

## БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ

### БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЛИСТВЕННИЦ РОССИИ

© Л.И.Милютин

Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия

УДК 582.475.2: 575.2 (<

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке СО РАН (интеграционный проект № f РФФИ (гранты № 02-04-49423 и № 03-04-49719)

Восемь естественно произрастающих видов лиственницы описано на территории России. Большинство видов не являются общепризнанными. Они служат объектами дискуссий среди систематиков. Кроме того, выде различные гибридные комплексы лиственниц. Внутривидовые таксоны наиболее детально изучены у листвен сибирской. Этот вид имеет следующие разновидности (подвиды, экотипы, географические расы): *obensis*, *usqjamnsis*, *jenisseensis*, *polaris*, *lenensis*, *baicalensis*, *transbaicalensis*. У других видов изучены главным об морфологические формы. Имеются литературные данные о более низкой изменчивости видов *Larix* по сравне? другими родами семейства *Pinaceae*, однако этот вывод нельзя считать хорошо обоснованным.

Eight naturally growing species of larch are studied at the territory of Russia. Most of these species are not recog universally. They still are objects of the taxonomic discussion. Besides, a number of hybrid larch complexes are distingu *Larix sibirica* intraspecies taxons are studied in detail. This species has the following varieties (subspecies, ecotypes, geog races): *obensis*, *altaica*, *sajanensis*, *jenisseensis*, *polaris*, *lenensis*, *baicalensis*, *transbaicalensis*. The only described feati some other species are their morphological forms. There are some published data on lower *Larix* species variability comparison with other genera of *Pinaceae* family, but such a conclusion is not well-grounded.

Лиственница - главная, наиболее распространенная лесообразующая порода России. Лиственничные леса занимают площадь 278 млн. га, что составляет около 40% всей лесопокрытой площади нашей страны. Общий запас древесины в лиственничных лесах - 25,2 млрд. м<sup>3</sup> или примерно 34% всех запасов российских лесов. Поэтому вопросы систематики и вообще биоразнообразия лиственниц имеют важное научное и практическое значение. К сожалению, дифференциация рода *Larix* очень запутана. Это в значительной мере объясняется тем, что основной критерий вида - репродуктивная изоляция у лиственниц проявляется слабо, и они легко гибридизируют в природных условиях. До настоящего времени нет даже общего мнения о числе видов лиственницы. Например, В.Н.Сукачев [1] выделял 14 видов, В.Л.Комаров [2] - 25, Н.В.Дылис [3] - 20, Е.Г.Бобров [4, 5] - 16 и т.д.

В настоящее время описано восемь естественно произрастающих в России видов лиственницы: лиственница Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis (= *L. russica* (Endl.) Sabine ex Trautv.); л. сибирская (*L. sibirica* Ledeb.), л. Гмелина или даурская (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.); л. Каяндера (*L. cajanderi* Mayr); л. охотская (*L. ochotensis* Kolesn.); л. ольгинская (*L. olgensis* A. Henry); л. курильская (*L. kurilensis* Mayr); л. камчатская (*L. kamtschatica* (Rupr.) Carr). Большинство этих видов (*L. sukaczewii*, *L. cajanderi*, *L. ochotensis*, *L. kurilensis*, *L. kamtschatica*) не являются общепризнанными видовыми таксонами и служат объектами дискуссий среди систематиков. Кроме того, выделены следующие гибридные комплексы: *L. sukaczewii* x *L. sibirica*, *L. sibirica* x *L. gmelinii* (= *L. x czekanowskii* Szaf. - л. Чекановского), *L. gmelinii* x *kamtschatica* (= *L. x maritima* Sukacz. - л. приморская); *L. gmelinii* x *L. x maritima* x *L.*

*olgensis* (= *L. x amurensis* Kolesn. - л. амурскг *olgensis* x *L. principis rupprechtii* (= *L. x. lut* Sukacz. - л. Любарского); *L. x lubarskii olgensis* (= *L. x komarovii* Kolesn. - л. Комаро] *kamtschatica* x *L. x maritima* (*L. x midden* Kolesn. - л. Миддендорфа). Некоторые из гибридных комплексов, например, листве Миддендорфа, также не явл общепризнанными

Ряд видов лиственницы интродуцирован в Россию, относительно встречаются западноевропейские вид! европейская (*L. decidua* Mill) и л. польска] *polonica* Racib.); азиатский вид л. японск *leptolepis* (Siebold et Zucc.) отмечается североамериканские виды интродуцироваг небольших масштабах, главным образ\* опытных посадках.

