

**Ботанико-географические и лесоводственные аспекты
интрогрессивной гибридизации
лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.)
и лиственницы Каяндера (*L. cajanderi* Mair)**

И. Ю. КОРОПАЧИНСКИЙ, Л. И. МИЛЮТИН

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: botgard@ngs.ru

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок

АННОТАЦИЯ

Исследована интрогрессивная гибридизация между лиственницей Гмелина и лиственницей Каяндера. Полученные сведения подтверждают бесспорную видовую самостоятельность лиственницы Каяндера, которая занимает примерно 48 % всей площади лиственничных лесов России. Ее видовая самостоятельность до последнего времени подвергалась сомнению некоторыми исследователями. Еще раз на более достоверном и обширном материале показано наличие широкой переходной полосы гибридных популяций на стыке гибридизирующих видов. Изучены некоторые лесоводственные особенности лиственницы Гмелина и лиственницы Каяндера, играющие важную роль в их естественном возобновлении.

Ключевые слова: естественная гибридизация, интрогрессивная гибридизация, лиственница Каяндера, лиственница Гмелина, систематика, гибридное смешение видов.

Естественная гибридизация растений давно известна ботаникам и лесоводам и неплохо описана в специальной литературе. Еще в древнегреческой мифологии имеются описания самых невероятных гибридов, а в средневековье в некоторых травниках даются описания конкретных гибридных форм [1]. Однако начало научного изучения этого интереснейшего явления у растений связано с именами Линнея и Кёльрайтера. В последующее время опубликовано большое число работ, обзор которых дать практически невозможно из-за их многочисленности. Анализ публикаций, имеющихся в отечественной и зарубежной

литературе, позволяет говорить о том, что большинство исследований в этом направлении связано с систематикой и внутривидовой изменчивостью растений и значительно меньше их написано эволюционистами, освещающими роль гибридизации в эволюции. В России впервые высказал предположение о происхождении некоторых видов дикорастущих растений путем естественной гибридизации И. Ф. Шмальгаузен в 1874 г. Позже значительное внимание этому явлению уделял М. Г. Попов [2–4 и др.], который настаивал даже на том, что покрытосеменные растения возникли в результате естественной гибридизации между беннеттитовыми и гнетовыми.

Особое внимание при изучении естественной гибридизации уделялось важным лесовод-

Коропачинский Игорь Юрьевич
Милютин Леонид Иосифович

образующим видам древесных растений. К настоящему времени накопились обширные сведения о межвидовых гибридах лиственницы, березы, тополя и др. [5–68 и др.].

Всестороннее изучение естественной гибридизации древесных растений часто позволяет решить ряд важных задач, имеющих теоретическое и прикладное значение. В частности, без четкого представления о гибридных процессах, происходящих в природе, неразрешимыми остаются многие вопросы в области систематики и внутривидовой изменчивости растений, а без четкого представления о видовой принадлежности изучаемых видов все исследования их биологических особенностей обычно теряют смысл. При этом необходимо отметить, что гибридные популяции некоторых видов занимают большие площади, нежели популяции их исходных родительских видов. В частности, в южных районах Центральной Сибири на обширной территории в поймах рек господствуют леса, образованные гибридами между *Betula microphylla* Bunge и *Betula pendula* Roth. [30, 36, 44 и др.]. При этом береза мелколистная является исчезающим видом вследствие гибридизации с более широко распространенной березой повислой. Большие площади гибридные популяции березы занимают в горах Восточной Сибири. К западу от Урала огромная территория занята гибридными древостоями, сформировавшимися в результате интрогрессивной гибридизации между *Picea abies* (L.) Karst. и *Picea obovata* Ledeb. [31 и др.]. Подобных примеров можно привести много.

Большое значение имеет изучение внутривидовой изменчивости растений не только вследствие естественной гибридизации. Все особи одного вида на обширной территории ареала составляют “большую популяцию” в отличие от “малой популяции”, занимающей незначительную территорию, по Майру [66]. Изменчивость особей в популяции зависит от наличия внутривидовых форм, разнообразие и число которых определяют степень полиморфности вида.

Под полиморфизмом Форд [67] понимал совместное произрастание (или сосуществование) в одних и тех же популяциях одного вида двух или более ясно выраженных форм. При этом при “балансированном” полимор-

физме равновесие между формами относительно стабильно и поддерживается балансом различно направленных селекционных сил. При переходном полиморфизме возникает направленный сдвиг в процентном соотношении форм под влиянием сил отбора. Соотношение этих форм в популяциях меняется: оно свидетельствует о результатах естественного отбора и приспособленности (или большей выживаемости) той или иной формы к конкретным условиям среды. Значение форм, в том числе и гибридного происхождения, в селекционной практике огромно [68, 69].

Характерной особенностью многих лесообразующих древесных растений Евразии является обширность их ареалов. В то же время растения, слагающие тот или иной вид, не тождественны между собой, так как состоят из большого числа популяций (географических рас, экотипов). Эти особенности проявляются как в морфологических признаках, так и в эколого-физиологических свойствах, следовательно, и в лесоводственных свойствах растений, имеющих важное значение для лесного хозяйства и представляющих интерес для лесной аналитической селекции. Изучению внутривидовой изменчивости, или формового разнообразия, лесообразующих древесных пород всегда уделялось большое внимание отечественными и зарубежными исследователями.

Изучение внутривидовой изменчивости лесообразующих пород, в том числе в результате естественной гибридизации, широко распространенной в природе, дает материал для познания эволюции растений и имеет практическое значение, поскольку определяет селекционный потенциал вида, на что обращал внимание Н. И. Вавилов [70].

А. И. Толмачев [71] при изучении внутривидовой изменчивости растений особое внимание уделял истории изучаемого вида: “...никакие жизненные явления (с явлениями какой бы эпохи мы не имели дело) не могут быть правильно поняты при учете только в данное время взаимодействующих сил, без учета пройденного органическим миром в целом и каждым его элементом в отдельности исторического пути развития”.

Большое селекционное значение изучению и использованию спонтанных гибридов

лесообразующих древесных растений придавал Л. Ф. Правдин [31, 68 и др.]. В число важнейших мероприятий в области лесной селекции он ставит “изучение закономерностей изменчивости гибридного потомства при естественной гибридизации”. Широкий спектр изменчивости признаков у спонтанных гибридов свидетельствует о том, что родители связаны между собой бесчисленными переходными формами, поэтому внутривидовое таксономическое подразделение их становится чрезвычайно затруднительным. Так как при интрогрессивной гибридизации в течение многих поколений признаки одного вида постепенно переходят к другому, то создается впечатление, что мы имеем дело с одним, но очень изменчивым видом. Таких примеров можно привести очень много, в том числе и среди лесообразующих пород России (*Laris*, *Picea*, *Betula*, *Populus* и др.). Совершенно ясно, что при этом бесчисленные переходные гибридные формы – это бесценный материал для лесной селекции. Получение искусственным путем ограниченного числа гибридов с целью отбора форм с сочетанием ценных признаков исходных видов и не использование огромного числа естественных гибридов, имеющих в природе, неразумно.

