

## ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ИНТЕГРАЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ГРУППЕ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ С ТРАНСКОНТИНЕНТАЛЬНЫМ АРЕАЛОМ (НА ПРИМЕРЕ 5-ХВОЙНЫХ СОСЕН СЕВЕРНОЙ И ВОСТОЧНОЙ АЗИИ)

С.Н. Горошкевич, Е.А. Петрова, Д.В. Политов\*, А.П. Зотикова, О.В. Хуторной, О.Г. Бендер,  
С.Н. Велисевич, М.М. Белоконов\*, А.Г. Попов, Е.А. Кузнецова, Г.В. Васильева

ИМКЭС СО РАН, Россия, г. Томск, пр. Академический 10/3,  
факс: (3822) 491978, [gorosh@imces.ru](mailto:gorosh@imces.ru)

\*Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН

В климатически однородном районе большая часть внутривидовой экологической изменчивости имеет модификационную природу. Доля генотипической изменчивости зависит от формы "экологического ареала". Теневыносливые виды, например, кедр сибирский, образуют непрерывный ряд растительных ассоциаций с их участием и, как следствие, имеют низкий уровень изменчивости. У светолюбивых видов, например, у кедрового стланика, "экологический ареал" разорванный; поэтому уровень изменчивости существенно выше. Генотипическая дифференциация высотных экотипов кедра сибирского в пределах макросклона крупной горной системы (по результатам электрофоретического анализа изоферментов) выражена очень слабо. Однако анализ различий между вегетативным потомством в однородных условиях среды показал, что высотные экотипы существенно различались по структуре годичного побега и кроны в целом, анатомии мезофилла, содержанию фотосинтетических пигментов и функциональной активности хлоропластов. Следовательно, даже в тех случаях, когда адаптивный компонент генома не выявляется современными методами биохимической генетики, он в полном объеме выполняет свою функцию: организует эколого-географическую дифференциацию вида на уникальные экотипы и популяции. Структура вида как совокупности географических (климатических) экотипов изучена в клоновом архиве кедра сибирского. Обобщающий показатель генетической изменчивости (средняя ожидаемая гетерозиготность) тесно связан с положением популяции в системе географических координат. Впервые выявлена достоверная зависимость частоты аллелей многих локусов от географических координат выборок. В большинстве случаев частота аллелей изменялась с широтой и долготой постепенно, так же, как теплообеспеченность и континентальность климата, соответственно, демонстрируя адаптивную природу обнаруженного явления. По продолжительности ювенильного морфогенеза и наличию на ювенильном побеге морфоструктур зрелого типа выделено 3 пары видов: *P. sibirica* + *P. cembra*; *P. koraiensis* + *P. Armandii*; *P. parviflora* + *P. pumila*. Проведены комплексные исследования в зоне перекрытия ареалов кедра сибирского и кедрового стланика. Два вида генетически совместимы и имеют близкие сроки цветения. Естественная гибридизация между ними происходит повсеместно. По большинству признаков гибриды занимают строго промежуточное положение между видами. В некоторых типах растительных сообществ гибриды занимают относительно свободную экологическую нишу во втором ярусе древостоя. Фертильность гибридов низкая. Однако в благоприятных условиях до 25% семян гибридов дают полноценные семена. Полученные результаты демонстрируют наличие начальных стадий интрогрессии в гибридной зоне.

Phenotypic variability is the most part of intraspecific ecological variability in a climatically homogeneous territory. The portion of genotypic variability depends on the form of "ecological distribution range". Shade-tolerant species, for example, Siberian stone pine, form a continuous range of vegetative associations with their participation and, as a consequence, have a low level of variability. At light-demanding species, for example, Japanese stone pine, "ecological distribution range" is broken off; therefore level of variability is much higher. Siberian stone pine ecotypes composing altitudinal gradient at macroslope of large mountain system are weakly differentiated on isozyme loci. However analysis of differences between vegetative progenies in homogeneous environments has shown that high-altitude ecotypes essentially differed on structure of annual shoot and crown as a whole, mesophyll anatomy, contents of photosynthetic pigments and chloroplasts functional activity. Hence, even when the adaptive component of genome does not detecting by modern methods of biochemical genetics, it can organize ecological-geographical subdivision of species on unique ecotypes and populations. The species structure as a set of geographical (climatic) ecotypes was investigated in Siberian stone pine clonal archive. The generalizing parameter of genetic variability (average expected heterozygosity) is closely related to a population position in system of geographical coordinates. Significant correlation of allele frequency on several loci and geographical coordinates of the populations is revealed for the first time. In most cases allele frequency changed with latitude and longitude gradually, the same as heat deficiency and climate continentality, accordingly, demonstrate an adaptive nature of this phenomenon. On duration of juvenile morphogenesis and presence on juvenile shoot of a mature type organs is discriminated 3 pairs of species: *P. sibirica*+*P. cembra*; *P. koraiensis*+*P. Armandii*; *P. parviflora*+*P. pumila*. Comprehensive investigations in a zone overlapping of Siberian stone pine and Japanese stone pine distribution ranges are carried out. The species are genetically compatible and have close terms of flowering. On the majority of characteristics the hybrids have intermediate status comparatively to species. In some types of vegetative communities the hybrids occupies relatively free ecological niches of understory. Fertility of hybrids is poor. However under favorable conditions up to 25% of hybrid ovules give developed seeds. Our results demonstrated presence of initial stages of introgression in the hybrid zone.

