

Г.В. ВАСИЛЬЕВА, С.Н. ГОРОШКЕВИЧ

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
634055, Томск, пр. Академический, 10/3, galina_biology@mail.ru, pearldiver@yandex.ru

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ И ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГИБРИДОВ КЕДРА СИБИРСКОГО И КЕДРОВОГО СТЛАНИКА

Приведены результаты многолетних экспедиционных исследований, которые были направлены на изучение встречаемости естественных гибридов кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедрового стланика (*P. pumila* (Pall.) Regel). Выявлено, что ареалы данных видов самые обширные среди пятихвойных сосен и расположены они главным образом в северной Азии. Восточная часть ареала кедров сибирского и западная часть ареала кедрового стланика перекрываются. Установлено, что везде, где оба вида произрастают совместно, и условия для их переопыления благоприятны, формируются гибриды первого поколения. Показано, что в фитоценозах, характерных для кедров сибирского, гибриды не выдерживают конкуренции с прямостоящими деревьями и часто повреждаются от навала снега. В фитоценозах, типичных для кедрового стланика, гибриды имеют хороший рост, но повреждаются из-за морозного выветривания. Выявлено, что наиболее благоприятные места произрастания гибридов — это открытые солнечные участки, где деревья формируют сбалансированную симметричную крону и обильно плодоносят, однако таких мест мало. Показано, что гибридная зона характеризуется мозаичной структурой и в северо-восточной и юго-западной части переходит в интродукцию. В северо-восточной части гибридной зоны, которая совпадает с северо-восточной границей ареала кедров сибирского, гибридизация привела к замещению его скрытыми гибридами с морфологией данного вида и митохондриальной ДНК кедрового стланика, которые, очевидно, более адаптированы к местным условиям. Кроме того, установлено, что гибриды при выращивании на юге Томской области устойчивы к местному климату и вредителям в той же степени, что и родительские виды, а их необычная структура кроны, промежуточная относительно видов, позволяет рассматривать гибриды как дополнительный источник материала для использования в селекционной работе.

Ключевые слова: виды-эдификаторы, естественная гибридизация, интродукция, Восточная Сибирь, гибридные зоны, внутривидовое разнообразие.

G.V. VASILIEVA, S.N. GOROSHKOVICH

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems,
Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, 634055, Tomsk, pr. Akademicheskii, 10/3, Russia,
galina_biology@mail.ru, pearldiver@yandex.ru

INFLUENCE OF CLIMATIC AND GEOGRAPHICAL FACTORS ON THE OCCURRENCE OF HYBRIDS BETWEEN SIBERIAN STONE PINE AND SIBERIAN DWARF PINE

This paper presents the results of long-term expeditions which were aimed to study the occurrence of natural hybrids between Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) and Siberian dwarf pine (*P. pumila* (Pall.) Regel). It was found that the ranges of these species are the most extensive among the five-needle pines, and they are located mainly in northern Asia. The eastern part of the Siberian stone pine range and the western part of the Siberian dwarf pine range overlap. Where both species grow together and the conditions for their cross-pollination are favorable, hybrids F1 are formed. It is shown that hybrids do not withstand competition with upright trees in phytocenoses typical for Siberian stone pine and are often damaged by snow piling. In phytocenoses typical for Siberian dwarf pine, hybrids show good growth, but are damaged due to frost weathering. It was found that the most favorable locations for hybrids are open sunlit areas where they form a balanced symmetrical crown and have abundant cone-bearing, but such locations are scarce. It is shown that the hybrid zone is characterized by mosaic structure, and in the northeastern and southwestern parts hybridization transforms into introgression. In the northeastern part of the hybrid zone, which coincides with the northeastern border of the Siberian stone pine range, hybridization has led to the replacement of Siberian stone pine by cryptic hybrids with the morphology of this species and mitochondrial DNA of Siberian dwarf pine, which are obviously more adapted to local conditions. In addition, it was found that hybrids growing in the south of Tomsk oblast are resistant to local climate and pests to the same extent as are parental species, and their unusual crown form, intermediate relative to the species, allows us to consider hybrids as an additional source of plant material for use in breeding work.

