

РОЛЬ РЕЧНЫХ БАССЕЙНОВ И ВЕТРА В РАССЕЛЕНИИ И
ЭВОЛЮЦИИ ЛИСТВЕННИЦ, КЕДРА СИБИРСКОГО И ДРУГИХ
ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

Сибирский технологический институт

Одним из наиболее плодотворных методов синтеза новейших достижений систематики, популяционной генетики, географии растений, истории земли и целого ряда прикладных наук о лесе, касающихся эволюции древесных пород, является анализ становления видов в порайонном разрезе, предложенный М.Г. Поповым [10]. В настоящее время не вызывает сомнений, что современные границы ареалов главных лесообразователей СССР и их внутривидовых таксонов сложились в результате адаптивной радиации при расселении в течение голоцена из ледниковых убежищ, приуроченных к горным районам Восточной Европы, Юга

Сибири и Дальнего Востока. Очень короткий в историческом масштабе период расселения, на протяжении которого сменилось всего лишь несколько десятков поколений деревьев, позволяет рассматривать современные виды и внутривидовые подразделения как итог территориального распределения ранее сформировавшегося в рефугиумах генетического потенциала. Ключевое значение в детализации этой общей схемы приобретает познание путей и способов расселения видов, распределения их генетического фонда внутри ареалов генными потоками. По литературным сведениям и нашим наблюдениям, не редки случаи распространения семян лиственниц, сосен, елей и многих других видов, относящихся к анемо- и зоохорным породам, водными потоками, льдинами и плавником [5, 6, 9, 12, 13 и др.]. Ряд пород считается одинаково признанными анемохорами и гидрохорами (чозенция, некоторые виды тополей, ив, ольхи). Гидрохорности лесных древесных пород благоприятствует множество факторов: широкое развитие речной сети, обильные осадки в горных районах и высокий подъем паводков в равнинной части, низкий удельный вес плодов и семян, способность зародышей длительное время сохранять жизнеспособность в проточной воде, резкие колебания уровня ручьев и рек в теплый период, устойчивость большинства пород к кратковременному заливанию водой в поймах и др. Только расселением елей водными потоками можно объяснить установленное Л.Ф.Правдиным [II] преобладание форм с признаками ели европейской в бассейнах рек, текущих на восток, а ели восточной - в бассейнах рек с западным направлением течения. Учет распространения семян древесных пород водными потоками наряду с ветром вносит значительную определенность в изучение путей расселения видов и ориентации генных потоков внутри ареала, благодаря постоянству направленности течения рек и концентрации генофонда в долинах наи-

более крупных водных артерий.

Не менее существенным является и другой аспект роли речных бассейнов как путей расселения и проводников генных потоков видов древесных пород — экологический. Вследствие вертикальной поясности климатических условий придолинные и приводораздельные пространства бассейнов крупных рек принимают разное участие в процессе расселения видов. В холодные периоды крупные водоразделы являются преградами, а долины — путями расселения. В ксеротермические периоды путями расселения лесных древесных пород и проводниками генных потоков в ареалах становятся приводораздельные пространства, а долины рек занимают степи и лесостепи. Однако в целом бассейны крупных рек сохраняют роль более или менее изолированных путей расселения и проводников генных потоков видов, практически, при любых колебаниях климата, если только последние не вызывают полного исчезновения вида на каком-либо поперечном профиле бассейна. Специфика экологических требований разных древесных пород регламентирует своеобразную очередность в использовании отдельными видами геоморфологических элементов речных бассейнов как путей расселения. Это приводит к фитоценотической изоляции бассейнов рек наряду с экологической, вследствие вертикальной поясности и разницы в прогревании и увлажнении макросклонов противоположных экспозиций.

Итак, принимая в качестве путей расселения древесных пород бассейны рек, а в качестве носителей потока генов водотоки, ветер и — в основном для кедра — фауна, проиллюстрируем на примерах перспективность применения комплексной оценки пространственной ориентации перечисленных факторов при решении ряда задач, связанных с эволюцией лиственниц и кедра сибирского в конце четвертичного периода.

