

## Естественная гибридизация и проблемы систематики берез Северной Азии

И. Ю. КОРОПАЧИНСКИЙ

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: dendrologia@csbg.nsc.ru

### АННОТАЦИЯ

В настоящее время существуют сложности в систематике такого широко распространенного рода, как береза (*Betula* L.). Попытки детального изучения большого числа описанных видов этого рода в Сибири и на территории российского Дальнего Востока наталкиваются на непреодолимое препятствие – невозможность обнаружить их во второй раз или по описанным признакам найти виды, идентичные типовым образцам. Для этих видов характерна очень высокая изменчивость всех признаков. В южных районах Центральной Сибири это относится к *Betula pendula* и *B. microphylla*, а в Восточной Сибири и в северных районах российского Дальнего Востока – *Betula pendula* (= *B. platyphylla*) и *B. lanata*. Существует интенсивная и широко распространенная гибридизация между этими видами, в связи с чем было начато изучение этого рода на всей территории Северной Азии. Исследования проводились более 40 лет. К настоящему времени по данным многочисленных экспедиций опубликовано много работ в периодической печати и издано несколько монографий. В этой статье показана роль естественной гибридизации в систематике растений на примере сибирских видов березы и подчеркнута необходимость иметь ясное представление о гибридных процессах на больших территориях, включающих в себя ареалы контактирующих видов. Решать вопросы систематики, изучая только небольшие локальные популяции, – занятие безнадежное.

**Ключевые слова:** *Betula*, береза, внутривидовая изменчивость, естественная гибридизация.

Род *Betula* Roth (береза) широко представлен во флоре Евразии и Северной Америки от субтропиков до зоны арктических тундр. По мнению разных авторов, в нем насчитывается около 120 видов деревьев и кустарников. Один из важнейших центров видообразования – Северная Азия, большая часть территории которой находится в пределах Азиатской России. Несмотря на многолетнюю (со времен Линнея и до наших дней) историю изучения рода, многими российскими и зарубежными ботаниками, в специальной ботанической литературе сохраняется большое число “видов”, описанных по единичным гербарным образцам и при полном отсутствии представлений об изменчивости признаков,

использовавшихся в качестве диагностических. Нет и каких-либо сведений об их ареалах и экологических особенностях [1–12 и др.].

Говоря об истории изучения систематики азиатских видов березы, следует отметить, что первые серьезные исследования этого рода в России проведены В. Н. Сукачевым. В 1911 г. им впервые опубликована работа “К систематике сибирских берез”, а в 1916 г. появляется его статья “О *Betula pubescens* Ehrh. и близких к ней видах в Сибири”. В. Н. Сукачев анализирует итоги изучения видов сибирских берез “рядов” *Verrucosae*, *Pubescentes*, *Tianshanicae*. При этом он рассматривает ареалы всех цитируемых и изученных видов и описывает ряд новых. Эти две работы явились

как бы составной частью предпринятой им обработки сем. Betulaceae для “Флоры Сибири и Дальнего Востока”, которая, к сожалению, не была закончена и опубликована.

Уже в те годы он уделял серьезное внимание внутривидовой изменчивости и естественной гибридизации видов, придавал большое значение изучению их ареалов и хорологическим исследованиям. В частности, на основании полевых работ и анализа гербарных коллекций В. Н. Сукачев в 1910 г. впервые дает описания ряда гибридов, в их числе *B. platyphylla* Sukacz. × *B. middendorffii* Trautv. et C. A. May., *B. platyphylla* × *B. gmelinii* Bunge, *B. ermanii* Cham. × *B. middendorffii*. Он отмечает, что эти гибридные формы, сохраняющие переходные признаки между родительскими видами, встречаются только в случаях совместного произрастания. В то же время им ни разу не отмечена гибридизация между широко распространенной в Сибири *B. fruticosa* Pall. и др. видами, хотя на гибриды *B. fruticosa* × *B. alba* L. s.l. указывали Д. И. Литвинов в районе Верхнеудинска и И. П. Бородин у Иркутска. Позже гибридизация между этими видами отмечена нами и описана в Туве в районе оз. Чаготай.

Не касаясь подробно различных аспектов естественной гибридизации, В. Н. Сукачев считал необходимым вернуться к этому позже, когда будут обработаны другие виды и собран более обширный материал по помесям.

Следует отметить, что все эти публикации основаны на изучении этих видов не только из гербарных коллекций, но в первую очередь в природе и в культуре, что, несомненно, является его большой заслугой. Особое внимание В. Н. Сукачев уделил сибирским видам, используя сборы 1910 г. в Забайкалье и Южной Якутии. Он обращал внимание на изменчивость берез, изучая их популяции в природе и способность гибридизировать. Только непосредственными наблюдениями, писал В. Н. Сукачев, можно было выяснить и окончательно установить присутствие помесей между изучавшимися видами. Путем наблюдения на месте можно было прийти к выводу, что отдельные признаки у берез подвержены значительным колебаниям. При выявлении новых видов и разновидностей необходимо быть очень осторожным и всегда изучать на большом числе эк-

земпляров амплитуду колебаний известных признаков. В противном случае есть риск установить много таких “новых видов”, которые второй раз в природе можно и не найти. Эти предсказания позже сбылись полностью. Только В. Н. Васильевым описаны десятки таких “новых видов”. Грешили этим, хотя и в меньшей степени, и другие ботаники и лесоводы (Б. К. Шишкин, Г. В. Крылов, А. В. Положий и др.). Справедливости ради следует отметить, что и сам В. Н. Сукачев описал ряд подобных “видов” (*B. baicalensis*, *B. cajanderi*, *B. ircutensis*, *B. kelleriana*, *B. kusmitscheffii*, *B. platyphylla*, *B. uschkanensis*). Причиной описания “новых” видов стали в то время слабая изученность их полиморфизма и почти полное отсутствие представлений о масштабах и характере естественной гибридизации и географической изменчивости на территории Сибири. Отсутствовали и необходимые сведения об их ареалах. Изучением этих явлений в более позднее время занималась большая группа ботаников и лесоводов (М. Г. Попов, Н. В. Дылис, И. Ю. Коропачинский, М. А. Шемберг и др.), что позволило объяснить существование многочисленных “видов”, появившихся в природе главным образом вследствие гибридизации: *B. pendula* Roth × *B. microphylla* Bunge на юге Сибири и *B. pendula* (= *B. platyphylla*) × *B. lanata* (Regel) V. Vassil. в восточной Сибири [13–27 и др.].

Исследование гибридизационных процессов наряду с другими сведениями может дать ключ к объяснению происхождения видов, характера ареалов и их динамики и открыть перспективы сознательного отбора форм для интродукции, наделенных рядом ценных качеств. Однако следует оговориться, что межвидовая гибридизация – лишь один из путей формо- и видообразования, т. е. “гибридизационно образуются формы, дающие начало систематическим единицам, в образовании которых главную роль играет естественный отбор” [28]. Одни исследователи считают гибридизацию важнейшим условием эволюции, источником неисчерпаемого разнообразия растений, другие отводят ей весьма скромную роль, утверждая, что она может иметь лишь частное значение.

На территории Северной Азии, в частности в Сибири, естественная гибридизация, в том числе интрогрессивная, широко распро-

странена в наше время, особенно в горных районах, что объясняется более богатым видовым составом рода в этих регионах и усилением антропогенной нагрузки (лесные пожары, вырубка лесов и др.). Кроме того, в горах создаются более благоприятные ситуации для контакта видов, занимающих различные экологические ниши, в первую очередь различные высотные пояса. С таким явлением мы сталкиваемся в Восточной Сибири, где разные высотные пояса в горах занимают *Betula lanata* (Regel) V. Vassil. и *B. pendula* Roth (= *B. platyphylla* Sukacz.), или на границах ареалов локальных популяций в степных котловинах юга Центральной Сибири. К таким районам, в частности, относятся горы Прибайкалья и Алтайско-Саянская горная область, расположенные на стыках различных флористических областей [20, 24–34 и др.].

Естественные гибридные процессы между родственными видами в роде *Betula* – одно из интереснейших явлений, с которым приходится сталкиваться в природе при изучении дикорастущих видов деревьев и кустарников Северной Азии. Без изучения этих процессов обычно нельзя получить ясного представления о видовой принадлежности того или иного растения, невозможно понять масштабы, причины и характер внутривидовой изменчивости видов. Эти сведения представляют интерес для аналитической селекции при сознательном отборе и введении в культуру видов и внутривидовых форм, характеризующихся определенными ценными признаками.

В настоящей работе преимущественно на основании более чем сорокалетних собственных исследований показана роль естественной гибридизации в систематике этого сложного и запутанного в систематическом отношении рода. Обзор исследований естественной межвидовой гибридизации берез частично осуществлен нами ранее, а многие сведения опубликованы в периодической печати и в ряде монографий. Наиболее весомый вклад в изучение систематики берез Восточной Сибири сделан М. А. Шембергом, а в южных районах Центральной Сибири – И. Ю. Коропачинским и др. [14–20; 22–27; 35–38 и др.].

О масштабах естественной гибридизации различных видов березы на территории Северной Азии можно судить на основании ана-

лиза их описания в основных флористических сводках, характеризующих растительный покров ее территории. Представление об этом дает список спонтанных гибридов в трудах Шемберга, Коропачинского и в ряде других работ [20, 24, 25, 27 и др.].

По мнению М. А. Шемберга, скрещивания между представителями различных секций рода *Betula* в природе не слишком часты, однако из-за огромных площадей, занимаемых растительными сообществами с участием различных видов березы на территории бывшего СССР и современной России, они встречаются почти повсеместно. В настоящее время не отмечены гибриды лишь там, где одним из родительских видов являются представители секций *Asperae*, *Costatae*, *Dahuricae*. В то же время наиболее часты случаи скрещиваний видов из секций *Albae*, *Fruticosae*, *Ermania*, *Nanae*, *Tianschanicae*, *Middendorffinae*. Следовательно, скрещивания чаще всего происходят между видами секций, имеющими огромные ареалы и произрастающими в самых различных условиях. В гибридизацию гораздо легче вступают виды берез, филогенетически более молодые, имеющие в настоящее время дестабилизированный генетический аппарат. У филогенетически более древних видов подобной разбалансировки генома нет, и они в межвидовые скрещивания не вступают.

По-настоящему оценить роль гибридизации и ее масштабы при попытке получить объективное представление о систематике этого широко распространенного рода на территории Евразии только на основании изучения локальных популяций – занятие бесперспективное, так как межвидовые отношения между отдельными видами иногда прослеживаются на огромных территориях. Так, например, в Восточной Сибири признаки *Betula lanata* и *B. pendula* (= *B. platyphylla*) в межвидовых гибридах в различной степени отмечаются от побережья Охотского моря до западных границ Восточной Сибири.