Keywords: edifier species, natural hybridization, introgression, Eastern Siberia, hybrid zones, intraspecific diversity.

ВВЕДЕНИЕ

Сосны (*Pinus*) — самая большая группа растений среди голосеменных, в частности хвойных. Род насчитывает около 110 видов, из которых только два десятка — это пятихвойные сосны (подрод *Strobus* секция *Quinquefoliae*). Именно к ним относятся сибирские виды: кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel). Ареал кедра сибирского тянется в долготном направлении от северо-востока европейской части России до р. Алдан в Восточной Сибири, не доходя до его притока Тимптона. Южная граница доходит до северной части Монголии, где находится наиболее южная точка в истоках р. Орхона. Далее в западном направлении граница вида идет по южной части Западно-Сибирской низменности на Уральские горы, пересекает их в средней части, доходит до среднего течения Северной Двины, где находится западная граница ареала. На такой большой территории разнообразие природно-климатических условий очень велико, что способствует развитию соответствующих адаптаций у вида. Ареал кедрового стланика охватывает территории с еще более разнообразными природными условиями. Он простирается от 69 до 35° с. ш., т. е. от северной границы леса в Якутии до южной части Хэнтэй-Чикойского нагорья в Монголии и средней части японского острова Хонсю. Западная граница ареала тянется от Байкала в северо-восточном направлении, потом по правому берегу Лены до р. Булуна, переходит на левобережье Лены, заходит немного на запад в устье Вилюя. Таким образом, протяженные ареалы данных видов пересекаются в Восточной Сибири, охватывая Прибайкалье, Забайкалье и юго-западную часть Якутии. Ареалы обоих видов заходят в Монголию, однако пока не известно, встречаются ли там гибриды, так как экспедиции в данный регион для их поиска еще не проводились.

Исследование гибридных зон представляет собой важный момент для понимания взаимодействия двух противоположных процессов в эволюции видов. С одной стороны, это дивергенция видов, с другой — межвидовой поток генов. Влияние гибридизации на видовые границы исследовалось на примере некоторых древесных растений, в том числе у сосен из подрода *Pinus* [1, 2]. Пятихвойные сосны остаются пока не изученными в этом отношении. Кедр сибирский и кедровый стланик как виды-эдификаторы имеют большое природное значение, прежде всего, выполняют средообразующую функцию. Поэтому исследование генетического взаимодействия между ними особенно актуально. Мы предполагаем, что у пятихвойных сосен, в частности у кедра сибирского и кедрового стланика, условия среды оказывают существенное воздействие на процесс гибридизации. Следовательно, она может оказать сильное влияние на внутривидовое разнообразие родительских видов. Генетическое взаимодействие данной пары сосен представляет большой интерес, поскольку виды отличаются контрастными жизненными формами, экологическими нишами и климатическими адаптациями.

Естественная гибридизация кедра сибирского с кедровым стлаником как широко распространенное явление была открыта недавно [3]. С тех пор она основательно изучена в разных частях гибридной зоны: на Хамар-Дабане [4, 5], в Северном Прибайкалье [6], на Хэнтэй-Чикойском [7], Становом [8] и Алданском нагорьях [9].

В настоящей публикации проведено обобщение всех предшествующих исследований, а также приведены многие новые наблюдения. Цель данной работы — показать, какие климатические и географические факторы влияют на распространение гибридов кедра сибирского и кедрового стланика.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Основой для данного исследования послужили многочисленные экспедиции, проводившиеся с 1996 г. [10]. Экспедиционными работами были охвачены Байкальская котловина и окаймляющие ее хребты (Хамар-Дабан, Баргузинский, Байкальский, Верхнеангарский), Становое, Алданское и Хэнтэй-Чикойское нагорья, которые позволили покрыть почти всю гибридную зону.