Все три североазиатских вида 5-хвойных сосен – кедр сибирский (КС) (*P. sibirica*), кедр корейский (КК) (*P. koraiensis*) и кедровый стланик (КСт) (*P. pumila*) – со времен Шоу (Shaw, 1914) и Пильгера (Pilger, 1926) вместе с альпийско-карпатским кедром европейским (КЕ) (*P. cembra*) и североамериканской сосной белоствольной (СБС) (*P. albicaulis*) объединяются в подсекцию кедровых сосен (*Cembrae*). Вместе с веймутовыми соснами (подсекция *Strobi*) они образуют секцию 5-хвойных сосен (*Strobus*). Две подсекции отличаются, главным образом, по структуре шишек: раскрывающихся у *Strobi* и не раскрывающихся у *Cembrae*. На всем протяжении 20-го века не вызвала сомнения лишь близость и единство происхождения всех видов секции *Strobus*, а видовой состав двух ее подсекций и сама целесообразность их выделения были и до сих пор продолжают обсуждаться (Critchfield, Little, 1966; Little, Critchfield, 1969; Lanner, 1990; Крутовский и др., 1990; Гончаренко, Силин, 1997; Белоконь и др., 1998.). Внутренние "взаимоотношения" между видами кедровых сосен тем более остаются предметом дискуссии. Например, морфологическими методами установлено, что если по строению хвои КСт и КК очень близки и существенно отличаются от КС (Литвинцева, 1974; Zhao et al., 1998), то по структуре пыльцевых зерен, напротив, КС и КСт относятся к одному, а КК – к другому типу (Куприянова, Литвинцева, 1974). Пожалуй, только КС и очень близкий к нему КЕ избежали попыток "сблизить" их с различными видами из подсекции *Strobi*. В отношении трех других видов это делалось неоднократно. Так, W. V. Critchfield (1986) "вывел" КСт из японской сосны мелкоцветковой (СМЦ) (*P. parviflora*), а СБС – из американской сосны гибкой (СГ) (*P. flexilis*). Неоднократно отмечалась близость КК и китайской сосны Арманда (СА) (*P. armandi*) по таким признакам, как строение хвои (Литвинцева, 1974), пыльцы и шишек (Бобров, 1978).

Интеграция относительно близких видов происходит в форме естественной гибридизации в области перекрытия ареалов. Это явление исследовано очень основательно (Коропачинский, Милютин, 2006 и др.). Например, в России существует огромная литература по гибридизации *Picea abies* и *P. obovata*, *Larix sibirica* и *L. gmelinii* – довольно близких по морфологии и экологии видов. В случае с российскими видами 5-хвойных сосен перекрываются ареалы видов, у которых и морфологические и экологические различия во много раз больше. Известно, что виды сосны из одной подсекции обычно очень легко скрещиваются с образованием фертильных гибридов (Райт, 1978 и др.). Однако за 70 лет со времени первого упоминания о возможности естественной гибридизации КС и КСт (Сукачев, 1929) найдено всего несколько особей предположительно гибридного происхождения (Поздняков, 1952; Галазий, 1954; Моложников, 1975). Нами промежуточные по морфологии особи впервые обнаружены в массовом количестве (Горошкевич, 1998; Goroshkevich, 2004), а их гибридная природа