Здесь необходимо дать определенные комментарии относительно существования такого вида, как *B. platyphylla*, так как к нему приходится обращаться постоянно при описании гибридных процессов в роде *Betula* на территории Северной Азии. Основанием для описания этого вида послужили

признаки, позволяющие отличать его от типичной *B. pendula* по форме листьев и строению семенных чешуек и семян. В частности, листовые пластинки у этого вида характеризуются плоским основанием, в то время как у *B. pendula* оно в различной степени треугольное, клиновидное, иногда закругленное. Однако при описании последнего вида не уделено внимания изменчивости *B. pendula*, а вид этот очень полиморфный, и среди его форм часто встречаются растения, не отличимые от описанной *B. platyphylla*. Наиболее распространенными, особенно к западу от Енисея, являются растения с ромбически-яйцевидными листьями (var. *vulgaris* (Rgl) H. Winkl.), а к востоку чаще встречаются деревья с листьями, имеющими плоское основание. Следует отметить, что весь спектр изменчивости, в частности формы листьев, можно наблюдать на всей территории Сибири. При этом не существует каких-то границ ареалов у форм березы с разными по форме листьями. В частности, растения, имеющие листья с плоским основанием, описаны П. Н. Крыловым во “Флоре Западной Си-

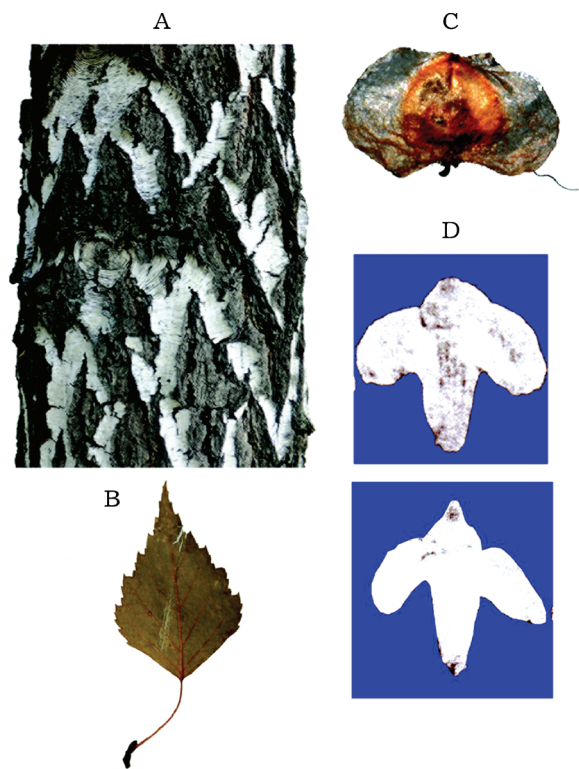


Рис. 1. Признаки типичной *Betula pendula*.

А – форма и цвет коры, В – форма листа, С – строение семян, D – форма семенных чешуек

бири” как var. *trunkata*. Популяции берез, характеризующихся всем спектром признаков и их переходных форм, свойственных *Betula pendula* и *B. platyphylla*, можно найти во всех регионах Сибири (рис. 1, 2).

Изучение изменчивости всех признаков, присвоенных березе плосколистной, на территории Северной Азии позволяет говорить о том, что процент участия в популяциях берез растений с признаками *B. platyphylla* постепенно нарастает при движении с запада на восток и с юга на север. Кроме того, эти формы иногда образуют смешанные популяции, в которых легко встретить все переходные формы. Высокой степенью изменчивости характеризуются и другие признаки (строение семян, форма и размеры семенных чешуек и др.). При этом никаких географических или экологических границ между разными формами также не существует, что не дает оснований для сохранения *B. platyphylla* в качестве самостоятельного вида.

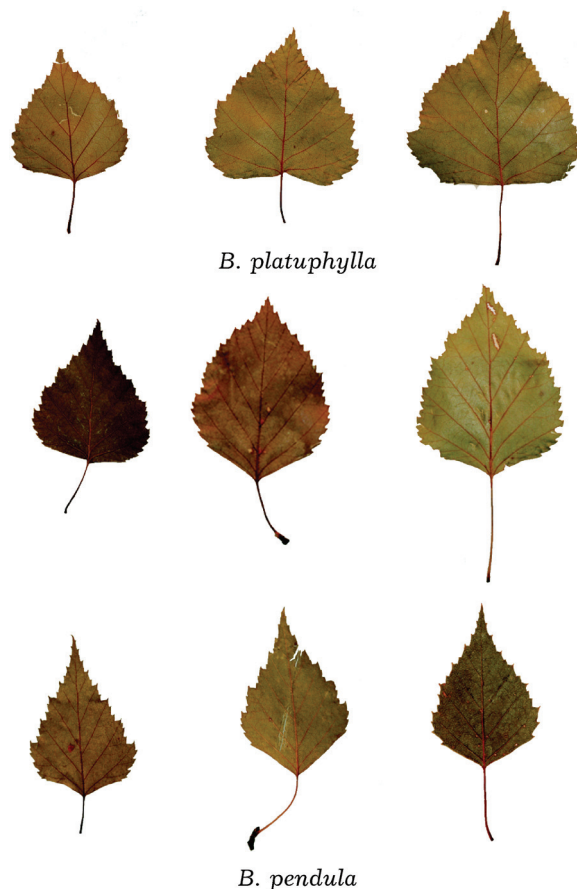


Рис. 2. Изменчивость формы листьев *Betula pendula* (Кемеровская обл.): все переходы от типичной *B. pendula* до *B. platyphylla*

Первые сведения о межвидовых гибридах в роде *Betula* привел Э. Регель [38]. Он дал таксономическую характеристику группе гибридных форм, предполагаемыми родителями которых считал *Betula alba* L. и *B. nana* L., назвал их *Betula hybrida* Regel и включил в этот таксон описанную ранее под названием *B. intermedia* Thomas. (*B. alpestris* Fries).

Большое число работ посвящено естественным гибридам *B. pendula* Roth. × *B. pubescens* Ehrh., которые часто описывались под разными видовыми названиями: *B. litvinowii* A. Doluch., *B. subpubescens* H. Winkl., *B. aurita* Borth. и др. Здесь также часто приходится сталкиваться с определенными трудностями, поскольку *B. pubescens* свойствен высокий полиморфизм и далеко не всегда он легко отличается от *B. pendula*.

Многочисленные гибриды образует *B. nana* L. с *B. tundrosum* Perf., *B. pendula*, *B. pubescens*, *B. tortuosa* Ledeb., *B. humilis* Schrenk. Много гибридов в разное время описано в Калининградской области, на Кавказе, в Средней Азии, на Урале, в Арктике.

Особо следует остановиться на гибридизации березы в Сибири и на территории российского Дальнего Востока. Большой объем исследований гибридизационных процессов в роде *Betula* выполнен в южных районах Центральной Сибири [14–20, 39 и др.].

Многолетнее изучение показало, что такие виды, как *B. × kelleriana* Suk. и *B. × rezniczenkoana* (Litv.) Schischk., скорее всего являются спонтанными гибридами *B. microphylla* × *B. pendula*. Типичная “чистая” береза мелколистная в настоящее время встречается реже, чем ее гибриды, и только в наиболее удаленных районах Алтайско-Саянской горной области, где она не соприкасается с *B. pendula*. Естественными гибридами этой же пары видов, по мнению М. А. Шемберга [27], являются: *B. mongolica* V. Vassil., *B. andreji* V. Vassil., *B. kossogolica* V. Vassil. Отмечены гибриды *B. humilis* × *B. pendula* и в Туве [17]. По мнению Л. И. Мальшева [21], произрастающая в Восточном Саяне *B. pseudomiddendorffii* V. Vass. является гибридогенным видом, возникшим от скрещивания *B. pubescens* × *B. rotundifolia* Spach. Н. С. Водопьянова считает *B. pseudomiddendorffii* гибридом *B. nana* × *B. pubescens* [4]. Однако с таким утверждением трудно согласиться, так как *B. rotundifolia* – высоко-

горный вид, растущий выше границы леса, а *B. nana* – в арктических тундрах или в Субарктике, в то время как *B. pubescens* образует популяции в более умеренном климате.

Остается вопрос и систематической принадлежности *B. gmelinii*, произрастающей в Тункинской котловине Забайкалья. Во Флоре СССР (т. V) отмечается, что эта береза гибридизирует с *B. rotundifolia* Spach и с *B. fruticosa* Pall. М. Г. Попов считал, что под *B. gmelinii* следует понимать смесь гибридных популяций, связующих *B. humilis* и *B. fruticosa* с *B. ermanii* Cham.

В. Н. Васильев [2] описал на Большом Ушканьем острове на Байкале *B. insularis* V. Vassil., намеченную ранее к описанию В. Н. Сукачевым под названием *B. uschkanensis* [40]. Сама *B. insularis* является, по-видимому, одной из гибридных комбинаций *B. pendula*.

В Восточной Сибири *B. ermanii* гибридизирует с *B. middendorffii* Trautv. et Mey, в Забайкалье и Прибайкалье – с *B. alba*. В Северо-Восточном Прибайкалье и в Магаданской области спонтанным гибридом является и *B. ircutensis* Sukacz. (*B. pendula* × *B. ermanii*).

Много работ посвящено *B. divaricata* Ledeb., широко распространенной по всей территории Сибири и севера российского Дальнего Востока (рис. 3).

Широко распространена она и на Аляске, где нами неоднократно находилась во время ботанической экспедиции совместно с А. К. Скворцовым и И. М. Красноровым в 2002 г. Это “хороший вид”, который по непонятным причинам до последнего времени не отмечен во флористических работах американских дендрологов (см. рис. 3).

Винклер [41] считает ее гибридом *B. pubescens* × *B. nana*. В. Н. Сукачев [8] считал этот вид одним из наиболее древних представителей секции *Nanae* Rgl. В то же время гибридогенное происхождение *B. divaricata* поддерживали А. В. Ярошенко, Б. А. Юрцев, П. Г. Жукова [42]. В. Н. Сукачев обнаружил гибриды *B. divaricata* × *B. ermanii* в Забайкалье. К гибридам тех же видов следует отнести *B. adassii* Egor. et Sipl. Н. С. Водопьянова во Флоре Центральной Сибири среди представителей семейства *Betulaceae* упоминает *B. × baicalensis* Suk. (*B. divaricata* × *B. lanata*). О. И. Кузенева в Приамурье (хр. Тукурингра) отметила гибриды *B. divaricata* × *B. pla-*

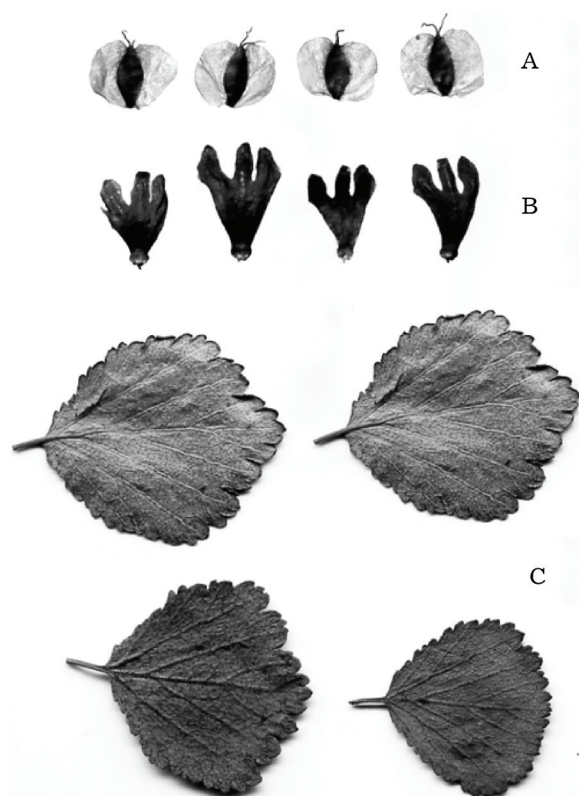


Рис. 3. Признаки типичной *B. divaricata*: А – строение семян, В – форма семенных чешуек, С – форма листьев

*typhylla* и *B. divaricata* × *B. ermanii*. Одна из этих гибридных комбинаций описана под названием *B. prochorovii* Kuzen. et Litv. На хр. Тукурингра обнаружены также гибриды: *B. fruticosa* × *B. platyphylla*; *B. fruticosa* × *B. fusca* Pall. ex Georgi; *B. fusca* × *B. rotundifolia*; *B. pendula* × *B. pubescens*; *B. pendula* × *B. humilis*; *B. exilis* × *B. substeposa* V. Vassil.; *B. exilis* × *B. middendorffii*.