Идентификацию видов и гибридов проводили по двум основным признакам: форме роста и цвету созревающих шишек. Кедр сибирский всегда имеет прямой, обычно единственный, вертикальный ствол. Кедровый стланик и гибриды имеют несколько стволов, они в той или иной мере искривлены. У созревающих шишек кедрового стланика всегда в окраске присутствует зеленый оттенок, у кедра сибирского и гибридов шишки чисто фиолетовые, без зеленого оттенка. Таким образом, по одному из упомянутых признаков гибриды похожи на кедр, по другому — на стланик, поэтому их идентификация обычно не вызывает затруднений.

Во время экспедиционных работ проводились маршрутные наблюдения, отмечались встречаемость гибридов и их отличительные морфологические особенности, был собран растительный материал для

дальнейших исследований. С ветвей нарезали черенки для вегетативного размножения, шишки использовали для анализа семенной продуктивности видов и гибридов, хвою — для анатомических и молекулярно-генетических исследований.

Самые первые прививки гибридов были сделаны в 1997 г. на научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (юг Томской области). Кроме того, на стационаре выращивается многочисленное семенное потомство видов и гибридов, проводятся наблюдения за их ростом и развитием. Детальное описание объектов и методов исследования приведено в наших предшествующих работах [3, 8, 10, 11].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В байкальской растительности межвидовой генетический обмен — широко распространенное явление, поэтому иногда говорят о гибридизации не только отдельных видов, но и целых растительных формаций [12]. Каковы эволюционные последствия межвидовой гибридизации? Потенциально они очень велики и разнообразны. Межвидовая гибридизация создает новые генетические комбинации, поэтому представляет собой источник эволюционных новшеств [13], способствует адаптивной радиации [14] и может привести к образованию нового вида [15]. Однако у хвойных гибридизация чаще всего приводит к интрогрессии [16].

Гибриды кедр и стланика встречаются по всей области перекрывания ареалов, но в разном количестве и с разной частотой. Гибридная зона кедр сибирского и кедрового стланика по своей природе мозаична. Есть основания разделить ее на три части: крайний запад, крайний восток и массивная средняя часть. Начнем с последней. Она, в свою очередь, тоже делится на три части.

В южном Забайкалье (Хамар-Дабан, кроме крайнего запада, и Хэнтэй-Чикойское нагорье) кедр часто выходит на верхнюю границу леса, часто контактирует со стлаником, поэтому гибридов здесь много. В количестве до 3 шт./га они встречаются строго в субальпийском поясе, где живут вместе и при этом фертильны два родительских вида.

В северном Забайкалье (Становое нагорье), по направлению с запада на восток доля кедр сибирского в составе насаждений сильно сокращается, на верхнюю границу леса он выходит все реже, пояс лиственничных лесов все больше отдаляет его от субальпийских зарослей кедрового стланика. Однако последний как подрост в лиственничных лесах спускается все ниже, поэтому в непосредственной близости друг от друга два вида кедровых сосен встречаются нередко. Несмотря на это, гибридов здесь мало — не более 1 шт. на 10 га.

Центральный фрагмент гибридной зоны охватывает северное Прибайкалье: Баргузинский, Байкальский и Верхнеангарский хребты. Здесь кедр сибирский нечасто выходит на верхнюю границу леса. На западных макросклонах его отделяет от стланиковых зарослей широкая полоса пихтовых, на восточных — лиственничных лесов. Но даже и в тех местах, где в субальпийском поясе оба вида живут вместе, гибридов мало — не более 2 шт. на 10 га.

Особое место здесь занимает побережье Байкала, где развит так называемый ложноподгольцовый пояс, состоящий из прибрежных зарослей кедрового стланика. Они, как правило, тесно примыкают к кедровым и кедрово-лиственничным лесам. Если ложноподгольцового пояса нет, то кедровый стланик все равно присутствует и фертилен как подлесок в негустых прибрежных лесах. Гибридов в этих интразональных экосистемах много — 5 и более особей на 1 га. Их одинаково большое количество в самых разнообразных экотопах: от болот до пляжей с незакрепленными песками [3]. Возникает вопрос, в чем причина этого феномена. Не исключено, что именно в данных условиях складываются оптимальные условия для переопыления родительских видов, так как сильнее совпадают сроки вылета пыльцы и рецептивности шишек. Возможно также, что в необычных условиях, специальной адаптации к которым у родительских видов нет, имеется относительно свободная экологическая ниша, занимаемая гибридами. Эти две гипотезы не являются альтернативными и могут дополнять друг друга.