Большое значение изучению естественной гибридизации придавал В. Н. Сукачев. Не касаясь подробно различных ее аспектов, он считал необходимым вернуться к этому явлению позже, когда будет собран и обработан обширный материал по гибридизации различных видов древесных растений на территории Евразии. В частности, большой вклад он внес в изучение рода *Larix* Hill. В 1924 г. выходит в свет его статья “К истории развития лиственниц”, где даются предварительные сведения по монографической обработке этого рода. В этой работе особо подчеркивается необходимость изучения видов в природе. Он пишет: “Как ни важно при систематическом изучении располагать возможно более обширным гербарным и культурным материалом, но все же он не может заменить наблюдений над растением в его природной обстановке”. В результате проведенных исследований в составе рода В. Н. Сукачев признает 14 видов, из которых, по его мнению, на территории СССР произрастает 3: *L. sibirica* Maxim., *L. dahurica* Turcz. и

L. olgensis A. Hentry. В то же время он обращает внимание на географическую изменчивость видов и предлагает разделить *L. sibirica* на пять подвидов (*ssp. altaica*, *ssp. polonica*, *ssp. rossica*, *ssp. olgensis*, *ssp. jennisseensis*), которые “постепенно переливаются один в другой”.

В. Н. Сукачев обращает внимание на то, что лиственница – дерево будущего, представляющее большой интерес не только для эксплуатации ее природных лесов, но и как устойчивая и быстрорастущая порода, которую следует широко использовать при создании лесных культур. Она распадается на ряд видов, а последние, в свою очередь, на географические и экологические расы, сильно различающиеся по своим биологическим и лесоводственным свойствам. Для Дальнего Востока он описывает как новые виды *Larix maritima* и *L. lubarskii*.

В процессе систематической обработки лиственниц он изучает такие характеристики, как число чешуй и величину шишек и при этом использует данные статистики. Одновременно использует и лесоводственные свойства этих видов – особенности их роста в условиях Санкт-Петербурга, отношение к почвам, рост сеянцев и т. д. В. Н. Сукачеву принадлежит ряд довольно крупных дендрологических сводок, в которых значительное внимание уделяется систематике лиственницы.

Из числа российских ботаников, придававших чрезвычайно важное значение естественной гибридизации и ее роли в эволюции растений, следует выделить М. Г. Попова. Он считал, что всякий вид в различных местах своего ареала подвергается различным гибридационным влияниям со стороны других, в первую очередь близких, видов. Вследствие этого его структура (подвидовая, расовая и т. д.) усложняется, отношения к другим видам запутываются, чистота признаков стирается и складывается необычно сложная картина взаимоотношений между видами, что усложняет установление границ между видами рода, между разновидностями вида и т. д. [2].

Это утверждение, высказанное еще в 1927 г., сохраняет свою актуальность и находит наглядное подтверждение в настоящее время. Вероятно, эта сложность, с которой приходится сталкиваться при изучении гибридирующих видов, позволяет объяснять

то, что видовая самостоятельность таких бесспорных видов, как лиственница Гмелина и Каяндера, в течение длительного времени не признавалась рядом исследователей. Только в последнее время, особенно после детальных многолетних экспедиционных исследований, проведенных А. П. Абаимовым, И. Ю. Коропачинским, Л. И. Милютиним и др., все сомнения о целесообразности признания их видовой самостоятельности были устранены [26, 31, 49].

Впервые как самостоятельный род лиственница описана в 1754 г. английским ботаником Ф. Миллером.

Как считает Н. В. Дылис, начало дендрологического изучения лиственниц Сибири и Дальнего Востока связано с именами Турчанинова, Фишера, Траутфеттера и Рупрехта. В 1838 г. Н. С. Турчанинов предложил называть лиственницу, произрастающую в Забайкалье, даурской. Однако необходимое ботаническое описание вида сделано несколько позже: Траутфеттером в 1844 г. и Рупрехтом в 1845 г. [6]. Причем первый предложил сохранить за этой лиственницей эпитет “даурская”. Впоследствии он получил широкое распространение и в практике, и в научной литературе. Позже Е. Г. Бобров доказал, что эпитет “*gmelinii*” Рупрехта опубликован раньше, чем эпитет “*dahurica*”. Следовательно, приоритетным научным названием является лиственница Гмелина.

Дальнейший шаг в систематике рода *Larix* сделан Пачке в 1913 г. [5]. Он установил для рода *Larix* две секции: *Multiserialis* и *Pauciserialis*. К первой он отнес лиственницы, имеющие крупные шишки, а ко второй – *L. leptolepis*, *L. sibirica* и *L. dahurica*, характеризующиеся мелкими и малочешуйными шишками с короткими прицветниками. Известные к тому времени другие виды из этой секции, в том числе и описанную по гербарным сборам финского ботаника Каяндера немецким дендрологом Майром *L. cajnderi*, Пачке отнес к типичной даурской лиственнице, полагая, что нет достаточных оснований считать ее не только самостоятельным видом, но даже разновидностью. Позже опубликована работа польского ботаника Шафера [6], который также не признавал видовую самостоятельность лиственницы Каяндера и относил ее лишь к форме лиственницы даурской.

В 1931 г. В. Н. Сукачев, изучая лиственницы российского Дальнего Востока и описав два новых вида – лиственницу Любарского и лиственницу приморскую, также не упоминает лиственницу Каяндера. Анализируя видовой состав восточно-сибирских и дальневосточных видов, он признает существование в качестве бесспорного вида лиственницу даурскую. Лиственницу Каяндера он признает как молодую ветвь, отходящую от лиственницы даурской. Позже Н. В. Дылис предложил различать у даурской лиственницы две расы: западную *L. dahurica* ssp. *dahurica* и восточную – *L. dahurica* ssp. *cajnderi* (Mayr) Dyl.

Детальное описание лиственницы Каяндера позже приводится во “Флоре СССР” и в сводке “Деревья и кустарники СССР”. Видовая самостоятельность лиственницы Каяндера признавалась и многими другими исследователями [44, 45, 49, 51, 55 и др.]. Изучая лиственницу даурскую, Е. Г. Бобров [48] восстанавливает ее приоритетное название – *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., а восточную расу – *L. dahurica* ssp. *cajnderi* (Mayr) Dyl. – признает как самостоятельный вид – *L. cajnderi* Mayr. Он считает, что лиственница Каяндера, имеющая обособленный ареал и типичные, свойственные ей морфологические признаки, является хорошим видом. Мы, вследствие многолетних всесторонних исследований восточно-сибирских лиственниц, согласны с мнением Б. П. Колесникова и Е. Г. Боброва о том, что лиственница Каяндера – молодой вид, сформировавшийся в конце плейстоцена в исходных популяциях лиственницы даурской (рис. 1).