В частности, предлагаемый подход вносит дополнительную ясность в спорный вопрос о месте границы между западной и восточной расами лиственницы даурской, которые Е.Г.Бобров [2] восстановил в ранге самостоятельных видов (лиственница Гмелина, или даурская, и лиственница Каяндера). Сужение лесной зоны в период максимального оледенения способствовало изоляции лиственничных массивов, сохранившихся в Алтайско-Саянской горной стране, Прибайкалье, Забайкалье [7], в бассейне Амура и севернее Станового хребта [14]. В это время, по Е.Г.Боброву [2], окончательно сложилась как вид лиственница Каяндера. Обособление ее произошло вероятнее всего в северо-восточных районах очерченной зоны под действием наиболее сурового и континентального климата. На приуроченность центра формирования и расселения лиственницы Каяндера к правобережной части бассейна Алдана указывает наибольшая производительность ее современных лесов. Изоляция данного района с юга и юго-востока обеспечивалась ледниками хребтов Станового и Джуг-Джур, а на западе - лесостепями Центральной Якутии. Господство на северо-востоке Азии в летнее время переноса нижних слоев атмосферы на север и северо-запад [1] предопределило два магистральных пути расселения лиственницы Каяндера, семена которой высыпаются в конце августа - начале сентября [8]: по бассейну Алдана и долине Лены, а также в обход Верхоянья и хребта Черского в бассейнах Колымы, Индигирки и Яны. Скорость расселения повышалась благодаря попутному направлению течения рек.

Препятствием к распространению лиственницы Каяндера по левобережью Лены явилось круглогодовое преобладание ветров западной четверти и течения рек с запада на восток. Те же факторы служили причиной исключительно быстрого послеледникового освоения левобережной части бассейна Лены лиственницей сибирской [3] из Прибайкалья.

В это время лиственница даурская (Гмелина) все еще была изолирована в Забайкалье холодными ландшафтами Станового и Олекмо-Чарского нагорий. Лишь с дальнейшим потеплением климата, медленно преодолевая господствующие северные ветра, она освоила правобережье Средней Лены. Ускорению этого процесса способствовало направление течения Олекмы, Витима и других более мелких рек с юга на север.

Переход лиственницы даурской на левый берег Лены и проникновение ее в бассейны Подкаменной и Нижней Тунгуски ознаменовалось катастрофически быстрым исчезновением лиственницы сибирской почти на всем протяжении между Енисеем и Леной. Причиной регрессии послужили опять-таки ветровые и водные потоки тех же направлений, что ранее способствовали экспансии лиственницы сибирской на восток, но уже несущие семена вида-конкурента, происходящего из более континентальных районов.

Исходя из ранее изложенного, более или менее четкая граница между лиственницей даурской и Каяндера должна иметь место лишь по левому берегу нижней Лены, благодаря постоянству гидрохорного потока генов с правобережья бассейна, занятого последней. Это подтверждается нашими сборами в низовьях Вилюя и распространением тополево-чозениевых лесов, практически, лишь по правобережью Лены [14]. Та же граница в Центральной Якутии и южнее вряд ли может быть строгой из-за различной направленности гидрохорных, анемохорных и анемофильных генных потоков, что находит отражение в противоречивости выводов Н.В.Дылиса [4] и Е.Г.Боброва [2] по вопросу о месте данной границы. Не исключено, что спорный регион может оказаться зоной интрогрессивной гибридизации указанных лиственниц.

На примере кедра сибирского покажем эффективность учета роли речных бассейнов и ветра в познании становления генети-

ческой структуры ареала отдельного вида. Расселение кедровых водотоками и кедровкой по бассейнам Оби, Енисея, Лены, к верховьям которых были приурочены ледниковые убежища, повлекло за собой формирование в его ареале нескольких генетических ветвей. Обособлению их способствовал целый ряд причин.