Полная фенологическая изоляция между родительскими видами и гибридами отсутствует. Согласно полевым наблюдениям, в одном и том же месте средние по фенологии особи кедрового стланика начинают цветение на 2–4 дня раньше, чем таковые у кедр сибирского. Поэтому периоды опыления у них примыкают, но полностью не пересекаются. Из-за горного рельефа и индивидуальной изменчивости общая продолжительность периода цветения видов составляет около 15 дней, из них примерно в течение 10–12 дней возможно их перекрестное опыление. Гибриды занимают в этом отношении промежуточное положение между видами. Как показано в условиях *ex situ*, фенологические

фазы развития репродуктивных органов в большей степени пересекаются у гибридов и кедрового стланика, чем у гибридов и кедра сибирского [17]. Это повышает вероятность возвратных скрещиваний гибридов с кедровым стлаником.

Семенная продуктивность гибридов в сравнении с таковой у родительских видов анализировалась в природе неоднократно [4, 8, 11]. Для гибридов характерны промежуточный размер шишек и семян, на порядок более высокая доля недоразвитых семян, повышенная доля пустых семян, семян с недоразвитым эндоспермом, также у них высока доля недоразвитых зародышей. Все перечисленные репродуктивные потери приводят к низкой итоговой семенной продуктивности. Число полноценных семян с хорошо развитым зародышем в пересчете на исходное число семян у видов обычно выше 50 %, у гибридов эта величина варьирует от 2–3 до 30 %.

Шишки гибридов с малым числом полноценных семян мало привлекательны для кедровки, она предпочитает гибридам чистые виды. По этой причине путь от полноценных семян до полноценных всходов оказывается затруднен. Все это сильно сокращает возможности для семенного размножения гибридов, следовательно, для воспроизводства гибридов следующих поколений и беккроссов.

Опыты с контролируемым опылением показали, что в шишках чистых видов, опыленных гибридной пылью, формируется от 24,3 до 40,5 % полных семян, т. е. показатель намного ниже, чем при внутривидовом опылении, но зачастую гораздо выше семенной продуктивности самих гибридов [18]. Это говорит о том, что гибриды имеют возможность оставить потомство не только за счет собственных семян, но и за счет своей пылицы. Последний сценарий на уровне смешанной популяции видов и гибридов, скорее всего, представляется более выраженным.

Если гибридное семя проросло, то на этом обычно заканчиваются проблемы, связанные с репродуктивной совместимостью видов. Молодые гибриды не имеют каких-либо дефектов и аномалий развития, которые могут привести к преждевременной гибели растения. Зато появляются другие проблемы, связанные с формированием сложных признаков, таких как, например, форма роста или сложные адаптивные признаки.

Виды в ходе своего эволюционного становления приобрели характерные климатические адаптации и связанные с ними особенности зимостойкости. У кедра сибирского зимостойкость обеспечивается так же, как и у других вечнозеленых бореальных прямостоячих видов лесных деревьев первой величины: коротким периодом вегетации, ксероморфностью хвои и побегов. У кедрового стланика адаптация приняла форму облигатной зимовки под снегом, что обеспечивается его стелющейся формой роста.

Гибриды обладают промежуточной морфологией, как на уровне габитуса (наклонный ствол, тенденция к многостволности [3, 8]), так и на уровне анатомии хвои (складчатость клеток мезофилла, число и расположение смоляных каналов, а также промежуточные размерные признаки [19]). Как следствие, сложившиеся адаптивные комплексы, характерные для видов и выражающиеся в разных формах роста, разрушаются. Это приводит к менее устойчивой структуре кроны в целом, из-за чего гибриды в большей степени страдают зимой от навала снега. Их неадаптивность проявляется по-разному в зависимости от фитоценоза.