Наиболее хорошо изученным лиственницы на территории России яв лиственница сибирская. Насаждения лиственницы занимают примерно 14% лиственничных лесов страны. Наиб< концентрация этих насаждений отмеча< континентальных горных районах I Сибири, которые характеризуются невл влажностью. Лиственница сибирская за местоположения с более ХОJ температурным режимом по сравне\* местообитаниями лиственницы Сукачева.' по сравнению с лиственницей Гмелина он; устойчива к низким температурам Границ лиственницами сибирской и Гмелина совг юго-западной границей вечной мерзлоты.

Лиственница сибирская формирует! различных типов лесных насаждений.Т< горных районах Южной Сибири выдеж типа лиственничных лесов.

Лиственница сибирская не однорс экологическим свойствам и морфологи<sup>1</sup>

признакам на протяжении своего обширного ареала и образует ряд внутривидовых таксонов. Обобщение результатов наших исследований, а также многочисленных литературных данных позволяет привести здесь список этих таксонов, хотя их ранг интерпретируется различными исследователями по-разному (подвиды, экотипы, географические расы). И хотя ранги перечисленных таксонов по существу близки, мы используем термин «разновидность» для унификации внутривидовой систематики лиственницы сибирской.

*L. sibirica* имеет следующие разновидности: *rossica* (северные и северо-восточные районы Европейской части России, западнее Урала); *obensis* (бассейн Оби, исключая Алтай); *altaica* (Алтай); *jenisseensis* (бассейн Енисея); *sajanensis* (Восточный Саян); *polaris* (северная Сибирь, включая арктические районы); *lenensis* (бассейн верхней Лены и районы Иркутского Приангарья); *baikalensis* (северо-западное и северо-восточное побережья Байкала); *transbaikalensis* (горы западного Забайкалья). Некоторые из этих разновидностей были в той или иной степени преобразованы в другие таксоны. В частности, var. *rossica* и прилегающая часть var. *obensis* были объединены Н.В.Дылисом [6, 7] в самостоятельный вид *L. sukaczewii*.

Лиственница Сукачева до настоящего времени остается дискуссионным видом, хотя и описывается во многих дендрологических сводках и учебниках. С одной стороны, приводится много доказательств того, что лиственница Сукачева отличается от лиственницы сибирской по ряду морфологических и биохимических признаков (работы Р.И.Дерюжкина и его учеников, А.И.Ирошникова, В.П.Путенихина и др.) С другой стороны, имеются серьезные аргументы против выделения лиственницы Сукачева в качестве самостоятельного вида. В частности, наши исследования [Милютин, Муратова, Ларионова, 1995] показали отсутствие существенных генетических и кариологических различий между лиственницами Сукачева и сибирской. Е.Г.Бобров [4, 5] даже сделал вывод о том, что *L. sibirica* и *L. sukaczewii* не могут быть отличимы друг от друга по их морфологическим, географическим, генетическим, ценогическим и кариологическим признакам. Конечно, такой вывод слишком категоричен. Некоторые различия между лиственницами сибирской и Сукачева существуют: морфологические особенности, географическое распространение, отличия в экологии, но не ясно, насколько эти различия достаточны для присвоения лиственнице Сукачева видового статуса.

Положение осложняется тем, что первоначально лиственница Сукачева была выделена Н.В.Дылисом [6, 7] в основном по количественным признакам, амплитуда изменчивости которых у лиственниц сибирской и Сукачева значительно перекрывается. Позднее

Н.В.Дылис [9] описал некоторые видовые различия и по качественным признакам, однако большинство этих признаков также сильно изменчиво, что затрудняет видовую диагностику. В этой связи следует особо отметить такой признак, как длина кроющих чешуи шишек. Эти чешуи у лиственницы Сукачева обычно небольшие и слабо заметные, а у лиственницы сибирской - длинные и хорошо видимые. По исследованиям канадских палеоботаников Б.А.Ле Пэйджа и Д.Ф.Бэсингера [10 и др.], две различные группы видов были сформированы в процессе эволюции рода *Larix*: одна с короткими кроющими чешуями шишек, другая - с длинными. Эти данные могли бы быть серьезным аргументом в пользу видовой самостоятельности лиственницы Сукачева, однако имеются сообщения [11] о том, что даже в пределах одного вида (*L. leptolepis*) выявлены формы с длинными и короткими кроющими чешуями, что свидетельствует о внутривидовой изменчивости и этого признака.

