

УДК 582.675.1(571.1)

**Естественные гибриды *Trollius asiaticus* × *T. altaicus*:  
признаки и распространение**

**Natural hybrids of *Trollius asiaticus* × *T. altaicus*:  
the characteristics and distribution**

Буглова Л. В.

Buglova L. V.

ФГБУН «Центральный сибирский ботанический сад СО РАН», Новосибирск, Россия. E-mail: astro11@rambler.ru

FSIS «Central Siberian botanical garden SB RAS», Novosibirsk, Russia

**Реферат.** Изучено распределение диагностических признаков *Trollius asiaticus* и *T. altaicus* на территории Горного Алтая и в районах произрастания негибридных *T. asiaticus*. Выявлены высотные зоны распространения межвидовых гибридов. Отмечено широкое распространение популяций, устойчиво сформированных за счет естественных возвратных скрещиваний.

**Summary.** The distribution of the diagnostic features of *Trollius asiaticus* and *T. altaicus* in the territory of the Altai Mountains and the regions with *T. asiaticus* non-hybrid occurrence has been studied. High-altitude distribution of interspecies hybrids was revealed. There is a wide distribution of populations that are stably formed due to natural recurrent crosses.

На российской территории Алтайской горной страны произрастают 3 вида *Trollius* (купальница) семейства Ranunculaceae. Два из них – *T. asiaticus* и *T. altaicus* – проявляют интрогрессию в местах пересечения ареалов (Шипчинский, 1924; Шипчинский, 1937; Сипливинский, 1972; Doroszevska, 1974; Зиман, 1985). *T. lilacinus* (*Hegemone lilacina* (Bunge) Bunge) не проявляет интрогрессии с другими видами и в данной работе не рассматривается. Выделенная В. В. Ревердатто (1943) разновидность *T. asiaticus* var. *orientalis* Reverd. не получила поддержки при дальнейших обработках рода (Сипливинский, 1972; Фризен, 1993 и др.).

Для интродукционной работы крайне ценной является информация о наследственно-генетическом состоянии популяций, из которых привлекается материал для изучения *ex situ*. Так, например, интродукция растений и их дальнейшее использование в качестве лекарственного сырья требуют видовой чистоты и отсутствия расщепления признаков, а в качестве декоративных растений, наоборот, работа с природными гибридами с выявлением декоративно ценных форм более перспективна.

Одной из основных задач нашей работы при изучении родового комплекса *Trollius*, включающего большое число декоративно ценных представителей, является изучение интрогрессии и ее морфологических проявлений. Удобными модельными объектами для изучения естественной гибридизации купальниц может служить пара *T. asiaticus* / *T. altaicus* на территории Республики Алтай, благодаря обилию разновысотных перевалов на большей части территории, а также относительно хорошей сети дорог в горных районах. Это позволяет оценить изменчивость и выявить критерии при гибридизации видов, поскольку в гербарных сборах отдельные признаки плавно переходят один в другой, хотя различия между исследуемыми видами достаточно четкие.

Исследования, которые характеризовали бы гибридизацию и распределение признаков, крайне редки. Не раскрыты они и исследователями рода *Trollius*. Следует выделить работу А. Дорошевской, которая занималась не только работой с гербарным материалом, но также проводила скрещивания и наблюдала расщепление признаков у гибридов в условиях культуры (Doroszevska, 1965).

В данной статье представлены результаты 11-летних исследований материала, собранного автором в экспедициях 2006–2017 гг., часть образцов собрана коллегами из ЦСБС, проводили наблюдения за растениями на коллекционном участке и просмотр гербарных образцов (LE, NS, TK). Экспедиционные сборы выполнены не только в Горном Алтае, но и в сопредельных районах – Республика Тыва, Алтайский край, всего в 61 точке сбора материала. Учет признаков в Новосибирской и Томской областях был выполнен для получения информации по гарантированно негибридным экземплярам *T. asiaticus*.

Диагностические признаки, по которым различаются виды *T. asiaticus* и *T. altaicus*, следующие: ширина лепестков в верхней части, длина лепестков относительно длины тычинок и чашелистиков, окраска и форма стилодиев (Шипчинский, 1924; Крылов, 1931; Фризен, 1993; Doroszevska, 1974; Li, Tamura, 2001). Нами проведен учет следующих показателей: окраска стилодиев, относительная длина лепестков, дополнительный признак – соотношение количества лепестков и чашелистиков (Буглова, 2017).

Поскольку диагностическая значимость количественного признака «длина лепестков» при флористических обработках описывается качественно – относительно длины тычинок или чашелистиков, предлагаем, для удобства статистической обработки, использовать ранговые значения:

- 1) лепестки короче тычинок;
- 2) лепестки длиннее тычинок, но не более, чем на длину пыльника (длина пыльника у изучаемых видов 3–3,5 мм);
- 3) лепестки длиннее тычинок более чем на длину пыльника, но короче чашелистиков более чем на 5 мм;
- 4) лепестки короче чашелистиков, но не более чем на 5 мм;
- 5) лепестки равны чашелистикам.