А. К. Скворцов считал, что в Центральной Якутии широкое распространение на нарушенных местообитаниях получают гибриды *B. alba* × *B. middendorffii*.

*B. × ajanensis* Kom., растущая на Дальнем Востоке, по мнению В. Л. Комарова, является гибридом *B. ermanii* × *B. platyphylla*. В районе Аяна указывается также *B. sessiles* Kom., которая близка к *B. exilis* и, очевидно, также является гибридом.

Особенно много гибридов в разное время описано в Восточной Сибири и на территории российского Дальнего Востока. Так, в Центральной Якутии В. Н. Сукачевым описаны *B. abolinii* Sukacz. и *B. wiluica* Sukacz. На

Камчатке В. Л. Комаров описал *B. × avatschenensis* Kom., которая, по его мнению, является гибридом *B. ermanii* × *B. tauschii* (Regel.) Koidz. На юге Сахалина В. М. Урусов [44, 45] отметил гибриды *B. tauschii* × *B. maximowicziana* Regel. Однако последняя находка вызывает серьезное сомнение, так как береза Максимовича на Сахалине не произрастает. Гультен на Камчатке отмечает гибридные комбинации *B. exilis* × *B. ermanii*, *B. exilis* × *B. platyphylla* [43]. *B. exilis* × *B. ermanii* × *B. platyphylla*, *B. ermanii* × *B. exilis* отмечены Баркаловым и на Курильских островах. В Приморском крае обнаружены гибридные популяции *B. lanata* (Regl.) V. Vassil. и *B. costata* Trautv. Несколько межвидовых гибридов берез, кроме уже упомянутых, описал на Дальнем Востоке В. М. Урусов. По его мнению, существуют гибридные популяции *B. lanata* × *B. costata*; иногда встречаются гибриды *B. lanata*, с одной стороны, и *B. schmidtii* Regl., *B. davurica* Pallas – с другой, а также гибриды *B. davurica* × *B. rotundifolia*. Последнее утверждение весьма сомнительно, так как *B. rotundifolia* – высокогорный вид и ее ареал расположен много западнее ареала березы даурской. Имеются утверждения В. М. Урусова, что *Betula ulmifolia* Siebold et Zucc. и *B. paraermanii* V. Vassil. являются продуктами гибридизации *B. ermanii* × *B. costata*.

Кроме того, следует обратить внимание на то, что описанные в разное время такие сомнительные виды березы Сибири и российского Дальнего Востока, как *Betula montana* V. Vassil., *B. transbaicalensis* V. Vassil., *B. baicalensis* Sukacz., *B. bargusinensis* M. Popov, *B. sajanensis* V. Vassil., *B. tulinae* V. Vassil., *B. komarovii* Perf. et Kolesn., *B. henrietae* Sukacz. et V. Vassil., безусловно, являются гибридами в основном двух широко распространенных в Восточной Сибири видов – *Betula ermanii* Cham. и ее континентальной расы – *B. lanata* (Regel) V. Vassil., с одной стороны, и *B. pendula* Roth. (= *B. platyphylla* Sukacz.) – с другой.

В этой статье не преследуется цель дать исчерпывающую характеристику всех описанных видов и их гибридов на территории Северной Азии. Основная задача – показать на конкретных примерах, какое громадное значение при изучении систематики рода имеет естественная гибридизация на огромной территории Северной Азии, особенно в гор-

ных районах, где разные виды приурочены к различным местообитаниям (высотные пояса, экспозиции склонов, особенности почвенного покрова и др.), создающим определенные условия для межвидовой естественной, чаще всего интрогрессивной, гибридизации на стыке разных экологических ниш. К тому же очень часто все сведения о “новых видах” ограничиваются лишь теми гербарными сборами, которые послужили их описанию.

К сожалению, чаще всего систематические исследования затрагивали отдельные популяции видов на ограниченной территории, в результате чего до настоящего времени остается непонятной большинству исследователей общая картина процессов микроэволюции в роде *Betula* на всей огромной территории Евразии. Вследствие этого и описано большое число гибридов в качестве самостоятельных видов. В частности, в Сибири это широко распространенные спонтанные гибриды между *Betula pendula* Roth и *B. microphylla* Bunge на территории Алтайско-Саянской горной области [14–20 и др.] и гибриды между *Betula lanata* (Regel) V. Vassil. и *B. platyphylla* Sukacz. в Восточной Сибири и на территории российского Дальнего Востока [22–27 и др.]. При этом имеет место широко распространенная интрогрессия видов, при которой гибридизация происходит на огромной территории на стыках как ареалов, так экологических ниш, занимаемых разными видами, а чаще всего эти процессы идут одновременно, что усложняет и без того сложную картину распространения видов и их гибридных форм. Гибридные популяции также часто занимают огромные территории и различаются между собой по многим признакам, следовательно, создаются идеальные условия для описания бесчисленного числа “новых видов”. Однако при этом нельзя исключать и единичные скрещивания между отдельными растениями в локальных популяциях. В последнем случае гибриды могут быть представлены небольшим числом гибридных растений или небольшими единичными популяциями, которые со временем исчезают – обычно поглощаются одним из родительских видов.

При этом гибридизационные процессы между различными видами захватывают огромную территорию, а площади, занятые

гибридными популяциями, часто превосходят площади, занимаемые исходными гибридизирующими видами. Без всестороннего изучения этого явления нельзя получить ясное представление о видовой принадлежности отдельных популяций и даже отдельных растений. Совершенно необъяснимыми остаются причины их внутривидовой изменчивости, а иногда и экологические особенности. Изучение гибридизационных процессов наряду с другими сведениями дает необходимые данные о растениях, имеющих важное значение при их интродукции с целью создания искусственных насаждений различного функционального назначения.

В частности, спонтанные гибриды использовались при озеленении Новосибирска (рис. 4).

Без изучения естественной гибридизации неясными остаются процессы микроэволюции, следовательно, вести при этом серьезные рассуждения о видообразовании в роде *Betula* на территории Северной Азии – за-



Рис. 4. Спонтанные гибриды (*B. pendula* × *B. microphylla*) из Тувы в озеленении Новосибирска (Академгородок)

нятие бесполезное. При этом, как уже отмечено, необходимо иметь ясное представление о межвидовых взаимоотношениях на всей огромной территории, занятой этим родом, а не пытаться делать какие-то далеко идущие выводы на основании изучения локальных гибридных популяций и частных случаев гибридизации. Формирование большого числа таких разобщенных популяций чаще всего объясняется горным рельефом Восточной Сибири, где не всегда имеются необходимые условия для существования гибридирующих видов, в частности пояса каменноберезовых лесов. Следовательно, не везде имеются условия для естественной гибридизации двух основных восточно-сибирских видов *Betula pendula* (= *B. platyphylla*) и *B. lanata*.

Большое число локальных гибридных популяций в южных районах Центральной Сибири определяет не только горный рельеф, но и экологическая разобщенность гибридирующих видов *B. pendula* и *B. microphylla*, приуроченных к различным местообитаниям в межгорных котловинах Южной Сибири и Монголии. Существование в этих условиях разобщенных гибридных популяций, которые часто приобретают только им присущие признаки, затрудняет понимание и без того сложной ситуации с систематикой этого рода.

Изучение межвидовых гибридизационных процессов, происходящих на огромной территории Северной Азии в таких родах, как *Betula*, *Larix*, *Piceae*, *Cotoneaster*, *Populus*, *Rosa*, *Salix* и др., — часто единственная возможность понять сложные процессы, происходящие во взаимоотношениях между видами этих и других родов. Однако нельзя преувеличивать роль спонтанных скрещиваний в видообразовании. Существуют разные точки зрения. Одни исследователи считают гибридизацию важнейшим условием эволюции, источником неисчерпаемого разнообразия растений, другие ей отводят весьма скромную роль, утверждая, что она имеет лишь частное значение. Безусловно, обе точки зрения имеют право на существование, но при этом ни одна из них не может отрицать существование другой. Говорить о роли естественной гибридизации в видообразовании можно лишь применительно к конкретным условиям, в которых происходит этот процесс, и с учетом особенностей гибридизирующих видов.

Краткий и неисчерпывающий обзор описанных в разное время видов березы обычно небольших популяций, состоящих иногда из нескольких растений, при этом часто при полном отсутствии сведений об их ареалах, об изменчивости таксономических признаков, использовавшихся при описании этих видов, на основании небольшого числа гербарных образцов и при отсутствии каких-либо представлений о естественной гибридизации и других факторах видообразования, дает основание для серьезных сомнений в объективности их существования. К сожалению, таких “видов” в роде *Betula* в Азиатской России большинство. В качестве объяснения и оправдания этой ситуации следует иметь в виду, что значительная их часть описана относительно давно, когда ботаники располагали очень ограниченными сведениями о растительном покрове такой гигантской территории, как Северная Азия, в которую мы включаем Сибирь и северные районы российского Дальнего Востока. К тому же большая часть этой территории остается труднодоступной и слабоизученной.

При исследовании берез Северной Азии выясняются некоторые особенности формирования видового состава этого рода, занимающего огромную территорию от южных степных и полупустынных районов Монголии до северной границы лесного пояса. При знакомстве с «новыми видами», свойственными этой территории, выясняется интересная закономерность. Большая их часть приурочена к горным районам Южной Сибири или к средней полосе Восточной Сибири и российского Дальнего Востока, также характеризующихся горным рельефом. На всей этой огромной территории широко распространены лишь несколько видов, имеющих более или менее четко ограниченные ареалы и устойчивые морфологические признаки.

