признакам листьев // Мат-лы VIII Молодеж. конф. ботаников в Санкт-Петербурге (17-21 мая 2004 г.). СПб., 2004. С. 223.
19. Walter, D.E., Proctor, H.C. Mites: Ecology, Evolution and Behaviour. Sydney, 1999. 322 p.
20. Сергеев М.Г., Молодцов В.В. Пространственное распределение биомассы беспозвоночных животных на Западно-Сибирской равнине // Биоразнообразие и динамика экосистем: информационные технологии. Новосибирск, 2006. С. 302-309.

Наталья Александровна ГАШЕВА —
старший научный сотрудник
Института проблем освоения Севера СО РАН,
кандидат биологических наук
nhob@mail.ru

УДК 581.44: 582. 623.2

КЛАССИФИКАЦИЯ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОБЕГОВ *SALIX* *MYRTILLOIDES* L. ПО МОРФОМЕТРИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ THE CLASSIFICATION OF ELEMENTARY SPROUTS *SALIX* *MYRTILLOIDES* L. IN ACCORDANCE WITH MORPHOMETRIC INDICATORS

АННОТАЦИЯ. Представлен способ классификации побегов *Salix myrtilloides* L. по морфометрическим показателям. Используя 14 индексов, отражающих структурную характеристику побега, и кластерный анализ, мы выявили четыре типа побегов, которые отличаются по коэффициенту сгущения — соотношению длины стебля и количеству расположенных на нем листьев. Побеги двух групп появляются из двух верхних почек прошлогоднего годичного побега, остальные побеги — из спящих почек. Функционально эти морфометрические группы аналогичны побегам замещения, обогащения и дополнения.

SUMMARY. *Salix myrtilloides* L. was investigated. It lives in a strip of the forest on a coast of the river Sjesyegan in natural park Numto. The park is located in northern part of the Tyumen area. *S. myrtilloides* in these conditions is submitted by low bushes (30-50). The stems, leaves of all shoots on ramus were measured. These ramuses are characterized as an axes of the third order of branching. The measurements were used for drawing up 14 indexes. These indexes were used for realization of the Cluster Analysis. The indexes are the structural characteristics of shoots. The shoots form three groups, which differ by parameters of indexes. The shoots of each group differ by a parity of leaves quantity to length of a stem and by a parity of the sizes of the largest leaves to length of a stem.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. Побеги ветвления, ветвь, система побегов, структура побега, кластерный анализ.

KEY WORDS. Laterate shoot, ramus, shoot system, structure of shoot, Cluster Analysis.