доказана генетическим анализом (Politov et al., 1999). Глубокое и всестороннее исследование этого явления обещает очень интересные результаты. Характер внутривидовой дифференциации кедровых сосен, несмотря на их огромное значение в природе и хозяйстве России, известен только в самых общих чертах. Это обычные данные о географической и экологической изменчивости скорости роста, морфологии вегетативных и генеративных органов, прежде всего, работы А.И.Ирошникова (1974, 1985 и др.), а также результаты исследования генетического полиморфизма методом изоферментов (Крутовский и др., 1987, 1989; Политов и др., 1992, Гончаренко, Силин, 1996, Politov, Krutovskii, 2004 и др.). Выяснить природу внутривидового разнообразия можно только при его сопряженном исследовании в природных популяциях и на специальных опытных объектах. Такие объекты, в частности, клоновый архив видов и географических экотипов были созданы в свое время в районе г. Красноярск Н.Ф. Колеговой (1977). В этом клоновом архиве активно ведутся разносторонние исследования (Кузнецова, 2000 и др.). Однако использование в качестве подвоя сосны обыкновенной (*P. sylvestris*), которая имеет ограниченную совместимость с кедровыми соснами, затрудняет интерпретацию имеющихся результатов. Наличие в Томской области созданной нами новой серии испытательных культур и клоновых архивов позволяет провести эту работу на высоком методическом уровне.

Целью настоящей работы было: (1) установить диапазоны, характер и природу внутри- и межвидовой изменчивости российских видов кедровых сосен по комплексу адаптивных признаков; (2) провести сопряженный анализ морфологической, физиологической и генетической дифференциации видов и географических экотипов; (3) комплексно исследовать уникальное явление – естественную гибридизацию видов, принципиально различающихся по жизненной форме и статусу в растительных сообществах.

Основные принципы организации исследований: (1) сочетание наблюдений за растениями в естественной среде обитания и в культуре; (2) комплексное (морфологическое, физиологическое и генетическое) исследование объектов; (3) сопряженный анализ базовых (адаптивных, элементарных, по которым происходит естественный отбор) и производных (сложных, итоговых, хозяйственно ценных, характеризующих продуктивность и устойчивость) признаков; (4) разграничение модификационной и генотипической изменчивости признаков на всех уровнях организации (ценопопуляция, популяция, географический экотип, вид; группа видов).

Объекты исследования – это природные популяции 5-хвойных сосен вдоль широтного, долготного и высотных профилей, а также их семенное (испытательные культуры) и вегетативное (клоновые архивы) потомство, на научном стационаре «Кедр» ИМКЭС СО РАН (п. Курлек на юго-востоке

Томской области). Основные методы исследований: фенологические наблюдения, ретроспективное восстановление динамики роста и половой репродукции, моделирование сезонного цикла побегообразования и формирования кроны в онтогенезе, морфофизиологический анализ структурно-функциональной организации ассимиляционного аппарата, электрофорез изоферментов.

Одним из ключевых вопросов популяционной биологии древесных растений является дифференциация смежных ценопопуляций, связанных между собой потоками генов, но различающихся по уровню и направленности естественного отбора. Публикаций, посвященных изучению дифференциации популяций вдоль экологического (лесоболотного) профиля в равнинных условиях, не так уж много. Подавляющее большинство таких исследований проведено на примере сосны обыкновенной, которая занимает крайние точки на экологическом профиле: пространственно разобщенные экстремально сухие и заболоченные экотопы. Вследствие выраженного подразделения на болотные и суходольные популяции наблюдается их значительная генотипическая (Семериков, 1992; Gullberg et al., 1982) и фенотипическая дифференциация (Седельникова, Муратова, 1991; Санников, Петрова, 2003). Из кедровых сосен подобную структуру популяции имеет КСт, он фертилен лишь в тех экотопах, где из-за неблагоприятных внешних условий нет и не может быть сомкнутого древесного яруса: на болотах, приморских пустошах, вулканическом пепле, каменистых россыпях. По структуре факторов эти экотопы сильно отличаются друг от друга, являются высококонтрастными. Нами проведен анализ дифференциации кедрового стланика в южной части о. Кунашир по ряду изоферментных локусов. Для четырех выборок, расположенных в радиусе всего лишь 10 км, величина  $F_{ST}$  составила 0,044. Это чрезвычайно высокий уровень дифференциации.

КС в равнинной части ареала благодаря ряду биологических особенностей (теневыносливость, зоохорный способ распространения и способность длительное время развиваться под пологом других пород) образует непрерывный почвенно-экологический ряд, участвуя в формировании многих типов леса: от разнотравных до сфагновых и травяно-болотных (Бех и др., 2004). Между ними происходит очень активный генетический обмен на семенном и пыльцевом уровнях, поэтому они интегрированы в единую популяцию (Авров, 1994). Генетическая подразделенность ценопопуляций вдоль полного лесоболотного профиля в южной части Томской области по изоферментным локусам оказалась практически не выраженной: лишь около 1,4% общей генетической изменчивости относится на долю межпопуляционной. Наблюдаемые различия между особями в контрастных по влажности и трофности экотопах представляют собой, главным образом, модификационную изменчивость.

