

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ КАК ФАКТОР СЕТЧАТОЙ ЭВОЛЮЦИИ 5-ХВОЙНЫХ СОСЕН СЕВЕРНОЙ И ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

С.Н. Горошкевич¹, Е.А. Петрова¹, Г.В. Васильева¹, Д.В. Полигов², А.Г. Попов¹
О.Г. Бендер¹, М.М. Белоконов², О.В. Хуторной¹, Ю.С. Белоконов²

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634021 Томск, Академический пр., 10/3; e-mail: gorosh@imces.ru

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва

С использованием традиционных (анатомо-морфологических) и современных (молекулярно-генетических) признаков проанализирована структура разнообразия в группе 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии. *P. pumila* и *P. koraiensis* по комплексу признаков занимают промежуточное положение между *P. sibirica* и *P. parviflora*, *P. sibirica* и *P. Armandii*, соответственно. Это позволяет предположить, что кедровые сосны (подсекция *Cembrae*) не являются естественной группой видов монофилетического происхождения, а вместе с некоторыми видами веймутовых (подсекция *Strobi*) образуют единую филогенетическую систему, сформировавшуюся в результате сетчатой эволюции: чередования климатически обусловленных циклов дивергенции видов и их естественной гибридизации. Современные процессы генетического взаимодействия между видами изучены на примере *P. sibirica* и *P. pumila* в Забайкалье. Естественные гибриды в количестве до 5 шт./га встречаются по всей гибридной зоне (Хамар-Дабан, Хентей-Чикойское и Становое нагорье). Большинство гибридов по комплексу морфологических и физиологических признаков занимают строго промежуточное положение между видами. Из-за некоторой разбалансировки морфофизиологических адаптаций гибриды имеют пониженную устойчивость по сравнению с видами, но они способны к активному вегетативному размножению и занимают относительно свободную экологическую нишу во втором ярусе древостоя. По фертильности гибриды существенно (в 2-3 раза) уступают родительским видам, но (по результатам изотопного анализа), в семенах гибридов доля зародышей, возникших от опыления гибридной пыльцой, на порядок выше, чем ее доля в общем пыльцевом пуле популяции. Достаточная жизнеспособность и фертильность естественных гибридов между *P. sibirica* и *P. pumila*, а также их предрасположенность к скрещиванию между собой, позволяет рассматривать их как перспективное эволюционное новообразование, возможно, «зародыш» нового вида.

Ключевые слова: пятихвойные сосны, гибридизация, сетчатая эволюция

Diversity structure of 5-needles pines from North and East Asia was studied with classical (anatomical, morphological) and current (molecular genetic) traits. By set of traits *P. pumila* and *P. koraiensis* was intermediate between *P. sibirica* and *P. parviflora*, *P. sibirica* and *P. Armandii*, respectively. It's allow to suggest that stone pines (subsection *Cembrae*) are not natural group of species having monophyletic origin but they with some species from white pines (subsection *Strobi*) form integrated phylogenetic system resulted from reticulate evolution, namely alternation divergence caused by climate and interspecific hybridization. Current genetic interaction between species was studied by way of example *P. sibirica* and *P. pumila* in the Transbaikalia. Natural hybrids (up to 5 individuals per ha) are occurred throughout the hybrid zone (Hamar-Daban, Hentey-Chikoyskoe highland Stanove highland). By set of morphological and physiological traits the most of hybrids are intermediate between species. Due to some unbalancing of morphological and physiological adaptation hybrids have reduced resistance in comparison with species, but they are able to active vegetative propagation and occupy relatively free ecological niche in the second tree layer. Fertility of hybrids is significantly less (in the 2-3 times) than that of parental species, but portion of hybrid embryo resulted from pollination by hybrid pollen is higher than portion of hybrid pollen in the total pollen pool of population. Sufficient viability and fertility of natural hybrids between *P. sibirica* and *P. pumila* and their aptitude to cross among themselves permit to consider hybrids as a promising evolutionary new formation that can result in novel species.