Под пологом леса гибриды тянутся к свету, но проигрывают в конкурентной борьбе с прямостоячими видами, так как их ростовой потенциал значительно ниже. Они остаются в тени в угнетенном состоянии и почти не плодоносят. В таких условиях они часто клонятся книзу, надламываются под тяжестью снега, а корни частично или полностью выворачиваются из земли. Надломленные ветви и частично вывернутые с корнем стволы могут формировать придаточные корни и укореняться. Эта способность выражена у гибридов меньше, чем у кедрового стланика, но в достаточной мере для того, чтобы выжить.

В верхней части лесного пояса на солнечной стороне гибриды формируются мощными и коренастыми. Здесь они относительно устойчивы и обильно плодоносят. Можно сказать, что в таких условиях, промежуточных между лесными и субальпийскими, для гибридов есть некая условно свободная экологическая ниша. В том числе, есть возможности для образования некоторого количества беккроссов и гибридов второго поколения.

На перевалах и ветроударных склонах, например, на Хамар-Дабане и Байкальском хребте, где гибриды растут вперемешку с кедровым стлаником, они постоянно перерастают его по высоте. Вырастая выше стланика, гибриды страдают от морозного выветривания, что приводит к гибели отдельных ветвей или фрагментов кроны, поэтому в таких условиях их жизненное состояние, как правило, угнетенное (см. таблицу).

Жизненное состояние кедр сибирского, кедрового стланика и гибридов предположительно первого поколения в разных условиях произрастания

Вид/Гибриды	Подгольцовый пояс	Горно-таежный пояс	Открытые места в горно-таежном и подгорно-котловинном поясе
Кедр	Рюмочные и стелющиеся формы роста, отсутствие или слабое плодоношение	Оптимальная ниша	Хороший рост и плодоношение
Стланик	Оптимальная ниша	Слабый рост, отсутствие плодоношения	Хороший рост и плодоношение
Гибриды	Хороший рост и плодоношение. Повреждения из-за морозного выветривания	Отставание в росте, угнетенное состояние, слабое плодоношение. Повреждения из-за навала снега	Хороший рост, наиболее сбалансированный коренастый габитус, обильное плодоношение

Таким образом, географические и климатические факторы, ограничивающие распространение гибридов, те же, что и для видов. В лесном поясе они, как кедровый стланик, уступают прямостоячим видам в конкуренции за свет. В подгольцовом поясе они, как и любые не стелющиеся вечнозеленые виды, подвержены зимним морозным повреждениям. Открытые солнечные места в поясе субальпийских редколесий, где гибриды показывают хороший рост и плодоношение, редки и фрагментарны.

Несмотря на то что гибриды фертильны и способны оставить потомство, долгое время в природе мы находили лишь промежуточные по морфологии особи, предположительно гибриды первого поколения. Отсутствие беккроссов исключает интрогрессию, т. е. дальнейший поток генов посредством гибридизации от одного вида к другому. Выявленная интрогрессия была обнаружена лишь на крайнем западе и на крайнем востоке гибридной зоны.

На крайнем востоке гибридной зоны, в окрестностях г. Алдана, кедр сибирский встречается изредка, лишь в особо благоприятных лесорастительных условиях. Наоборот, кедровый стланик распространен широко и повсеместно, особенно в подгольцовом поясе. В лесном поясе доминирует лиственница сибирская (*Larix sibirica*). Под пологом лиственничников кедровый стланик распространен довольно широко, но плодоносит слабо. Поэтому лиственничники, как правило, разделяют фертильные насаждения кедр и кедрового стланика, что ограничивает возможности для их гибридизации.

Типичные деревья кедр сибирского в этом регионе имели обычный габитус прямоствольного дерева, но митохондриальную ДНК кедрового стланика [9]. Следовательно, эти деревья представляли собой скрытые древние гибриды. Кедровый стланик был совершенно обычным и генетически не измененным. Отсюда следует, что посредством гибридизации кедр сибирский приобрел генетические компоненты стланика, которые, очевидно, помогают ему существовать в пессимальных условиях резко континентального климата на крайнем востоке ареала.