В южных районах Сибири это два “хороших” вида: *Betula pendula* Roth, имеющая огромный ареал, охватывающий территорию от южных границ Сибири до границы лесного пояса на севере и всю область Евразии к западу от Охотского моря, и *B. microphylla*, растущая в степных котловинах южных пограничных районов Центральной Сибири и Монголии. Взаимоотношение этих двух видов более подробно охарактеризовано ниже.



На всей территории Восточной Сибири также широко распространено лишь два “хороших” вида: *B. pendula* (= *B. platyphylla* Sukacz.) и *B. lanata* (Regel.) V. Vassil. Последняя является материковой формой *B. ermanii*, господствующей на Камчатке.

Многие другие виды, описанные в разное время, не имеют прав на существование, так как у них нет определенных ареалов, морфологических признаков и какой-либо приуроченности к определенным экологическим нишам. К тому же они часто описывались на основании нескольких случайных гербарных образцов и, следовательно, едва ли могут серьезно приниматься во внимание при изучении этого рода на всей территории Северной Азии. Больше число их описано без тщательного изучения в природе, прежде всего без получения необходимых в таких случаях сведений об изменчивости положенных в основу описания морфологических признаков (эндогенных, внутри-, межпопуляционных, географических и др.). Такими сомнительными видами можно считать: *Betula platyphylla* Sukacz., *B. ajanensis* Kom., *B. cajanderi* Sukacz., *B. demetrii* Ig. Vassil., *B. ellipticifolia* V. Vassil., *B. grandifolia* Litv., *B. insularis* V. Vassil., *B. platyphylloides* V. Vassil., *B. pseudopendula* V. Vassil., *B. sajanensis* V. Vasil., *B. talassica* Pojark., *B. tiuliniae* V. Vassil., *B. transbaicalensis* V. Vassil., *B. uschkanensis* Sukacz., *B. vladimirii* V. Vassil. и др.

Тщательный анализ этих “видов” показывает, что они в основном характерны для восточных районов Восточной Сибири и приурочены к местам совместного произрастания *B. lanata* с *B. pendula*. При этом особое внимание уделялось взаимоотношениям этих видов на стыках высотных границ: верхней границы пояса *B. platyphylla* и нижней границы пояса *B. lanata*, где отмечается их межвидовая гибридизация. Существование естественной гибридизации на стыке этих вертикальных границ березовых поясов впервые отмечено нами в монографии, посвященной арборифлоре Сибири в 1983 г. [17], а наибольший вклад в изучение этого явления был сделан М. А. Шембергом, опубликовавшим в 1986 г. монографию “Береза каменная”. В своих исследованиях он поставил перед собой задачу решить некоторые частные вопросы спонтанной гибридизации на оригинальном

материале, собранном в процессе многолетних экспедиций в различные районы Восточной Сибири и российского Дальнего Востока.

В связи с тем, что популяции *B. lanata* занимают верхние пояса гор и при этом часто образуют верхнюю границу леса, они имеют дизъюнктивный ареал. Такой характер ареала (разорванность на отдельные, в той или иной степени изолированные макропопуляции) создает возможность для спонтанной гибридизации с *B. pendula* одновременно в различных регионах Восточной Сибири. При этом межвидовая гибридизация в различных географических районах Восточной Сибири, часто в далеко не одинаковых условиях, определяет и неодинаковый характер формирования морфологических признаков у спонтанных гибридов, а это, как уже отмечалось выше, в каждом отдельном случае является основанием для описания “очередного нового вида”. Вследствие этого некоторые гибриды, хотя бы незначительно морфологически различающиеся, описывались в разное время как самостоятельные виды, чем и определяется большое число таких “видов”, не имеющих ни ареалов, ни четких постоянных диагностических признаков, которые второй раз найти трудно. Этот тип интрогрессивной гибридизации на стыке экологических ниш ранее изучен нами и описан на ряде других примеров, где разные виды, занимающие различные местообитания, вступают в контакт и могут быть причиной широко распространенной межвидовой интрогрессивной гибридизации. Это приводит иногда к тому, что их гибридные популяции занимают большие площади, чем исходные виды. С таким явлением мы сталкиваемся на юге Центральной Сибири, где береза *Betula pendula* гибридизирует с *B. microphylla*. Это интереснейшее явление более подробно описано ниже.

Гибридизация березы каменной наиболее детально изучалась М. А. Шембергом в двух географически удаленных районах Северного Прибайкалья и на левобережье Колымы.

В Прибайкалье *B. lanata* занимает склоны гор на высотах 1000–1600 м, а ниже этого предела встречается лишь в виде небольших групп или отдельных деревьев и в древостоях с осинкой, ольхой кустарниковой и кедровым стлаником, реже с единичной примесью лиственницы и ели. В этом районе

*Betula pendula* (= *B. platyphylla*) – дерево первой величины, широко распространенное от побережья Байкала до высоты 700 м над ур. м. Она входит в состав лиственничных лесов, иногда образует чистые древостои (на гарях, вырубках и т. д.).

Различия между этими видами по таксономическим признакам настолько велики, что их определение не составляет никаких трудностей даже для неспециалиста (рис. 5). В связи с этим выявление переходных гибридных форм, которые характеризуются очень широким полиморфизмом, также не составляет никакого труда. Среди гибридов встречаются отдельные деревья или их группы, образованные особями, близкими по своим морфологическим признакам к одному из гибридирующих видов или занимающими по этим признакам промежуточное положение. В Северном Прибайкалье, где изучались эти переходные формы, гибридные популяции занимают склоны гор от верхней границы произрастания березы повислой до нижней границы каменноберезников, т. е. в пределах высот от 700 до 1100 м над ур. м.

Межвидовые гибриды берез легко обнаружить в природе, особенно когда рядом с

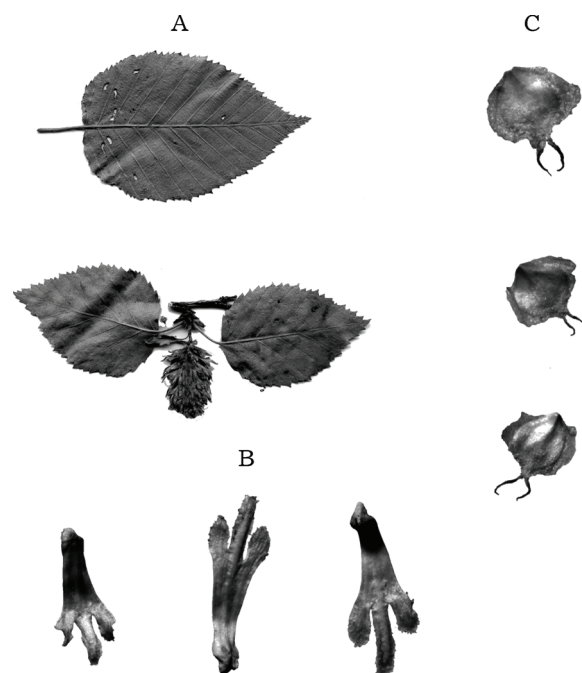


Рис. 5. Признаки типичной *B. lanata* (А – форма листьев, В – форма семенных чешуек, С – строение семян)

ними произрастают их предполагаемые родительские виды, но распознавание гибридов по гербарным образцам иногда сопряжено с определенными трудностями. Объясняется это тем, что они отличаются по общему габитусу, цвету коры (сочетания белого, желтого, розового и серого цветов) и характеру ее строения (по степени отслоения и форме поверхности) и другим признакам, которые в гербарных образцах отсутствуют. В свое время об этом писал В. Н. Сукачев. Следует обратить внимание на то, что все лесоводственные характеристики “чистых” видов и их гибридов зависят, прежде всего, от высоты произрастания над уровнем моря, что наглядно проиллюстрировано М. А. Шембергом в его прекрасной монографии, написанной на огромном оригинальном материале, собранном в результате многолетних экспедиционных работ [25].

При изучении таксономических признаков исходных видов и их гибридных популяций район Прибайкалья был разбит им на три одинаковые высотные полосы, занятые этими формами растений по признакам доминирующего проявления свойств предполагаемых родителей. Так, первая группа растений ( $H_1$ ), занимающая обычно более высокое положение в горах и произрастающая в непосредственной близости от *Betula lanata*, имеет лесоводственные, прежде всего таксономические, показатели, а также форму ствола, цвет и отслоение коры, сходные с этим видом. Вторая группа переходных форм ( $H_2$ ) по этим показателям занимает промежуточное положение, однако заметно превышает по высоте и диаметру стволов *B. lanata* и характеризуется значительным проявлением признаков, свойственных *Betula pendula*. Третья группа ( $H_3$ ) по всем признакам близка к *B. pendula*, и чаще всего ее популяции не поднимаются высоко в горы.

В качестве ценных диагностических признаков в первую очередь использовались: опущение листовых почек, пластинок и черешков листьев, однолетних побегов, а также формы прицветных чешуек и крылаток.

Для более объективного разделения исходных видов и переходных форм, свойственных выделенным высотным поясам, использовался метод гибридных индексов [20 и др.] (рис. 6).

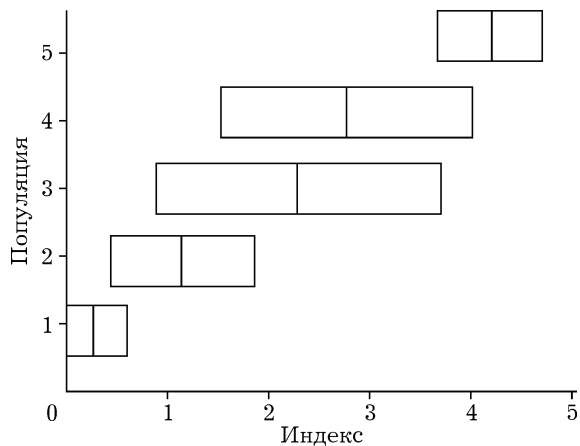


Рис. 6. Изменчивость качественных признаков: 1 – *Betula pendula*; гибриды: – 2 –  $H_3$ , 3 –  $H_2$ , 4 –  $H_1$ , 5 – *Betula lanata*

Наличие большого сходства гибридных групп  $H_1$  и  $H_3$  с родительскими видами говорит об их многократных повторных скрещиваниях с одним из исходных видов, т. е. между березами повислой и каменной на огромной территории в Восточной Сибири происходит классическая интрогрессивная гибридизация.

Подобные межвидовые взаимоотношения прослеживаются и между *Betula pendula* и *B. microphylla*, которые описаны нами раньше при изучении этого явления в горных районах Южной Сибири, где имеются идеальные возможности для интрогрессивной гибридизации во многих местообитаниях одновременно и при этом иногда со своими специфическими особенностями, что способствует созданию благоприятных условий для описания бесчисленного числа “новых видов” (фактически гибридов) [14–20]. Такие “виды” в разных конкретных местообитаниях могут иметь целый комплекс только им свойственных признаков, что, однако, не дает оснований для признания их самостоятельности. М. А. Шемберг считает, что береза повислая в Прибайкалье – не коренная порода. Ее влияние усиливается после пожаров, осыпей или вырубок хвойных древостоев. При этом происходит расширение пояса лесов, где участие ее в составе древостоев то значительно возрастает, то ослабевает при смене хвойными породами. По этой причине гибридные формы не всегда бывают полностью поглощены березой повислой. Одновременно они не всегда могут быть поглощены и березой

каменной, так как экологическая ниша, занятая ими, часто не является благоприятной для этого вида.