Значения качественного признака «окраска стилодия» оценивали по трехбалльной шкале:

- 1) светлоокрашенный (желто-зеленый);
- 2) промежуточной окраски (бледно-фиолетовый цвет по всему стилодию или ярко-фиолетово окрашен только его кончик);
- 3) темноокрашенный (темно-фиолетовая окраска всего стилодия);

При статистической обработке результатов данный признак учитывали в баллах.

В пределах Горного Алтая выявлена высотная полоса, где все диагностические признаки варьируют настолько, что перекрывают свои диагностические показатели, а также имеют промежуточные значения. Признаки встречаются у особей в разных комбинациях. Мы считаем такие ценопопуляции явно гибридными. Здесь могут произрастать растения с темноокрашенными столбиками, светлоокрашенными и промежуточной окраски (балл 2), а также с варьирующей длиной лепестков 3–4 ранга с длиной лепестков слишком короткой для *T. asiaticus*, но длиннее тычинок более чем на длину пыльника (превышение показателя *T. altaicus*). Явно гибридные ценопопуляции обнаружены во всех изученных районах, однако протяженность и частота их распространения сильно различаются. В зависимости от района высотное расположение явно гибридной полосы можно обнаружить от 900 (Алтайский край) до 1750 м над ур. м. (Онгудайский район). Наиболее широкие полосы гибридных популяций, состоящих из растений с варьирующими значениями диагностических признаков, характерны для Онгудайского, Усть-Канского, Улаганского р-нов и гораздо уже (местами до полного исчезновения) по горам Усть-Коксинского и Кош-Агачского р-нов. Это объясняется особенностями микро и макрорельефа, а также хозяйственной деятельностью человека. Например, в Кош-Агачском р-не высоты, где обычно произрастает *T. asiaticus*, слишком жаркие и сухие, в результате чего распространение вида крайне ограничено, и, соответственно, отсутствуют условия для гибридизации. Вырубка лесов и распашка земель в низкогорьях сокращает площади, занятые данным видом, что приводит к увеличению доли признаков *T. altaicus* у растений, произрастающих на высотах до 1300 м (в Усть-Канском р-не).

Мы обнаружили довольно бессистемное, на первый взгляд, колебание численности количества лепестков и чашелистиков по годам в явно гибридных ценопопуляциях. Поэтому было выполнено изучение распределения признаков в пределах одного вегетационного сезона на Семинском перевале. Срок цветения одного цветка *T. altaicus* и *T. asiaticus* составляет 5–6 дней. Поэтому учет проводился 3 раза на одной пробной площадке Семинского перевала в среднетравном кедровом редколесье: 6 июня,

13 июня, 20 июня 2017 г. (табл.). Координаты – E51.04748, N85.61245; h = 1740 м над ур. м. по *google/maps*. Размер площадки – около 50 м<sup>2</sup>.

Таблица

Распределение признаков длины лепестков, окраски столбиков, количества лепестков и чашелистиков *Trollius* на Семинском перевале

Дата	Распределение окраски столбиков по баллам, %			Длина лепестков, ранг	Количество чашелистиков (S), шт.			Количество лепестков (P), шт.			S/P
	1	2	3		Среднее	Мин.	Макс.	Среднее	Мин.	Макс.	
6.06	70	15	15	3–4	15,91 ± 0,46	11	20	21,45 ± 0,77	14	30	0,74
13.06	50	35	15	2–4	17,86 ± 1,28	13	23	15,74 ± 1,34	10	20	1,14
20.06	2	3	95	2–3	20,07 ± 0,53	16	24	9,40 ± 0,95	5	18	2,05

Выше полосы явно гибридных экземпляров в первую очередь стабилизируется признак окраски стилодиев, который у всех растений приобретает 3-й балл окраски (темноокрашенные). Происходит и стабилизация длины лепестков, равная 3-му рангу. Ценопопуляции с растениями, у которых темноокрашенные стилодии и лепестки более длинные, чем положено для *T. altaicus* (Шипчинский, 1924), могут подниматься довольно высоко в горы и занимать большие площади. Так, например, растения с признаками, характерными для *T. altaicus* (Шипчинский, 1924), встречаются выше 2400 м на Курайском хр., выше 2100 м на Теректинском хр., выше 1550 м на Катунском хр. и на г. Красной. Ниже полосы явно гибридных растений с варьирующими диагностическими признаками располагаются описанные выше растения с лепестками длиннее тычинок и темноокрашенными стилодиями. Такой морфотип A. Doroszevska (1965) и за ней большинство зарубежных исследователей относят к *T. altaicus*. В отечественной науке нет единого мнения. При просмотре гербарных образцов мы наблюдали определение подобных сборов и как *T. altaicus*, и как гибриды *T. asiaticus* × *T. altaicus*. В данной работе не ставилась задача определения таких растений, но мы считаем, что генетически они являются возвратно-гибридными экземплярами *T. asiaticus* × *T. altaicus* × *T. altaicus*.