Как уже отмечалось выше, оспаривая выводы Дылиса, Е. Г. Бобров не только восстановил приоритетные научные названия лиственниц Гмелина и Каяндера, но и убедительно доказал, что они являются не географическими расами *L. dahurica*, а самостоятельными видами, обособленными морфологически и географически. Однако, признавая эти виды за самостоятельные и характеризуя их взаимоотношения на стыках ареалов, он не обсуждает возможности их интрогрессивной гибридизации, хотя и оценивает протяженность их контакта в 3000 км. Это объясняется тем, что случаи гибридизации “...происходят между видами, генетически не близкими, а относящимися обычно к разным ви-

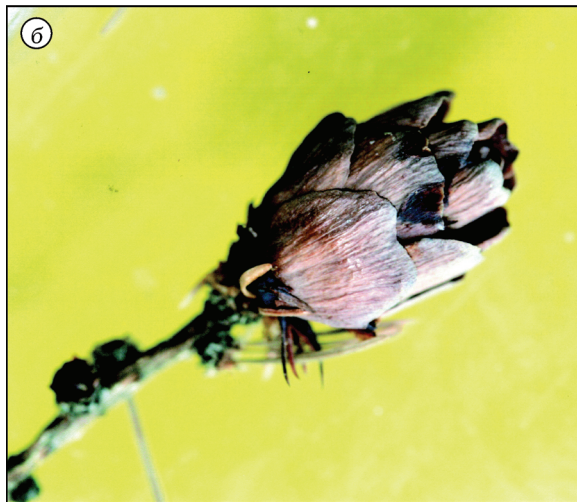


Рис. 1. *Larix cajanderi* Mayr (а); *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. (б)

довым рядам”. В то же время многие исследователи: Попов, Шмальгаузен, Майр и др. [2, 72 и др.] допускают применение термина “интродукция” для обозначения “обмена генами между полувидами или видами”. При этом следует обратить внимание на то, что исследователи истории этого рода – В. Н. Сукачев, Б. П. Колесников, Н. В. Дылис, Е. Г. Бобров и др. признают обособление и сохранение отдельных популяций в период максимального оледенения юга Сибири и намечают близкие пути послеледникового их расселения из рефугиумов по территории Азиатской России. Это утверждение позволяет говорить о вторичном контакте ареалов ранее географически обособленных видов на территории их современного произрастания, а за период изоляции и последующей адап-

тации к новым условиям среды лиственницы Гмелина и Каяндера приобрели не только существенные морфологические различия, но и некоторые специфические биологические особенности, в частности разную устойчивость в условиях роста при экстремально низких температурах воздуха, к тому же на вечной мерзлоте. Все это позволяет говорить о возникновении благоприятной ситуации для вступления их в гибридизацию и образовании ряда переходных форм, занимающих около 7 % от площади родительских видов. О самом факте гибридизации и широком распространении гибридных форм позволяет говорить географически закономерная изменчивость основных диагностических признаков лиственниц Гмелина и Каяндера, детально изученная нами и опубликованная в монографии А. П. Абаимова, И. Ю. Коропачинского “Лиственница Гмелина и Каяндера” [58].

Дискуссионным остается вопрос об эволюционном значении гибридизации. Одни исследователи рассматривают ее как путь видообразования в природе, а другие считают, что гибридизация эволюционно неперспективна, поскольку не создает новых устойчивых линий развития, хотя и приводит к формообразованию.

Естественные гибриды образуются различными путями. Э. Майр [67] выделяет пять видов гибридизации. Из них наибольший интерес применительно к лесам представляют случаи скрещивания симпатрических видов и аллопатрической гибридизации, т. е. “...скрещивание двух ранее изолированных популяций в зоне контакта” (с. 245). Согласно его выводам, гибридные зоны образуются при вторичном контакте изолятов в том случае, если между ними не успела возникнуть репродуктивная изоляция. При этом “...постоянно существующие гибридные зоны следует рассматривать как зоны контакта между сбалансированными генными комплексами, стабилизированными отбором в период, предшествующий изоляции” (с. 251). Этот тип гибридизации представляет наибольший интерес для селекции в связи с тем, что в полосе контакта наблюдается скопление разнообразных гибридных форм.

Рассматривая палинологические данные об интродуктивной гибридизации, Д. Б. Ар-

хангельский [23] указывает, что в отечественной литературе наиболее детальная характеристика этого типа гибридизации разработана значительно позже [20, 26 и др.].

Под интрогрессивной гибридизацией Е. Г. Бобров [19] понимает явление, «...протекающее в природных условиях, на обширных пространствах, на протяжении тысячелетий, при “встречных” миграциях физиологически совместимых видов и при наличии свободных экологических ниш» (с. 877). По его мнению, гибридные формы малоустойчивы и с изменением климата поглощаются тем из родителей, для которого оно оказывается наиболее благоприятным. В процессе интрогрессии гены одного вида проникают в генный комплекс другого.

Всестороннее изучение ботанико-географических и лесоводственных аспектов интрогрессивной гибридизации лесообразующих древесных растений Сибири имеет важное значение для понимания многих сложных и нерешенных проблем, с которыми приходится сталкиваться при изучении их систематики и внутривидовой изменчивости. Большой интерес эти исследования представляют для аналитической селекции и интродукции ценных лесообразующих пород.

Особого внимания при этом требует всестороннее исследование сибирских видов лиственницы, так как они образуют примерно 70 % лесов Сибири, которые уже в ближайшее время станут основной лесосырьевой базой России. Следовательно, изучение не только ботанико-географических, но и лесоводственных аспектов их гибридизации приобретает важное значение для разработки всего комплекса лесохозяйственных мероприятий, направленных на рациональное использование и охрану этих пока еще слабо освоенных лесных массивов. Кроме того, эти леса выполняют важные средообразующие функции.

Чрезвычайно интересные исследования осуществлены Е. Г. Бобровым в период 1942–1943 гг. [11]. В русской ботанической и лесоводственной литературе в настоящее время опубликованы многочисленные работы, посвященные изучению различных аспектов естественной гибридизации растений и описанию ее конкретных примеров [3, 12, 20, 26, 30, 33, 49 и др.]. Серьезное внимание это-

му явлению уделяется и зарубежными исследователями [1, 14, 16, 22, 24, 39 и др.].

