На правах рукописи

БАНАЕВ Евгений Викторович

РОД *ALNUS* MILL. (*BETULACEAE*) В АЗИАТСКОЙ РОССИИ: ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДОВ И СОХРАНЕНИЕ ГЕНОФОНДА

03.02.01 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Томск – 2010

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН, г. Новосибирск.

Научный консультант — доктор биологических наук, академик РАН

Коропачинский Игорь Юрьевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор Данченко Анатолий Матвеевич;
доктор биологических наук, профессор Милютин Леонид Иосифович;
доктор биологических наук, профессор Шмаков Александр Иванович.

Ведущая организация — Учреждение Российской академии наук Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, г. Москва.

Защита состоится 24 июня 2010 г. в 12 ч на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: 634050, Томск, пр. Ленина, 36.
Факс: (3822) 52–96–01.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке ГОУ ВПО «Томский государственный университет».

Автореферат разослан «_06_»__мая_____2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук Середина
В.П.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Сохранение биоразнообразия растительного мира в значительной мере связано с проблемой вида и его популяционной структурой. Популяционный подход к изучению внутривидовой изменчивости позволяет вскрыть микроэволюционные процессы и механизмы адаптации вида, поскольку его структура определяется различными географическими и экологическими факторами, генетическим потенциалом, присущим данному виду, и его историей (Майр, 1974).

Многие виды рода *Alnus* Mill. обладают значительным фенотипическим полиморфизмом, в связи с чем существуют спорные вопросы относительно систематического положения целого ряда таксонов. Дополнительные трудности вносит естественная гибридизация, широко распространенная в этом роде. На сегодняшний день у специалистов нет ясного представления не только о числе видов ольхи в мире или отдельно взятом регионе (в частности, в Азиатской России), но и о системе рода в целом (Черепанов, 1955; Murai, 1964; Furlow, 1979 а, б).

Для изучения популяционной структуры и микроэволюционных процессов наибольший интерес представляют полиморфные виды секции *Viridis* Czer. подрода *Alnobetula* (Ehrhart) Peterman и секции *Proskeimostemon* Czer. подрода *Alnus*, широко распространенные в Циркумбореальной области. Анализ внутривидовой дифференциации на фоне климатических и экологических факторов позволяет исследовать динамику вида и объективно подойти к решению спорных таксономических вопросов. Оценка адаптивных свойств таксонов дает возможность обосновать мероприятия по сохранению генофонда.

Как ценная декоративная древесная порода, обладающая множеством форм по типу кроны, цвету, размерам, особенностям строения листовой пластинки, ольха представляет интерес для интродукционных и селекционных исследований (Соколов, Стратонович, 1951; Hylander, 1957; Щепотьев, Павленко, 1962; Юркевич и др., 1968; и др.).

Кроме того, ольха имеет важное биологическое и хозяйственное значение. Ольховые насаждения выполняют почвозащитные, почвоулучшающие, мелиоративные функции, в значительной мере регулируют стоки, предотвращают образование снежных лавин и селевых потоков (Мильто, 1964, 1969; Mitchell, 1968; и др.). Ольха является одной из ведущих древесных пород, обладающих способностью к азотфиксации, в связи с чем играет существенную роль в растительных сукцессиях, в частности, на освободившихся ото льда территориях (Crocker, Dickson, 1957; Lawrence, 1958; Hurd, 1971). Благодаря этой особенности она успешно применялась для облесения отвалов и при создании лесных культур в качестве вспомогательной породы (Курнаев, 1956; Wollum, Youngberg, 1965; Корецкий, Бровко, 1978; и др.).

Цель работы – изучение изменчивости и популяционной дифференциации видов рода *Alnus* на территории Азиатской России, сохранение *ex situ* отдельных видов, декоративных форм и гибридов.

Для выполнения указанной цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить изменчивость метрических и качественных признаков вегетативных и генеративных органов видов в пределах ареала.

2. Определить таксономическое положение спорных в систематическом отношении таксонов на основе изменчивости морфологических признаков и данных анализа ДНК.

3. Выявить особенности формирования популяционной структуры видов.

4. Исследовать процессы естественной межвидовой гибридизации ольхи.

5. Изучить особенности размножения и сохранения видов, форм и гибридов, перспективных для интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири.

6. Оценить адаптационные возможности модельных видов в условиях культуры.

Защищаемые положения:

1. В популяционной структуре *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. и *A. crispa* (Aiton) Pursh subsp. *fruticosa* (Rupr.) Banaev comb. nova. отчетливо проявляется взаимодействие главных эволюционных факторов – давления отбора и потока генов.

2. Увеличение фенотипического разнообразия *A. hirsuta* и *A. crispa* subsp. *fruticosa* обнаруживается в условиях экологического оптимума.

3. Формообразование на юго-западной границе ареала *A. hirsuta* является результатом адаптации локальных популяций к особенностям местообитаний Даурии.

4. *A. hirsuta* формирует в лесостепной зоне Западной Сибири устойчивые популяции, что может привести к натурализации вида.

Научная новизна. Впервые на большом оригинальном материале в Азиатской России детально изучены особенности изменчивости морфологических признаков разных видов ольхи на эндогенном, внутри- и межпопуляционном уровнях. Установлено, что метрические признаки листьев и женских сережек *A. hirsuta* и *A. crispa* subsp. *fruticosa* изменяются клинально, вектор клины большинства размерных параметров имеет восточное и юго-восточное направление. Формирование популяционной структуры *A. hirsuta* в значительной мере обусловлено долготным температурно-влажностным градиентом. Доминирование «нетипичных» форм в популяциях *A. hirsuta* на юго-западной границе ареала вида (Даурия), является результатом микроэволюционных процессов на фоне уникального сочетания климатических параметров в этом регионе. На изменение формы и размеров вегетативных и генеративных органов *A. crispa* subsp. *fruticosa* существенное влияние оказывает высотный градиент.

Впервые на основе данных внутривидовой изменчивости изучены особенности естественной гибридизации *A. hirsuta* и *A. japonica* (Thunb.) Steud. Экспериментально установлено отсутствие у *A. incana* (L.) Moench и *A. hirsuta* каких-либо барьеров, препятствующих скрещиванию этих видов и формированию жизнеспособного потомства.

Показано, что в лесостепной зоне Западной Сибири *A. hirsuta* воспроизводится естественным путем, в молодом возрасте этот вид способен формировать высокопроизводительные насаждения.

Теоретическая и практическая значимость. Проведенные исследования представляют интерес с точки зрения решения общебиологических вопросов, касающихся микроэволюции и адаптации видов в природных популяциях и при интродукции. Полученные результаты позволяют развить теоретические представления о динамике вида и его структурной организации на фоне меняющейся климатической и экологической обстановки в пределах ареала. Данные по популяционной структуре видов, полученные на основе системного анализа внутривидовой изменчивости, представляют интерес для таксономии, систематики, филогении и популяционной биологии.

Методические подходы к вопросам размножения видов, декоративных форм и гибридов ольхи *ex vitro* и *in vitro* могут быть использованы при разработке способов

сохранения генофонда *ex situ* и создания насаждений различного функционального назначения. Полученный новый декоративный искусственный гибрид *A. incana* x *hirsuta* представляет несомненный интерес для озеленения городов Сибири.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на региональной конференции «Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока» (Красноярск, 1991), «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (Томск, 1995), «Эколого-градостроительная роль зеленых насаждений в формировании городских и сельских поселений Сибири» (Новосибирск, 2002); молодежной конференции ботаников стран СНГ «Актуальные проблемы ботаники» (Апатиты, 1993); VI молодежной конференции (Санкт-Петербург, 1997); II Всероссийском семинаре «Жизнь популяций в гетерогенной среде» (Йошкар-Ола, 1998); Всероссийской конференции «Проблемы дендрофлоры на рубеже XXI века» (Москва, 1999); II Всероссийской конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (Томск, 2000); XI съезде РБО «Ботанические исследования в Азиатской России» (Барнаул, 2003); международной конференции «Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы теории и практики» (Краснодар, 1993), «Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии» (Новосибирск, 2000), 9-й конференции по садоводству (Чехия, Леднице, 2001), «Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира Азиатской России: настоящее и будущее» (Новосибирск, 2006), 5-й конференции «Размножение декоративных растений (Болгария, София, 2007), I и II конференциях «Экология и биоразнообразие лесных экосистем Азиатской России» (Чехия, Костелец над Черным лесом, 2008, 2009), «Проблемы современной дендрологии» (Москва, 2009), «Актуальные проблемы прикладной генетики, селекции и биотехнологии растений» (Украина, Ялта, 2009); Мировом конгрессе по биоразнообразию (Таиланд, Чианг-Май, 2009).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 37 работ. В автореферате приведено 28 основных публикаций, в т. ч. 11 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ, 2 – в зарубежных журналах и 2 коллективных монографии.

Личный вклад автора заключается в постановке задачи; сборе, обработке, анализе, интерпретации и обобщении полевых и экспериментальных данных. Диссертационная работа представляет итог 23-летних исследований. На разных этапах она была поддержана грантами РФФИ: № 96-04-50177-а «Пути и методы сохранения генофонда редких природных популяций древесных растений Алтайско-Саянской горной области», № 99-04-49950-а «Древесные растения Азиатской России в природе и культуре: изучение биоразнообразия, интродукция, сохранение генофонда», № 02-04-49755-а «Сохранение биологического разнообразия древесных растений в Ботанических садах», № 05-04-49157-а «Древесные растения Сибири и Дальнего Востока России: изучение биоразнообразия, сохранение генофонда», а также интеграционными проектами СО и ДВО РАН № 5.15 «Инвентаризация, изучение и сохранение природного генофонда редких и ресурсных видов растений Сибири и Дальнего Востока России» и № 77 «Анализ таксономического состава и структуры популяций ресурсных растений Восточной Сибири и Дальнего Востока; сохранение природного генофонда и изучение возможностей использования перспективных видов».

Исследования выполнены в лаборатории дендрологии ЦСБС СО РАН. Особенности размножения и сохранения ольхи в условиях *in vitro* изучены совместно с сотрудниками лаборатории биотехнологии ЦСБС. Молекулярно-филогенети-

ческий анализ таксонов проведен в рамках интеграционного проекта СО РАН № 5.13 «Исследование микроэволюционных процессов древесных растений Сибири по анализу морфологических признаков и полиморфизму ПЦР-маркеров ядерного и цитоплазматического геномов» с сотрудниками СИФИБР СО РАН.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка цитируемой литературы (500 наименований, из них 317 на русском языке) и 7 приложений. Материал изложен на 370 страницах машинописного текста и включает 13 таблиц и 153 рисунка.

ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ВИДАХ РОДА *ALNUS* MILL.

1.1. История таксономического изучения ольхи и краткий обзор систем рода *Alnus*

Приведены основные публикации, касающиеся системы рода *Alnus*, в которых он рассматривался единым (Koch, 1837; Endlicher, 1842; Regel, 1861, 1865, 1868; Winkler, 1904; Schneider, 1916; Murai, 1964; Furlow, 1979), а также подразделялся на три самостоятельных рода – *Alnaster* Spach, *Clethropsis* Spach и *Alnus* s. str. (Spach, 1841) или *Alnaster*, *Cremastogyne* (Schneid.) Czer. и *Alnus* (Черепанов, 1954, 1955). В работе принята точка зрения C. K. Schneider (1916) на объем рода *Alnus*. Род делится на три подрода: ***Alnobetula*** (Ehrh.) Peterman (=*Duschekia* Opiz, =*Alnaster* Spach), ***Cremastogyne*** Schneid., ***Alnus.***

1.2. Морфологические и биологические особенности рода *Alnus* и его подродов

Главными отличительными особенностями подродов *Alnus*, *Alnobetula* и *Cremastogyne* являются строение и ритм развития генеративных побегов. Для подрода *Cremastogyne* характерен моноподиальный тип побега, в основании которого располагаются мужские сережки, а в пазухах листьев срединной формации – женские. У большинства видов подрода *Alnobetula* побеги завершаются системой сближенных мужских сережек, под которыми в пазухах листьев закладываются почки с женскими сережками и вегетативные почки. Такой вариант расположения сережек характерен и для большинства видов подрода *Alnus*, но при этом женские сережки, как и мужские, располагаются вне почки. Сережки в подроде *Alnus* зимуют на стадии предсоцветия (Костина, 2009).

Обсуждается вопрос о том, что ритм развития побегов, характерный для подродов *Alnus* и *Alnobetula*, когда в первый сезон формирование сережек останавливается на стадии предсоцветия, а опыление и оплодотворение происходит лишь на следующий сезон, является адаптацией к укороченному вегетационному периоду в ходе эволюции.

1.3. Таксономический обзор рода *Alnus* и современное распространение видов

Приводится морфологическое описание 34 видов ольхи, их распространения и экологической приуроченности. На основе анализа литературы и исследования гербарных коллекций дается критическая оценка систематического положения таксонов.

1.4. Происхождение и расселение рода *Alnus*

В разделе проанализированы литературные данные, касающиеся находок пыльцы и макроостатков представителей рода *Alnus*, предковые формы которого указываются для мелового периода (Байковская, 1956; Bell, 1957; Wolfe, 1973; Аблаев, 1968, 1974; Oltz, 1969; Miki, 1977; Красилов, 1979; Sun et al., 1979; Маркевич, 1995; и др.). Обсуждаются вероятные пути расселения рода.

ГЛАВА 2. РОД *ALNUS* В АЗИАТСКОЙ РОССИИ (ОБЪЕКТЫ, МЕТОДЫ И РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЯ)

2.1. Объекты исследования

Основные объекты – виды секции *Proskeimostemon* подрода *Alnus* и секции *Virides* подрода *Alnobetula*. Для установления особенностей межвидовой гибридизации изучали также виды из других секций – *A. glutinosa* (L.) Gaertn. и *A. japonica* (Thunb.) Steud.

Исследования проводили в природных ценопопуляциях, преимущественно на территории Азиатской России, а также Европы с 1987 по 2009 гг. Всего изучено 68 популяций. Кроме того, анализировали коллекции гербариев Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK); Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE); Томского государственного университета (ТК); Смитсоновского института, США (US), Университета Оулу, Финляндия (OULU), Пекинского института ботаники, Китай (PE). Всего изучено более 5000 гербарных образцов.

2.1.1. Таксономические взаимоотношения в подроде *Alnus*

Виды подрода *Alnus*, произрастающие в Азиатской России, относят к трем секциям (Черепанов, 1955): *Gymnothirsus* Spach., *Haplostachys* Czer., *Proskeimostemon*.