В некоторых районах гор Южной Сибири КС распространен по всему высотному профилю. Между крайними экотопами – огромные климатиче-

ские различия. Также сильно различаются и ценопопуляции КС: в черневом поясе он нередко представлен насаждениями максимальной продуктивности; на верхней границе распространения – стерильными низкорослыми деревцами или даже стланцем. Адаптация растений к изменчивым вольт высотного профиля условиям среды происходит на двух основных уровнях: (1) через естественный отбор наиболее приспособленных генотипов, (2) через фенотипическую реализацию каждого из них в пределах нормы реакции. Для выявления природы адаптивных изменений мы использовали несколько способов. Первый – оценка генетической подразделенности высотных экотипов методом изоферментного анализа. Для Западно-Саянского профиля ее уровень оказался относительно невысоким ( $F_{ST} = 0,032$ ).

В природе различия между разновысотными экотипами очень велики по многим признакам, например, по структуре годичного побега. С увеличением высоты над уровнем моря число метамеров на годичном побеге снижается, встречаемость и выраженность летнего побега убывают вплоть до его полного исчезновения, доля стерильных катафиллов и брахибластов сокращается, а доля латеральных ауксибластов и латентных почек растет. Будучи выращенными в однородных условиях среды на однородном подвое высотные экотипы во многом сохранили свои свойства. Так, у экотипа с верхней границы распространения вида генотипически обусловленными оказались пониженная способность к заложению новых метамеров вообще и летнего побега в частности, а также склонность к обильному ветвлению (заложению латеральных ауксибластов) и образованию большого числа резервных метамеров (латентных почек).

Генетически обусловленными являются и некоторые физиологические свойства высотных экотипов. Для высокогорного экотипа в природе характерно очень низкое содержание фотосинтетических пигментов. В условиях же клонового архива растения этого экотипа накапливают их не только в 2-3 раза больше, чем в природе, но и существенно больше, чем растения местного экотипа. Очевидно, повышенная способность к накоплению фотосинтетических пигментов у высотного экотипа является наследственно закрепленной адаптацией к суровым условиям обитания. Поэтому, оказавшись в благоприятных условиях, он и накапливает так много фотосинтетических пигментов. Другой исследованный физиологический показатель – функциональная активность хлоропластов на уровне фотосистемы 2 (в расчете на единицу массы хлорофилла в час) – показывает совершенно иную картину изменчивости. У высокогорного экотипа *in situ* он составил  $363 \pm 21$ , у него же *ex situ* –  $343 \pm 19$ , а у местного экотипа –  $408 \pm 15$  мкМ феррицианида / мг хлорофилла в час. Это означает, что сама фотосинтетическая функция чрезвычайно консервативна, генотипически детерминирована и у каждого из экотипов жестко адаптирована к тем конкретным условиям среды, в которых он обитает. Изменение этих усло-

вий даже в благоприятную сторону не только не ускоряет, но даже отчасти ингибирует фотохимические реакции. Полученные результаты демонстрируют высокий уровень генотипической обусловленности физиологических признаков и сложность взаимодействия между адаптивным компонентом генома и условиями его реализации. Таким образом, при культивировании *ex situ* высотные экотипы во многом сохраняют свои наследственные свойства, будь то морфологические признаки или физиологические реакции. Это означает, что даже в тех случаях, когда адаптивный компонент генома не в полном объеме выявляется, например, методами биохимической генетики, он в полной мере выполняет свою функцию: организует эколого-географическую дифференциацию вида на уникальные экотипы и популяции.

Дифференциацию КС на географические (климатические) экотипы изучали, главным образом, *ex situ*, в клоновом архиве. Экотипы представляли широтный (65°50' - 52°30' с.ш.) и долготный (60°10' - 109°25' в.д.) профили. Установлены генотипы 250 клонов по 26 локусам, кодирующим 16 ферментных систем. По нашим данным, на долю межпопуляционной приходится почти 8% общей внутривидовой изменчивости. Это примерно в 2 раза выше, чем считалось ранее (Крутовский и др., 1989; Podogas, 1993; Гончаренко, Силин, 1997). Обобщающий показатель генетической изменчивости (средняя ожидаемая гетерозиготность) тесно связан с положением популяции в системе географических координат, особенно с широтой. Эта связь имеет сложную форму: минимальный уровень генного разнообразия отмечается по окраинам ареала, из которых в этом отношении особенно выделяется юго-восточная; максимальный – смещен к северо-западу от географического центра ареала. Впервые выявлена зависимость частоты аллелей ряда изоферментных локусов от географических координат выборок, подтвержденная достоверными коэффициентами ранговой корреляции ( $p < 0,05$ ). Так, в пределах широтного профиля частота первого по подвижности аллеля второго локуса флуоресцентной эстеразы (*Fest-2*) многократно увеличивалась по направлению к северу от предгорных лесов Западного Саяна к предтундровым редколесьям на севере Западно-Сибирской равнины. Вдоль долготного профиля частота этого же аллеля снижалась в 10 раз по направлению от Среднего Урала к Северному Забайкалью. В большинстве случаев частота аллелей изменялась с широтой и долготой постепенно, так же, как теплообеспеченность и континентальность климата, соответственно. Это однозначно свидетельствует в пользу адаптивной природы обнаруженного явления. Наибольший вклад в генетическую подразделенность изученных экотипов вносят именно те локусы, структура изменчивости которых тесно связана с географическим положением популяций.