Key words: 5-needle pine, hybridization, reticulate evolution

ВВЕДЕНИЕ

Уже в первой научной классификации рода *Pinus* подрод *Haploxylon* включал подсекцию *Cembra* разделенную на две группы - *Strobi* Loud. and *Cembrae* Loud. (Shaw, 1914). В последней классификации 20-го века изменились лишь ранг некоторых таксонов и их названия (Price et al., 1998). Разделение 5-хвойных сосен на две группы было

сделано, главным образом, по структуре шишек, раскрывающихся у *Strobi* и нераскрывающихся у *Cembrae*.

Считается, что нераскрывающаяся шишка *Cembrae* уникальна: она не могла возникнуть дважды в ходе эволюции (Lanner, 1990 и др.). С этим трудно не согласиться. Но означает ли это, что 4-5 видов *Cembrae* и 17-18 видов *Strobi* представляют собой две естественные монофилетические группы? Цель настоящей работы – проанализировать структуру разнообразия 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии для обсуждения их филогении и эволюции.

Объект исследования – 5 видов: субарктический и субальпийский *P. pumila* (Pall.) Regel., бореальный *P. sibirica* Du Tour, неморальные *P. koraiensis*

* Работа выполнена при финансовой поддержке СО РАН (проекты фундаментальных исследований № 6.3.1.16 и № 7.10.1.3), СО и УрО РАН (Интеграционный проект № 53), Программ фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (подпрограмма «Генетическое разнообразие и генофонды») и «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» (подпрограмма II)

sis Sieb. & Zucc. и *P. parviflora* Sieb. & Zucc., субтропический горный *P. Armandii* Franchet.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВИДОВ

На примере группы из 5 видов рассмотрим структуру разнообразия признаков, которые предположительно наиболее важны для таксономии 5-хвойных сосен.

Структура зрелой женской шишки. Два вида *Strobi* (*P. parviflora* и *P. Armandii*) имеют раскрывающиеся шишки. У *P. parviflora* чешуи раздвигаются очень широко, но семена не выпадают из шишки.

Они прикреплены к чешуе и поэтому доступны для изъятия *N. caryocatactes*. У *P. Armandii* щель между чешуями очень узкая. *N. caryocatactes* (но никакой другой вид птиц) вынимает семена через эту щель своим тонким и длинным клювом, используя его как пинцет. Три вида *Cembrae* (*P. sibirica*, *P. koraiensis*, и *P. pumila*) имеют нераскрывающиеся шишки. В основании чешуй этих шишек имеется специальный отделительный слой относительно хрупкой ткани. *Nucifraga caryocatactes* Bris., птица из семейства *Corvidae*, отрывает чешую по этому слою и достает семена.

Виды *Cembrae* несколько различаются в этом отношении. Зрелые шишки *P. sibirica* никогда не имеют даже самой узкой щели между чешуями. У *P. koraiensis* и особенно у *P. pumila*, такая щель,

более или менее широкая, образуется довольно часто (рис. 1).

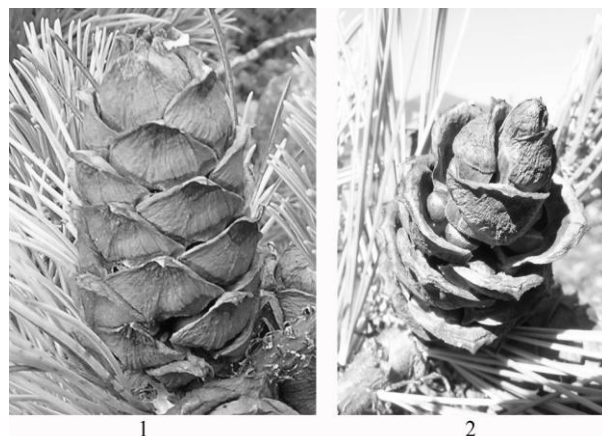


Рисунок 1 - Нераскрывающиеся (1) и полураскрывающиеся (2) шишки *P. pumila*

Форма и структура семян. Семена *P. Armandii* и *P. parviflora* имеют рудимент крыла. Виды *Cembrae* не имеют его. Семена *Strobi* относительно плоские, а семена *Cembrae* – более или менее округлые в поперечном сечении. *P. koraiensis* и *P. pumila* занимают в этом отношении промежуточное положение (табл. 1).

Очевидно, именно такую форму семени имели бы гибриды между кедровыми и веймутовыми со- снами, если бы они существовали.