Вывод о спонтанной гибридизации березы каменной и повислой, основанный на анализе морфологических признаков, используемых в систематике рода, подтверждается и при изучении некоторых других особенностей видов и гибридов (анатомическая характеристика листьев, качество семян, некоторые таксационные данные древостоев, физико-механические свойства древесины и др.). Более детально эти сведения приводятся в монографии [20].

Спонтанная гибридизация между *Betula pendula* и *B. ermanii* (*B. cajanderi* Sukacz.) детально изучена не только в Прибайкалье, но и на левобережье Колымы у подножия пика Абориген. В экстремальных климатических условиях, свойственных этому району, формируются низкопроизводительные и низкополотные древостои, средняя высота которых не превышает 10 м. В этих условиях береза каменная – дерево третьей величины, иногда почти кустарник. Произрастание ее, как и в Прибайкалье, приурочено к каменистым склонам северной экспозиции. На южных склонах она вытесняется лиственницей Каяндера. Пояс каменноберезников занимает в горах склоны обычно в пределах от 250 до 500 м над ур. м. Береза повислая в этих условиях – дерево второй-третьей величины. При этом она обычно формирует древостои по поймам рек и вдоль ручьев. В горы выше 300 м над ур. м. не поднимается.

Проведенные М. А. Шембергом [20] исследования исходных видов и их гибридов в этом районе позволяют утверждать, что переходные формы, которые по ряду морфологических признаков составляют непрерывный ряд значений между хорошо обособленными исходными видами – *B. lanata* и *B. pendula*, являются их спонтанными гибридами, которые характеризуются более высоким уровнем изменчивости всех признаков по сравнению с родительскими видами.

Естественная гибридизация отражается и на наследовании признаков у особей гибридирующих популяций *B. lanata*. В частности, хорошо прослеживаются их отличия от “чистых” популяций по целому ряду признаков, что свидетельствует о проникновении

пыльцы березы повислой в более высокие пояса гор, где последняя расти не может, как не могут сохраняться и гибриды, близкие по своим признакам к *B. pendula*.

Анализ большого массива данных по изменчивости многих морфологических признаков гибридирующих видов и их гибридов позволяет сделать вывод о том, что береза каменная является коренным видом в бассейне Колымы и более приспособлена к суровым почвенно-климатическим условиям.

Проведенные многолетние исследования в Северо-Восточной Азии убеждают в том, что на всей ее территории эти виды вступают в непосредственный контакт, в результате чего повсеместно наблюдается естественная интрогрессивная гибридизация в полосе переходных форм. При этом гибриды по большинству признаков занимают промежуточное положение между родительскими видами, а их изменчивость характеризуется более высоким уровнем.

Береза каменная играет серьезную роль и в формировании популяций видового состава кустарниковых берез на северо-востоке Восточной Сибири, прежде всего образуя гибриды с *Betula divaricata* Ledeb. На широкое распространение гибридов между этими видами указывали многие исследователи (В. Н. Сукачев, О. И. Кузенева, А. В. Ярмоленко в Забайкалье, М. Г. Попов и Н. И. Водопьянова в Средней Сибири, В. Н. Моложников и Л. Н. Тюлина на Баргузинском хребте, А. В. Егорова и В. Н. Сипливинский на Байкальском хребте, И. Ю. Коропачинский и М. А. Шемберг на востоке Восточной Сибири и др.).

Несмотря на большое число работ, где речь идет о гибридизации между этими видами, серьезных исследований до последнего времени не проводилось. В частности, совершенно не изученным оставалось влияние взаимного переопыления этих видов на их морфологические особенности. Прежде всего, необходимо иметь представление об изменчивости таксономических признаков гибридирующих видов и их гибридов. Без этих сведений нельзя делать какие-то выводы об особенностях гибридизации, наличии гибридов и вести серьезные рассуждения о систематике этих берез в различных районах Сибири.

Для детального изучения естественной гибридизации между этими видами М. А. Шем-

бергом выбраны две модельных популяции: одна на севере Камчатки, а другая у побережья Байкала в районе Нижнеангарска. На Камчатке *Betula ermanii* Cham. – дерево третьей величины, не превышающее по высоте 10 м при диаметре ствола максимум 20 см. Она образует небольшие популяции вдоль речек и ручьев, не поднимаясь вверх по склонам. *Betula divaricata* широко и повсеместно распространена в тундре и по склонам сопок. Эти два вида повсеместно контактируют, и, следовательно, имеются все необходимые условия для межвидовой интрогрессивной гибридизации. Отличать гибридные растения от родительских видов очень просто, так как исходные виды имеют совершенно другие по форме листья, побеги и другой характер надземных органов. Гибридные растения, как правило, характеризуются переходными морфологическими формами листьев, семенных чешуек, строением надземной части растений и др. При этом уровень изменчивости гибридных растений значительно выше, чем “чистых” видов.

На побережье Байкала несколько иные условия существования родительских гибридирующих видов. *Betula divaricata* – кустарник высотой до 1,5 м. Она занимает подгольцовый пояс выше 1000–1200 м над ур. м., а иногда образует подлесок в древостоях *Betula lanata* (континентальная раса *B. ermanii*, отличающаяся от типичной березы каменной опущением годичных побегов и молодых листьев).

Как уже отмечено, определение гибридов не представляет больших сложностей, особенно когда вблизи произрастают оба родительских вида. Для их определения используются признаки строения листьев, габитус растений, цвет и структура коры. Например, если длина листьев у березы растопыренной изменяется от 16 до 30 мм, то у березы каменной – от 48 до 76 мм. Такие же выводы можно сделать, анализируя различия и по другим признакам. Всего М. А. Шембергом изучалась изменчивость гибридирующих видов и их помесей по 14 признакам [25]. По всем этим признакам переходные формы (гибриды) занимают промежуточное положение между родительскими видами. Они совершенно не похожи ни на березу каменную, ни на березу растопыренную, что позволяет безо-

шибочно отличать их от исходных видов (исключение иногда составляют лишь гибриды, очень близкие к одному из гибридизирующих видов). Следует отметить, что и среди близких по многим признакам переходных растений подобрать абсолютно идентичные формы очень трудно. Каждая из них, как правило, имеет хотя бы небольшие, но свои специфические особенности, что вполне объяснимо.

Таким образом, на основании многолетнего детального изучения взаимоотношений березы каменной с другими видами в Восточной Сибири можно сделать ряд бесспорных выводов.

При контакте березы каменной с другими видами происходит естественная гибридизация и образуются гибриды, которые при наличии свободных экологических ниш создают самостоятельные насаждения. В гибридизирующих популяциях березы каменной появляются растения, отличающиеся от “типичных” для популяции, что необходимо учитывать при работе с гербарием.

Изучение особенностей естественной гибридизации *Betula ermanii* (*B. lanata*) с *B. pendula* и *B. divaricata* позволяет объективно оценивать таксономический статус многих ранее описанных на этой территории видов. Для более объективного заключения относительно существования их необходимо изучать непосредственно в природе путем массовых сборов гербарных образцов из locus classicus и сбора сведений о признаках этих растений, которые не могут быть изучены лишь на основании гербарного материала (таксационная характеристика видов, особенности габитуса растений, цвета и характера строения коры и др.).

На основании приведенных выше сведений и большого массива данных, опубликованных в работах М. А. Шемберга, И. Ю. Коропачинского и Л. И. Милютина и др. [20, 25 и др.], можно утверждать, что большое число описанных на этой территории видов – гибридные формы. С большой степенью вероятности к ним следует отнести *Betula Vassilevii* Dylis, *B. adasii* Egor. et Sipl., *B. prochorowi* Kuzen. et Litw., *B. avatchinensis* Kom., *B. irtutensis* Sukacz., *B. montana* V. Vassil., *B. transbaicalensis* V. Vassil., *B. baicalensis* Sukacz., *B. bargusinensis* M. Pop. и др.

Не имея четкого представления о глобальных взаимоотношениях между основными

видами, широко распространенными на огромной территории Северной Азии, нельзя понять и ситуацию с бесчисленными описаниями “новых” видов, которые после их опубликования никто из исследователей найти в природе не может. О каком же изучении биоразнообразия растительного покрова Северной Азии на видовом уровне (в частности, рода *Betula*) и его охране мы можем вести речь, не имея представлений о глобальных взаимоотношениях между основными гибридизирующими видами на ее огромной территории? Разобраться в систематике этого сложного рода на основании изучения небольших локальных популяций нельзя. Существующие межвидовые взаимоотношения в роде *Betula* на огромной территории в горных районах Восточной Сибири позволяют при желании описывать неограниченное число «новых» видов, которые в большинстве случаев так и останутся мертворожденными.

Естественная гибридизация берез изучена еще недостаточно, несмотря на появление в последние годы большого числа серьезных публикаций, посвященных этому сложному и интересному роду. Не до конца понятна ее роль в эволюции, несмотря на то, что она интересует исследователей более 100 лет. По-видимому, правы М. Г. Попов, Н. Н. Цвелев, Е. Г. Бобров и др., полагающие, что естественная гибридизация может привести к образованию новых видов и даже родов, когда гибридные популяции бывают преадаптированными к той экологической среде, в которой они возникли и изолированы от родительских видов. В этой ситуации гибриды могут получить широкое распространение, а не быть поглощенными родительскими видами. При этом создаются условия для существования таких гибридных форм, которые будут столь же жизнеспособными, как и родительские виды [20, 25, 32, 33, 40, 46, 47 и др.].

Не менее ярким примером роли гибридизации в эволюции видов березы могут служить и взаимоотношения *Betula pendula* и *B. microphylla* в Алтайско-Саянской горной области и в пограничных районах юга Центральной Сибири и северных территорий Монголии. Эти исследования проводились нами на протяжении многих лет в Туве, в горных районах Алтая, в Иркутской области и в юж-

ных пограничных районах Красноярского края [14, 16–20 и др.].

Особый интерес представляет изучение берез на территории Тувы, которая расположена на стыке типичных таежных районов Алтайско-Саянской горной области с севера и степных котловин и горных сооружений монгольского типа – с юга. При изучении арборифлоры этого региона особое внимание уделено видовому составу берез. На территории Тувы этот род представлен пятью видами, в их числе: *Betula pendula*, *B. pubescens* Ehrh., *B. microphylla*, *B. humilis* Schrank., *B. rotundifolia* Spach. Летом 1963 г. на северных склонах Восточного Танну-Ола нами собран и определен еще один вид – *B. reznitzenkoana* (Litv.) Schischk., который до того времени считался эндемичным для Джунгарского Алатау и Северо-Западной Монголии.