Для того чтобы представить себе масштабы естественной гибридизации в арборифлоре Северной Евразии и Америки, можно привести некоторые цифры, опубликованные российскими и зарубежными исследователями. Так, из 125 семейств, представляющих арборифлору России, по самым скромным подсчетам, межвидовые гибриды отмечены в 36 [49]. Особенно интенсивно гибридизационные процессы происходят в Поволжье, Прибайкалье и на территории российского Дальнего Востока. В Сибири они интенсивно идут на стыке флористических областей (Прибайкалье, Тува, Юго-Восточный Алтай). В Алтайско-Саянской горной области из 32 семейств, 90 родов, 268 видов древесных растений в гибридизации участвуют 11 семейств, 20 родов. Эти цифры явно занижены, поскольку многие виды слабо изучены [42 и др.]. Имеются и многочисленные зарубежные публикации. Так, по данным Редера [72], из 110 семейств арборифлоры Северной Америки в 30 описаны 465 межвидовых гибридов. По исследованиям Коккейна и Алана, флора Новой Зеландии имеет 4591 гибрид, в образовании которых участвовало 45 семейств, 42 рода и 478 видов, т. е. 20–25 % видов имеют гибридное происхождение. Интересные исследования гибридизационных процессов между различными видами березы в Канаде выполнены К. Е. Клаузеном [73]. Исследованиями в ФРГ установлено, что лиственница, описанная Ф. Поттом еще в 1795 г. как *Larix intermedia*, является гибридом, возникшим в результате скрещивания *L. laricina* Koch и *L. decidua* Mill. По росту и величине шишек она стоит ближе к европейской, а по форме коры и некоторым другим признакам – к американской *L. intermedia* и отличается крупными размерами, прямизной и большой полноревесностью ствола, высокой устойчивостью к раку (*Dasyscypha*), что делает ее весьма ценным деревом.

Изучение гибридизационных процессов среди некоторых представителей рода *Quercus* в США позволило объяснить происхождение *Q. laurifolia* – продукта спонтанных скрещиваний *Q. phellos* L. и *Q. nigra*.

Весьма широкому распространению гибридов часто способствует их более высокая жизнеспособность по сравнению с родительскими формами. В результате они иногда встречаются чаще, чем родители. Например, гибрид между *Salix alba* L. и *S. fragilis* L. распространен на юге Польши больше, чем оба родительских вида. То же следует сказать о гибридах между *Crataegus oxyacantha* L. и *C. monagyna* Jacq. на западе Польши. Много гибридных растений боярышника растет под Копенгагеном. Весьма широко гибридизируют различные виды березы, образуя множество форм в Центральной и Западной Европе [74, 75] и в Сибири [30, 36, 42, 44, 49, 50, 57 и др.]. В частности, спонтанные гибриды между *Betula pendula* и *B. microphylla* в южных областях Центральной Сибири (Тува, Алтай, Саяны, некоторые районы Забайкалья) в районах соприкосновения их ареалов занимают господствующее положение, а типичная береза мелколистная в настоящее время встречается очень редко и является исчезающим видом. Не случайно многие гибридные формы, возникшие в результате скрещивания этих видов, рядом исследователей флоры Сибири описаны как самостоятельные виды.

Любые попытки разобраться в систематике таких родов древесных растений, как *Larix*, *Betula*, *Quercus*, *Populus*, *Rosa*, *Lonicera*, *Ribes*, *Caragana*, *Cotoneaster* и многих других, игнорируя при этом естественную гибридизацию, обычно обречены на неудачу.

Даже краткий обзор приведенных выше примеров естественной гибридизации растений говорит о том, что масштабы ее в природе, особенно на стыках флористических областей, весьма велики, а площадь, занимаемая спонтанными гибридами, сопоставима с размерами территорий, занятых исходными гибридизирующими видами. В связи с этим изучение многих проблем в области систематики растений, их внутривидовой изменчивости, флористики и хорологии, без учета гибридизационных процессов в природе, часто не позволяет понять видовые особенности растений, с которыми приходится сталкиваться исследователям.

Естественная гибридизация проявляется в самых различных формах, классифицировать которые очень сложно, так как между ними не существует четких границ. Анализируя

описанные ботаниками и лесоводами случаи гибридизации растений в природе, можно с некоторой степенью условности выделить следующие ее типы.

Простая, случайная гибридизация изредка может происходить при стечении ряда благоприятных условий, определяющих возможность скрещивания близких видов. Основные условия, от которых зависит возможность гибридизации в природе, следующие: отсутствие географической и экологической разобщенности видов, во всяком случае такой, при которой исключалась бы возможность их взаимного переопыления; фенологическая совместимость; способность к образованию жизнеспособных семян и гибридных поколений. Как правило, такие гибриды встречаются единичными растениями, реже образуют небольшие популяции, которые существуют относительно недолго и, как правило, в процессе смены поколений поглощаются родительскими видами при возвратных скрещиваниях. Этот тип гибридизации едва ли может играть какую-либо существенную роль в систематике, внутривидовой изменчивости и географии гибридизирующих видов. Не играет он и значительной роли в формировании растительных сообществ. В то же время такие спонтанные гибриды могут иногда представлять несомненный интерес для интродукции и селекции растений.

Другим типом естественной гибридизации является *интрогрессивная гибридизация* на стыках ареалов гибридизирующих видов или разных экологических ниш, занятых гибридизирующими видами.

Если гибридизация на стыках географических ареалов давно описана и хорошо известна специалистам, то подобное явление на стыках экологических ниш на больших площадях дендрологам до последнего времени не было известно. В частности, нами впервые изучены и описаны такие случаи гибридизации в Восточной Сибири между видами *Betula* на стыке высотных поясов разных видов – *B. platyphylla* Sucacz. и *B. lanata* V. Vassill. и на юге Центральной Сибири между *B. pendula* Roth., растущей в лесном поясе гор, и *B. microphylla* Bunge, образующей популяции в степных котловинах, входящих в контакт с лесами на их нижней границе [36, 42, 44, 49, 50, 57 и др.].

Интрогрессивная гибридизация на стыках ареалов гибридизирующих видов происходит часто на обширных территориях. При этом гибриды повторно скрещиваются с каждым из исходных видов и между собой. Такое явление впервые описано Е. Г. Бобровым в 1944 г. [11] и названо “гибридным смешением видов”. Однако этот термин в течение длительного времени оставался незамеченным широким кругом ботаников и лесоводов, следовательно, не вошел в русскую и мировую ботаническую и лесоводственную литературу. В то же время аналогичное явление, описанное Э. Андерсеном [14] и названное “интрогрессивной гибридизацией”, быстро и прочно вошло в обиход и в настоящее время широко используется специалистами во всем мире. Классическим примером такого вида гибридизации и являясь взаимоотношения на стыках ареалов сибирских видов – *Larix sibirica* Ledeb и *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., *L. gmelinii* и *L. cajanderi*. Эти три гибридизирующих вида являются основными лесообразующими породами Сибири и имеют огромные ареалы, охватывающие всю территорию от Западной Сибири до побережья Охотского моря на востоке (см. рис. 1). Если гибридизация между лиственницей сибирской и лиственницей Гмелина (даурской) давно и хорошо изучена, то гибридизационные процессы на стыке ареалов лиственницы Гмелина и Каяндера детально изучены значительно позже и детально описаны лишь в 1984 г. [58].