Связь частот аллелей изоферментных локусов с географическими координатами позволяет предположить также существование зависимости их от

климатических элементов, сопряженных с широтой и долготой местности. Сложные морфологические признаки формируются под влиянием множества взаимодействующих генов. В этой связи логично предположить, что значительная часть этих признаков и показателей должны быть неоднозначно связаны с широтой и долготой (соответственно, с климатическими факторами), иными словами, популяции с окраин ареала должны быть больше похожи друг на друга, чем на популяции из зоны оптимума. В отношении вегетативной продуктивности это многократно показано опытами с культурой в зоне оптимума: местные популяции почти всегда оказывались продуктивнее северных и южных. Мы изучили структуру географического разнообразия на примере такого сложного комплекса признаков, как морфология и анатомия листа. Удивительно, но факт: ни один из множества использованных признаков не обнаружил прямой или обратной связи с широтой! По большинству же признаков крайние широтные экотипы были очень похожи, но при этом достоверно отличались от местного экотипа. Следовательно, структура листа как система адаптивных признаков имеет довольно высокий уровень генотипической обусловленности, но механизм ее трансформации под влиянием комплекса климатических условий - не специфический: изменение принципиально различных лимитирующих факторов вызывает сходную реакцию.

Выполнено сравнительное исследование структуры и развития годичного побега у 3 российских видов 5-хвойных сосен *in situ*. В мужском ярусе кроны он состоит из единственного элементарного побега, а в женском - из двух – основного (весеннего) и дополнительного (летнего). Основными направлениями изменений структуры побега с сокращением теплообеспеченности вегетационного периода в ряду КК – КС - КСт являются убывание функциональной специализации элементарных побегов, редукция летнего побега, сокращение ветвления и заложения репродуктивных структур, увеличение числа латентных почек.

Видоспецифичные признаки характеризуют морфогенез зрелого побега. Логично предположить, что на *промежуточном* (ювенильном) этапе морфогенеза должны проявиться признаки, свойственные *промежуточным* (внутриродовым) таксонам, например, подсекциям и видовым рядам. Мы проверили это предположение, изучив структуру и развитие ювенильного побега у 6 евроазиатских видов. Сроки сезонного развития сеянцев тесно связаны с климатом в естественных ареалах видов. Чем больше продолжительность вегетационного периода и сумма эффективных температур в естественном ареале, тем позже начинается и позже заканчивается рост, причем, различия по сроку окончания, как правило, значительно больше, чем по сроку начала. В этом отношении изученные виды четко делятся на 4 группы в соответствии с природными зонами, где находится большая часть их ареала: (1) субальпийско-субарктический КСт, (2) бореально-горнотаежные КС и КЕ, (3) неморальные

из муссонных лесов КК и СМЦ, (4) субтропический СА. Структуру и развитие ювенильного побега характеризуют два основных признака: продолжительность ювенильного этапа онтогенеза (1 или 2 вегетационных периода) и наличие на нем пазушных структур "зрелого" типа – брахибластов. Различия между изученными видами по обоим признакам достаточно существенны, однако ни один из них не обнаружил сколько-нибудь тесной зависимости от продолжительности вегетационного периода и суммы эффективных температур в естественном ареале видов. В то же время 6 изученных видов явно группируются в три пары, близких по структуре и развитию ювенильного побега. (1) "Континентальная" группа – КС + КЕ. Цикл развития ювенильного побега сугубо 1-летний, брахибласты на нем редки. (2) "Приморская" группа – КК + СА. Цикл развития ювенильного побега сугубо 1-летний, брахибласты на нем есть всегда. (3) "Островная" группа – СМЦ + КСт. Цикл развития ювенильного побега исключительно или преимущественно 2-летний, брахибласты на нем обычны или обязательны. Таким образом, анализ изменчивости рассмотренного комплекса признаков добавляет очередной аргумент в пользу полифилетической гипотезы происхождения современной подсекции *Cembrae*, в очередной раз заставляет усомниться в ее естественности, следовательно, в правомерности ее выделения.