В Азиатской России произрастает по одному виду из секций *Gymnothirsus* (*A. glutinosa*) и *Haplostachys* (*A. japonica*), не представляющих сложности с точки зрения систематики. Секция *Proskeimostemon* объединяет полиморфные виды, распространенные на значительной территории Евразии (*A. incana* (L.) Moench, *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr.) и Северной Америки (*A. tenuifolia* Nutt., *A. rugosa* (Du Roi) Spreng.). Разные исследователи приводят для этой секции от 3 до 10 видов (Комаров, 1936; Hultén, 1944; Fernald, 1945; Орлова, 1954; Черепанов, 1954, 1995; Скворцов, 1959; Furlow, 1979 а, 1997; Цвелев, 2002, 2004; и др.).

2.1.2. Таксономические взаимоотношения в подроде *Alnobetula*

В подроде *Alnobetula* сложность в систематическом отношении представляет секция *Virides*. Виды этой секции (*A. viridis* (Chaix) DC, *A. crispa* (Aiton) Pursh) отличаются высоким полиморфизмом, в результате чего у специалистов нет единого мнения о числе таксонов, их ранге, распространении и взаимоотношениях. В специальной литературе указывается от 1 до 8 видов ольховника из секции *Virides* (Callier, 1904, 1918; Hultén, 1927, 1968; Комаров, 1936; Ярмоленко, 1937; Черепанов, 1955; Murai, 1968; Furlow, 1979б, 1997; Недолужко, 1996; и др.).

2.2. Методы исследования

Исследование **внутривидовой изменчивости** проведено по методике С. А. Мамаева (1972, 1975). Анализировали изменчивость метрических и качественных признаков листа и женской сережки. Значительное внимание уделили листу, поскольку он является важнейшим органом, обеспечивающим функционирование растений. В этой связи, его признаки должны подвергаться давлению отбора и нести адаптивную нагрузку в популяциях. В то же время, часто признаки, используемые в систематике рода, достаточно устойчивы к модифицирующему влиянию среды, доступны для анализа и косвенно отражают генетическую структуру вида (Семериков, 1986). Из качественных признаков в подроде *Alnus* изучали опушение листьев и стеблей, а в подроде *Alnobetula* – опушение ножек пестичных сережек.

Математическую обработку данных проводили общепринятыми методами биологической статистики (Зайцев, 1990). Для оценки достоверности различий между отдельными выборками применяли t-критерий Стьюдента. Степень сходства-различия объектов (особь, популяция, таксон) определяли кластерным (методы Joining, K-means clustering) и факторным (метод главных компонент) анализами. Для выявления тесноты связей метрических признаков с климатическими параметрами проводили корреляционный анализ. Филогенетические отношения таксонов оценивали на основе внутривидовой изменчивости морфологических признаков и данных секвенирования ITS1 (internal transcribed spacer) ядерной рибосомальной ДНК.

2.3. Места сбора материала

Материал для исследования видов подрода *Alnobetula* был собран в 27 популяциях, из которых 25 – *A. crispa* subsp. *fruticosa* (рис. 1), 2 – *A. viridis*.

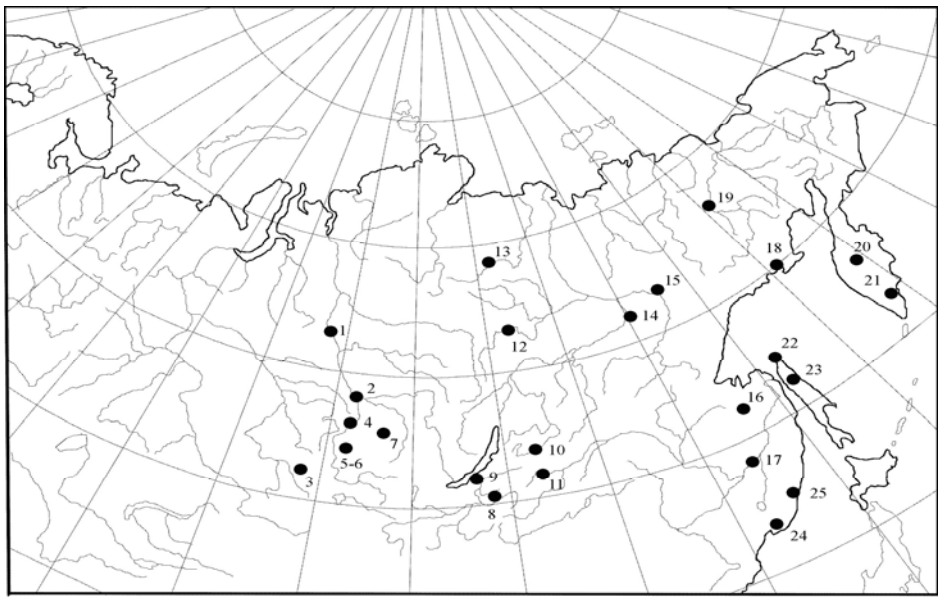

Рис. 1. Места сбора *A. crispa* subsp. *fruticosa*: 1–25 – номера популяций

Виды подрода *Alnus* изучены в 41 популяции, из которых 26 – *A. hirsuta*, 5 – *A. incana*, 3 – *A. glutinosa* (рис. 2), 2 – *A. japonica*, 4 популяции с гибридными формами *A. hirsuta* x *A. japonica*, 1 – с гибридными формами *A. incana* x *A. glutinosa*.

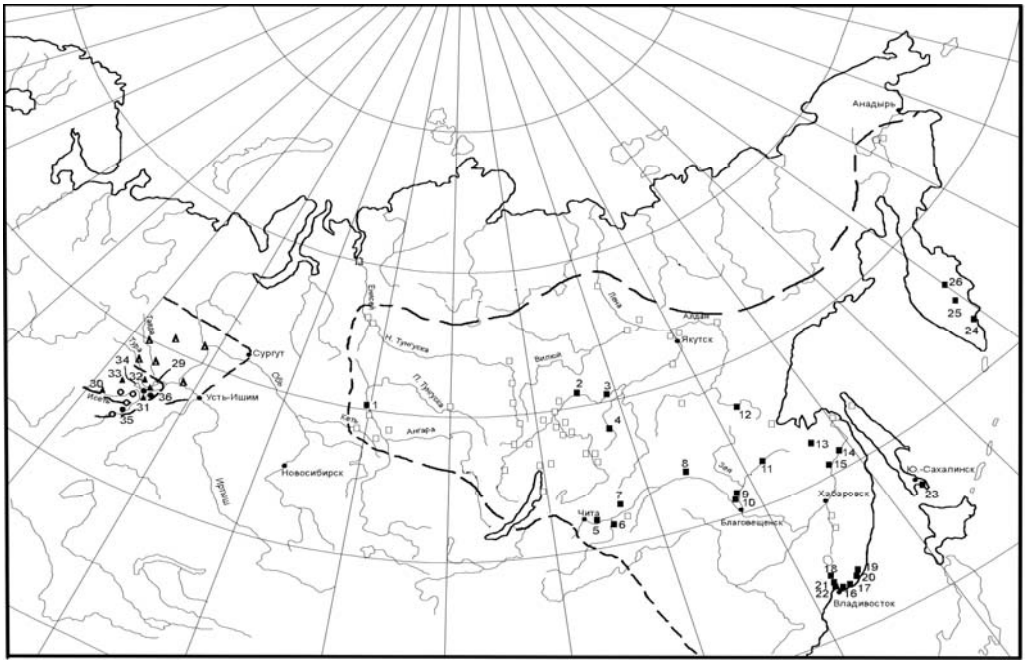

Рис. 2. Места сбора *A. hirsuta* (■), *A. incana* (▲), *A. glutinosa* (●): 1–36 – номера популяций

ГЛАВА 3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВ РОДА *ALNUS* В АЗИАТСКОЙ РОССИИ

3.1. Эндогенная форма изменчивости

На **эндогенном** уровне выявлены различия между видами в особенности опушения листьев. У *A. incana* этот признак стабилен, лишь у отдельных особей (около 5%) обнаружено незначительное усиление опушения в верхней части побега. У *A. hirsuta*, напротив, сильнее опушены листья, расположенные в основании стеблей. По мере продвижения к вершине побегов, опушенность снижается, иногда значительно. Опушение молодых стеблей в кроне не варьирует.

Размеры и форма **листьев** ольхи закономерно изменяются в зависимости: от типа побега (укороченный, удлиненный) и местоположения на нем. Существенного варьирования признаков плодущих сережек в кисти и кроне дерева не обнаружено. Весьма вариабельной оказалась длина ножек пестичных сережек *A. crispa* subsp. *fruticosa*.

3.2. Индивидуальная и эколого-географическая формы изменчивости

3.2.1. Изменчивость качественных признаков

Практически во всех популяциях *A. hirsuta*, наблюдается высокая индивидуальная изменчивость опушения **листьев** и **молодых стеблей** (рис. 3). При этом число сильно опушенных форм несколько возрастает в восточных районах, особенно на юге Приморья и Сахалине (рис. 4).

Значительная внутри- и межпопуляционная вариабельность признака не позволяет использовать его в качестве диагностического для *A. sibirica* (Spach) Turcz. ex Kom. В зависимости от интенсивности развития волосков на вегетативных органах и различных вариантов сочетания опушения на них можно выделить множество форм, не имеющих какой-либо таксономической значимости.

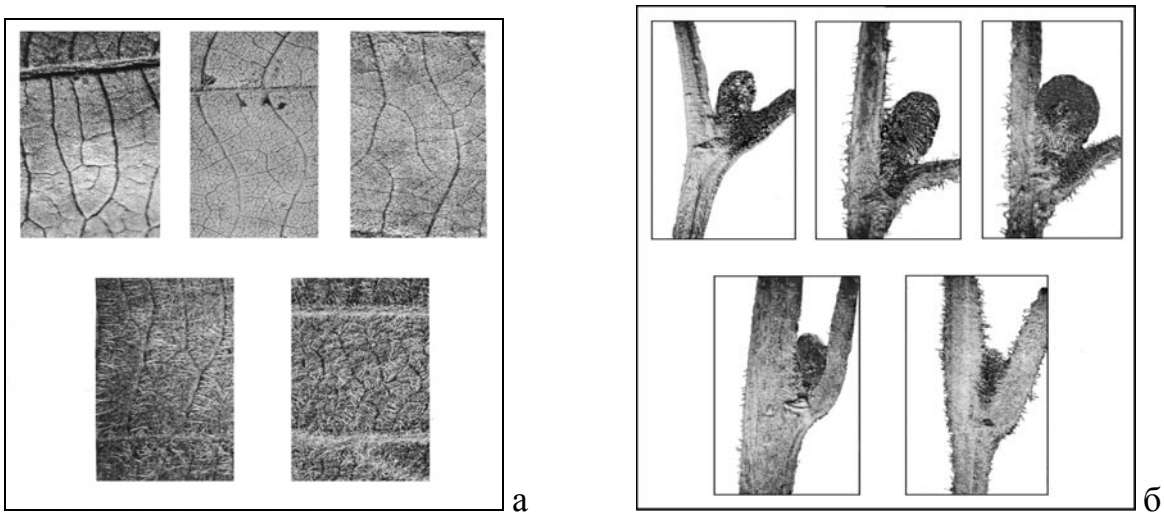

Рис. 3. Индивидуальная изменчивость опушения вегетативных органов *A. hirsuta*:
а – нижней поверхности листьев, б – молодых стеблей

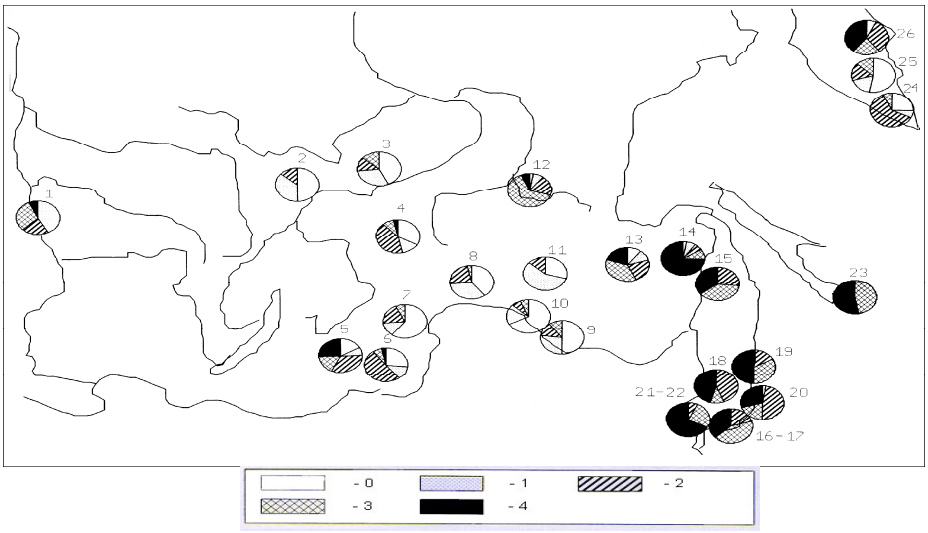

Рис. 4. Изменчивость оушения нижней стороны листьев *A. hirsuta*:
0 – отсутствует, 1 – единичное, 2 – редкое, 3 – густое, 4 – шерстистое. 1–26 – номера популяций

Опушенность ножек пестичных сережек *A. crispa* subsp. *fruticosa* также высоко изменчива на внутри- и межпопуляционном уровнях (рис. 5, 6). Какой-либо связи варьирования признака с географическим размещением популяций или особенностями местообитаний не обнаружено.