В целом систематика рода *Larix* до последнего времени остается слабоизученной, несмотря на большое число публикаций, посвященных этому роду, что следует объяснять отсутствием совершенной половой изоляции и, следовательно, незаконченным процессом дифференциации видов. Не случайно в настоящее время нет даже единого мнения о числе видов этого рода. Так, по мнению разных исследователей, их число колеблется от 25 [Комаров, 1934], 20 [Дылис, 1961], 15 видов [Wright, 1962; Бобров, 1978] и др. до абсурдного утверждения, что род представлен всего одним видом [76].

Не затрагивая спорные вопросы систематики дальневосточных видов России, можно утверждать, что наши исследования последнего времени позволяют говорить о существовании на территории Сибири трех видов:

Larix sibirica, *L. gmelinii* и *L. cajanderi* (см. рис. 1). Являясь важнейшими лесообразующими породами Сибири, эти виды привлекали к себе внимание исследователей, прежде всего систематиков, поскольку до самого последнего времени не было единого мнения об их видовой самостоятельности. При этом следует отметить, что отсутствие четкого представления о видовой самостоятельности *Larix gmelinii* и *L. cajanderi*, следовательно, о границах их ареалов, недопустимо. Эти виды различаются некоторыми важными биологическими особенностями, которые необходимо учитывать при разработке системы лесохозяйственных мероприятий, направленных на рациональное использование и охрану лесов, образованных этими лесообразующими породами.

При всестороннем изучении сибирских видов лиственницы особое внимание уделялось их интрогрессивной гибридизации на стыках ареалов, протяженность которых измеряется тысячами километров от северных границ лесов на территории Северной Азии до южных границ Сибири. Как уже отмечалось выше, до последнего времени наиболее изученными были процессы естественной гибридизации на стыке ареалов лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина (даурской). Впервые это явление описано В. Шафером [6], который гибридную лиственницу на стыке ареалов описал как самостоятельный вид – *Larix czekanowskii* Szaf. Позже детальным изучением этого явления в Институте леса СО РАН занимались Л. И. Милютин с сотрудниками, опубликовавшие монографию “Лиственница Чекановского” и ряд работ в периодической печати.

Как уже отмечалось выше, видовая самостоятельность лиственницы Гмелина и Каяндера в течение длительного времени не признавалась и эти виды рассматривались как западная и восточная расы лиственницы даурской (Гмелина). Позже систематика этих двух видов лиственницы, границы их ареалов, процессы гибридизации на стыках ареалов были изучены нами в процессе многолетних экспедиционных исследований и впервые опубликованы в “Ботаническом журнале”, где показаны границы ареалов этих видов и полоса переходных гибридных форм. Эти сведения более детально описаны в монографии



Рис. 2. Шишки гибридной популяции (фото В. И. Зырянова, пос. Тура, Эвенкийский ОЭП)

А. П. Абаимова, И. Ю. Коропачинского “Лиственница Гмелина и Каяндера”, опубликованной в 1984 г., и в ряде работ в периодической печати [55, 56 и др.].

Следует обратить внимание на то, что гибридные формы на стыках ареалов занимают огромную территорию. Ширина лесов, образованных гибридами, на стыке ареалов лиственницы сибирской и Гмелина достигает 450 км, а площадь, занятая ими, составляет около 960 тыс. км². Примерно таковы же ширина полосы, занятой лесами, образованными гибридами, и площадь, занятая ими, на стыке ареалов лиственниц Каяндера и Гмелина (рис. 2, 3).



Рис. 3. Шишки гибридной популяции (фото В. И. Зырянова, Свободненский район Амурской области)

Детальное изучение этих рас имеет чрезвычайно важное значение для лесного хозяйства в связи с разными биологическими особенностями видов.

В случае интрогрессивной гибридизации сибирских видов лиственницы общая картина гибридизации усложняется вертикальной поясностью, поскольку значительная их площадь охватывает горные районы Сибири. В связи с тем что лиственница Каяндера более, чем лиственница Гмелина, приспособлена к чрезвычайно суровому континентальному климату Восточной Сибири, в частности к существованию на вечной мерзлоте, она получает определенное преимущество на стыке ареалов с подъемом в горы. Леса из лиственницы Каяндера как бы продвигаются дальше на запад по верхним поясам гор, в то время как лиственница Гмелина проникает дальше на восток по долинам рек и другим пониженным элементам рельефа (рис. 4). Кстати, эта же закономерность нами ранее отмечена и при изучении интрогрессивной гибридизации между лиственницами сибирской и Гмелина. В последнем случае уже более приспособленным видом с подъемом в горы была лиственница Гмелина, а лиственница сибирская получает преимущество в нижних поясах гор.

Как показали наши исследования, интрогрессивная гибридизация широко распространена на всей территории Северной Азии, в том числе среди лесобразующих пород. Гибридные популяции, возникающие в результате этого в таких родах, как *Pinus*, *Picea*, *Betula* и др., иногда также занимают большие площади, и разобраться в систематике их видовой структуры без детального изучения этого явления и четкого представления о происходящих гибридизационных процессах невозможно.

С очень сложной ситуацией приходится сталкиваться при попытках разобраться с видами лиственницы и на территории российского Дальнего Востока, несмотря на то, что они в течение длительного времени изучались многими исследователями [13, 48 и др.]. До настоящего времени нет четкого представления о видах лиственницы этого региона, и объясняется это прежде всего наличием очень высокой изменчивости всех при-