КК и КСт различаются по морфологии и экологии, но слабо дифференцированы генетически, например, по составу изоферментов (Крутовский и др., 1990, Белоконь, 2007). Последнее позволило предположить, что между ними существует или существовал в недавнем прошлом обмен генами через интрогрессивную гибридизацию (Krutovskii et al., 1994, Белоконь, 2007). В лесной и ботанической научной литературе нет сообщений о наличии таких гибридов. Область перекрытия ареалов КК и КСт – весь Сихотэ-Алинь. Маршрутные исследования проведены нами в северной и южной части этой горной системы. На севере КСт достаточно широко распространен в нижнем поясе гор, причем, не только на марях, но и непосредственно в подлеске темнохвойных лесов. Наблюдения за фенологией цветения показали, что при совместном произрастании двух видов в нижнем поясе гор между ними имеется полная фенологическая изоляция. Цветение КСт полностью завершилось за 5 дней до его начала у КК. Два вида очень далеки по экологии и фенологии цветения, что определяет их полную репродуктивную изоляцию и отсутствие возможностей для естественной гибридизации. В Южном Приморье исследования проведены на г. Облачной. Пояс елово-пихтовых лесов, где отсутствуют фертильные КК и КСт, выражен очень хорошо и занимает не менее 200-300 м по абсолютной высоте. Естественные гибриды не обнаружены: очевидно, что и в этой части зоны перекрытия ареалов нет условий для скрещивания между видами.

В Прибайкалье и Забайкалье описаны десятки типов ассоциаций с совместным произрастанием

КС и КСт (Тюлина, 1976 и др.). Фенология цветения видов изучена в нескольких районах. В данном месте у среднего дерева *P. pumila* цветение начинается на 2-3 дня раньше, чем у среднего дерева *P. sibirica*. Однако общая продолжительность цветения двух видов в пределах одной горной долины составляет примерно 15 дней. Из них в течение примерно 10-12 дней возможно перекрестное опыление между видами. Исследованиями была охвачена значительная часть области перекрытия ареалов кедра сибирского и кедрового стланика: Хамар-Дабан, Баргузинский, Байкальский, Верхнеангарский и Северо-Муйский хребты, южное и северо-восточное побережье Байкала, дельта Верхней Ангары, а также восточная часть Хентей-Чикойского нагорья. Промежуточные по морфологии особи в большем или меньшем количестве найдены во всех районах и во всех растительных ассоциациях. По встречаемости гибридов налицо значительные различия между северной и южной частями гибридной зоны. На юге (Хамар-Дабан, Хентей-Чикойское нагорье) гибриды в количестве до 3 шт./га встречаются по всему высотному поясу, где фертильны два родительских вида. На севере (Становое нагорье) в горах гибридов очень мало – не более 0,2 шт./га. В значительном (до 5 шт./га) количестве гибриды образуются (или выживают?) только в специфических экотопах, которые встречаются редко, и при этом занимают относительно небольшую площадь (например, болота в дельте Верхней Ангары, восточное побережье Байкала).

По большинству изученных морфологических признаков (жизненная форма, скорость роста, структура побегов, хвои и шишек) большинство естественных гибридов занимали строго промежуточное положение между двумя видами. Гибриды имеют искривленный ствол, но не способны к активному предзимнему полеганию. Поэтому в отличие от родительских видов они подвержены разрушительному воздействию снеголома (регулярно ломаются или выворачиваются с частью корневой системы). Как и кедровый стланик, гибриды имеют специализированные корневые зачатки, образующиеся из латентных почек, за счет которых осуществляется укоренение ветвей при их соприкосновении с мохово-лишайниковым покровом. Поэтому гибриды не стареют, а также не имеют внутренних ограничений возраста и размера.

Структура шишек и семян у видов и гибридов была изучена в трех районах. По размеру шишек и семян гибриды занимают промежуточное положение между видами. Анализ структуры шишек показал, что на всех этапах генеративного цикла от дифференциации семенных чешуй до дифференциации зародыша гибриды имеют существенно повышенный по сравнению с видами уровень смертности и недоразвития репродуктивных структур. На Хамар-Дабане и в Баргузинском заповеднике фертильность гибридов была очень низкой; в дельте Верхней Ангары – в 13-14 раз выше. Следовательно, в благоприятных условиях гибриды способны нормально плодоносить: в благоприятные годы у

них по крайней мере 1 семяпочка из 4 развивается в полноценное семя с дифференцированным зародышем. Этого вполне достаточно для семенного воспроизводства гибридов второго поколения и беккроссов, следовательно, для их устия в эволюционном процессе.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 07-04-00593 и 07-04-10134-к), Программы фундаментальных исследований СО РАН, проект № 6.3.1.16 "Разнообразие в экосистемах бореальных лесов: динамические и функциональные аспекты"; проект № 7.10.1.3 "Исследование современных экосистемных изменений в Сибири и связанных с ним рисков природопользования", Программы "Биологические ресурсы России: Фундаментальные основы рационального использования" (2006-2007), Программы фундаментальных исследований РАН "Биологическое разнообразие и динамика генофондов", подпрограмма "Динамика генофондов" (2006-2007).