Лиственница Сукачева занимает строго ограниченные местообитания в северо-восточных районах Европейской части России, на Урале и прилегающих к Уралу районах Западной Сибири. Насаждения лиственницы Чекановского занимают очень небольшой ареал, примерно 0,1% лиственничных лесов России. По мнению некоторых исследователей [7, 12 и др.], в бассейне нижнего течения Оби расположена зона естественной гибридизации лиственниц Сукачева и сибирской. Однако никто пока не описал географическое распространение гибридов, возможно из-за трудностей диагностирования не только гибридов, но и родительских видов.

Переходя к описанию лиственницы Гмелина (даурской) следует напомнить утверждение Н.В.Дылиса [3] о том, что за всю историю изучения этой лиственницы ее видовая самостоятельность никогда не подвергалась сомнению. Больше того, исследования В.Н.Сукачева [1] и Б.П.Колесникова [13] показали, что *L. sibirica* и *L. gmelinii* очень далеки друг от друга в системе рода *Larix* и принадлежат к разным видовым сериям этого рода.

В дополнение к этому многие исследования показали, что лиственницы сибирская и Гмелина очень специфичны по своим экологическим особенностям. Как уже отмечалось, юго-западная граница лиственницы Гмелина в значительной степени совпадает с границей вечной мерзлоты. Кроме того, ареал *L. gmelinii* близко совпадает с ареалами некоторых других видов: *Pinus pumila*, *Betula middendorffii* и др., а ареал *L. sibirica* - с ареалами *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*

Совпадение ареалов, а также фитоценологические связи лиственницы сибирской с одной группой видов, а лиственницы Гмелина - с другой, указывают на различия в исторических условиях формирования этих видов.

Лиственница Гмелина, как и лиственница сибирская, формирует различные типы лесных насаждений. Только в Восточном Забайкалье И.И.Панарин [14] выделил 50 типов леса, формируемых лиственницей Гмелина. Насаждения лиственницы Гмелина занимают примерно 35% лиственничных лесов страны.

Рассматривая внутривидовую дифференциацию лиственницы Гмелина, следует прежде всего остановиться на лиственнице Каяндера. Выделенная впервые Г.Майром [15] в ранге вида, она не признавалась таковой В.Н.Сукачевым и его учениками Н.В.Дылисом, Л.К.Поздняковым и др. Н.В.Дылис [3] описал *L. cajanderi* как восточный подвид *L. dahurica* (= *L. gmelinii*) ssp. *cajanderi* (параллельно с западным подвидом *L. dahurica* ssp. *dahurica*). Е.Г.Бобров [4, 5] восстановил ранг вида для лиственницы Каяндера. Видовой статус *L. cajanderi* в настоящее время признают многие специалисты (И.Ю.Коропачинский, А.П.Абвимов, Е.Н.Муратова и др.). Не вдаваясь в дискуссию по этому вопросу, выскажу свое личное мнение о том, что пока отсутствуют убедительные аргументы, подтверждающие видовой ранг лиственницы Каяндера.

Насаждения лиственницы Каяндера занимают почти половину (48%) лиственничных лесов России. Эта лиственница произрастает в наиболее суровых условиях Северо-Востока Сибири, где почти не встречается конкуренции среди других лесобразующих видов.