*B. reznitzenkoana* впервые описана Д. И. Литвиновым в 1924 г. как *B. microphylla* var. *reznitzenkoana*, позже Б. К. Шишкиным возведена в ранг вида.

При более близком знакомстве с березами Тувы, прежде всего с *B. reznitzenkoana*, *B. pendula* и *B. microphylla*, бросается в глаза очень сильный полиморфизм этих видов. При этом не прослеживается четкой связи между диагностическими признаками этих видов и условиями местообитания, но в то же время у этих видов появляются признаки, которые как бы частично или полностью переходят от одного вида к другому, в первую очередь сочетание у березы *B. reznitzenkoana* признаков березы мелколистной и повислой. Отмечаются переходные формы семенных чешуек, строения семян и др., что наталкивает на мысль о гибридизации между этими видами и широком распространении гибридных форм. При этом наличие переходных признаков прослеживается прежде всего при их совместном произрастании. Оба вида типичны для нижнего и среднего пояса гор Танну-Ола. Береза повислая входит в состав лиственничных лесов, а береза мелколистная растет по поймам рек и речек в степных котловинах Алтая и Тувы (Улуг-Хемской, Хемчикской, Убсунурской и др.) и не выходит на склоны гор, образуя совместно с тополем лавролистным, лиственницей сибирской и различными видами ивы сомкнутые насаждения (рис. 7–10).

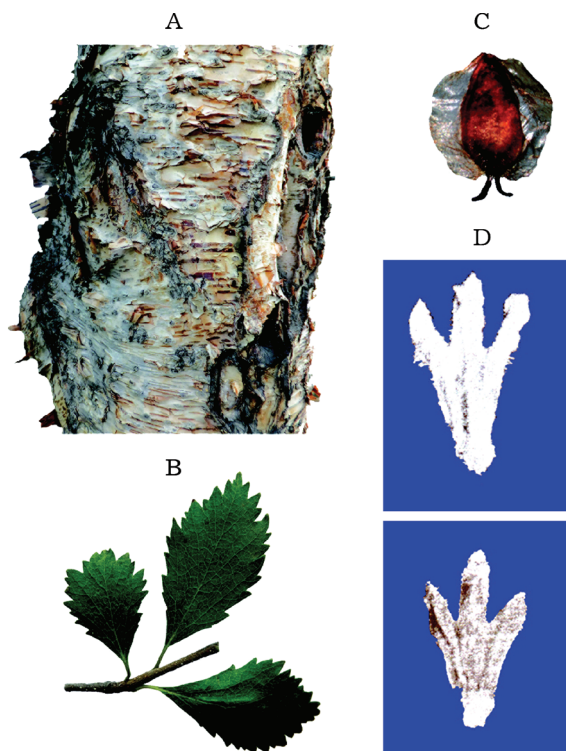


Рис. 7. Типичная *Betula microphylla* из Хемчикской котловины (Тува): А – форма и цвет коры; В – форма листьев; С – строение семян; D – форма семенных чешуек

В горы она поднимается максимум до 1200 м над ур. м. В то же время береза повислая встречается на склонах хребта до высоты 1650 м. Вблизи нижней границы леса эти два вида в настоящее время иногда рас-

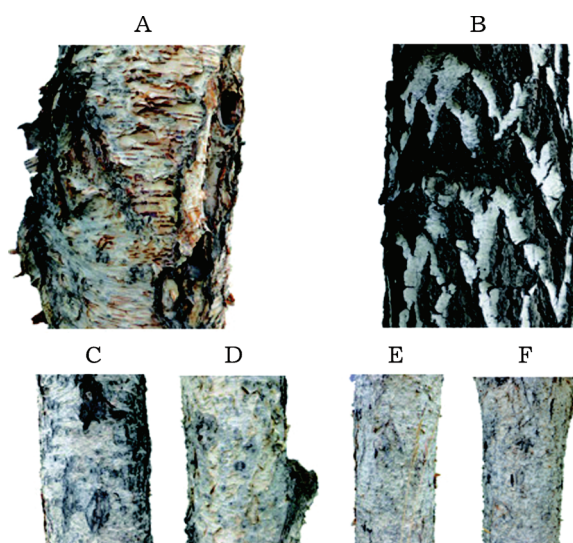


Рис. 8. Строение и цвет коры типичных *B. microphylla* (А), *B. pendula* (В) и переходных гибридных форм (С, D, Е, F) в пойме р. Туекта (Алтай)

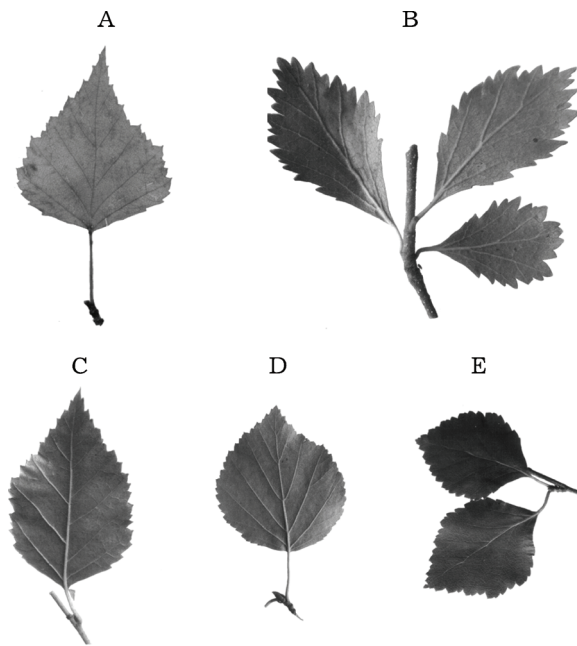


Рис. 9. Форма листьев в смешанной популяции: А – *Betula pendula*; В – *B. microphylla*; С, D, Е – переходные гибридные формы (пойма р. Туекта, Алтай)

тут совместно (поймы рек Хондергея, Торгалыка, Шеми, Хемчика и др.). Последнее обстоятельство создает благоприятные условия для их скрещивания.

*B. microphylla* и *B. pendula* принадлежат к одной секции *Albae* Regl., однако легко различимы. Для березы мелколистной характерна чешуйчатая отслаивающаяся кора грязно-желтого цвета, более мелкие листья, совершенно иные по форме семенные чешуйки и орешки.

При совместном произрастании этих видов все их признаки становятся менее постоянными. Так, при первых признаках гибридности цвет коры у березы повислой приобретает желтоватый оттенок. У различных гибридов можно наблюдать все переходы в окраске коры и форме ее поверхности, свойственные родительским видам. При этом часто все видовые признаки коррелируют, т. е. с изменением цвета коры происходит изменение формы семенных чешуек, семян и др. Это позволяет подобрать всю гамму переходных форм от типичной березы повислой до типичной мелколистной. Такие гибриды обычно встречаются в центральных районах степных котловин, в то время как по их периферии это господство переходит к березе

повислой, а в удаленных регионах при отсутствии межвидовых контактов – к березе мелколистной и гибридам, более близким по своим признакам к этому виду. Детальное изучение смешанных и “чистых” популяций состоящих из *Betula microphylla* и *B. pendula*, позже подтвердило эту закономерность.

Многие переходные формы можно наблюдать в настоящее время не только при совместном произрастании гибридирующих видов, но и в популяциях березы мелколистной, удаленных на значительные расстояния от популяций березы повислой. В частности, такие формы отмечены в бассейнах многих рек и речек, стекающих с южных склонов хр. Танну-Ола. Однако здесь часто приходится наблюдать значительную выровненность признаков у разных особей в пределах отдельных популяций. Последнее обстоятельство объясняется взаимным поглощением отдельных, наиболее характерных признаков при многократных повторных скрещиваниях и сменах поколений. Происходит интенсивное опыление березы мелколистной пыльцой березы повислой и в настоящее время.

Поскольку признаки описанной ранее березы Резниченко полностью соответствуют признакам переходных гибридных форм березы мелколистной и повислой, то вполне понятным и бесспорным является факт описания такого гибрида в качестве самостоятельного вида – *Betula rezniczenkoana*. Наглядным является строение семенных чешуек и семян в смешанной популяции березы повислой и мелколистной в районе с. Кокпекты (Восточно-Казахстанская обл.). Наличие подобных переходных признаков в гибридирующих популяциях прослеживается повсеместно, где эти виды растут совместно. Таким образом, изучение процессов гибридизации между такими видами, как *Betula pendula* и *B. microphylla*, дает возможность понять происхождение *B. rezniczenkoana*. Такие гибридные формы могут возникать в разных районах совместного произрастания исходных видов (Алтай, Монголия, Тува), следовательно, становится легко объяснимым разорванность ареала этого вида.

Позже гибридное происхождение этого вида подтвердилось в процессе его семенного размножения и использования в озеленении Новосибирска.

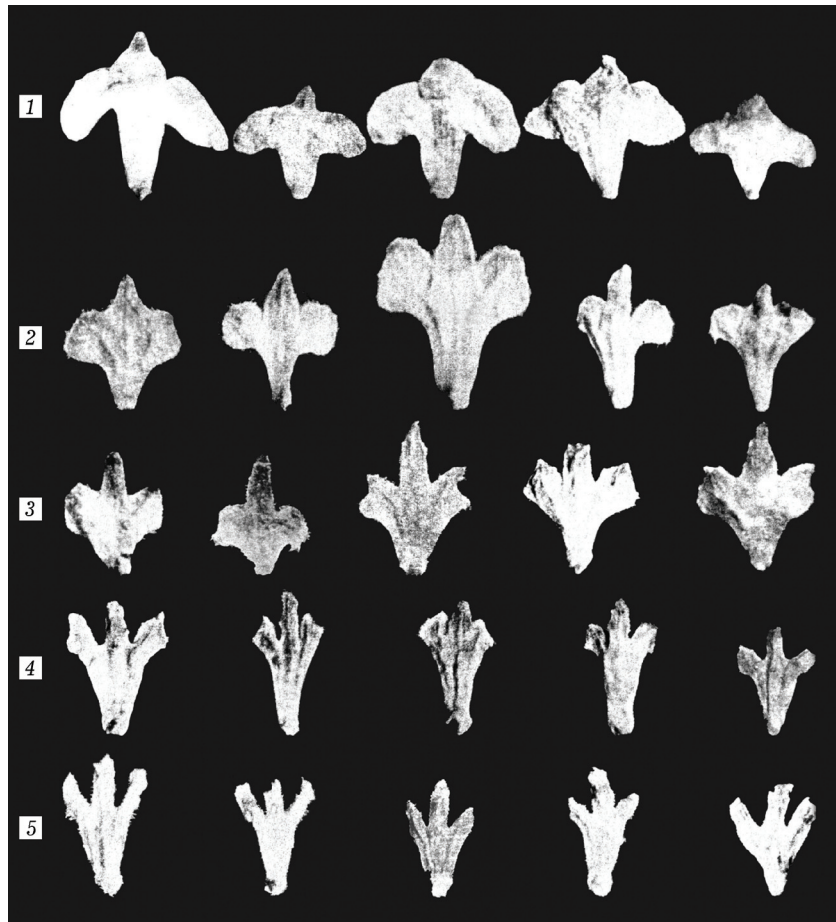


Рис. 10. Форма семенных чешуй в смешанной гибридной популяции (пойма р. Туекта, Алтай). Ряд 1 – *Betula pendula*, ряды 2, 3, 4 – *B. pendula* × *B. microphylla*; ряд 5 – *B. microphylla*

Весьма вероятно и то, что большое число видов березы, описанных в южных районах Центральной Сибири в разное время, также объясняется интенсивными процессами естественной гибридизации на стыках локальных популяций *Betula microphylla* с *Betula pendula*.