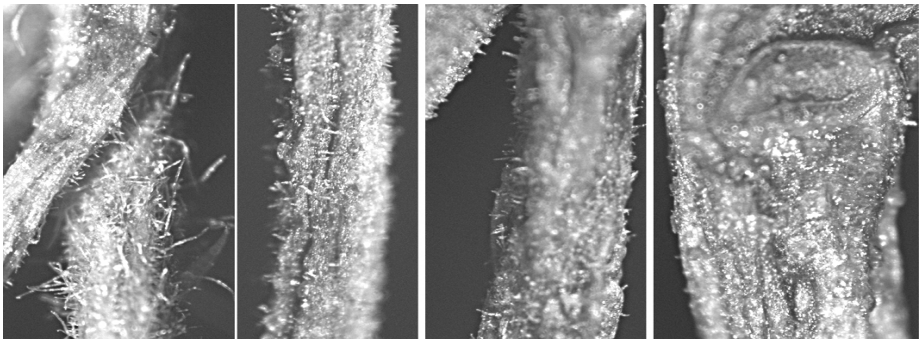

Рис. 5. Индивидуальная изменчивость опушения ножек пестичных сережек *A. crispa* subsp. *fruticosa*

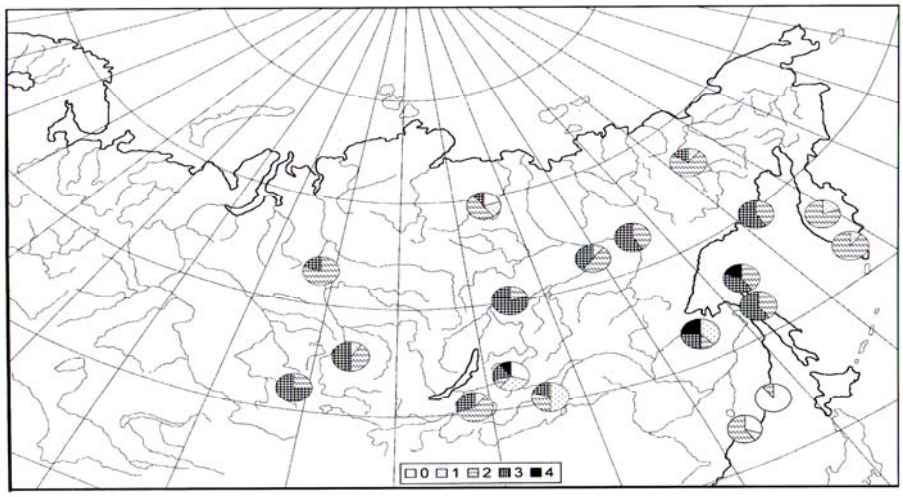

Рис. 6. Изменчивость опушения ножек пестичных сережек *A. crispa* subsp. *fruticosa*:
0 – отсутствует, 1 – единичное, 2 – редкое, 3 – густое, 4 – шерстистое

3.2.2. Изменчивость метрических признаков

Заметное увеличение размеров листьев и женских сережек *A. hirsuta* наблюдается в юго-восточных районах. В ряде популяций Приморья длина листа достигает 13 см, а плодущих сережек 2.5 см. Также возрастает число пар жилок (до 12 пар) и ряд других признаков. В западных районах длина листьев не более 9 см, а сережек – 2 см. Во всех популяциях значения признаков траснгрессируют, в каждой популяции можно обнаружить разнообразный спектр форм.

A. incana отличается от *A. hirsuta* по средним значениям листового коэффициента (0.75–0.79 и 0.86–0.99, соответственно), хотя зона перекрытия лимитов признака составляет 33%. Достаточно надежно разделяет виды число пар боковых жилок. У *A. incana* в среднем 11.1–12.8 пар, тогда как у *A. hirsuta* – 7.9–9.9. По комплексу метрических признаков листа популяции *A. incana* из Западной Сибири отделяются от *A. hirsuta*. Кластерный анализ показал четкое разделение всех исследованных видов подрода *Alnus* (рис. 7).

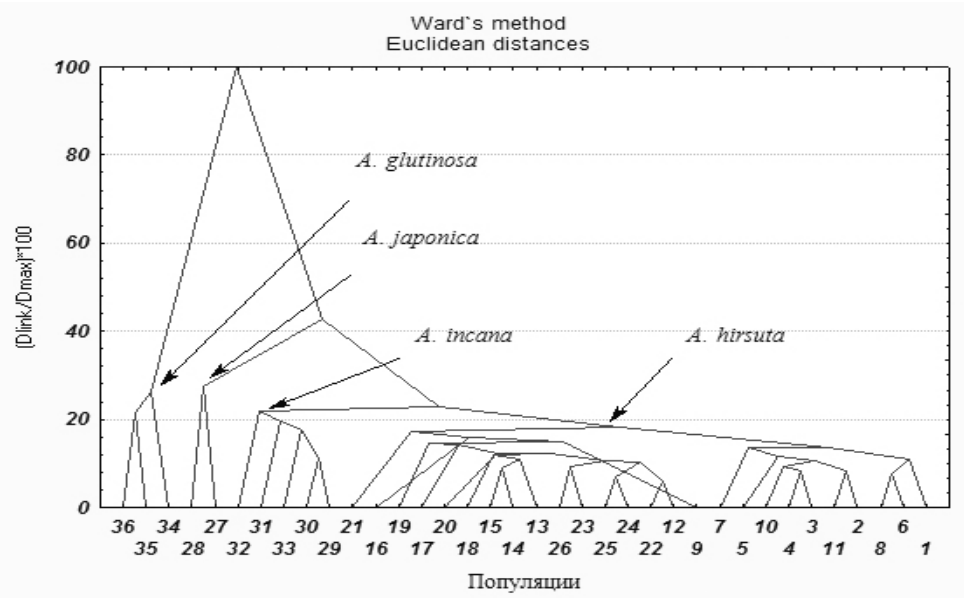

Рис. 7. Дендрограмма сходства популяций видов подрода *Alnus* в Азиатской России

Во всех исследованных популяциях *A. crispa* subsp. *fruticosa* встречаются мелко- и крупнолистные формы. Длина листа колеблется в пределах 4–11 см, а ширина 3–9 см. Увеличение размеров листьев обнаружено в юго-западных и юго-восточных популяциях. Приблизительно аналогичным образом варьируют и размеры плодущих сережек. В популяциях Якутии, Забайкалья и в Саянах встречаются самые мелкие «шишки» – 0.8–1.2 см длины и 0.5–0.7 см в диаметре. В восточных популяциях, а также на юге Красноярского края и на Алтае длина плодущих сережек увеличивается в среднем до 1.5 см, а ширина до 1 см. Причем, как и в случае с *A. hirsuta*, в более жестких условиях обитания «шишки» приобретают бочковидную форму, что связано с большим снижением длины сережки, по сравнению с диаметром.

Параллельная изменчивость *A. hirsuta* и *A. crispa* subsp. *fruticosa* на территории Азиатской России проявляется по целому ряду признаков, несущих характеристику формы листьев и служивших основанием для выделения различных таксонов (например, *A. tinctoria* Sarg. и *A. maximowiczii* Callier ex. C. K. Schneid.). Нами было показано, что *A. tinctoria* необходимо отнести в синонимы *A. hirsuta* (Банаев, 2003). Для *A. maximowiczii* характерны округло-яйцевидные листья с сердцевидным основанием и заостренной вершиной, на относительно длинных черешках (2.0–3.5 см). Однако эти формы в популяциях на юге Приморья и Сахалине встречаются вместе с более узколистными с клиновидным или округлым основанием, которые невозможно отличить от образцов *A. crispa* subsp. *fruticosa*.

Примечательно, что морфологические отличия экземпляров *A. crispa* subsp. *fruticosa* из высокогорных популяций от растений, произрастающих в том же районе на более низких высотах, могут достигать таких же значений, как и различия между географически отдаленными популяциями. Эти особенности характеризуют адаптивные свойства вида. Следовательно, мы не можем согласиться с мнением С. К. Черепанова (1954), который южные формы ольховника относил к *A. mandshurica* (Callier ex. C.K. Schneid.) Hand.-Mazz., а северные и высокогорные считал «более холодостойким» видом *A. fruticosa* Rupr.

При сравнении *A. crispa* subsp. *fruticosa* с европейским видом *A. viridis* (поп. № 26, 27) выявлены различия по ряду признаков. Особенно хорошо они отличаются размерами листьев и числом пар жилок (у *A. viridis* в среднем 7.5–8 пар, а у *A. crispa* subsp. *fruticosa* – 9–10 пар). Сочетание морфологических особенностей с четкой географической изоляцией дают основание говорить о самостоятельности этих таксонов.

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ВИДОВ РОДА *ALNUS* В АЗИАТСКОЙ РОССИИ

4.1. Популяционная структура *A. hirsuta*

По результатам кластерного анализа популяции *A. hirsuta* разделились на две крупные группы: западную (1–11) и восточную (12–26) (рис. 8). В западных регионах преобладают экземпляры с овальной или обратнояйцевидной листовой пластинкой, чаще с округлым или клиновидным основанием, округлой верхушкой и несколько меньшим числом пар боковых жилок.

В восточных районах чаще встречаются особи с широкояйцевидной листовой пластинкой, с округлым или сердцевидным основанием и заостренной вершиной.

При этом значения признаков в популяциях сильно трансгрессируют и во всех популяциях обнаруживается полный спектр форм. Сдвиг средних значений признаков в пределах ареала происходит за счет изменения частот тех или иных фенотипов в популяциях.

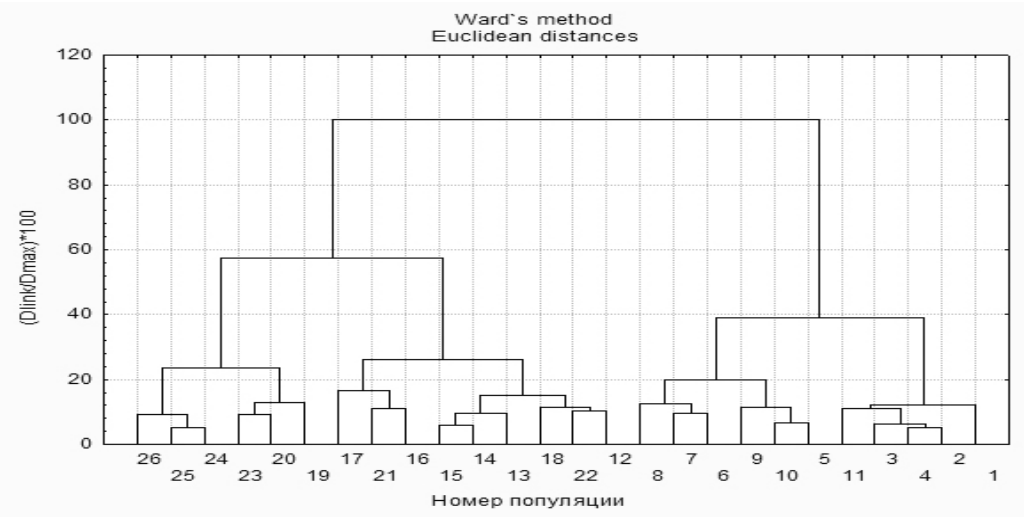

Рис. 8. Дендрограмма сходства популяций *A. hirsuta* по количественным признакам листа и женской сережки

Существование клинальной изменчивости метрических признаков в долготном и широтном направлениях предполагает их связь с градиентами климата. В этой связи мы провели сравнение дендрограммы сходства популяций по метрическим признакам (см. рис. 8) с дендрограммой сходства климата местообитаний по данным метеостанций (рис. 9). По 16 климатическим параметрам популяции группируются, практически, в том же составе, что и по метрическим признакам. Местами в кластерах меняются лишь популяции 9 и 12, которые по морфологическим признакам занимают промежуточное положение между группами. Камчатские популяции по морфологии тесно связаны с восточными популяциями Приморья и Сахалина, климатические же параметры на Камчатке следует охарактеризовать как промежуточные между континентальными материковыми популяциями и муссонными Приморскими.

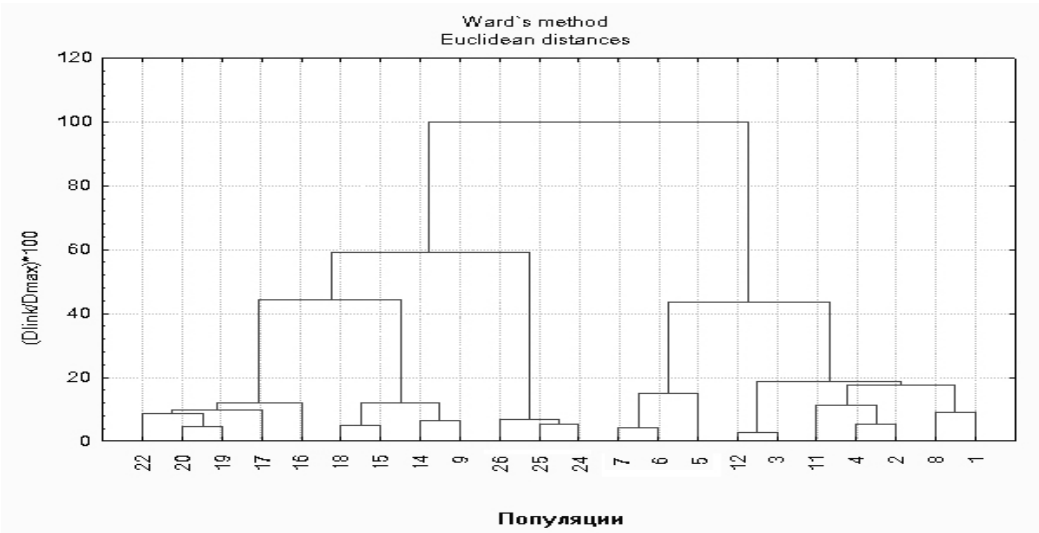

Рис. 9. Дендрограмма сходства популяций *A. hirsuta* по климатическим параметрам

Анализ климатических параметров методом главных компонент показал, что наибольшую связь с первой компонентой имеют количество дней в году с температурой выше 5°С и средний минимум из годовых температур. Существенное влияние оказывают также годовое количество осадков, безморозный период воздуха, среднемесячная температура января, количество осадков за IV–X месяцы и количество дней в году с температурой выше 10°С. Вторая главная компонента характеризуется среднемесячной температурой июля и недостаточностью насыщения воздуха. Доля влияния третьей компоненты несущественна.

Исходя из полученных результатов, мы предположили, что наибольшее влияние на частоты фенотипов в популяциях *A. hirsuta* оказывают температурный режим (число дней в году с температурами, благоприятными для роста) и осадки (Банаев, 2009). В целях верификации этой гипотезы провели корреляционный анализ морфологических признаков листьев *A. hirsuta* и климатических характеристик местообитаний. Выяснилось, что признаки листьев в большей степени скоррелированы со средним минимумом из годовых температур и среднемесячной температурой января, чем со среднемесячными температурами мая и июля, т. е. температурами, при которых происходит рост листовой пластинки. Величины летних температур не оказывают прямого воздействия на рост листовой пластинки *A. hirsuta*, в большей степени абсолютные признаки листьев обусловлены продолжительностью периода, благоприятного для их развития – числом дней в году с температурами выше 5°С (r = 0.53–0.63) и безморозным периодом воздуха (r = 0.54–0.68).