Очевидно, гибридизация кедр сибирского и кедрового стланика — неслучайный процесс. Вся северо-восточная популяция кедр имеет генетическую примесь кедрового стланика [9]. По-видимому, такие скрытые гибриды имеют адаптивное преимущество перед «чистым» кедром. Мы полагаем, что главный фактор, лимитирующий продвижение обычного кедр, не затронутого генетическим взаимодействием с кедровым стлаником, на северо-восток, — это вечная мерзлота. Подтверждение данного предположения требует дополнительных исследований.

На крайнем западе гибридной зоны, а именно на северном Хамар-Дабане, также происходят начальные этапы интрогрессии [5]. Обнаруженные здесь гибриды были двух морфологических типов: типичные промежуточные и более близкие к стланику экземпляры с чашевидной формой роста. В некоторых местах гибриды последнего типа довольно успешно конкурируют со стлаником. В отличие от северо-восточной популяции, скрытых гибридов здесь не найдено. Условия среды для кедрового стланика на крайнем западе ареала нельзя назвать пессимальными. Потенциально он может расселиться и дальше на запад, этому препятствует лишь отсутствие непрерывных горных хребтов [20].

Таким образом, гибриды кедр сибирского и кедрового стланика — часть естественной популяции. Они производят много фертильной пыльцы, хорошо плодоносят. Несмотря на сниженную семенную продуктивность, они вносят определенный вклад в пыльцевой и семенной пул смешанной популяции. Более того, пониженная устойчивость гибридов не мешает родительским видам через них генетически взаимодействовать между собой. Это может расширить адаптивные возможности видов, особенно на периферии ареала. Обширность гибридной зоны, разнообразие гибридов и интрогрессия говорят о креативной роли межвидового генетического обмена в исследованной паре видов.

В эволюционной истории многих хвойных видов межвидовая гибридизация часто имела важное, если не первостепенное, значение. Время обособления большинства современных видов пятихвойных сосен — около 5 млн лет [21]. Параллельный анализ хлоропластного и митохондриального геномов показал, что кедр сибирский и кедровый стланик очень близки по хлоропластной филогении и относятся к чисто азиатской ветви. По митохондриальной филогении они, наоборот, очень далеки: кедр сибирский относится к азиатской ветви, а кедровый стланик — к американской. Такое несоответствие означает, что кедровый стланик пришел в Азию из Северной Америки через Берингийский мост и получил здесь хлоропласты от местных видов. От каких именно?

Берингийский мост существовал только в относительно холодные периоды. А единственная бореальная линия исходно азиатских пятихвойных сосен — это современный кедр сибирский и его прямые предки. Предполагается, что само становление стланика как вида произошло через его гибридизацию с предками кедрового стланика сибирского [22]. Более того, данная гипотеза подтверждается ископаемыми остатками. На территории Аляски и Канадского Арктического архипелага были обнаружены остатки (хвоя и семена) пятихвойных сосен, принадлежащих к типу *Sembrae* [23]. На территории Восточной Сибири (Мамонтова гора) была найдена шишка сосны, объединяющая признаки сосны белой западной (*Pinus monticola*) и сосны Веймутова (*P. strobus*) с признаками подсекции *Sembrae* [24]. Этот древний вид также мог оставить следы в геноме кедровых сосен, которые сейчас распространены на территории Северной Азии. Когда именно произошло расселение, точно не известно: Берингийский мост возникал и исчезал снова несколько раз.

Итак, современная гибридная зона кедрового стланика и кедрового стланика имеет довольно сложную структуру. В разных ее частях происходят различные по характеру и эволюционным последствиям процессы генетического взаимодействия между видами. По всей области перекрывания ареалов широко распространены гибриды первого поколения, изредка встречаются беккроссы. На крайнем юго-западе и крайнем северо-востоке гибридной зоны, где кедровый стланик и кедр сибирский, соответственно, находятся на пределе своего распространения, они ассимилируют генетические элементы другого вида для повышения своей адаптивности.