Таблица 1- Форма семени у пяти видов 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии

Признаки семян	<i>P. Armandii</i>	<i>P. koraiensis</i>	<i>P. sibirica</i>	<i>P. pumila</i>	<i>P. parviflora</i>
Высота, мм	5,3 с*	7,4 а	6,2 б	4,3 д	4,3 д
Ширина, мм	7,7 б	10,1 а	7,5 б	5,5 д	6,4 с
Отношение высота/ширина	0,69 с	0,73 б	0,87 а	0,78 б	0,68 с

Примечание: *Средние значения с разными буквами в строках различаются достоверно при $P = 0,95$

Пыльцевые зерна. *P. sibirica*, *P. pumila* и *P. parviflora* существенно не различаются по форме и размеру; у *P. koraiensis* и *P. Armandii* пыльцевые зерна значительно крупнее и имеют несколько иную структуру (Куприянова, Литвинцева, 1974).

Структура ювенильного побега. Все видоспецифичные признаки характеризуют морфогенез зрелого побега. Логично предположить, что на промежуточном (ювенильном) этапе морфогенеза должны проявиться признаки, свойственные промежуточным (внутриродовым) таксонам, например, подсекциям или видовым рядам. Мы проверили это предположение, изучив структуру и развитие ювенильного побега.

Развитие сеянца у 5-хвойных сосен начинается с появления гипокотилия и семядолей, после чего закладывается и удлиняется ювенильный побег с одиночными зелеными листьями. Потом закладывается первый зрелый побег с чешуйчатыми не зелеными листьями (катафиллами) в пазухах которых сидят 5-хвойные укороченные побеги (брахибласты). 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 (рис. 2).

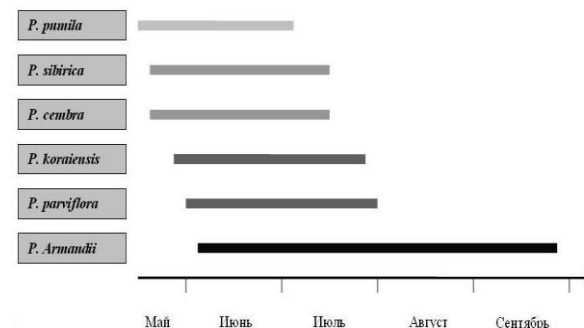


Рисунок 2 - Сроки роста побегов и хвои у 2-летних сеянцев некоторых азиатских видов *Pinus* из секции *Strobis*

В этом отношении изученные виды четко делятся на 4 группы в соответствии с природными зонами, где находится большая часть их ареала: (1)

субальпийско-субарктический *P. pumila*, (2) борельно-горнотаежные *P. sibirica* и *P. cembra*, (3) неморальные из муссонных лесов *P. koraiensis* и *P. parviflora*, (4) субтропический *P. Armandii*. 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 существенными, однако ни один из них не обнаружил сколько-нибудь тесной зависимости от продолжительности вегетационного периода и суммы эффективных температур в естественном ареале видов.

Так, исключительно однолетний цикл развития ювенильного побега характерен для видов из самых разнообразных природных зон, а виды с преимущественно или исключительно двухлетним циклом

развития ювенильного побега занимают огромный общий ареал почти от 30 до 70° с.ш.

Наличие брахибластов на ювенильном побеге также не связано с климатом: их в значительном количестве имеют и субарктический *P. pumila* и субтропический *P. Armandii*. В то же время, 6 изученных видов явно группируются в три пары, близких по структуре и развитию ювенильного побега (табл. 2):

(1) "Континентальная" группа – *P. sibirica* + *P. cembra*. Цикл развития ювенильного побега сугубо 1-летний, брахибласты на нем редки.

(2) "Приморская" группа – *P. koraiensis* + *P. Armandii*. Цикл развития ювенильного побега сугубо 1-летний, брахибласты на нем есть всегда.

(3) "Островная" группа – *P. parviflora* + *P. pumila*. Цикл развития ювенильного побега исключительно или преимущественно 2-летний, брахибласты на нем обычны или обязательны.