Существенное влияние на признаки листа оказывают осадки. Здесь также выявлена более тесная связь с количеством осадков за год (r = 0.54–0.62), чем с осадками за период с апреля по октябрь. Коэффициент увлажнения и недостаточность насыщения воздуха влияют на величину нижнего угла листа (r = 0.51 и –0.59, соответственно) и на отношение длины черешка к длине листовой пластинки (r = –0.64 и 0.79, соответственно). В условиях высокой недостаточности насыщения воздуха листовая пластинка становится мельче, а черешок – относительно длиннее. Выявлена положительная связь относительных признаков листа с годовой амплитудой температур воздуха, коэффициентом Конрада, средним максимумом и минимумом из годовых температур, несущими информацию о континентальности условий произрастания.

Графическая интерпретация результатов факторного анализа климатических параметров, в целом, аналогична результатам кластерного анализа. Однако обращают на себя внимание популяции из Даурии (№ 5–7), которые в плоскости первой главной компоненты заняли промежуточное положение, а в плоскости второй компоненты обособились (рис. 10). При сравнении средних значений метеоданных в 3 кластерах обнаружилось, что абсолютно противоположными являются 1-й и 2-й кластеры, что неудивительно, поскольку популяции кластера № 2 находятся, преимущественно, в области муссонного климата умеренных широт, а кластера № 1 – в районах с континентальным или холодным муссонным климатом.

Местообитания 3-го кластера по большинству температурных параметров занимают промежуточное положение между 1-м и 2-м кластерами, а по параметрам увлажнения – крайнее. В этих районах самый высокий коэффициент континентальности климата (поп. № 7 – 102) и недостаточность насыщения воздуха (поп. № 6 – 7.9), а также самый низкий коэффициент увлажнения (поп. № 6 – 0.5). Небольшое количество осадков (340–360 мм/год) распределено крайне неравномер-

но, что создает два резко очерченных периода: засушливый (с весны до начала июля) и богатый осадками (июль, август), в течение последнего выпадает до 80% годового запаса (Конюкова и др., 1971).

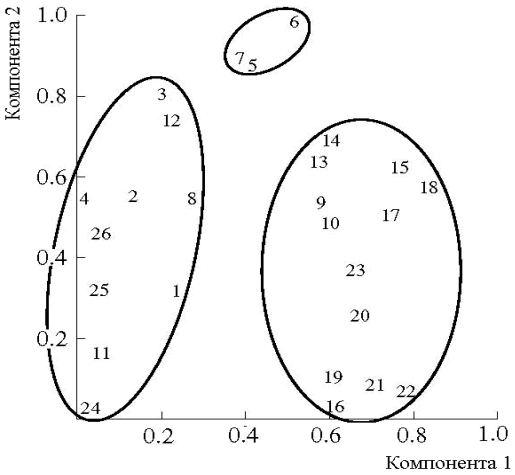

Рис. 10. «Облака рассеивания» местообитаний *A. hirsuta* в плоскости первых двух главных компонент. 1–26 – номера популяций, 5–7 – Даурский кластер

Даурские популяции *A. hirsuta* расположены на юго-западной границе ареала вида. Эта территория в значительной мере изолирована от переноса океанических воздушных масс (прямое воздействие Пацифики перекрыто хребтом Большой Хинган), но открыта для влияния аридной Центральной Азии. Такие местообитания можно охарактеризовать, как «крайние» для бореального вида *A. hirsuta*. Своеобразие климатической обстановки Даурии привело к закреплению в популяциях генотипов с относительно мелкими, плотными, овальными, по краю слегка волнистыми, слабо опушенными листьями. Эти образцы ольхи, собранные Ф. Б. Фишером в 1838 г. восточнее Яблонового хребта, и послужили материалом для описания нового вида *A. sibirica.*

Мы доказали необоснованность его выделения (Банаев, 1998; Банаев, Шемберг, 2000), поскольку в Даурии прослеживается лишь доминирование «нетипичных» форм в популяциях, процентное соотношение которых меняется по ареалу. Однако эти локальные популяции *A. hirsuta*, вероятно, следует рассматривать в качестве экологической расы, которая при изоляции может превратиться в самостоятельный вид. Отсутствие барьеров, нарушающих панмиксию, приводит к тому, что характерные для этой расы формы встречаются и в других частях ареала. При этом частота их встречаемости выше в районах, расположенных в непосредственной близости к Даурским популяциям – поп. № 8–10 (см. рис. 8).

Таким образом, *A. hirsuta* является динамичным полиморфным видом, в морфологической структуре которого отчетливо проявляется взаимодействие главных эволюционных факторов – давления отбора и потока генов (рис. 11).

Обнаруженная клинальная изменчивость количественных признаков листьев и женских сережек является следствием изменчивости условий среды, а именно, закономерным изменением градиентов климатических факторов в пределах ареала.

Относительно варьирования качественных признаков вегетативных органов и причин закрепления в популяциях голых или сильно опушенных форм *A. hirsuta* у нас однозначного ответа нет. Возможно, факт доминирования в Даурии слабоопу-

шенных форм объясняется дрейфом генов или степень опушения скоррелирована с каким-либо адаптивным свойством. Можно предположить, что отсутствие опушения на вегетативных органах *A. hirsuta* является рецессивным признаком, что отмечалось в родах *Thymus* L. (Гогина, 1979), *Dryas* L. (Кожевников, 1987) и др. Это вполне согласуется с данными о часто выявляющейся гомозиготности в периферических популяциях видов (Майр, 1974).

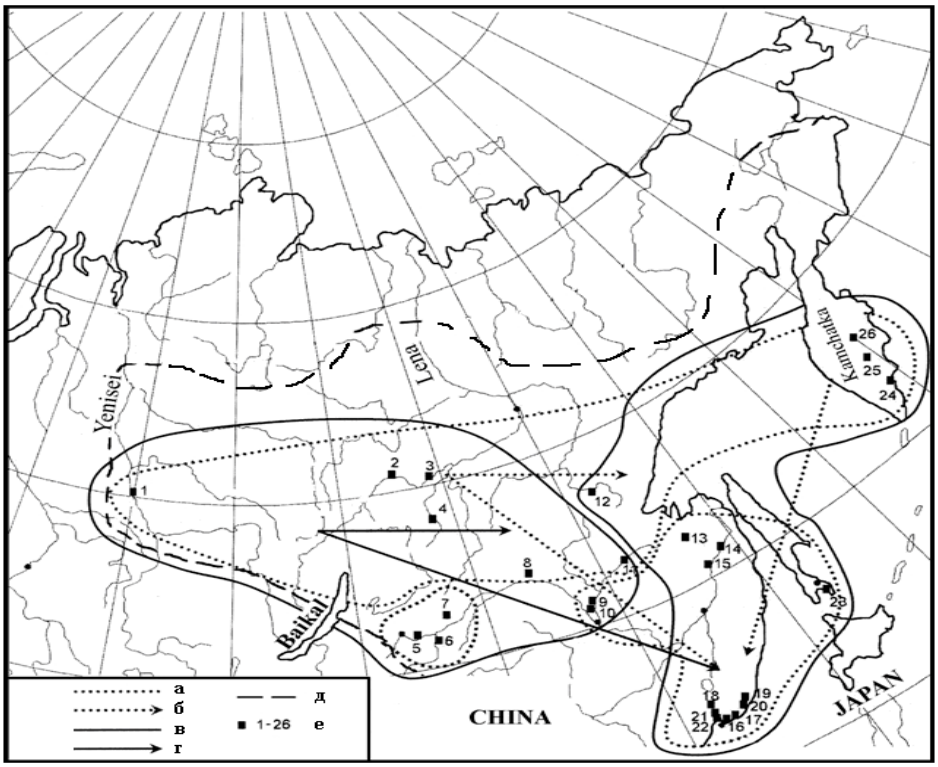

Рис. 11. Морфологическая структура *A. hirsuta* на фоне изменения климатических факторов в пределах ареала: а – граница кластеров по климату; б – вектор климатических изменений; в – граница кластеров по фенотипу; г – вектор фенотипических изменений; д – граница ареала вида; е – номера популяций

Мы обнаружили незначительное увеличение уровней изменчивости морфологических признаков у восточной границы ареала *A. hirsuta*. Как отметил Л. И. Милютин (1991), краевые в географическом плане популяции не всегда тождественны популяциям краевым экологически. Действительно, климат Хабаровского и Приморского краев является более благоприятным для *A. hirsuta*, где вид встречается гораздо чаще, чем в других районах. По-видимому, прав В. Л. Комаров (1903), подметивший, что центром вида нужно считать Охотское побережье и районы, прилегающие к Охотской флористической области.

4.2. Популяционная структура *A. crispa* subsp. *fruticosa*

По результатам кластерного анализа популяции *A. crispa* subsp. *fruticosa* разделились на 2 крупные группы (рис. 12).

В первый кластер вошли популяции из юго-западных и юго-восточных частей ареала, во второй – все северные, забайкальские и популяции из субальпийского пояса Западного и Восточного Саян. В юго-западных и юго-восточных популяциях чаще встречаются экземпляры с крупными листовыми пластинками на длинных

черешках и крупными плодущими сережками. Во втором кластере заслуживает внимания объединение популяций Забайкалья и Якутии, т. к. формы ольховника из Забайкалья с мелкими округлыми листовыми пластинками были названы А. В. Ярмоленко (1937) *A. glutipes*. Позднее их ареал был расширен в Якутию (Черепанов, 1955).

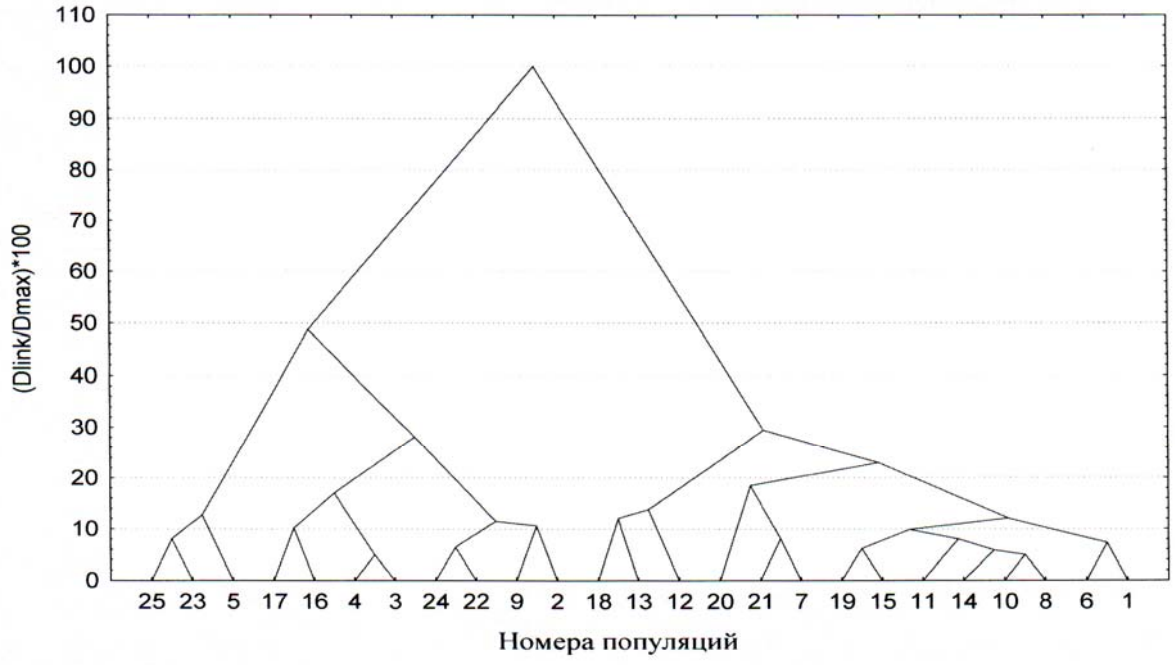

Рис. 12. Дендрограмма сходства популяций *A. crispa* subsp. *fruticosa* по количественным признакам листа и женской сережки

При наложении границ кластеров на карту растительности (Атлас СССР, 1986) мы выявили, что полученное разделение популяций связано с особенностями местообитаний (рис. 13). Популяции первого кластера располагаются в зоне, где нередки темнохвойные горно-таежные леса с елью, пихтой, кедром, а популяции второго кластера – преимущественно, в зоне светлохвойных лесов (сосновых, сосново-лиственничных, лиственничных). В горно-таежных лесах чаще встречаются формы ольховника с тонкими крупными листьями, на более длинных черешках, с более крупными плодущими сережками, диагностируемые в континентальных районах как *A. mandshurica*, а в условиях муссонного климата как *A. maximowiczii.* Экземпляры на относительно коротких черешках с мелкими листовыми пластинками (*Alnaster glutipes* Jarm. ex Czer.) более обычны для лиственничников Забайкалья и Якутии. Типичные формы *A. crispa* subsp. *fruticosa* чаще встречаются в северо-западных районах и высокогорных популяциях Западного и Восточного Саян.

С позиции динамично изменяющегося таксона легко объясняется факт наличия форм, идентифицируемых как *A. mandshurica*, не только в южных районах, но и в популяциях Северного Урала. Эти формы также приурочены к горно-таежным лесам. Причем, их невозможно рассматривать даже в ранге разновидности *A. fruticosa* var. *mandschurica* Callier ex. C. K. Schneid., поскольку форма листовой пластинки, длина черешка листа и размеры плодущей сережки, предложенные A. Callier (1904) для отделения таких образцов от *A. fruticosa* var. *typica* Callier, значительно варьируют в каждой популяции.

Мы не можем также присвоить какой-либо таксономический ранг *A. kamtschatica* (Regel) Kom. Экземпляры из Камчатских и Магаданской популяций ничем не отличаются от образцов *A. crispa* subsp. *fruticosa*. Однако необходимо отметить, что на Камчатке отмечается увеличение формового разнообразия ольховника, на что указывали еще E. Hultén (1927) и В. Л. Комаров (1936). E. Hultén писал, что на Камчатке в одном местообитании встречаются растения, которые можно определить как *A. kamtschatica*, *A. maximowiczii* или *A. sinuata* (Regel) Ridb. При этом он обоснованно относил их к одному виду – *A. fruticosa*.