Гибриды имеют своеобразный габитус, благодаря чему потенциально могут использоваться в озеленении. Выращивая гибриды кедрового стланика и кедрового стланика на стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (юг Томской области) в форме семенного потомства и прививок на местный экотип кедрового стланика сибирского, мы выяснили, что гибриды устойчивы к климату юга Западной Сибири, болезням и вредителям. Помимо естественных гибридов, для расширения разнообразия можно применять искусственные межвидовые скрещивания, что позволит значительно увеличить возможности использования пятихвойных сосен в селекции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование межвидовой гибридизации кедрового стланика и кедрового стланика актуально ввиду экологической и хозяйственной ценности этих видов. Данный случай гибридизации вызывает особый интерес, так как виды, между которыми происходит генетический обмен, контрастны по морфологии и экологии. Кедр сибирский — прямостоячее дерево и лесообразующий вид. Кедровый стланик — стелющееся дерево, заросли которого к лесу не относят. Несмотря на большие различия в габитусе, репродуктивные барьеры между видами развиты слабо, поэтому они способны переопыляться и оставлять гибридное потомство.

Мы показали, что гибриды встречаются в разных частях гибридной зоны, их внешний вид и ряд биологических особенностей варьируют в зависимости от конкретных условий фитоценоза. Более того, гибридизация кедрового стланика и кедрового стланика, вероятно, окажет определенное влияние на эволюцию данной пары видов, поскольку она трансформировалась в настоящую интрогрессию, что особенно ярко проявилось на крайнем северо-востоке гибридной зоны.