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Авров, Ф.Д. Популяционная интеграция насаждений кедров сибирского в различных лесорастительных условиях / Ф.Д. Авров // Лесоведение. – 1993. – № 4. – С. 3-8.
- Белоконь, М.М. Генетическая структура популяций сосны корейской и сосны кедровой европейской и родственные связи видов секции *Strobilus* рода *Pinus*: автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук / М.М. Белоконь. – Российская академия наук, Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова. – Москва, 2007. – 23 с.
- Белоконь, М.М. Генетическая дифференциация сосен подсекции *Strobilus*: данные изоферментного анализа / М.М. Белоконь [и др.] // Доклады Академии наук. – 1998. – Том 358. – № 5. – С. 699-702.
- Бех, И.А. Сосна кедровая сибирская [Текст] / И.А. Бех, А.М. Данченко, И.В. Кибиш. – Томск: Изд-во Томского государственного университета, 2004. – 160 с.
- Бобров, Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР [Текст] / Е.Г. Бобров. – Л.: Наука, 1978. – 189 с.
- Галазий, Г.И. Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика / Г.И. Галазий // Тр. Бот. Ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Сер. 3. – Вып. 9. – С. 210-329.
- Гончаренко, Г.Г. Популяционная и эволюционная генетика сосен Восточной Европы и Сибири [Текст] / Г.Г. Гончаренко, А.Е. Силин. – Мн.: Тэналогія, 1997. – 191 с.
- Горошкевич, С.Н. О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* (*Pinaceae*) в Прибайкалье / С.Н. Горошкевич // Ботанический журнал. – 1999. – Том 84. – № 9. – С. 48-57.
9. Ирошников, А.И. Полиморфизм популяций кедров сибирского / А.И. Ирошников // Изменчивость древесных растений Сибири. – Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1974. – С. 77-103.
- Ирошников, А.И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедров сибирского / А.И. Ирошников // Кедровые леса Сибири. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 8-40.
- Колегова, Н.Ф. Географические прививочные плантации сосны и кедров в Красноярской лесостепи / Н.Ф. Колегова // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. – Новосибирск, 1977. – С. 154-166.
- Коропачинский, И.Ю. Естественная гибридизация древесных растений [Текст] / И.Ю. Коропачинский, Л.И. Милютин. – Новосибирск: Академическое издательство "Гео", 2006. – 223 с.
- Крутовский, К.В. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение I. Механизмы генного контроля изоферментных систем / К.В. Крутовский, Д.В. Политов, Ю.П. Алтухов // Генетика. – 1987. – Том 23. – № 12. – С. 2216-2228.
- Крутовский, К.В. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение IV. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour / К.В. Крутовский, [и др.] // Генетика. – 1989. – Том 25. – № 11. – С. 2009-2032.
- Крутовский, К.В. Межвидовая генетическая дифференциация кедровых сосен Евразии по изоферментным локусам / К.В. Крутовский, Д.В. Политов, Ю.П. Алтухов // Генетика. – 1990. – Том 26. – № 4. – С. 694-707.
- Кузнецова, Г.В. Биология репродуктивного процесса *Pinus sibirica* разного географического происхождения на прививочной плантации / Г.В. Кузнецова // Ботанические исследования в Сибири. – 2000. – № 8. – С. 59-63.
- Куприянова, Л.А. Группа *Sembra* рода *Pinus*, ее объем и связи по палинтологическим данным / Л.А. Куприянова, М.В. Литвинцева // Ботанический журнал. – 1974. – Том 59. – № 5. – С. 630-664.
- Литвинцева, М.В. Особенности строения клеток паренхимы хвои у видов *Sembrae* рода *Pinus* / М.В. Литвинцева // Ботанический журнал. – 1974. – Том 59. – № 10. – С. 1501-1505.
- Моложников, В.Н. Кедровый стланник горных ландшафтов Северного Прибайкалья / В.Н. Моложников. – М., 1975. – 203 с.
- Подога, А.В. Генетическая дифференциация рода *Pinus* по аллозимным локусам: дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук [Текст] / А.В. Подога. – Российская академия наук, Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова. – Москва, 1993. – 154 с.
- Поздняков, Л.К. Древовидная форма кедрового стланика / Л.К. Поздняков // Ботанический журнал. – 1952. – Том 37. – № 5. – С. 688-691.
- Политов, Д.В. Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов / Д.В. Политов, К.В. Кру-