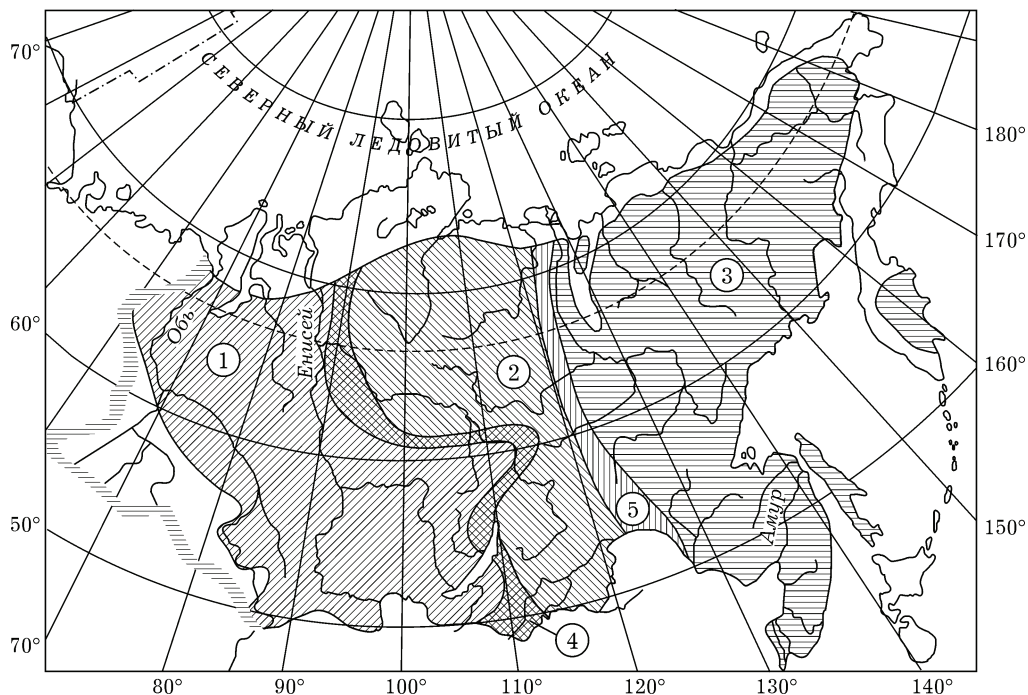


Рис. 4. Ареалы: 1 – *Larix sibirica* Ledeb. 2 – *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., 3 – *L. cajanderi* Mayr, 4 – *L. czekanowskii* Szaf., 5 – *L. gmelinii* × *L. cajanderi*

знаков, используемых обычно систематиками в качестве таксономических при изучении этого рода. Е. Г. Бобров объясняет это интенсивными процессами естественной межвидовой гибридизации, с чем нельзя не согласиться. В связи с этим в настоящее время не представляется возможным установить границы ареалов не только дальневосточных “видов”, но даже таких бесспорных, занимающих огромную территорию Сибири и проникающих на Дальний Восток, как лиственницы Каяндера и Гмелина. Границы их ареалов размыты многочисленными переходными формами. Попытки осуществить ревизию на основании имеющихся в России гербарных коллекций ничего нового дать не могут и не приблизят нас к выяснению истинного положения дел в систематике этого чрезвычайно сложного комплекса видов флоры российского Дальнего Востока. Для решения всех спорных и неясных вопросов в систематике лиственницы на территории Дальнего Востока необходимы многолетние экспедиционные исследования и серьезный анализ всех имеющихся гербарных коллекций. В связи с этим мы не считаем возможным подробно останавливаться на характеристике дальневосточных видов и тем более анализировать гибридиза-

ционные процессы между ними, которые безусловно имеют место, о чем можно судить даже на основании тех небольших гербарных коллекций, которые имеются во Владивостоке, Санкт-Петербурге и в очень ограниченном числе гербарных листов в некоторых других гербариях страны (Москва, Томск, Новосибирск, Хабаровск, Красноярск).

Большой интерес естественная гибридизация может представлять для лесной селекции и интродукции растений и при выработке системы лесохозяйственных мероприятий в лесах, где естественная интрогрессивная гибридизация происходит на больших площадях. Так, например, в лесной селекции широко используется “комбинационное и трансгрессивное скрещивание”. Сущность его состоит в комбинации двух или нескольких признаков, распределенных между различными биотипами одной или нескольких рас одного вида. В селекции лесных деревьев речь может идти, например, о сочетании хорошего роста с высоким качеством древесины, качественных показателей с устойчивостью и т. д. Вполне естественно, что получать искусственно ограниченное число гибридов для дальнейшего отбора интересующих нас форм и не использовать неограниченные в этом

отношении возможности, которые дает нам природа, было бы неразумно.

С лесами, образованными гибридами, приходится сталкиваться на больших площадях на всей территории Голарктики. В качестве примера можно назвать такие два вида, как *Picea obovata* Ledeb. и *P. abies* L. s.l. Ширина полосы еловых лесов, образованных ими, в некоторых районах достигает 1000 км и занимает огромную территорию. С еще более сложными случаями интрогрессивной гибридизации приходится сталкиваться на большой территории, занятой разными видами березы: *Betula pendula* Roth. и *B. microphylla* Bunge на территории Южной Сибири [30, 36, 44 и др.], *B. plati phylla* и *B. ermanii* Cham. в Восточной Сибири [49, 50 и др.].

Описание случаев достоверно изученной гибридизации между различными видами *Picea* и собственные исследования как на территории Евразии, так и в Северной Америке позволили Е. Г. Боброву выделить области интрогрессивной гибридизации видов ели и опубликовать карту этих областей.

В случаях интрогрессивной гибридизации лесообразующих пород, когда в районах контакта ареалов образуются гибридные зоны, занимающие огромные территории, необходимо учитывать некоторые биологические особенности гибридизирующих видов и их гибридов, имеющие важное значение для разработки определенной системы ведения лесного хозяйства. К сожалению, в настоящее время эти процессы лесоводами не принимаются во внимание. Часто при лесорастительном районировании не учитываются границы ареалов лесообразующих пород, что иногда делает эти схемы малопригодными для построения разумной, научно обоснованной системы ведения лесного хозяйства, предусматривающей рациональное использование и восстановление лесных ресурсов.

При лесорастительном районировании границы ареалов лесообразующих пород должны совпадать с границами таксонов этого районирования, однако существующие сегодня схемы, в частности разработанные для территории Сибири, не учитывают наличия широких переходных гибридных полос на стыках ареалов, а в некоторых случаях это недопустимо. Так, например, *Larix gmelinii* и *L. cajanderi* имеют разное строение шишек,

что не может не сказываться на особенностях естественного возобновления древостоев, образованных этими видами. У *L. gmelinii* семена в шишках сохраняются до 4 лет, следовательно, с учетом периодичности плодоношения этого вида, в древостоях всегда имеется запас семян, за счет которого осуществляется естественное лесовозобновление после лесных низовых пожаров.

Совершенно иная ситуация складывается в лесах, образованных *L. cajanderi*. Семена этого вида после их созревания в сухую теплую погоду высыпаются в течение 4–5 дней, и в случае прохождения лесных пожаров и гибели подростка источника семян для естественного лесовозобновления в этих лесах нет до следующего урожайного года, т. е. примерно в течение 4–5 лет. Совершенно ясно, что и системы лесохозяйственных мероприятий в лесах, образованных этими видами, должны быть разными, следовательно, не учитывать особенности гибридных форм, образующих леса на стыках ареалов гибридизирующих видов, нельзя.