Гибриды сосен широко используются в лесном хозяйстве для плантационного выращивания. Как правило, выращивают гибриды F1 как более адаптивные из-за повышенной гетерозиготности [25]. Использование гибридов кедрового стланика и кедрового стланика в лесном хозяйстве представляет двойной интерес. Во-первых, это декоративная селекция на основе гибридов ранних поколений, которые могут формировать причудливые кроны. Во-вторых, это плантационное выращивание скрытых гибридов в наименее благоприятных для кедрового стланика сибирского климатических условиях, например, на Алданском нагорье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. **Chen J., Tauer C.G., Bai B., Huang Y., Payton M.E., Holley A.G.** Bidirectional introgression between *Pinus taeda* and *Pinus echinata*: evidence from morphological and molecular data // *Can. Journ. For. Res.* — 2004. — Vol. 34. — P. 2508–2516.
2. **Gao J., Wang B.S., Mao I.F., Ingvarsson P., Zeng Q.Y., Wang X.R.** Demography and speciation history of the homoploid hybrid pine *Pinus densata* on the Tibetan Plateau // *Mol. Ecol.* — 2012. — Vol. 21. — P. 4811–4827.
3. **Goroshkevich S.N., Popov A.G., Vasilieva G.V.** Ecological and morphological studies in the hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* // *Ann. For. Res.* — 2008. — Vol. 51. — P. 43–52.
4. **Васильева Г.В.** Семенная продуктивность гибридов кедра сибирского и кедрового стланика на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан // *Вестн. Моск. ун-та леса. Лесной вестник.* — 2014. — № 1. — С. 85–90.
5. **Vasilyeva G., Bondar A., Goroshkevich S.** What does a mixed population of *Pinus sibirica* and *P. pumila* from the southern Baikal region suggest about the structure of their hybrid zone? // *Eur. Journ. For. Res.* — 2020. — Vol. 139. — P. 311–319.
6. **Горошкевич С.Н., Петрова Е.А., Политов Д.В., Зотикова А.П., Хуторной О.В., Бендер О.Г., Велисевич С.Н., Белоконов М.М., Попов А.Г., Кузнецова Е.А., Васильева Г.В.** Эколого-географическая дифференциация и интеграционные процессы в группе близкородственных видов с трансконтинентальным ареалом (на примере 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии) // *Хвойные бореальной зоны.* — 2007. — Т. 24, № 2–3. — С. 167–173.
7. **Петрова Е.А., Горошкевич С.Н., Белоконов М.М., Белоконов Ю.С., Политов Д.В.** Естественная гибридизация кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) в южном Забайкалье // *Хвойные бореальной зоны.* — 2012. — Т. 30, № 1–2. — С. 152–156.
8. **Горошкевич С.Н., Васильева Г.В., Попов А.Г.** О гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика в западной части Станового нагорья // *Лесное хозяйство.* — 2008. — № 6. — С. 25–27.
9. **Petrova E.A., Zhuk E.A., Popov A.G., Bondar A.A., Belokon M.M., Goroshkevich S.N., Vasilyeva G.V.** Asymmetric introgression between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* in the Aldan plateau (Eastern Siberia) // *Silvae Genet.* — 2018. — Vol. 67. — P. 66–71.
10. **Горошкевич С.Н.** О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* (Pinaceae) в Прибайкалье // *Бот. журн.* — 1999. — Т. 84, № 9. — С. 48–57.
11. **Goroshkevich S.N.** Natural hybridization between Russian stone pine (*Pinus sibirica*) and Japanese stone pine (*Pinus pumila*) // *Breeding and genetic resources of five-needle pines: growth, adaptability, and pest resistance. Proceedings of the IUFRO Five-Needle Pines Working Party Conference, July 23–27, 2001; Medford, Oregon, USA. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 2004.* — P. 169–171.
12. **Бобров Е.Г.** Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири // *Бот. журн.* — 1961. — Т. 46, № 3. — С. 313–327.
13. **Arnold M.L., Bulger M.R., Burke J.M., Hempel A.L., Williams J.H.** Natural hybridization: how low can you go and still be important? // *Ecology.* — 1999. — Vol. 80, N 2. — P. 371–381.
14. **Kagawa K., Takimoto G.** Hybridization can promote adaptive radiation by means of transgressive segregation // *Ecol. Lett.* — 2018. — Vol. 21. — P. 264–274.
15. **Soltis P.S., Soltis D.E.** The role of hybridization in plant speciation // *Ann Rev Plant Biol.* — 2009. — Vol. 60. — P. 561–588.
16. **Ledig F.T.** Genetic variation in *Pinus* // *Ecology and Biogeography of Pinus.* — Cambridge: Cambridge University Press, 1998. — P. 251–280.
17. **Васильева Г.В., Жук Е.А., Попов А.Г.** Фенология цветения кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel.) и гибридов между ними // *Вестн. Томск. ун-та. Биология.* — 2010. — № 1(9). — С. 61–67.
18. **Vasilyeva G.V., Goroshkevich S.N.** Crossability of *Pinus sibirica* and *P. pumila* with their hybrids // *Silvae Genet.* — 2013. — Vol. 62, N 1–2. — P. 61–68.
19. **Vasilyeva G.** Light microscopic structure of needle in *Pinus sibirica*, *P. pumila*, and their hybrids // *Flora.* — 2021. — Vol. 285. — P. 151964.
20. **Меженный А.А.** О распространении кедрового стланика // *Лесное хозяйство.* — 1952. — № 6. — С. 41–42.
21. **Wang B., Wang X.-R.** Mitochondrial DNA capture and divergence in *Pinus* provide new insights into the evolution of the genus // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* — 2014. — Vol. 80. — P. 20–30.
22. **Tsutsui K., Suwa A., Sawada K., Kato T., Ohsawa T.A., Watano Y.** Incongruence among mitochondrial, chloroplast and nuclear gene trees in *Pinus* subgenus *Strobos* (Pinaceae) // *Journ. Plant Res.* — 2009. — Vol. 122. — P. 509–521.
23. **Matthews J.V., Ovenden L.E.** Late Tertiary plant macrofossils from localities in arctic/subarctic North America: a review of the data // *Arctic.* — 1990. — Vol. 43. — P. 364–392.
24. **Миоцен** Мамонтовой горы (стратиграфия и ископаемая флора) / Отв. ред. В.Н. Сакс. — М.: Наука, 1976. — 284 с.
25. **Dungey H.S.** Pine hybrids — a review of their use performance and genetics // *For. Ecol. Manag.* — 2001. — Vol. 148. — P. 243–258.

Поступила в редакцию 23.03.2022

После доработки 19.04.2022

Принята к публикации 05.07.2022