Внутривидовая дифференциация лиственницы Гмелина, за исключением уже упомянутых западного и восточного подвидов в понимании Н.В.Дылиса, недостаточно изучена. Можно лишь отметить ее экотип, произрастающий в ксерофитных условиях Забайкалья, который был выделен В.А.Поварницыным [16]. Отдельные вариации отмечались различными исследователями, но они отделялись от лиственницы Гмелина и описывались как самостоятельные виды или гибридные комплексы. Однако если даже рассматривать *L. gmelinii* в понимании Е.Г.Боброва [4], а именно без таксонов, выделенных из вида (например, *L. x amurensis* и др.), то эта лиственница не может быть однородной на протяжении своего обширного ареала. Произрастая в различных природных условиях таких регионов, как Таймыр, Эвенкия, Западная Якутия, Забайкалье и др., лиственница Гмелина, конечно, должна дифференцироваться на более мелкие внутривидовые таксоны, отличающиеся по своим признакам и свойствам. Однако, недостаточная изученность этого вида (как и лиственницы Каяндера) не дает

возможности достаточно точно выявить дифференциацию

В настоящее время наиболее слабо изучены дальневосточные виды лиственницы. Небольшие исследования двух из этих видов лиственниц охотской и ольгинской показали, они являются трудными в таксономическом отношении объектами. Как известно, *L. ochotica* отличается от *L. cajanderi* розовой окраской побегов. Установлено, что деревья лиственницы такой окраской побегов произрастают в Магаданской области, на побережье Охотского моря. Однако при продвижении от побережья вглубь материка на 15-20 км побеги у деревьев лиственницы приобретают коричневую окраску, типичную для лиственницы Каяндера. Таким образом, наблюдается несомненное влияние тундры на окраску побегов лиственницы, но насколько это влияние закреплено генетически, пока не ясно.

Среди проанализированных деревьев лиственницы ольгинской большинство составляли особи, у которых отсутствовали некоторые характерные для данного вида признаки, например, опущение семенных чешушек, что отмечалось и другими исследователями [3].

Не ясно таксономическое положение таких видов, как *L. kurilensis* и *L. kamtschatica*, которые описывались разными исследователями одновременно в одних и тех же районах Дальнего Востока.

Как уже отмечалось, в роде *Larix* выделен ряд межвидовых гибридных комплексов. Наиболее хорошо изученным среди них является гибридный комплекс в зоне контакта ареалов лиственниц сибирской и Гмелина - лиственницы Чекановского, которой посвящены специальные монографии [17] и ряд других публикаций. Гибридные популяции обычно состоят из гибридных особей, а также из представителей одного и иногда двух родительских видов, т.е. правило, морфологические признаки гибридных деревьев представляют собой различные сочетания признаков родительских видов, иногда у гибридов проявляются новые признаки отсутствующие у исходных видов.

В гибридных популяциях не наблюдается массовый популяционный гетерозис/г, т.е. лишь небольшая часть деревьев (несколько процентов) проявляет хорошо выраженный гетерозис роста. В определенных условиях наблюдается типичный репродуктивный гетерозис.

Обсуждая проблемы биоразнообразия лиственниц в России следует прежде всего отметить, что имеются литературные данные, основанные на исследованиях аллозимного полиморфизма *L. sibirica* и *L. sukaczewii* [18, 19, др.], которые показывают, что виды *Larix* в целом имеют более низкую генетическую изменчивость по сравнению с другими родами семейства *Pinaceae*. По нашему мнению, такой вывод недостаточно обоснован, т.к. генетическая изменчивость большинства видов лиственниц изучена недостаточно, а некоторых видов

*gmelinii*, *L. cajanderi*) - только начинает изучаться.

Многочисленные исследования кариологического полиморфизма лиственниц Сибири и Дальнего Востока (М.В.Круклис, Е.Н.Муратова и др.) выявили кариотипические различия между *L. sibirica* и *L. gmelinii* и в то же время показали отсутствие таких различий между *L. sibirica* и *L. sukaczewii*, охарактеризовали кариотипы *L. cajanderi*, *L. ocotensis*, *L. x czekanowskii* и других видов и гибридных комплексов. Особо следует отметить, что в Забайкалье у лиственницы Гмелина (впервые для рода *Larix*) были обнаружены добавочные хромосомы [20].