Как уже сказано, межвидовая гибридизация этих видов березы детально изучена нами в Алтайско-Саянской горной области [14–16, 40 и др.]. Установлено, что, произрастая в разных экологических условиях, береза повислая и мелколистная зачастую образуют симпатрические популяции, и в зонах контакта ареалов они состоят либо из одного, либо из двух видов. В составе смешанных популяций, состоящих из этих видов, наряду с типичными для каждого вида растениями имеются всевозможные варианты переходных форм. Иногда приходится сталкиваться с существованием почти одно-

родных гибридных популяций, занимающих изолированные местообитания. Это объясняется поглощением одного из родительских видов (обычно березы мелколистной) в процессе интрогрессивной гибридизации и многократной смены поколений. С этим чаще приходится сталкиваться в горных районах Алтайско-Саянской горной области, где существуют благоприятные условия для формирования таких изолированных популяций. При попытках разобраться в систематике берез этого региона необходимо иметь в виду, что каждая такая популяция – прекрасный объект для описания “нового” вида. *Betula microphylla* – типичный центрально-азиатский вид, входящий в состав пойменных лесов пустынно-степных котловин Южной Сибири и Монголии. При этом вдоль рек и речек она далеко проникает в северные районы Алтайско-Саянской горной области. Одновременно с этим *Betula pendula* идет



далеко на юг, входя в состав лиственничных лесов нижнего пояса гор, окаймляющих степные котловины, и в состав пойменных лесов. В результате этого создаются идеальные условия для их гибридизации. Однако необходимо иметь в виду, что лиственнично-березовые леса нижнего пояса гор обычно не входят в непосредственный контакт с пойменными лесами, образованными березой мелколистной, так как часто они разделены обширными пространствами степей. В связи с этим существуют объективные препятствия для опыления березы мелколистной пыльцой березы повислой. Это может происходить только за счет березы повислой, входящей в состав лиственнично-березовых лесов, формирующихся по границам степных котловин, или частично за счет их контакта в лесах пойм, однако эти возможности существуют преимущественно в популяциях березы мелколистной, наиболее далеко проникающих в северные районы степных котловин.

В связи с тем, что *Betula microphylla* занимает ничтожно малые площади по сравнению с *B. pendula*, в результате гибридизации ей грозит полное исчезновение, и не случайно ее “чистые” популяции являются большой редкостью и сохранились лишь в наиболее отдаленных, изолированных от березы повислой районах. При этом возникает вопрос – как же этот вид существовал сотни тысяч лет и не исчез? Дело в том, что вспышка гибридизации между этими видами произошла по вине человека, поскольку увеличение численности населения в этих районах и связанная с этим вырубка лесов на склонах гор, примыкающих к наиболее заселенным степным котловинам, а также лесные пожары и интенсивный выпас скота приводят к смене коренных лиственничных лесов березовыми, образованными *B. pendula*. Следовательно, масса образующейся пыльцы березы повислой возросла в тысячи раз. Сегодня небольшие популяции березы мелколистной подвергаются интенсивному опылению ее пыльцой, несмотря на разъединяющие их предгорные степные территории. Едва ли полным препятствием для опыления может служить расстояние, занятое степями шириной в несколько километров или даже сотни метров. В связи с тем, что благоприятные условия для гибридизации свя-

заны с началом интенсивного освоения этих районов человеком и, очевидно, равны по времени с многократной сменой поколений древостоев березы мелколистной, в настоящее время все эти леса по поймам рек и речек сформированы гибридами, а иногда гибридами и присутствующими в них почти “чистыми” популяциями березы мелколистной и повислой (рис. 11).

В гибридных популяциях чаще всего отсутствуют растения с типичными признаками исходных видов. В то же время в каждой такой популяции составляющие ее деревья характеризуются определенными признаками, сформировавшимися в результате повторных скрещиваний и при многократных сменах поколений, которые позволяют отличать ее от других аналогичных популяций, что создает благоприятные условия для бесконечного описания “новых” видов, хотя эти отличия могут быть и ничтожно малы.

Для сравнения изменчивости признаков “чистых” и гибридных растений, что очень важно при изучении гибридизации, использовались широко известные в ботанической литературе методы: Ентис-Шаферовой, метод гибридных индексов, диаграмм Андерсона и др. [14, 20, 25, 50 и др.]. Подробно останавливаться на их использовании при изучении естественной гибридизации нет необходимости, так как эти методики хорошо известны специалистам.

Следует отметить, что при изучении изменчивости растений обращалось внимание прежде всего на пять признаков, которые имеют наибольшее диагностическое значение в систематике рода *Betula*. Среди них: форма и размеры листьев, семенных чешуек, семян, характер поверхности однолетних побегов, строение поверхности коры и ее цвет. Эти сведения опубликованы в 2006 г. [20], и уделять им внимание в настоящей работе нет необходимости.

Без ясного представления о взаимоотношениях описываемых видов березы, вступающих в непосредственный контакт, очень трудно или почти невозможно разобраться в систематике видов, описанных в Южной Сибири, и понять причины их высокого полиморфизма и особенности хорологии. Как отмечалось, в связи с широко развитыми процессами гибридизации в природе встре-

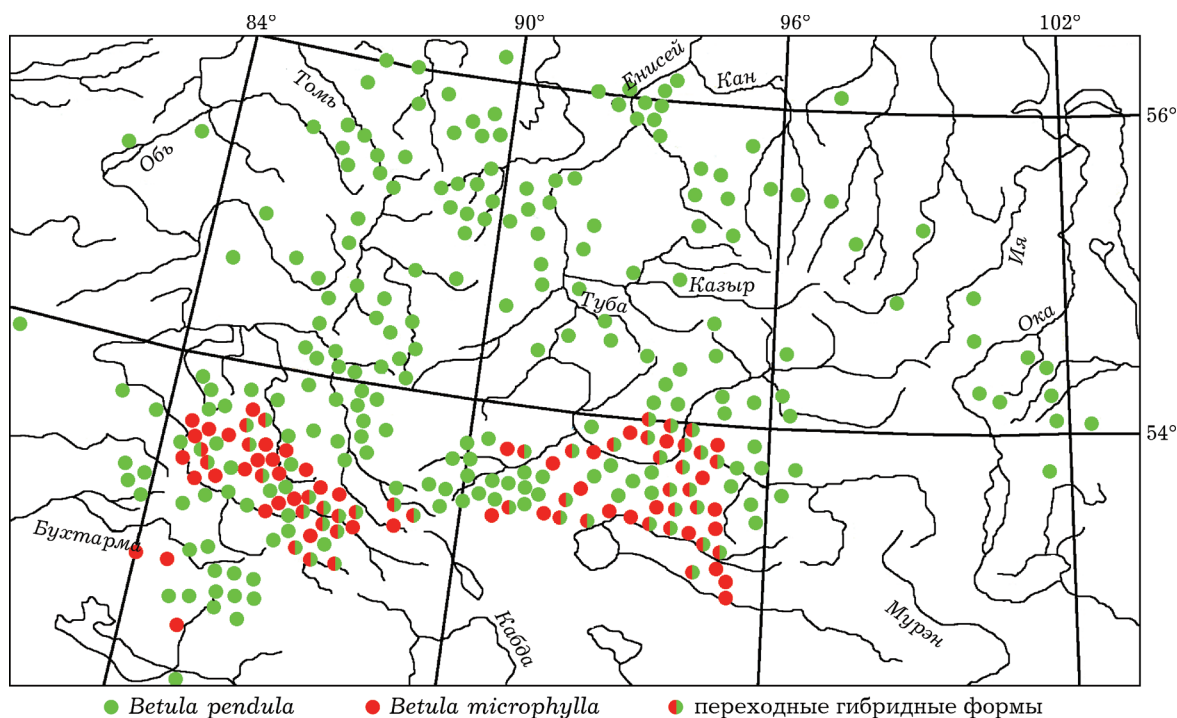


Рис. 11. Ареалы: *Betula pendula*, *B. microphylla* и переходных гибридных форм на территории Алтае-Саянской горной области степных котловинах Тувы

чаются все переходы от типичной *Betula pendula* до типичной *B. microphylla*. Иногда в смешанных гибридных популяциях исходные виды представлены значительным числом деревьев, сохраняющих типичные признаки. Это объясняется тем, что гибридизация в них происходит с относительно недавнего времени, и интрогрессия еще не привела к выравниванию и стабилизации признаков переходных форм, а для образования более или менее выровненных гибридных популяций необходимо время, достаточное для смены многих поколений. Иногда небольшие по площади древостои березы могут иметь относительно выровненные признаки. Последнее объясняется обычно небольшим их размером и изоляцией от смежных древостоев, которые могут быть источниками пыльцы исходных и гибридных растений. В Алтайско-Саянской горной области это небольшие участки леса по поймам рек и речек, изолированные степями от крупных сплошных лесных массивов нижних поясов гор.

Таким образом, изучение процессов естественной гибридизации между такими видами, как *Betula pendula* и *B. microphylla*, дает возможность понять происхождение не толь-

ко *B. × reznicevsoana*, но и других подобных “видов”, а их в Южной Сибири описано много, и останавливаться на их характеристике нет необходимости. Понятно, что эти гибридные формы могут возникать в разных районах совместного произрастания исходных видов (Алтай, Саяны, Тува, Монголия и др.).

Из других видов березы, широко распространенных в Северной Азии и иногда вступающих в гибридизацию, следует назвать *B. fruticosa* Pall., которая иногда скрещивается с *B. pendula*. В качестве примера можно привести небольшие группы берез в районе восточного побережья оз. Чаготай в Туве, где в подлеске древостоя *Betula pendula* растет *B. fruticosa*. Между этими видами идет естественная гибридизация, в результате которой образуется большое число переходных форм.

В заключение следует отметить, что систематика берез Северной Азии (особенно сибирских видов) изучена слабо. Большая часть публикаций, за небольшим исключением, базируется на отдельных случайных находках или, в лучшем случае, на ограниченном числе гербарных образцов, дающих представление о растениях, свойственных очень ограниченной территории. Совершенно ясно,

что при этом полностью отсутствуют представления об изменчивости используемых таксономических признаков, да и о самих этих признаках в подобной ситуации едва ли можно серьезно вести речь. Нет при этом сведений относительно ареалов описываемых видов, а в случаях, когда идет межвидовая, прежде всего интрогрессивная, гибридизация, таких ареалов просто не существует, особенно когда этот процесс происходит на стыке экологических ниш, т.е. когда в контакт вступают отдельные относительно небольшие популяции разных видов.