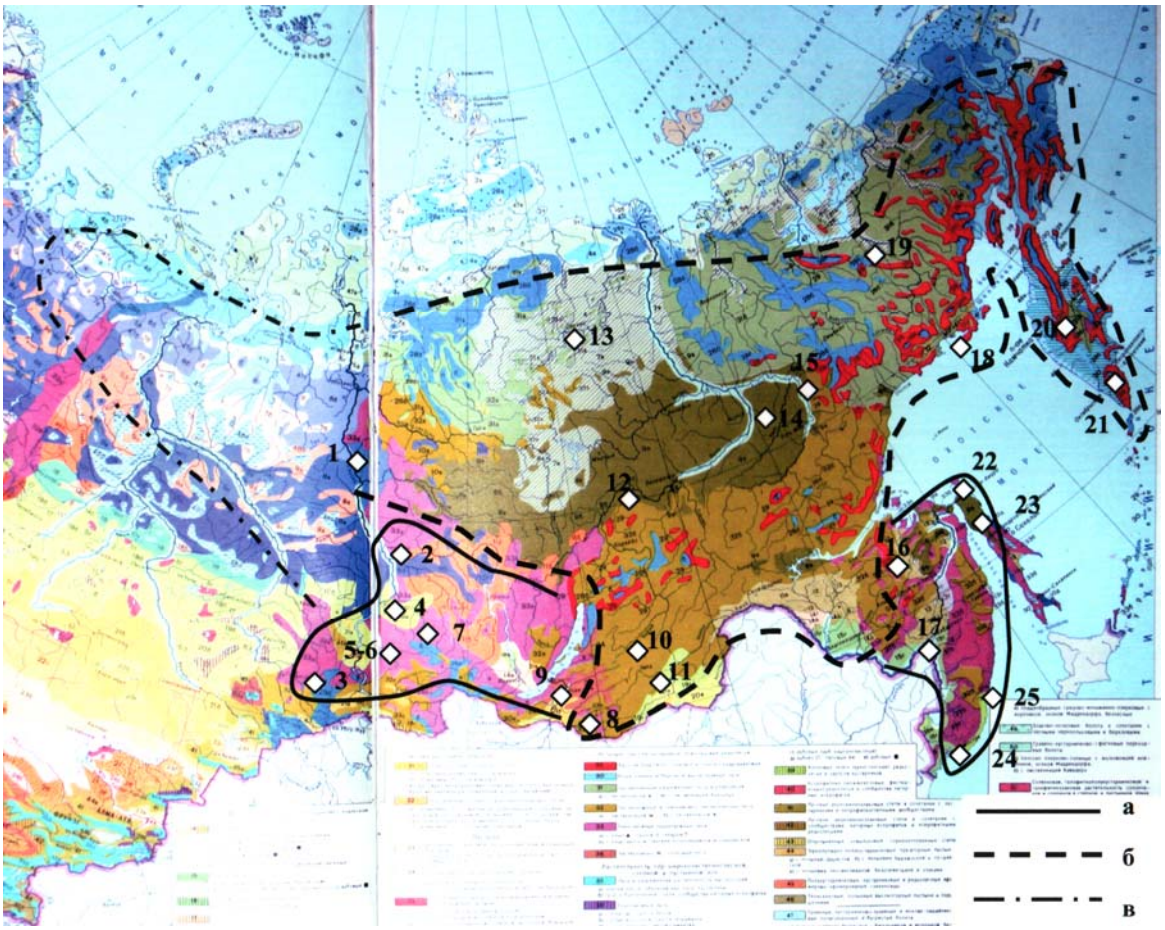

Рис. 13. Распределение групп популяций на карте растительности: а – граница первого кластера, б – граница второго кластера, в – западная граница ареала *A. crispa* subsp. *fruticosa*

Причина разнообразия ольховника на Камчатке и вдоль Охотского побережья кроется, на наш взгляд, в экологическом оптимуме, где вид произрастает в изобилии, проявляя повышенный полиморфизм. По данным Г. В. Крылова (1960), ольховник на Камчатке является одной из наиболее широко распространенных древесных пород, занимающей около 17% всей лесопокрытой площади полуострова. На территории Центральной Камчатской депрессии он встречается в пределах всех лесорастительных поясов – от долины р. Камчатки до горной тундры, где формирует хорошо выраженный пояс «стелющегося леса» (Елагин, 1963). К описанной ситуации подходит понятие экологического оптимума, где «…физическая среда настолько благоприятна, что вид может производить экологические эксперименты и занимать различные субниши, которые были бы для него непригодны при менее благоприятных условиях» (цит. по Э. Майр, 1974, стр. 257). Особенно-

стью многих районов Камчатки является холодный приморский климат, близкий к климату субальпийского пояса с повышенной влажностью воздуха, туманами и обильными снегами (Нешатаев, Храмцов, 1994). Именно в таких условиях ольховник достигает наилучшего развития не только на Камчатке, но и вдоль Охотского побережья. По данным С. Д. Шлотгауер (1974), наибольшей активностью в высокогорьях юго-западного Джугджура обладают растения океанического и субокеанического происхождения (в т. ч. ольховник и кедровый стланик), требовательные к высокой влажности воздуха. Хребет Джугджур, протянувшийся вдоль северо-западного побережья Охотского моря, является не только водоразделом бассейна Алдана и Охотского моря, но и делит эту территорию на две области, резко отличающиеся по количеству осадков и континентальности климата. Большее морфологическое разнообразие ольховника наблюдается на восточных склонах в охотской горной тайге, по сравнению с западными склонами, покрытыми, преимущественно, лиственницей. Если обратиться к карте (см. рис. 13), несложно заметить, что ольхово-кедровниковые заросли как тип растительности встречаются наиболее часто в районах, прилегающих к Охотскому морю, особенно в северной его части.

4.3. Особенности межвидовой естественной гибридизации в роде *Alnus*

4.3.1. Естественная гибридизация *A. hirsuta* и *A. japonica*

В плоскости первых двух главных компонент гибриды *A. hirsuta* и *A. japonica* не локализуются, а занимают все пространство между видами (рис. 14).

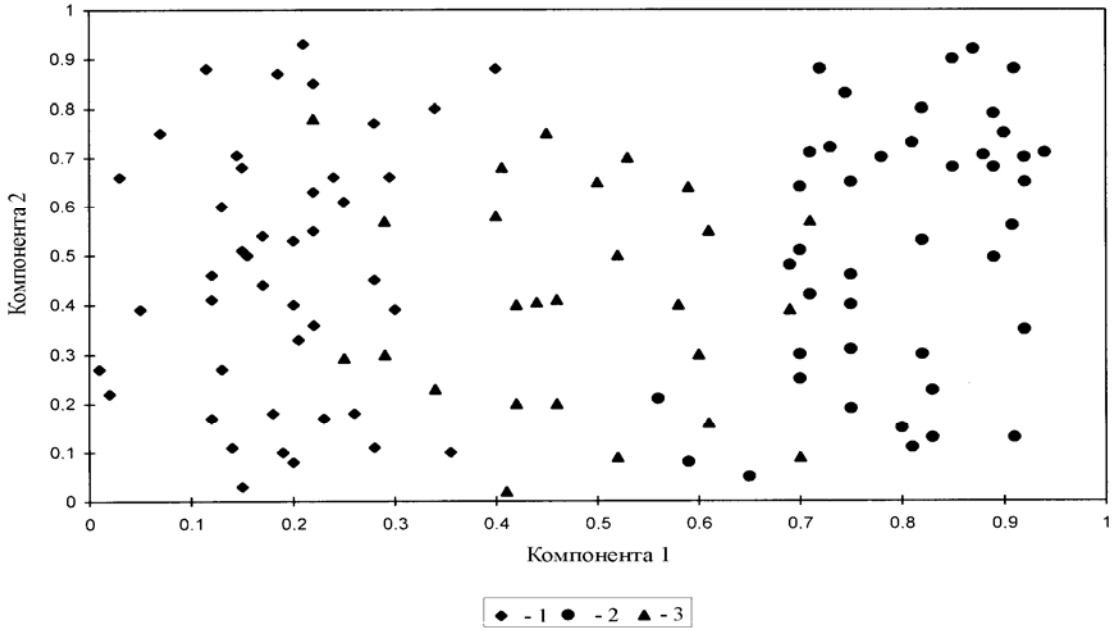

Рис. 14. Распределение образцов ольхи из «гибридных» популяций в плоскости первых двух главных компонент: 1 – *A. hirsuta*, 2 – *A. japonica*, 3 – гибриды

Большинство из них имеет промежуточное положение, хотя отдельные формы сближаются или смешиваются с «чистыми» видами. Лимиты гибридов перекрывают лимиты видов, однако крайних значений, соответствующих *A. hirsuta* и *A. japonica* у них, как правило, не наблюдается. Изменчивость гибридов сопоставима с изменчивостью «чистых» видов, а не превышает ее, как это часто наблюдается в

зонах интрогрессии. Коэффициенты вариации большинства метрических признаков гибридных форм равняются таковым у видов. По всей видимости, гибридизацию между *A. hirsuta* и *A. japonica* в Южном Приморье следует отнести к типу «Б» по Э. Майру (1974), когда между симпатрическими видами происходит образование более или менее плодовитых гибридов, часть которых скрещивается с одним или с обоими родительскими видами.

Гибридизационные процессы *A. hirsuta* и *A. japonica* в большинстве случаев вызваны хозяйственной деятельностью человека. Так, три из четырех популяций, где были обнаружены скопления гибридов, занимали местообитания вдоль грунтовых дорог или шоссе. На этот процесс обратил внимание еще Е. Г. Бобров (1980). Он отмечал, что гибридизацию между *A. hirsuta* и *A. japonica* не следует относить к интрогрессии. Эта гибридизация имеет иной характер и связана с разрушением экологических ниш. Влияние человека на гибридизацию в природе отмечали многие исследователи (Riley, 1938; Andersson, 1949; Vickery, 1978; Коропачинский 1992; и др.). Объясняется данное явление тем, что «...изоляция, создаваемая средой, подавляет гибридизацию между совместимыми друг с другом видами в стабильном замкнутом сообществе, но в открытом местообитании она частично утрачивает свою эффективность» (цит. по В. Грант, 1984, стр. 195).

4.3.2. Естественная гибридизация *A. incana* и *A. glutinosa*

В Западной Сибири на восточной границе ареалов гибридизация между *A. incana* и *A. glutinosa* не имеет широкого распространения. На территории Курганской, Тюменской и Свердловской областей нами была обнаружена лишь одна особь со смешением признаков видов. В Европе частота гибридизации *A. incana* и *A. glutinosa* несколько возрастает, что, возможно, связано с постгляциальной историей этих видов (King, Ferris, 1998). Нами были обнаружены гибридные экземпляры в Чешской Республике в окр. оз. Липно (Banaev, Bažant, 2007). Исследования подтвердили данные других авторов о значительной морфологической изменчивости гибридных форм *A. glutinosa* и *A. incana* и смешении признаков видов (Hryniewiecki, 1930; Perkitny, Wnuk, 1951; Kobendza, 1956; Кундзиньш, 1957, 1969; Юркевич и др., 1963; Fér, Šedivý, 1963; Mejnartowicz, 1981; Parnell, 1994).

ГЛАВА 5. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНИЯ РОДА *ALNUS* ПО ДАННЫМ СЕКВЕНИРОВАНИЯ ЯДЕРНОЙ РИБОСОМАЛЬНОЙ ДНК

Внутренние транскрибируемые спейсеры (internal transcribed spacer – ITS) генов 45S-рРНК окружены относительно консервативными участками хромосом, нуклеотидная последовательность которых практически идентична у близкородственных таксонов, что облегчает подбор праймеров при работе с широким спектром видов (Повыдыш и др., 2007). В то же время, район ITS1 – 5.8S-рРНК – ITS2 имеет относительную изменчивость на межвидовом и межродовом уровнях, что обусловило применение метода секвенирования ITS-последовательностей при определении филогенетического родства между близкими таксонами.

Секвенирование участка ITS рРНК использовалось при анализе филогенетических отношений в сем. *Betulaceae* s. l. (Chen et al., 1999; Erdogan, Mehlenbacher, 2000; Whitcher, Wen, 2001; Li et al., 2005; Nagamitsu et al., 2006) и роде *Alnus* (Navarro et al., 2003; Chen, Li, 2004). Результаты этих исследований показали, что

род *Alnus* формирует монофилетическую группу, наиболее близко стоящую к роду *Betula*. Внутри рода фундаментальное разделение происходит между подродами *Alnus и Alnobetula*. В то время как виды подрода *Cremastogyne* не выделяются в отдельный кластер, а смешиваются с видами подрода *Alnus*. Возможно, *Cremastogyne* следует рассматривать в ранге секции подрода *Alnus*.

Для установления генетического родства видов секций *Proskeimostemon* и *Virides* мы провели анализ межгенного спейсера ITS1 ядерной рибосомальной ДНК. Образцы собирали в природных популяциях *Alnus*, кроме того использовали данные из GenBank (http://www.ncbi.hlm.nih.gov) (табл. 1).

Таблица 1

Образцы, использованные при анализе ITS1 рРНК

Наименование образца	Происхождение образца	№ GenBank
Подрод *Alnobetula*		
A. viridis	Хопокская популяция № 26	
*A*1	Ханты-Мансийский АО, р. Глубокий Сабун. Н=110 м над ур. м.	
*A*2	Артыбашевская популяция № 3	
*A*3	Хандыговская популяция № 15	
*A*4	Экимчанская популяция № 16	
*A*5	Елизовская популяция № 21	
*A*6	Анисимовская популяция № 24	
*A*7	о. Сахалин, окр. Невельска, р. Лопатино	
*A*8	о. Кунашир. Вулкан Тятя. Н=1500 м над ур. м.	
A. fruticosa	England. Kew Gardens; Chen 2010	AY352309
A. sinuata	USA. Arnold Arboretum; 357–97B	AY352325
*A. sinuata*_1	France. André Moiroud's private Collection. Mions. 69780. Rhône; 8370899	AJ251680
A. crispa	France. André Moiroud's private Collection. Mions. 69780. Rhône	AJ251681
A. maximowiczii	USA. Arnold Arboretum; 1217–4	AY352316
*A. maximowiczii*_1	Japan. Sapporo Arboretum of the Forestry	AB243877
A. firma	France. André Moiroud's private Collection. Mions. 69780. Rhône	AJ251684
A. pendula	France. Arboretum National des barres. Nogent-sur-Vernisson. 45290	AJ251682
Подрод *Alnus*		
A. hirsuta	о. Сахалин, окр. г. Невельск, р. Амурская	
A. hirsuta (*sibirica*)	Чернышевская популяция № 7	
*A. hirsuta*_1	Япония	AY352311
*A. hirsuta*_2	Япония, Sapporo Arboretum of the Forestry	AB243878
A. incana	США. Arnold Arboretum, 786–93A	AY352312
*A. incana*_1	Франция. André Moiroud's private Collection. Mions. 69780. Rhône	AJ251665
A. incana (*kolaënsis*)	Россия. Карелия	DQ341295
A. tenuifolia	США, Колорадо, CL117	AY352327
A. rugosa	Франция. Arboretum National des barres. Nogent-sur-Vernisson. 45290	AJ251667
A. japonica	Приморский кр., бухта Лашкевича, г. Сестра	
*A. japonica*_1	Романовская популяция № 27	
*A. japonica*_2	США. Arnold Arboretum, 786–93A, 1464–77A	AY352314
*A. japonica*_3	Япония, Sapporo Arboretum of the Forestry	AB243879
A. japonica x *hirsuta*	Приморский кр., бухта Лашкевича, г. Сестра	
Внешняя группа		
Betula pendula		AJ006445

На филогенетическом древе виды подрода *Alnobetula* разделились на две клады, соответствующие рядам по C. K. Schneider (1916) или секциям по С. К. Черепанову (1955) (рис. 15).