Морфологическая изменчивость *L. sukaczewii*, *L. sibirica*, *L. gmelinii* изучена достаточно хорошо, *L. cajanderi* - хуже, а дальневосточных видов лиственницы - практически не изучена. В соответствии с законом гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И.Вавилова одни и те же морфологические формы могут быть выделены у разных видов лиственницы: формы по цвету молодых женских шишек, по цвету пыльников, по характеру коры и др., но соотношения этих форм в популяциях разных видов могут отличаться. Отдельные формы встречаются только у некоторых видов, например, формы с различной степенью опушения семенных чешуй шишек выделяются только у лиственниц сибирской и Сукачева, формы с разным углом отклонения семенных чешуи от оси шишки отмечаются главным образом у лиственницы Каяндера и в меньшей степени у лиственницы Гмелина.

Завершая краткий обзор биоразнообразия лиственниц России, следует еще раз подчеркнуть невыясненную природу многих выделенных таксонов. Это объясняется сложностью проблемы и ее слабой изученностью. В настоящее время начаты обширные исследования систематики и полиморфизма лиственниц нашей страны, в том числе и с использованием методов молекулярной биологии и генетики. Можно надеяться, что начатые работы прояснят многие дискуссионные вопросы исследования биологического разнообразия лиственниц России.

#### Библиографический список

- 1 Сукачев В.Н. К истории развития лиственниц. // Лесное дело. М.-Л., 1924. С. 12-44.
- 2 Комаров В.Л. Класс *Coniferales* II Флора СССР. Т. 1. Л., 1934. С. 130-135.
- 3 Дылис Н.В. Лиственница Сибири и Дальнего Востока. М., 1961. 209 с.
- 4 Бобров Е.Г. История и систематика лиственниц. // Комаровские чтения. Л., 1972. Т. 25. 35 с.
- 5 Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 187 с.
- 6 Дылис Н.В. Новые данные по систематике и истории сибирской лиственницы. // Доклады АН СССР, 1945. Т. 30, нов. сер. С. 489-492.
- 7 Дылис Н.В. Сибирская лиственница. Материалы к систематике, географии и истории. М., 1947. 137 с.
- 8 Милютин Л.И., Муратова А.Я., Ларионова А.Я. Генетико-таксономический анализ популяций лиственниц сибирской и Сукачева. // Лесоведение. 1993 № 5. С. 55-63.
- 9 Дылис Н.В. Лиственница. Библиотечка «Древесные породы». М., 1981. 96 с.
- 10 Le Page B.A., Basinger J.F. A new species of *Larix* (*Pinaceae*) from the early Tertiary of Axel Heiberg Island. Arctic Canada // Review of Palaeobotany and Palynology. 1991, 70. P. 89-111.
- 11 Kismuki H. [О классификации лиственницы японской и конференции (август 1995)]. // Rinbuku no ikushu = Forest. Breed. 1996, № 180. P. 50-51. (яп.) Р.ж. «Лесоведение и лесоводство». 1997, № 7. 97.07.04137.220
- 12 Ирошников А.И. Проблемы селекции и внутривидовой дифференциации лесных древесных растений в работах В.Н.Сукачева. // Проблемы лесной биогеоэкологии. Новосибирск, 1980. С. 15-33.
- 13 Колесников Б.П. К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales* Patschke. // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М.-Л., 1946. С. 321-364.
- 14 Панарин И.И. Типы лиственничных лесов Читинской области. М., 1965. 104 с.
- 15 Mayr H. Fremdländische Wald- und Parkbäume in Europa. Berlin, 1906. 662 s.
- 16 Поварницын В.А. Леса даурской лиственницы СССР. // Бюлл. МОИП, Отд. биол. 1949. Т. 54 № 3. С. 53-67.
- 17 Круклис М.В., Милютин Л.И. Лиственница Чекановского. М., 1977. 210 с.
- 18 Шурхал А.В., Подогас А.В., Семериков В.Л., Животовский Л.А. Аллозимный полиморфизм лиственницы сибирской *Larix sibirica*. // Генетика, 1989. Т. 25, № 10. С. 1899-1901.
- 19 Шигапов З.Х., Путенихин В.П., Шигапова А.И., Уразбаева К.А. Генетическая структура уральских популяций лиственницы Сукачева. // Генетика, 1998. Т. 34, № 1. С. 65-74.
- 20 Муратова Е.Н. Добавочные хромосомы у лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. // Доклады АН СССР, 1991. Т. 318, № 6. С. 1511-1514