ISSR-маркированием с использованием 4-х праймеров подтверждена генетическая близость растений, с лепестками длиннее тычинок и темными стилодиями, с обоими видами (Буглова, Нуждина, 2018). Годовые колебания значений признаков в ценопопуляциях растений с такими признаками не превышают их диагностических значений. От *T. altaicus* они наследуют темную окраску стилодиев, от *T. asiaticus* – короткую длину стилодиев, а длина лепестков является промежуточной, хотя и ближе к *T. altaicus*. Посадочный материал из подобных ценопопуляций обладает большей живучестью по сравнению со сборами не гибридных *T. altaicus*, растения приживаются и плодоносят на коллекционном участке.

Ниже полосы явно гибридных ценопопуляций произрастают растения со светлыми стилодиями – первым стабилизируется к показателям *T. asiaticus* признак окраски. Картина пространственного распределения признаков здесь мозаичная, мы предполагаем наличие двух процессов: возвратные скрещивания расположенных выше явно гибридных популяций с *T. asiaticus* и собственные формообразовательные процессы. Общим признаком являются только светлая окраска стилодия и лепестки 3–4 ранга. Часть популяций с узкими лепестками совпадает по морфотипу с *T. asiaticus* var. *orientalis* Reverd., часть имеют смесь признаков с чистой *T. asiaticus*. Признаки морфотипа *T. asiaticus* var. *orientalis* распространены до Сузунского р-на Новосибирской области. Более Ценопопуляции, произрастающие севернее, исследованные по широту г. Томска включительно, имеют весь комплекс признаков *T. asiaticus*.

Таким образом, высотная полоса растений с варьированием диагностических признаков и смешанного распределения признаков разных видов зарегистрирована практически во всех районах исследования, где встречается *T. altaicus*. Однако ее ширина весьма различна, местами до полного исчезновения.

**Благодарности.** Выражаю глубокую признательность коллегам, которые помогали собирать материал для исследования: И. А. Горбуновой, Е. В. Жмудь, Д. А. Саковичу, И. В. Хан, а также А. С. Шеболтасовой за помощь в статистической обработке, О. С. Жировой – за ценные консультации по ходу обработки результатов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Буглова Л. В.** Новые морфологические критерии для дифференциации видов *Trollius altaicus/T. asiaticus* // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: материалы VI междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию проф. А. В. Положий. – Томск: Изд. дом ТГУ, 2017. – С. 148–149.
- Буглова Л. В., Нурждина Н. С.** Оценка ISSR анализа для изучения биологического разнообразия представителей рода *Trollius* (Ranunculaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2018. – № 2 (в печати).
- Зиман С. Н.** Морфология и филогения семейства лютиковых. – Киев: Наукова думка, 1985. – 248 с.
- Крылов П.** *Trollius* L. Флора Западной Сибири. – Томск, 1931. – Т. 5. – С. 1120–1124.
- Реввердатто В. В.** Заметки о *Trollius* L. из Красноярского края // Сист. зам. по материалам Гербария им. П. Н. Крылова ТГУ, 1943. – № 1. – С. 1–2.
- Сипливинский В. Н.** Род *Trollius* L. на севере и востоке Азии // Новости систематики высших растений. – Л., 1972. – Вып. 9 – С. 163–182.
- Фризен Н. В.** *Trollius* L. – жарок, или купальница // Флора Сибири. Т. 6. – Новосибирск, 1993. – С. 103–108.
- Шипчинский Н. В.** О географическом распространении видов рода *Trollius* и о генетической их связи // Изв. ГБС РСФСР, 1924. – Т. 23. – С. 55–74.
- Шипчинский Н. В.** Купальница – *Trollius* L. // Флора СССР. Т. 7. – М.–Л.: Изв. Ак. Наук СССР, 1937. – С. 42–53.
- Doroszewska A.** Observations on the *Trollinus chinensis* × *T. europaeus* // Acta Soc. Bot. Poloniae, 1965. – Vol. 34, № 3. – P. 451–569.
- Doroszewska A.** The genus *Trollius* L. A taxonomical study // Monogr. bot., 1974. – Vol. 41. – P. 1–184.
- Li L. Q., Tamura M.** *Trollius* L. // Flora of China. – Beijing, 2001. – Vol. 6. – P. 137–142.