Анализ общей ситуации с систематикой рода *Betula* на огромной территории, связанной с гибридизационными процессами, происходящими в Северной Азии, где участниками этого процесса являются такие широко распространенные виды, как *Betula pendula* (= *B. platyphylla*); *B. ermanii*, *B. lanata*, *B. microphylla*, *B. fruticosa*, *B. divaricata*, дает основание утверждать, что составить общее представление о систематике этого рода на основании изучения отдельных локальных популяций и частных случаев гибридизации нельзя. Для этого необходимо иметь ясное представление о микроэволюционных процессах, происходящих в этом роде на всей территории Северной Азии.

Очень важно, занимаясь изучением систематики этого сложного рода, необходимо уделять особое внимание межвидовым взаимоотношениям, вопросам хорологии, истории формирования современной экологической среды. Немаловажное значение в отдельных случаях приобретают и антропогенные факторы (вырубка лесов, лесные пожары и др.).

Изучая естественную гибридизацию между различными видами древесных растений, прежде всего лесообразующими породами, необходимо иметь в виду, что гибридные популяции могут представлять большую ценность для лесного хозяйства, лесной мелиорации, садово-паркового строительства и озеленения, рекультивации почв и других целей, так как гибриды – это ценнейший исходный материал для аналитической селекции.

В настоящее время в лесной селекции широко используется “комбинационное и трансгрессивное скрещивание”, сущность которого состоит в комбинации двух или не-

скольких признаков, распределенных между различными биотипами одной или нескольких рас одного вида. В частности, в лесной селекции речь может идти о сочетании хорошего роста с высоким качеством древесины, с устойчивостью определенных ценных признаков в различных почвенно-климатических условиях и т. д. [50]. Получать искусственно ограниченное число гибридов в селекционных целях для отбора интересующих нас форм и не использовать неограниченные возможности, которые дает естественная межвидовая гибридизация, неразумно.

В заключение необходимо еще раз высказать утверждение, что решение многих неясных и спорных вопросов в области систематики рода *Betula* может быть осуществлено лишь при проведении обширных многоплановых исследований этого рода в природе и в культуре. Изменчивость многих видовых признаков березы часто настолько велика, что даже обширный гербарный материал не в состоянии отразить то многообразие форм, с которым приходится сталкиваться в естественной обстановке. Причины этого многообразия различны, но важнейшей является естественная гибридизация между близкими видами на огромной территории Северной Азии.

В связи с широким распространением естественной гибридизации в арборифлоре Северной Азии необходимо всестороннее ее изучение при попытках решать локальные задачи в области систематики и многих других видов древесных растений, прежде всего имеющих обширные ареалы. Такие исследования необходимо проводить по возможности на всей территории, занятой изучаемыми близкородственными видами. Подтверждением этому могут служить виды таких родов, как *Larix*, *Piceae*, *Populus* и др.

Огромное значение имеют и такие процессы, как апомиксис и полиплоидия, которые систематики стараются не затрагивать, так как эти исследования требуют специальной профессиональной подготовки и необходимости сложных и длительных исследований, однако рано или поздно этим придется заняться, так как для решения многих неясных вопросов в систематике отдельных таксонов другого пути нет.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Васильев В. Н. Байкало-Саянская область как один из главнейших центров формирования рода *Betula* L. // Тр. Ин-та леса АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 37. С. 120–141.
2. Васильев В. Н. Береза с Большого Ушканьего острова на Байкале // Новости систематики высших растений. 1969. Т. 6. С. 39–44.
3. Васильев В. Н. Заметки о некоторых кустарниковых видах рода *Betula* L. на Дальнем Востоке // Там же. 1971. Т. 7. С. 128–141.
4. Водопьянова Н. С. Семейство Betulaceae – Березовые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. Т. 1. С. 263–270.
5. Дылис Н. В. О новом виде березы с северного Сихотэ-Алиня // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 55, № 6.
6. Кузенева О. И. Березы, собранные в Амурской и Якутской областях // Тр. ботан. музея АН СССР. 1914. Вып. 12. С. 62–74.
7. Кузенева О. И. Семейство Betulaceae р. *Betula* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 5. С. 269–305.
8. Сукачев В.Н. К систематике сибирских берез // Тр. Ботан. музея АН. 1911. Вып. 8. С. 203–227.
9. Сукачев В. Н. О *Betula pubescens*. Ehrh. и близких к ней видах Сибири // Изв. АН СССР. Сер. 6. 1914. № 3. С. 219–236.
10. Сочава В. Б. О новой березе // Очерки по фитогеографии и фитогеографии. М.: Новая деревня, 1929. С. 389–394.
11. Скворцов А. К. Семейство Betulaceae – Березовые // Определитель высших растений Якутии. Новосибирск, Наука. Сиб. отд-ние, 1974. С. 187–193.
12. Ярмоленко А. В. Род *Betula* L. // Флора Забайкалья. Вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. С. 228–236.
13. 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.
14. Коропачинский И. Ю. Об интрогрессивной гибридизации между *Betula penula* Roth. и *B. microphylla* Bunge в Тувинской АССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1966. № 8. С. 95–100.
15. 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.
16. Коропачинский И. Ю. Изучение гибридизационных процессов в дендрофлоре Сибири // Тр. Ин-та экологии растений и животных. 1975. Вып. 91. С. 30–37.
17. Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск. Наука. Сиб. отд-ние, 1983. 382 с.
18. Коропачинский И. Ю. Ботанико-географические и лесоводственные аспекты естественной гибридизации древесных растений // Лесоведение. 1992. № 2. С. 3–10.
19. Коропачинский И. Ю. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал “ГЕО”, 2003. 707 с.
20. Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Изд-во “ГЕО”, 2006. 222 с.
21. Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 368 с.
22. Шемберг М. А. Анализ гибридных популяций *Betula lanata* (Regel) V. Vassil. в Северном Прибайкалье // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1979. Вып. 3. С. 69–75.
23. Шемберг М. А. Систематика, география и изменчивость каменной березы (*Betula ermanii* Cham.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1981. 21 с.
24. Шемберг М. А. Естественная гибридизация берез и ее значение для интродукции древесных растений Сибири. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1984. С. 12–19.
25. Шемберг М. А. Береза каменная (изменчивость, систематика и география). Новосибирск.: Наука. Сиб. отд-ние. 1986. 175 с.
26. Шемберг М. А. Семейство Betulaceae // Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1992. Т. V. С. 61–70.
27. Шемберг М. А. Березы Сибири (систематика, изменчивость, естественная гибридизация, интродукция): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1993. 33 с.
28. Попов М. Г. Основы флорогенетики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с.
29. Бобров Е. Г. Об особенностях флоры эрратической области // Сов. ботаника. 1944. № 2. С. 3–20.
30. Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 3. С. 317–327.
31. Бобров Е. Г. Об интрогрессивной гибридизации и ее значении в эволюции растений // Там же. 1980. Т. 65, № 8. С. 1065–1070.
32. Попов М. Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1927. Т. 1.
33. Попов М. Г. Гибридизационные процессы в природе и значение их для эволюции // Дневник Всесоюз. съезда ботаников. Л.: Изд-во гос. Русского ботан. об-ва, 1928. С. 92–93.
34. Попов М. Г. Эндемизм во флоре побережий Байкала и его происхождение // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 442–462.
35. Коропачинский И. Ю. Первоочередные задачи изучения дендрофлоры Алтайско-Саянской горной области как источника видов для интродукции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1971. С. 115–128.
36. Коропачинский И. Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. Новосибирск. Сиб. отд-ние, 1975. 290 с.
37. Шемберг М. А. Особенности естественной гибридизации берез мелколистной и повислой // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1987. № 6, вып. 1. С. 9–15.
38. Regel R. Monographia Betulacearum, 1861. 129 p.
39. Коропачинский И. Ю. Анализ гибридогенной изменчивости *Betula pendula* Roth. и *B. microphylla* Bunge в Тувинской АССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1971. Вып. 2. С. 25–32.
40. Ламакин В. В., Сукачев В. Н. Ушканьи острова и происхождение Байкала. М., 1952. 200 с.
41. Winkler H. Betulaceae // Pflanzenreich Regni Veget. Conspectus, herausg. / Von A. Engler. 1904. 149. p.

42. Юрцев Б. А., Жукова П. Г. Хромосомные числа некоторых растений Северо-Восточной Якутии (бассейн среднего течения Индигирки) // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 36. С. 778–787.
43. Hulten E. Flora of Kamtschatka and adjacent island // Kgl. Svenska vetenskapsakad. Handl. Stockholm, 1928.
44. Демиденко В. П., Урусов В. М. Об использовании естественных гибридов древесных пород // Всесоюз. совещ. по лесной генетике, селекции и семеноводству: тез докл. Петрозаводск, 1983. Ч. 2. С. 14–16.
45. Урусов В. М. Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. 356 с.
46. Цвелев Н. Н. О значении гибридационных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*) // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. С. 5–16.
47. Цвелев Н. Н. О происхождении и основных направлениях эволюции злаков (*Poaceae*) // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. Т. IV. С. 107–117.
48. Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1930. Вып. 4. С. 719–979.
49. Шутилов В. А. Интрогрессивная гибридизация и изменчивость кавказских видов дуба // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 2. С. 234–253.
50. Rohmeder E., Schonbach H. Genetik und Zuchtung der Waldbäume. Hamburg: Verlag Paul Parey, 1959. 338 S.

## Natural Hybridization and the Problems of Systematics of Birch in Northern Asia

I. Yu. KOROPACHINSKY

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

The present situation in the systematics of such a widespread genus as birch (*Betula* L.) involves complications. The attempts to study a large number of the species of this genus, described in Siberia and in the Russian Far East, strike on an insurmountable obstacle – impossibility to detect them for the second time, or, relying on the described characters, to find the species identical to the type samples. Very high variability of all the characters is typical for these species. In the southern regions of West Siberia, this relates to *Betula pendula* and *B. microphylla*, while in East Siberia and in the northern regions of Russian Far East this relates to *Betula pendula* (= *B. platyphylla*) and *B. lanata*. Intense and widespread hybridization exists between these species; in this connection, studies of this species over the whole territory of Northern Asia began. The studies were carried out for more than 40 years. By present, many works in periodical issues and several monographs have been published on the basis of the results obtained in numerous expeditions. In the present paper, the role of natural hybridization in plant systematics is demonstrated for Siberian birch species as example, and the necessity to have a distinct notion of hybridization processes over large territories that include the ranges of contacting species is stressed. It is a hopeless matter to solve the problems of systematics studying only small local populations.

**Key words:** *Betula*, birch, intraspecific variation, natural hybridization.