Необходимо учитывать эти факторы при лесосеменном районировании и при организации заготовок семян в районах, занятых древостоями, образованными спонтанными гибридами.

Подобных примеров, когда естественная гибридизация должна учитываться лесным хозяйством, можно привести много. Это и гибридизация между *Picea obovata* и *P. abies*, между *Populus laurifolia* Ledeb. и *P. nigra* L., *P. alba* L. и *P. tremula* L. и др.

Изложенные факты говорят о большом теоретическом и практическом значении работ, вскрывающих существо такого важного явления, широко распространенного в природе, как естественная гибридизация. Всестороннему ее изучению необходимо уделять самое серьезное внимание, так как иначе невозможно решить многие вопросы, связанные с полиморфизмом видов растений и разобратся в их систематике. Эти исследования имеют большое значение при решении вопросов, связанных с такой глобальной проблемой, как изучение и охрана биологического многообразия планеты.

На основании многолетних исследований *L. gmelinii* и *L. cajanderi*, являющихся основными лесообразующими породами на огром-

ной территории Средней и Восточной Сибири, можно сделать ряд важных выводов, имеющих теоретическое и практическое значение.

Прежде всего, установлено, что лиственницы Гмелина и Каяндера хорошо обособлены географически, что существенно меняет сложившиеся представления относительно их ареалов и видовой самостоятельности. Это важно учитывать, как уже отмечалось выше, при лесорастительном, лесосеменном районировании и построении системы лесохозяйственных мероприятий на территории, занятой их лесами, площадь которых в сумме составляет примерно 4,5 млн км².

Доказано наличие интрогрессивной гибридизации между этими видами и впервые нанесена на карту полоса лесов, образованных их переходными гибридными формами, площадь которой составляет примерно 350 тыс. км².

Выявлены существенные различия в биологических особенностях изучавшихся видов, что объясняет специфику их распространения на стыках ареалов в горных районах Восточной Сибири. Эти сведения важны для понимания внутривидовой изменчивости видов в районах их контакта и имеют большое значение для построения научно обоснованной системы ведения лесного хозяйства.

ЛИТЕРАТУРА

1. Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
2. Попов М. Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1927. Т. 17, вып. 1. С. 221–290.
3. Попов М. Г. Гибридизационные явления в природе и значение их для эволюции // Дневник Всесоюз. съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Л., 1928. С. 92–93.
4. Попов М. Г. Эндемизм во флоре побережий Байкала и его происхождение // Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 442–462.
5. Patschke W. Über die esitra – tropischen ostasiatischen Coniferen // Englers Bot. Jahrb. 1913. N 48. P. 651–655.
6. Szafer W. Przyczynki do znajomosci modrzewi eurasiatickiej ze szeregolnen uwzglendnienien moderzewia w Polsch // Kosmos. 1913. N 10–12.
7. Сукачев В. Н. О двух новых ценных для лесного хозяйства породах: тр. и исследования по лесному хозяйству и лесной промышленности. Вып. 10. Л., 1931. С. 1–20.
8. Недригайлов С. Н. Лесной покров и лесные ресурсы северо-западного края ЯАССР // Лесные ресурсы Якутии. Вып. 3. М., 1932.
9. Сукачев В. Н. Дендрология с основами геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 614 с.
10. Флора СССР. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР. 1934. 302 с.
11. Бобров Е. Г. Особенности флоры эрратической области (один из путей формирования) // Сов. ботаника. 1944. № 2. С. 3–20.
12. Дылис Н. В. О генетико-селекционном и ботанико-географическом значении контакта ареалов лиственниц сибирской и даурской // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. Вып. 11. М.: Наука, 1959. С. 3–13.
13. Колесников Б. П. К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriles Patschke* // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1946. С. 321–364.
14. Anderson E. Introgressive hybridization. New York: Wiley, 1949. 109 p.
15. Деревья и кустарники СССР. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 463.
16. Natho G. Methoden zur Untersuchung von Hybridpopulationen // Wiss. L. Ernst. Moritz. Arnd. Univ. Grefswald. IV. Mat.-naturwiss. 1954–1955. N 5. S. 489–493.
17. Шафер В. Основы общей географии растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 378 с.
18. Стариков Г. Ф. Леса Магаданской области. Магадан, 1958. 223 с.
19. Тихомиров Б. Н., Коропачинский И. Ю., Фалалеев Э. Н. Лиственничные леса Сибири и Дальнего Востока. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1961. 163 с.
20. Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 3. С. 313–327.
21. Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 209 с.
22. Clausen K. E. Introgressive hybridization between two Minnesota birches // *Silvae Genet.* 1962. Vol. 11, N 2. P. 125–176.
23. Архангельский Д. Б. Некоторые палинологические данные о явлении интрогрессивной гибридизации // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 7. С. 1025–1029.
24. Jeffers J., Black T. An analysis of variability in *Pinus contorta* // *Forestry.* 1963. 36 p.
25. Wachter H. *Larix intermedia* ein bemerkenswerter Larchenbastard // *Forstwiss Cbl.* 1963. Bd. 82. S. 146–152.
26. Коропачинский И. Ю., Милотин Л. И. Интрогрессивная гибридизация лиственниц сибирской и даурской в южной части их ареалов // Селекция древесных пород в Восточной Сибири. М.: Наука, 1964. С. 20–31.
27. Милотин Л. И. Интрогрессивная гибридизация и ее значение для селекции древесных пород Сибири: мат.-лы науч. конф. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока (селекция, семеноводство и интродукция древесных пород). Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1965. С. 18–23.
28. Parrat M. W. Hybridization and variation of *Ponderosa* and *Jeffrey* pines on Mt. San Antonio, California // *Aliso Clarement, Calif.* 1967. Vol. 6, N 3. P. 1201–1210.
29. Милотин Л. И. Задачи изучения естественной гибридизации древесных растений Дальнего Востока. Владивосток, 1967. С. 221–222.
30. Коропачинский И. Ю. Гибридизационные процессы в природе и задачи их изучения при интродукции древесных растений // Пути и методы обогащения

- дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1969. С. 38–44.
31. Правдин Л. Ф., Коропачинский И. Ю. Изменчивость ели (*Picea abies* (L.) Karst.) на территории Евразии // Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1969. С. 68.
 32. Carlson C. E., Blake C. M. Hybridization of western and subalpine larch // Bull. Sch. For. Mont. St. Univ. 1969. N 37. 12 p.
 33. Милютин Л. И. Естественная гибридизация древесных растений и ее значение для лесной селекции // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 75–79.
 34. Бобров Е. Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высш. раст. 1970. Вып. 7. С. 5–40.
 35. Данченко А. М. Спонтанная гибридизация и изменчивость качественных морфологических признаков у березы бородавчатой и пушистой на севере Казахстана // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1971. № 10. С. 80–84.
 36. Коропачинский И. Ю. Анализ гибридогенной изменчивости *Betula pendula* и *B. microphylla* Bunge в Тувинской АССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1971. Вып. 2. С. 25–32.
 37. Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 8. С. 865–879.
 38. Правдин Л. Ф. Интрогрессивная гибридизация ели европейской и ели сибирской // Лесное хозяйство и лесная промышленность СССР к VII Международному лесному конгрессу. М.: Лесн. пром-сть, 1972. С. 325–328.
 39. Adam M. T., Grant W. F. Interspecific hybridization in birch (*Betula*) // Nat. Can. 1972. Vol. 99. P. 33–40.
 40. Bobrov E. G. Introgressive hybridization, sippenbildung und vegetationsunderung // Feddes report. 1973. Vol. 84, N 4. P. 273–293.
 41. Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1974. Вып. 90. С. 60–66.
 42. Коропачинский И. Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 290 с.
 43. Бессчетнов В. П. Интрогрессивная гибридизация и ее значение в образовании новых видов тополей // Науч. тр. Казахского с.-х. ин-та. 1975. Т. 18, вып. 2. С. 8–15.
 44. Коропачинский И. Ю. Изучение гибридизационных процессов в дендрофлоре Сибири // Тр. Ин-та экологии растений и животных. 1975. Вып. 91. С. 30–37.
 45. Абаимов А. П. Лиственничные леса и редколесья Сибири (разнообразие, особенности экологии лесообразовательного процесса): дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1977. 537 с.
 46. Абаимов А. П. Морфологическая изменчивость хвои лиственницы в бассейне р. Вилюй // Лиственница. Т. 8. Красноярск, 1977. С. 38–40.
 47. Абаимов А. П. Некоторые особенности естественного возобновления лиственничных лесов в бассейне р. Вилюй // Лиственница и ее использование. Вып. 9. Красноярск, 1978. С. 9–15.
 48. Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 186 с.
 49. Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Естественная гибридизация лесообразующих пород в СССР и ее лесохозяйственное значение // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1979. Вып. 1. С. 29–36.
 50. Шемберг М. А. Анализ гибридных популяций *Betula lanata* (Regl) V. Vassil. в Северном Прибайкалье // Там же. 1979. Вып. 3. С. 69–75.
 51. Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю. О полиморфизме лиственниц Гмелина и Каяндера // Там же. 1979. Вып. 1.
 52. Florense L. Z., Hicks R. R. Jr. Further evidence for introgression of *Pinus taeda* with *P. echinata*: electrophoretic variability and resistance to Cronarium fusiforme // Silvae Genetica. 1980. Bd. 29, N. 2. S. 41–43.
 53. Бобров Е. Г. Об интрогрессивной гибридизации и ее значении в эволюции растений // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 8. С. 1065–1070.
 54. Абаимов А. П., Карпель Б. А., Коропачинский И. Ю. О границах ареалов сибирских видов лиственницы // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 1. С. 118–120.
 55. Абаимов А. П. Лиственница Гмелина и Каяндера (систематика, география, изменчивость, естественная гибридизация): дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1980. 228 с.
 56. Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. 382 с.
 57. Шемберг М. А. Естественная гибридизация берез и ее значение для интродукции // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1984. С. 12–19.
 58. Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю. Лиственница Гмелина и Каяндера. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 121 с.
 59. Русанович И. И. Гибридизация и ее роль в видообразовании у рода *Tamarix* L. // Современные проблемы филогении растений. М., 1986. С. 84–85.
 60. Бондарева Н. А. Род *Caragana* Lam. в Сибири (систематика, изменчивость, естественная гибридизация): дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 1987. 194 с.
 61. Шемберг М. А. Березы Сибири (систематика, изменчивость, естественная гибридизация, интродукция): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1993. 33 с.
 62. Carison C. E. Natural hybrids of western and alpine larch // Ecology and management of larch forests: a look ahead (Proc. of Intern Symp.). Ogden, 1995. P. 473–474.
 63. Банаев Е. В. Естественная гибридизация ольхи волосистой и японской в Приморском крае // Лесоведение. 2002. № 2. С. 47–52.
 64. Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Академическое издание ГЕО, 2006. 223 с.
 65. Милютин Л. И. Проблемы изучения гибридных популяций древесных растений // Вопросы лесоведения. Т. 1. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1970. С. 303–309.
 66. Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Гос. изд-во иностр. лит., 1947.
 67. Ford E. B. Polimorphism end taxonomy. The new systematics. Oxford, 1940.
 68. Правдин Л. Ф. Ближайшие задачи научных исследований по лесной генетике и селекции Сибири. М.: Наука, 1964.

69. Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 210 с.
70. Вавилов Н. И. Селекция как наука. Теоретические основы селекции растений. Т. 1. М.-Л.: Гос. изд-во сельскохоз., совхозной и колхозной лит-ры, 1935.
71. Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.-Л.: АН СССР. Сахалинский филиал, 1954.
72. Rehder A. Manual of trees and shrubs cultivated in North America. N.Y.: Macmullan, 1949. P. 996.
73. Clausen K. E. Characteristics of hybrid birch and its parent species // *Canad. J. Bot.* 1963. Vol. 41, N 4. P. 441-458.
74. Natho G. Variationsbreite und Bastard-bildung bei mitteleuropaischen Birkensippen // *Fedess repert spec. nov. regni veget.* 1959. Bd. 61, N 3. S. 211-273.
75. Natho G. Zum Problem der introgressiven Hybridization // *Ibid.* 1967. Bd. 75, N 1-2. S. 55-60.
76. Schweppenburg H. G. Zur Systematik der Gattung Larix // *Mitt. disch. dendrol. Ges.* 1935. N 478. S. 1-7.

Botanical-Geographical and Forestry Aspects of Introgressive Hybridization of *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. and *Larix cajanderi* Mair

I. Yu. KOROPACHINSKY, L. I. MILYUTIN

*Central Siberian Botanical Garden SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: botgard@ngs.ru*

*V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok*

Introgressive hybridization between *Larix gmelinii* and *Larix cajanderi* is investigated. The data obtained confirm indisputable species self-dependence of *Larix cajanderi* that occupies about 48 % of the whole area of larch forests in Russia. Its species self-dependence was called in question by some researchers until the recent time. Once more, at a more reliable and extensive material, we demonstrate the presence of a broad transient band of hybrid populations at the junction of hybridizing species. Some forestry features of *Larix gmelinii* and *Larix cajanderi* playing important part in their natural renewal are studied.

Key words: natural hybridization, introgressive hybridization, *Larix cajanderi*, *Larix gmelinii*, systematics, hybrid species mixing.