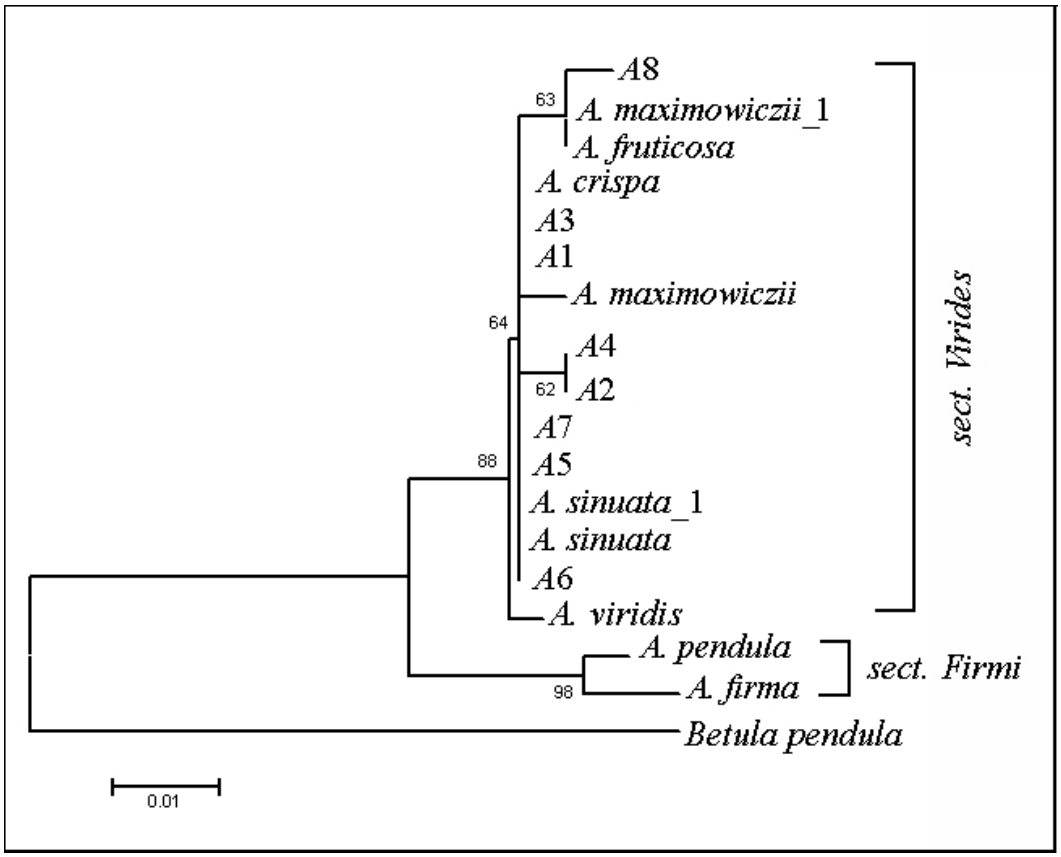

Рис. 15. Филогенетическое древо, построенное по последовательностям ITS1 рРНК видов подрода *Alnobetula* (Kimura-2p, NJ, 235 п. н.). Цифры в узлах ветвей обозначают уровень бутстрэп-поддержки (%), полученный путем 1000 итераций

Наиболее тесную связь (бутстрэп-поддержка = 98%) демонстрируют виды лесного и субальпийского поясов гор Японии. Они заняли базальное положение ко второй группе видов. Эндемики *A. firma* и *A. pendula*, несомненно, являются наиболее древними видами этого подрода.

В секции *Virides* обособленное положение занимает образец *A. viridis* из Словакии. Остальные экземпляры формируют полиморфную группу, внутри которой выделяются две подгруппы. Собранный нами образец *A*8 с о. Кунашир, который можно диагностировать как *A. maximowiczii*, оказался тесно связанным с *A. maximowiczii*_1 из Японии и, в то же время, с *A. fruticosa* (бутстрэп-поддержка = 63%). При этом другой образец *A. maximowiczii* расположен обособленно от этой группы. Полученные результаты подтверждают данные морфологических исследований и позволяют с уверенностью говорить лишь об обособленности европейского вида *A. viridis*. Остальные таксоны не заслуживают видового ранга.

В подроде *Alnus* виды секции *Proskeimostemon* четко отделились от *A. japonica* (секция *Haplostachys*) (рис. 16). В верхней кладе обособленное положение занимает *A. rugosa*, а также *A. incana* (бутстрэп-поддержка = 63%), *A. hirsuta* (бутстрэп-поддержка = 64%) и *A. tenuifolia*. Несмотря на то, что отличие *A. rugosa* от других таксонов этой группы незначительное (бутстрэп-поддержка < 50%), мы не можем

принять превалирующую в зарубежной литературе точку зрения о его подвидовом ранге. Весьма вероятной представляется гипотеза С. К. Черепанова (1954) о гибридном происхождении этого вида. *A. rugosa* мог сформироваться в результате гибридизации форм, близких к *A. incana*, при вступлении в контакт с *A. serrulata*.

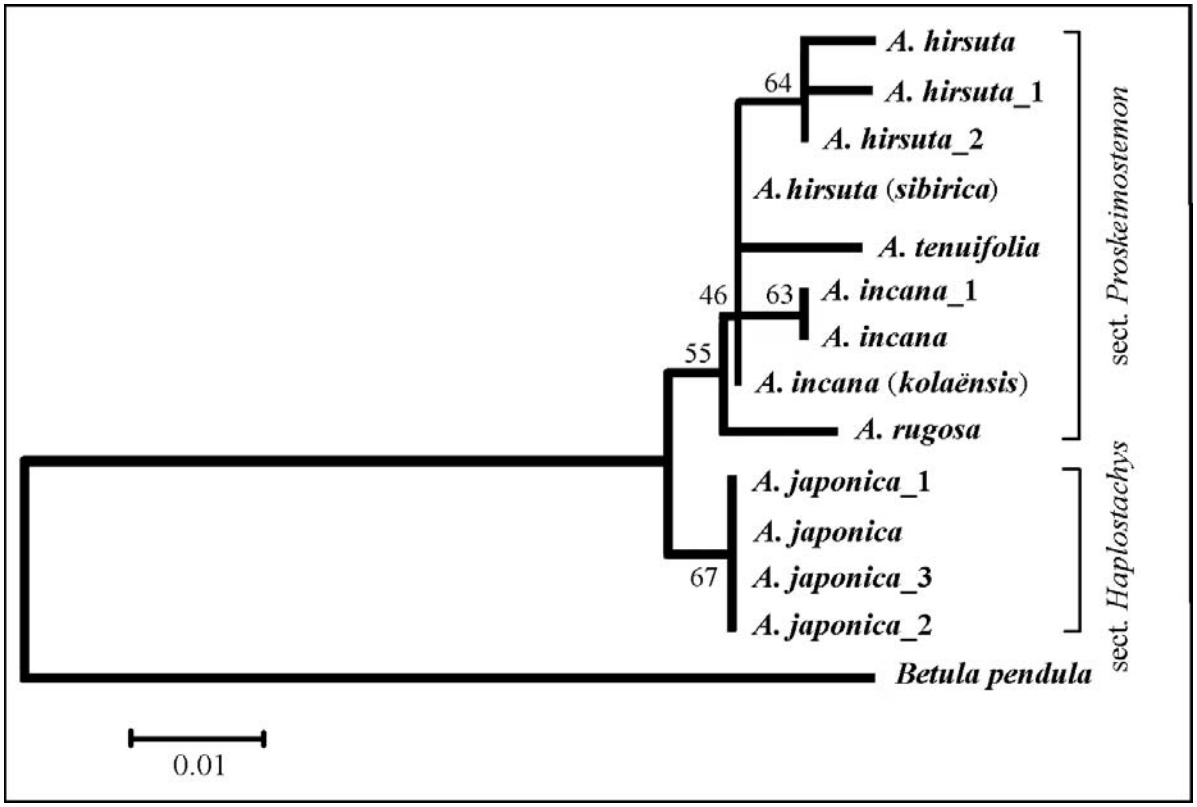

Рис. 16. Филогенетическое древо, построенное по последовательностям ITS1 рРНК видов подрода *Alnus* (Kimura-2p, NJ, 213 п. н.)

Данные морфологического и молекулярного анализа не позволяют однозначно говорить о генезисе *A. tenuifolia*. По нашему мнению, *A. tenuifolia* мог возникнуть в результате адаптации *A. hirsuta* к горным местообитаниям. Формирование *A. tenuifolia* проходило в Скалистых горах, где вид в настоящее время произрастает на значительных высотах (до 3000 м над ур. м.). Именно под влиянием этих условий у *A. tenuifolia* могла закрепиться жизненная форма крупного кустарника или небольшого дерева.

Подобная ситуация наблюдается в настоящее время на юго-западной границе ареала *A. hirsuta* в Даурии, где происходит отбор «нетипичных» форм (*A. sibirica*) на фоне уникального сочетания факторов температуры и влажности. По всей видимости, *A. kolaënsis* Orlova также является результатом микроэволюционных процессов на северной границе ареала *A. incana*. В этой связи, к *A. sibirica* и *A. kolaënsis*, вероятно, следует применять термин экотипы.

Результаты анализа ITS1 указывают на достаточно высокое родство *A. incana*, *A. hirsuta* и *A. tenuifolia*, что позволяет ряду исследователей рассматривать их в ранге подвидов. Мы считаем, что эти таксоны заслуживают видового ранга, т. к. наряду с морфологическими отличиями, имеют четко обособленные ареалы.

ГЛАВА. 6. СОХРАНЕНИЕ ВИДОВ РОДА *ALNUS EX SITU*

6.1. Эколого-биологическое и хозяйственное значение ольхи

В разделе по литературным данным приводятся почвоулучшающие, мелиоративные, лекарственные и декоративные свойства ольхи.

6.2. Особенности воспроизводства ольхи в культуре

6.2.1. Семенное размножение

Результаты изучения особенностей прорастания семян различных видов рода *Alnus* подтвердили данные других исследователей о том, что свежесобранные семена ольхи прорастают без какой-либо предварительной специальной подготовки (Николаева, 1967; Schalin, 1968; Schopmeyer, 1974; и др.). Подсохшие семена требуют стратификации. Чтобы семена начали прорастать, их достаточно выдержать в намоченном состоянии при t = 3–5°C в течение 15 дней, а затем повысить температуру до 20–25(30)^{o}C. Положительное влияние на прорастание семян оказывает изменение температуры во время проращивания. В большинстве опытов семена (особенно после года хранения и более) лучше прорастали, если после 15-дневной стратификации при t = 3–5°C они помещались на несколько дней в тепло, затем возвращались на 2–4 дня к t = 3–5°C и затем уже проращивались при t = 25°C.

Наиболее активно откликались на создание благоприятных условий семена *A. crispa* subsp. *fruticosa*. Прорастание семян начиналось на третьи сутки и характеризовалось высокой энергией – до 90% всех проросших семян. Период прорастания длился около 3 суток. Период между началом и окончанием прорастания видов подрода *Alnus* составлял 5–10 суток. Наиболее дружно прорастали семена *A. hirsuta* и *A. incana*, их спектр в ряде опытов приближался к спектру *A. crispa* subsp. *fruticosa*. Для *A. glutinosa* характерно некоторое запаздывание прорастания, по сравнению с *A. hirsuta* и *A. incana*. При схожем спектре *A. glutinosa* прорастает, обычно, со сдвигом в 2–3 дня.

Проведенные исследования позволяют говорить о наличии неглубокого физиологического покоя у видов *Alnus*, приобретаемого ими в процессе хранения. Основываясь на данных И. А. Корчагиной (1964), можно предположить, что в естественных условиях (не в процессе хранения) семена ольхи не уходят в покой или, находясь на растении в соплодиях, выходят из состояния покоя после зимнего промораживания.

6.2.2. Вегетативное размножение

Исследовали особенности зеленого черенкования декоративной формы *A. incana* f. *laciniata*. Какой-либо ярко выраженной зависимости укоренения от сроков и места нарезки черенков (верхняя, средняя или нижняя часть стебля, а также порядок ветвления) не обнаружено. Процент укоренения в большей мере обусловлен качеством исходного материала, зависит от размера хлыстов и, следовательно, черенков, а также от биологических особенностей материнского растения. Хуже укореняются черенки, заготовленные из верхней части стебля в ранние сроки, а из базальной части – в поздние. В первом случае черенки еще недостаточ-

но одревеснели, а во втором – напротив. Эти данные согласуются с имеющимися сведениями по другим древесным породам (Иванова, 1974).

Также не выявлено существенной связи укоренения черенков с типом стимулятора роста и субстратом. Процент укоренения в различных вариантах варьировал в широких пределах – от 10 до 80%. Лучшие результаты были получены после обработки черенков ИМК в концентрации 30–50 мг/л или ИУК – 200 мг/л. Корнеобразование у черенков *A. incana* f. *laciniata* проходило в течение 2–3 недель. Максимальный прирост стебля к осени достигал 5 см.

6.2.3. Размножение в культуре *in vitro*

Опыты по размножению и сохранению ольхи в культуре *in vitro* провели с декоративной формой *A. incana* f. *laciniata*, а также с *A. crispa* subsp. *fruticosa*, поскольку попытки размножения последнего летними черенками оказались неудачными. Исходный материал для введения в культуру *in vitro* декоративной формы *A. incana* f. *laciniata* получали с 3-летних саженцев. В конце марта с растений, начавших вегетировать в теплице, срезали молодые побеги длиной 5–6 см. Из побегов нарезали черенки с 2–3 междоузлиями. Черенки обрабатывали раствором коммерческого препарата *Domestos* (10%), содержащим гипохлорит натрия, в течение 10 мин. Баночки, с погруженными в раствор черенками, помещали на качалку. Затем черенки пятикратно промывали в большом объеме дистиллированной воды.