1. Специфика генетического потенциала популяций, сложившаяся в изолированных рефугиумах.

2. Разная степень полноты проникновения генетического богатства из центров, послеледникового расселения в соответствующие ветви ареала. В бассейне Оби, например, она снижена ранней изоляцией Алтая степями, а в Зауралье к тому же — противоположным расселению кедровки направлением ветров и течения рек.

3. Повышение скорости расселения и концентрации генофонда в долинах наиболее крупных водотоков речных бассейнов.

4. Своеобразие климата заселяемых пространств.

5. Изолирующая роль водоразделов.

С образованием сплошного ареала четкость границ отдельных ветвей была утрачена, но специфика их генофонда не исчезла, а лишь получила дальнейшее развитие в результате расширения действия, главным образом, анемофильного потока генов. В итоге наибольшее богатство генофонда в ареале кедровки, помимо районов близ ледниковых убежищ, сконцентрировано течением рек, ветром и кочевками кедровки (перпендикулярно изофенам созревания урожая) на территории центральной части Средней Сибири. Наследственный потенциал кедровников Забайкалья, Иртышского бассейна, Предуралья и Зауралья гораздо беднее вследствие индифферентной или отрицательной направленности большинства видов генных потоков в системе: центр расселения — локальная популяция. Данные построения подтверждаются результатами на-

шего опыта по испытанию в Красноярске и Северо-Енисейске коллекции привоев кедров сибирского (свыше 50 образцов, собранных между 5I-6I⁰ с.ш. и 59-II0⁰ в.д.). Наименьшая реакция сохранности и роста на изменение условий среды свойственна кедров из правобережья среднего Енисея, наибольшая - кедров из Иртышского бассейна и Забайкалья.

Проведенный анализ дает основание утверждать, что дальнейшее изучение речных бассейнов, ветра и других носителей генных потоков углубит понимание эволюции видов древесных пород в географическом плане, будет способствовать конкретизации вопросов охраны и реконструкции их генетического потенциала.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алисов Б.П. Климатические области и районы СССР. М., Огиз. Географгиз, 1947, 209 с.
2. Бобров В.Г. История и систематика лиственниц. Л., "Наука", 1972, 95 с.
3. Дылис Н.В. Сибирская лиственница. Вып. 2/X/, М., Изд-во МОИП, 1947, 136 с.
4. Дылис Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М., Изд-во АН СССР, 1961, 208 с.
5. Завадский К.М. Вид и видообразование. Л., "Наука", 1968.
6. Медведева Н.С. Об изучении и охране сосны на Крайнем Севере, ее распространении в Якутии. - В сб.: Охрана природы Якутии. Материалы У республиканского совещания по охране природы Якутии. Иркутск, Восточно-Сиб. кн. изд-во, 1971, с. 76-81.

7. Напокин В.Д. История лесной растительности Красноярского края в антропогене. — В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. (Труды конференции), Красноярск, 1963, с.281-291.

8. Поздняков Л.К. Даурская лиственница. М., "Наука", Ин-т леса и древесины. 1975, 309 с.

9. Поляков В.Я. Типы тополиных лесов в бассейне р.Улуд-Хема (по материалам экспедиции 1948 г.)— В кн.: Леса Тувинской автономной области. Сб.трудов, XXII, Красноярск, СТИ, 1959, с.69-79.

10. Попов М.Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений. — В сб.:Проблемы ботаники, вып. I, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

11. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская. М., "Наука", 1975, 176 с.

12. Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., Гослестехиздат, 1938, 574 с.

13. Толмачев А.И. Введение в географию растений. Изд-во Ленинградского университета, 1974, 243 с.

14. Щербаков И.П. Лесной покров Северо-Востока СССР. Новосибирск, "Наука", 1975, 343 с.