- товский, Ю.П. Алтухов // Генетика. – 1992. – Том 28. – №1. – С.93-114.
- Райт, Д.В. Введение в лесную генетику [Текст] / Д.В. Райт. – М.: Лесная пром-ть, 1978. – 470 с.
- Санников, С.Н. Дифференциация популяций сосны обыкновенной [Текст] / С.Н. Санников, И.В. Петрова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 247 с.
- Седельникова, Т.С. Генеративные органы и кариотип сосны обыкновенной на олиготрофных болотах Западной Сибири / Т.С. Седельникова, Е.Н. Муратова // Лесоведение. – 1991. – № 3. – С. 34-43.
- Семериков, В.Л. Дифференциация сосны по аллозимным локусам: автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук [Текст] / В.Л. Семериков. – Институт общей генетики РАН. – Москва, 1992. – 20 с.
- Сукачев, В.Н. Предварительный отчет о Байкальской экспедиции АН в 1926 г. / В.Н. Сукачев // Отчеты о деятельности АН СССР. – Л., 1929. – Т. II.
- Тюлина, Л.Н. Влажный прибайкальский тип поясной растительности [Текст] / Л.Н. Тюлина. – Новосибирск: Наука, 1976. – 318 с.
- Critchfield, W. B. Geographic distribution of the pines of the world / W. B. Critchfield, E. L., Jr Little // U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Misc. Publ. 991. Washington, DC: 1966. – 97 p.
- Critchfield, W.B. Hybridization and classification of the white pines (*Pinus* section *Strobus*) / W. B. Critchfield // Taxon. – 1986. – Vol.35. – No 4. – P. 647-656.
- Goroshkevich, S.N. Natural hibridization between Russian Stone Pine (*Pinus sibirica*) and Japanese Stone Pine (*Pinus pumila*) / S.N. Goroshkevich // Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines: Growth, Adaptability, and Pest Resistance. Fort Collins, CO: Rocky Mountain Research Station, 2004. – P. 169-171.
- Gullberg, U. Genetic differentiation between adjacent populations of *Pinus sylvestris* / U. Gullberg, R. Yazdani, D. Rudin // *Silvae Fennica*. – 1982. – Vol. 16. – No2. – P. 205-214.
- Krutovskii, K.V. Genetic differentiation and phylogeny of stone pine species based on isozyme loci / K.V. Krutovskii, D.V. Politov, Yu.P. Altukhov // Proceedings-international workshop on subalpine stone pines and their environment: the status of our knowledge; 1992 September 5-11; St.Moritz, Switzerland. – Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station. – 1994. – Gen. Tech. Rep. INT-GTR-309. – P. 19-30.
- Lanner, R.M. Biology, taxonomy, evolution, and geography of stone pines of the world / R.M. Lanner // Proceedings-symposium on whitebark pine ecosystems: ecology and management of a high- mountain- resource; 1989 March 29-31; Bozeman, MT. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, 1990. – Gen. Tech. Rep. INT-270. – P. 14-22.
- Little, E.L., Jr. Subdivisions of the genus *Pinus* (pines) / E.L., Jr. Little, W.B. Critchfield. – Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 1969. – Misc. Publ. 1144. – 51 p.
- Pilger, R. Genus *Pinus* / R. Pilger // Die naturlichen Pflanzenfamilien. Vol. XIII. Gimnospermae. Ed. A. Engler and K. Prantl. – Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1926. – S. 120-183.
- Politov, D.V. Genetic evidence of natural hybridization between Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, and dwarf Siberian pine, *P. pumila* (Pall.) Regel. / D.V. Politov, M.M. Belokon, O.P. Maluchenko et. al. // For. Genet. – 1999. – Vol. 6. – № 1. – P. 41-48.
- Shaw, G.R. The genus *Pinus* / G.R. Shaw. – Boston: Houghton Mifflin, 1914.
- Zhao, Guangyi. Comparative Morphological Studies on the Three Kinds of Subsection *Cembrae* of *Pinus* from Daxing' an Mountains in China / Guangyi Zhao, Wenjie Liu, Bosheng Zhao // Journal of Northeast Forestry University. – 1998. – V. 26. – No 3. – P. 1-5.

Поступила в редакцию 1 августа 2007 г.  
Принята к печати 15 сентября 2007 г.