Стерильные черенки помещали в пробирки в жидкую среду WPM (Woody plant medium) или ½ WPM, разработанную специально для древесных растений (Lloyd, McCown, 1980). В качестве первичных эксплантов использовали апексы и пазушные почки. После освобождения от фенолов, за счет частого пересаживания на свежие жидкие среды, материал был перенесен на агаризованные среды. В результате процент развившихся побегов был довольно высок – 70%.

Для изучения действия трофических и гормональных факторов на размножение апикальных и пазушных почек использовали две среды – MS (Murashige, Skoog, 1962) и WPM, содержащие фитогормоны в разных сочетаниях и концентрации. Были проанализированы следующие варианты: MS с 0.1 (0.2) мг/л α-нафтилуксусной кислоты (НУК) и 2 мг/л 6-бензиламинопурина (БАП); ½ MS с 0.1 (0.2) мг/л НУК и 2 мг/л БАП; WPM с 0.1 (0.2) мг/л НУК и 2 мг/л БАП; WPM с 1 мг/л БАП, WPM с 0.5 мг/л БАП.

Выяснилось, что использование ауксинов (НУК) независимо от концентрации приводило к формированию каллуса на поверхности срезов, на черешках, листовых пластинках, на стеблях в местах листового следа и даже на молодых листочках, распустившихся в культуре *in vitro*. Причина активного образования каллуса связана, возможно, с высоким содержанием эндогенных ауксинов в растении. Подобный эффект был отмечен при размножении *in vitro A. glutinosa* (Perinet, Lalonde, 1983; Lall et al., 2005). Избежать каллусообразования удалось при использовании среды WPM, содержащей только цитокинины. Оптимальной на этом этапе оказалась среда WPM с 1 мг/л БАП. Ее использование давало максимальный коэффициент размножения, способствуя образованию кластеров («шариков»), состоящих из множества маленьких укороченных побегов 2–3 мм длины. Формирование кластеров происходило в течение 2–3 недель. На следующем этапе – этапе вытягивания регенерантов – в среду WPM добавляли 0.2 мг/л НУК. Вытянувшиеся побеги длиной 7–10 мм по одному срезали с кластера и переносили на среду для

укоренения – ½ WPM с 2 мг/л ИМК. Через 1–2 недели на всех побегах появились корни.

При переводе растений в *ex vitro* их помещали в контейнеры, наполненные стерильным кварцевым песком и увлажненные WPM. Через 1 месяц адаптации растения переносили на почвенный субстрат, содержащий торф, сосновую измельченную кору, сфагновый мох и вермикулит (1:1:1:1) для дальнейшей акклиматизации в теплице. Через 2 месяца хорошо укорененные растения помещали в питомник.

Для введения в культуру *in vitro A. crispa* subsp. *fruticosa* семена, собранные в природной популяции (окр. пос. Артыбаш), обрабатывали раствором *Domestos* (20%) в течение 10 мин, затем их многократно промывали дистиллированной водой. Стерильные семена помещали в чашки Петри на водный агар (1%) и держали в холодильнике при 5°С в течение 10 сут. Затем семена инкубировали в термостате при 27°С. Эпикотили размером около 1 см перенесли в среду WPM с добавлением 0.5 мг/л БАП. Культуры выращивали при 25±2°С и 16-часовом искусственном освещении. Для индукции корнеобразования побеги пассировали на среду WPM с 1.0 мг/л ИМК. Перевод растений *A. crispa* subsp. *fruticosa* в *ex vitro* осуществляли аналогично *A. incana* f. *laciniata*.

6.3. Искусственная гибридизация, как метод улучшения генофонда

Эксперименты по искусственной гибридизации проводились с различными видами ольхи (Heitmüller, 1957; Mejnartowicz, 1982, 1999; Václav, 1963 Кундзиньш, 1968 Ljunger, 1959; Ромедер, Шенбах, 1962; Chiba, 1966), однако, экономически значимыми для лесного хозяйства были признаны немногие гибриды, такие как *A. incana* x *glutinosa*, *A. glutinosa* x *orientalis*, *A. rubra* x *glutinosa* (Mejnartowicz, 1981). Результаты искусственного скрещивания *A. incana* и *A. hirsuta* в литературе не описаны.

В эксперименте использовали экземпляры *A. incana* и *A. hirsuta* 30-летнего возраста из дендрария ЦСБС. Образец *A. incana* выращен из семян, полученных из Финляндии, а образец *A. hirsuta* – из семян с Российского Дальнего Востока. В результате искусственного опыления выяснилось, что полноценные семена высокого качества сформировались в том и другом варианте скрещивания. Прорастание семян начиналось на третьи сутки инкубации. Период прорастания длился 7 суток, при этом гибридные семена имели более высокую энергию прорастания и более высокий процент всхожести, по сравнению с контролем (семена, собранные с *A. incana*, полученные при свободном опылении) (табл. 2).

Таблица 2

Всхожесть семян ольхи в лабораторных условиях

Вариант скрещивания	Всхожесть на третьи сутки, %	Всхожесть на седьмые сутки, %
A. incana x *hirsuta* (♀x♂)	91.3 ± 0.66	97.5 ± 0.21
A. hirsuta x *incana* (♀x♂)	71.8 ± 1.14	74.0 ± 0.97
A. incana (контроль)	53.0 ± 0.92	65.8 ± 0.84

Соотношение числа семян, проросших на третьи сутки инкубации, к общему числу проросших семян у гибридов составило 94–97%, тогда как в контроле – око-

ло 80%. Итоговая всхожесть семян *A. incana* x *hirsuta* превысила контроль почти на 32%. Следует отметить, что такой высокий процент всхожести (почти 100%) редко наблюдается у семян ольхи, полученных при свободном опылении, не говоря уже об искусственных межвидовых гибридах (Щепотьев, Павленко, 1962; Asakawa, Nagao, 1963; Václav, 1963; и др.). Обычно всхожесть семян ольхи не превышает 50–70%, что обусловлено наличием значительного количества пустых семян (Mc Vean, 1957). Высокое качество семян гибридов, полученных в обоих направлениях, указывает на отсутствие у *A. incana* и *A. hirsuta* каких-либо барьеров, препятствующих скрещиванию, что представляет интерес как с практической, так и с теоретической точек зрения.

В ходе эксперимента было обнаружено, что около 5% проростков *A. incana* x *hirsuta* имели рассеченную листовую пластинку. Эти проростки были отобраны для дальнейшего размножения *in vitro*, которое проводили по методике, указанной выше для *A. crispa* subsp. *fruticosa*. При использовании разных сред MS и WPM с различной концентрацией БАП (0.25, 0.5, 1.0 мг/л) для выращивания *A. incana* x *hirsuta* выяснилось, что на фоне высокого уровня цитокинина (1.0 мг/л БАП) формировались кластеры, состоящие из коротких ломких побегов. После 3–4 субкультивирований происходило нарушение развития побегов и образование каллуса. Подобные результаты были получены и на среде MS с 1.0 мг/л БАП. При использовании MS с 0.25 и 0.5 мг/л БАП растения формировали множество сильно укороченных побегов.

Лучшей средой для культивирования *A. incana* x *hirsuta* является WPM с 0.5 мг/л БАП. Шарообразные кластеры, образовавшиеся в этом случае, состояли из компактных пазушных и адвентивных побегов без признаков витрификации (рис. 17). Перенос побегов на среду WPM без регуляторов роста способствовал быстрому вытягиванию побегов, через неделю культивирования их высота составляла 8–15 мм. Затем микроклоны культивировали на среде, содержащей 1.0 мг/л ИМК для индукции корнеобразования. Приживаемость декоративных микроклонов в субстрате составила 100% (рис. 18).

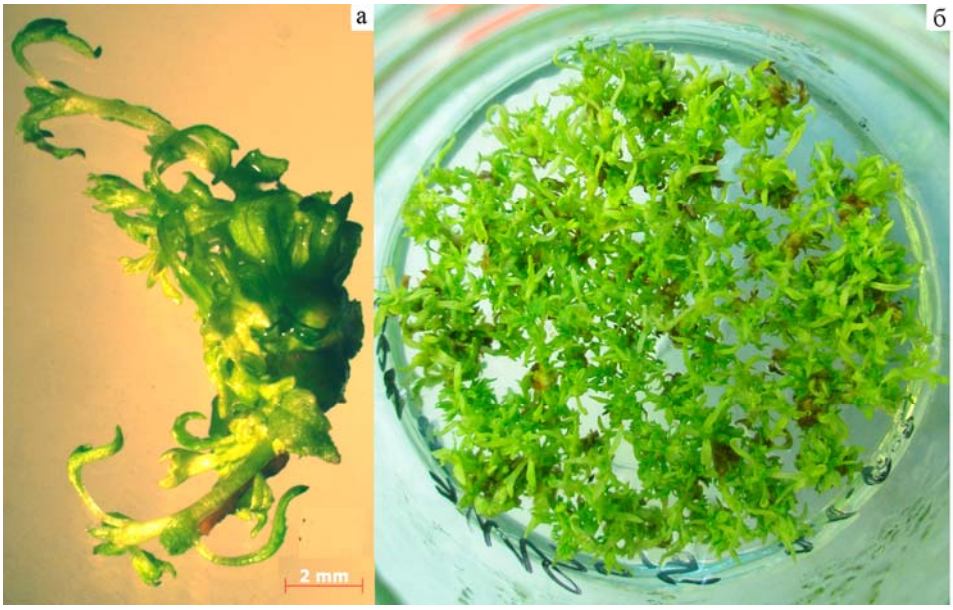

Рис. 17. Формирование кластеров побегов *A. incana* x *hirsuta* на среде WPM, дополненной 0.5 мг/л БАП: а – отдельный кластер, б – массовое получение кластеров

Рис. 18. Адаптированный образец *A. incana* x *hirsuta*

6.4. Особенности адаптации некоторых видов *Alnus* в условиях лесостепного Приобья

В разделе приводится динамика роста в высоту отдельных образцов *A. incana*, *A. glutinosa* и *A. hirsuta* из групп, интродуцированных в ЦСБС.

6.4.1. Рост и развитие *A. hirsuta* в ЦСБС СО РАН

Анализ особенностей роста и развития *A. hirsuta* при адаптации мы провели в натурализовавшейся популяции, сформировавшейся в результате работ по созданию искусственных ценозов из дальневосточных видов, проводимых в ЦСБС в 60-х годах XX столетия Г. И. Гороховой (1981). К моменту исследования популяция насчитывала более 50 особей, сформировавшихся от пяти материнских экземпляров.

Анализ хода роста *A. hirsuta* по высоте (рис. 19) и диаметру показал, что обе модели характеризуются, как и у большинства других лесообразующих пород, S-образной кривой. Наиболее интенсивный прирост у *A. hirsuta* наблюдается до 12–15 лет, после чего идет постепенное снижение темпов роста. Как показал анализ аппроксимирующих кривых, прирост в высоту и по диаметру *A. hirsuta* существенно снижается к 35–40 годам.

Рис. 19. Ход роста *A. hirsuta* по высоте

Анализ линии тренда по высоте у *A. hirsuta* выявил наличие значительных аналогий с ходом роста насаждений *A. incana* и *A. glutinosa*. В первой половине жизни (до 20–25 лет) *A. hirsuta* обладает интенсивным приростом и растет по Iа, I классам бонитета по общебонитировочной шкале М. М. Орлова (1929). После 30 лет наблюдается снижение темпов роста и переход во II класс бонитета. Такой тип роста М. В. Давидов (1976) называл типом с убывающей интенсивностью прироста (Ту), по которому растет большинство насаждений *A. glutinosa*. Полученные материалы достаточно хорошо согласуются также с данными по ходу роста насаждений *A. incana* (Юркевич, Парфенов, 1961). По материалам этих авторов, в первой половине жизни (до 25 лет) сероольшаники имеют интенсивный прирост по высоте и наиболее производительные насаждения выходят за пределы Iа класса бонитета. К возрасту естественной спелости (45–50 годам) рост замедляется и насаждения переходят в I или II класс бонитета. Ход роста *A. hirsuta* в значительной мере соответствует насаждениям сероольшаника кисличного II класса бонитета (рис. 20).

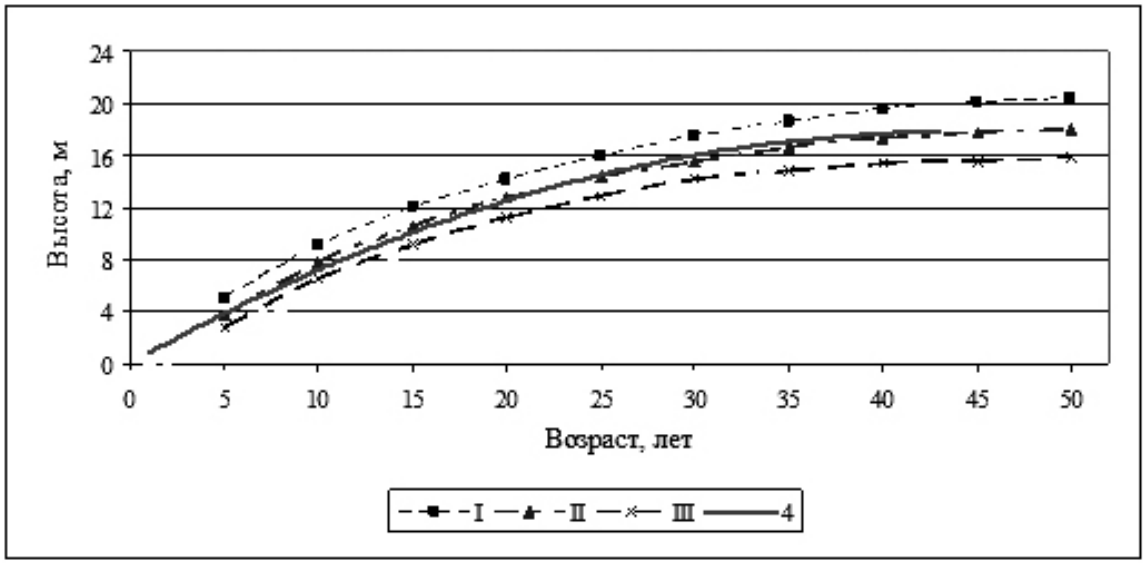

Рис. 20. Сравнение хода роста *A. hirsuta* (4) с развитием сероольшаников I – III классов бонитета [по И. Д. Юркевич, В. И. Парфенов, 1961]

6.4.2. Сезонные изменения азотфиксирующей активности и ультраструктуры корневых клубеньков *A. hirsuta*

Показателем адаптации видов могут являться особенности прохождения у них физиологических и биохимических процессов в новых условиях обитания. В этой связи, мы изучили сезонную динамику азотфиксирующей активности *A. hirsuta* в условиях ЦСБС (Майстренко и др., 2008) и ультраструктуру корневых клубеньков (Banaev et al., 2008).

Уровень нитрогеназной активности в *Frankia–A. hirsuta* симбиозе постепенно нарастал в течение всего периода активного роста растений с мая по август, к середине августа достигал максимума, после чего оставался стабильным еще около месяца. Падение нитрогеназной активности отмечалось с конца сентября, в октябре она составляла лишь 15% от максимального значения. Изменение нитрогеназной активности *Frankia–A. hirsuta* симбиоза в течение вегетационного периода, в основных чертах, совпадает с таковым у других видов ольхи (Tripp et al., 1979; Андреева и др., 1981), а также других актиноризных растений (Майстренко, 1977).

На азотфиксацию влияет множество факторов, таких как температура воздуха и почвы, влажность почвы, конкуренция между клубеньками и другими органами растений за фотоассимиляты и т. д. Анализ полученных нами данных позволяет предположить наличие взаимосвязи между ходом азотфиксации и сезонным развитием *A. hirsuta*. Постепенный рост нитрогеназной активности до середины августа сопряжен с ростовыми фазами ольхи. Согласно фенологическим наблюдениям лаборатории дендрологии ЦСБС и данным З. И. Лучник (1970), фаза появления первого свободного листа у *A. hirsuta* на юге Западной Сибири приходится на середину – вторую декаду мая, а массового обособления листьев – на третью декаду мая. Следовательно, активное образование фотоассимилятов у *A. hirsuta* происходит не раньше начала июня. Относительно невысокая активность клубеньков в июле, равная сентябрьским значениям, объясняется, на наш взгляд, наращиванием биомассы *A. hirsuta* в этот период. На первую декаду июля приходится максимум суточного прироста побегов ольхи, заметное снижение которого наблюдается к концу июля – началу августа (Банаев и др., 2005). В августе растения имеют максимально развитый фотосинтетический аппарат при сниженных потребностях в фотоассимилятах. Резкое падение азотфиксации в октябре связано как с лимитирующими низкими температурами воздуха и почвы, так и с прекращением фотосинтетической активности ольхи, у которой в конце сентября – первой декаде октября наблюдается массовое опадение листьев.

Ранее, на примере *A. crispa*, И. Н. Андреевой с соавторами (1981) было установлено, что существует прямая корреляционная зависимость между азотфиксирующей активностью клубеньков и плотностью везикул в инфицированных клетках, которая увеличивается в течение вегетационного периода. Анализ корневых клубеньков *A. hirsuta*, проведенный нами, также свидетельствует, что азотфиксирующая активность связана с сезонными изменениями ультраструктуры. К июлю, когда нарастает уровень азотфиксации, увеличивается и плотность везикул в инфицированных клетках. Множество пролиферирующих септированных нитей интенсивно ветвится в клетках растения-хозяина, формируя при разрастании кончиков везикулы (рис. 21). Молодые везикулы не имеют перегородок, однако в процессе их созревания формируются септы. После выполнения своей функции везикулы теряют округлую форму (рис. 22).

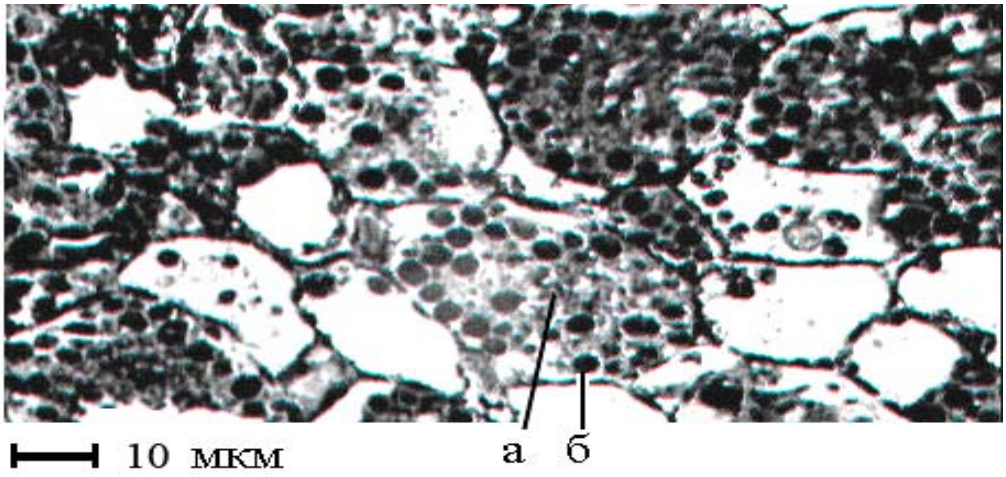

Рис. 21. Особенности развития *Frankia* в клетках *A. hirsuta*: а – гифы, б – везикулы

Рис. 22. Ультраструктура эндофита в клетках клубеньков *A. hirsuta*: а – гифа (Г) и зрелая везикула (В) в начальной стадии образования септ (С); б – стареющая везикула. Линия – 1 мкм

ВЫВОДЫ

1. Результаты анализа изменчивости морфологических признаков и данных секвенирования ITS1 ядерной рибосомальной ДНК не позволяют принять превалирующую в зарубежной литературе точку зрения о подвидовом ранге *A. incana*, *A. tenuifolia* и *A. rugosa.* Эти таксоны, а также *A. hirsuta*, являются самостоятельными видами. В секции *Viridis* подрода *Alnobetula* следует разделять два вида – *A. viridis* и *A. crispa*. Все азиатские формы ольховника относятся к одному таксону подвидового ранга – *A. crispa* subsp. *fruticosa*.

2. Популяционная структура *A. hirsuta* в значительной мере обусловлена широтно-долготным климатическим градиентом. Метрические признаки листа и женской сережки *A. hirsuta*, используемые в систематике, подвержены географической изменчивости, которая имеет адаптивный характер.

3. Опушение вегетативных органов *A. hirsuta* значительно варьирует на внутрипопуляционном и межпопуляционном уровнях, что не позволяет использовать

этот признак в качестве диагностического при обосновании видового ранга *A. sibirica*. Опушение не несет прямой адаптивной нагрузки.

4. Экологическим оптимумом *A. hirsuta* являются юго-восточные районы с муссонным климатом, где вид демонстрирует повышенный полиморфизм. Доминирование «нетипичных» форм *A. hirsuta* (*A. sibirica*) в популяциях на юго-западной границе ареала вида является результатом микроэволюционных процессов на фоне климатической обстановки Даурии.

5. На формирование популяционной структуры *A. crispa* subsp. *fruticosa* существенное влияние оказывает высотный градиент и лесорастительные условия. Интенсивность опушения ножек пестичных сережек *A. crispa* subsp. *fruticosa* не обнаруживает связей с факторами среды или с географическим размещением популяций. Изменчивость этого признака носит случайный характер.

6. Экологическим оптимумом *A. crispa* subsp. *fruticosa* являются районы с холодным приморским климатом (Камчатка, Охотское побережье), где наблюдается увеличение фенотипического разнообразия.

7. Гибридизацию между *A. hirsuta* и *A. japonica* следует отнести к типу «Б» по Э. Майру, когда у «хороших» симпатрических видов появляются более или менее плодовитые гибриды, часть которых скрещивается с одним или с обоими родительскими видами. Гибридизационные процессы *A. hirsuta* и *A. japonica* в южном Приморье в большинстве случаев связаны с разрушением экологических ниш видов.

8. *A. incana* и *A. hirsuta* не имеют барьеров, препятствующих искусственному скрещиванию и формированию жизнеспособного потомства. Полученный и введенный в коллекцию ЦСБС новый декоративный искусственный гибрид *A. incana* x *hirsuta* представляет несомненный интерес для озеленения городов Западной Сибири.

9. Почвенно-климатические условия юга Западной Сибири являются благоприятными для *A. hirsuta*, что дает возможность этому виду формировать в молодом возрасте насаждения высокого класса бонитета.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК

1. Банаев Е. В. Изменчивость количественных признаков листьев и женских сережек *Alnus hirsuta* (*Betulaceae*) // Бот. журн. 1997 а. Т. 82. № 6. С. 86–91.

2. Банаев Е. В. Особенности варьирования некоторых метрических признаков *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. в связи с проблемой биоразнообразия // Сиб. экол. журн. 1997 б. № 1. С. 51–58.

3. Банаев Е. В. Изменчивость опушения вегетативных органов *Alnus hirsuta* (*Betulaceae*) в Сибири и на Дальнем Востоке России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 77–84.

4. Банаев Е. В. Естественная гибридизация ольхи в Приморском крае // Лесоведение. 2002. № 2. С. 49–54.

5. Банаев Е. В. О статусе вида *Alnus tinctoria* (*Betulaceae*) // Бот. журн. 2003 а. Т. 88. № 3. С.115–119.

6. Банаев Е. В. О влиянии климата на морфологическую структуру вида *Alnus hirsuta* (*Betulaceae*) // Экология. 2009 а. №1. С. 22–27.

7. Банаев Е. В., Адельшин Р. В. Структура *Alnus fruticosa* Rupr. s. l. и его взаимо-

отношение с другими таксонами подрода *Alnobetula* (Ehrhart) Peterman // Сиб. экол. журн. 2009 а. № 6. С. 927–939.

8. Банаев Е. В., Банаева Ю. А., Киселева Т. И. Сравнительно-экологическое исследование прорастания семян в различных систематических группах рода *Alnus* Mill. s. l. // Сиб. экол. журн. 2006. № 2. С. 175–179.

9. Банаев Е. В., Киселева Т. И., Новикова Т. И., Черных Е. В. Особенности размножения и сохранения редких декоративных форм ольхи // Сиб. экол. журн. 2005. Т. 12. № 4. С. 607–613.

10. Майстренко Г. Г., Гордиенко Н. Я., Новикова Т. И., Банаев Е. В. Сезонные изменения азотфиксирующей активности и ультраструктуры корневых клубеньков *Alnus hirsuta* (*Betulaceae*) // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15. № 4. С. 531–536.

11. Чиндяева Л. Н., Банаев Е. В., Потемкин О. Н. Анализ арборифлоры урбанизированных районов Сибири // Сиб. экол. журн. 2007. № 3. С. 401–408.

Монографии

12. Банаев Е. В., Шемберг М. А. Ольха в Сибири и на Дальнем Востоке России (изменчивость, таксономия, гибридизация). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. 99 с.

13. Древесные растения для озеленения Новосибирска. В. Т. Бакулин, Е. В. Банаев, Т. Н. Встовская и др. / Под общ. ред. И. Ю. Коропачинского. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2008. 303 с.

Статьи в других журналах

14. Банаев Е. В. Внутривидовая изменчивость опушения листьев и молодых побегов *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. Деп. ВИНИТИ. Новосибирск. 1992. 13.03.92. № 864-В 92. 15 с.

15. Банаев Е. В. Особенности роста и развития *Alnus hirsuta* (*Betulaceae*) за пределами естественного ареала // Растительный мир Азиатской России. 2008. № 2. С. 71–74.

16. Банаев Е. В. Фенотипическая изменчивость *Alnus fruticosa* Rupr. s. l. (*Betulaceae*) в Азиатской России // Растительный мир Азиатской России. 2009. № 1 (3). С. 44–52.

17. Банаев Е. В., Новикова Т. И. Новый декоративный искусственный гибрид *Alnus incana* (L.) Moench. x *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. // Сб. науч. тр. Никитского бот. сада. 2009. Т. 131. С. 55–58.

18. Banaev E. V., Bažant V. Study of natural hybridization between *Alnus incana* (L.) Moench and *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. // J. Forest Sci. 2007. Vol. 53. № 2. P. 66–73.

19. Banaev E. V., Gordienko N. Ya., Maistrenko G. G., Novikova T. I. Ultrastructure of *Alnus hirsuta* root nodule endophyte // J. Jilin Agricul. Univ. 2008. Vol. 30. № 3. P. 268–271.

Материалы конференций

20. Банаев Е. В. Полиморфизм природных популяций ольхи пушистой как источник форм для интродукции // Матер. междунар. конф. «Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы теории и практики». Ч. 2. Краснодар. 1993. С. 458–461.

21. Банаев Е. В. Нетрадиционные растения для озеленения – Ольха // Матер. научно-практич. конф. «Эколого-градостроительная роль зеленых насаждений в формировании городских и сельских поселений Сибири»». Новосибирск. 2002. С. 188–192.

22. Банаев Е. В. Особенности прорастания семян видов рода *Alnus* s. l. // Матер. XI

съезда РБО «Ботанические исследования в Азиатской России». Т. 3. Барнаул: «АзБука», 2003. С. 185–186.

23. Банаев Е. В. О связи морфологических параметров листьев ольхи волосистой и климатических факторов // Матер. конф. «Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира Азиатской России: настоящее и будущее». Новосибирск. 2006. С. 38–40.

24. Банаев Е. В., Адельшин Р. В. Филогенетический анализ видов секции *Proskeimostemon* Czerep. рода *Alnus* Mill. с использованием межгенного спейсера ITS1 рибосомальной ДНК // Матер. междунар. конф. «Проблемы современной дендрологии». М., 2009 б. С. 539–542.

25. Банаев Е. В., Киселева Т. И. Ход роста ольхи волосистой в условиях лесостепной зоны Западной Сибири // Матер. XI съезда РБО «Ботанические исследования в Азиатской России». Т. 2. Барнаул: «АзБука», 2003. С. 185–186.

26. Banaev E. V. Some peculiarities of species propagation of the genus *Alnus* Mill. // Proceed. 9-th Int. Conf. of Horticulture. Lednice, Czech Rep. 2001. Vol. 3. P. 487–491.

27. Banaev E. V. Experiment of artificial hybridization between *Alnus incana* (L.) Moench. and *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. // Proceed. Inter. Conf. «Ecology and Diversity of Forest Ecosystems in the Asiatic Part of Russia». Kostelec nad Cernymi lesy, Czech Rep. 2008. P. 177–179.

28. Banaev E. V., Novikova T. I., Chernykh E. V. Propagation of ornamental *Alnus* hybrids // Proceed. Conf. «Ecology and diversity of forest ecosystems in the Asiatic part of Russia». Kostelec nad Cernymi lesy, Czech Rep. 2009. P. 8–9.