Таблица 2 - Структура ювенильного побега у некоторых азиатских видов *Pinus* из секции *Strobus*

Виды	Сочетание признаков (типы морфогенеза), % от общего числа сеянцев		
	1-летний ювенильный побег, брахибластов на нем нет	1-летний ювенильный побег, брахибласты на нем есть	2-летний ювенильный побег, брахибласты на нем есть
<i>P. cembra</i>	85	15	0
<i>P. sibirica</i>	90	10	0
<i>P. pumila</i>	30	10	60
<i>P. parviflora</i>	0	0	100
<i>P. koraiensis</i>	0	100	0
<i>P. Armandii</i>	0	100	0

Анализ изменчивости рассмотренного комплекса признаков добавляет очередной аргумент в пользу сложного происхождения современной подсекции *Cembrae*, еще раз заставляет усомниться в ее естественности.

Анатомия хвои. Анатомию хвои изучали в клоновом архиве на юге Томской области, где все виды были привиты на местный экотип *P. sibirica*. *P. sibirica* и *P. koraiensis* имеют 3 смоляных канала, расположенных в толще мезофилла (рис. 3).

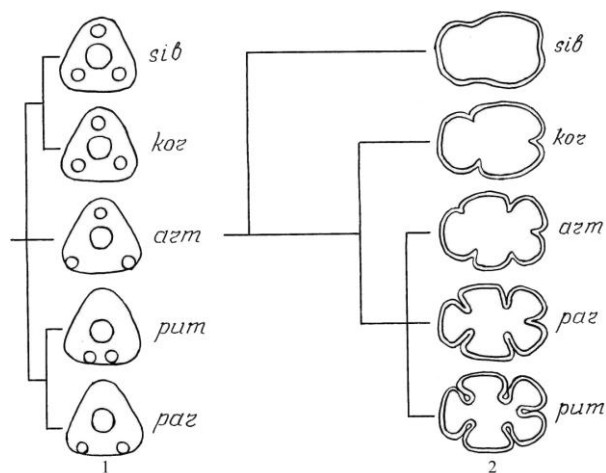


Рисунок 3 - Анатомия хвои у 5 видов 5-хвойных сосен: расположение смоляных каналов (1) и форма клеточной стенки (2)

P. Armandii тоже имеет 3 смоляных канала, но два абаксиальных канала прилегали к гиподерме. Два других вида имели только два смоляных кана-

ла, прилегающих к гиподерме. По форме клеток мезофилла на поперечном разрезе *P. sibirica* сильно отличается от остальных видов: клеточная стенка совершенно лишена складок. Четыре других вида имеют складчатый мезофилл. У *P. koraiensis* складок мало и они неглубокие. У остальных видов число складок примерно одинаковое, а их глубина постепенно увеличивается в ряду *P. Armandii* → *P. parviflora* → *P. pumila*.

Молекулярные маркеры. Классификации видов, основанные на современных методах биохимической и молекулярной генетики противоречивы не менее, чем морфологические классификации. Изоэнзимная «генеалогия» полностью согласуется с классической схемой: 3 вида *Cembrae* (*P. sibirica*, *P. koraiensis*, *P. pumila*) и 2 вида *Strobi* (*P. parviflora*, *P. Armandii*) (Белоконь и др., 1998). Анализ структуры ДНК убедительно показал, что монофилетическое происхождение имеет лишь группа 5-хвойных сосен в целом. Внутри же этой группы кедровые и веймутовы сосны располагаются на ветвях филогенетического дерева вперемешку, причем, эти деревья, построенные с использованием различных типов ДНК-маркеров выглядят существенно по-разному. Например, одна из них, основанная последовательностях нуклеотидов в хлоропластной ДНК, противопоставляет *P. parviflora* четырем другим видам (Gernandt et al., 2005); другая, основанная на полиморфизме ядерного (LEA)-like гена, противопоставляет четырем другим видам *P. Armandii* (Syring et al., 2007).

Учитывая все вышеизложенное, мы можем разделить 5 изучаемых видов на три группы:

- (1) типичные *Cembrae*, это только *P. sibirica*;
- (2) типичные *Strobi*, *P. parviflora* и *P. Armandii*;
- (3) виды, сочетающие признаки *Cembrae* и *Strobi* или имеющие промежуточные признаки, *P. pumila* и *P. koraiensis*.

Почему структура изменчивости так сложна? Мы полагаем, главной причиной является сетчатая эволюция данной группы видов. Исследования гибридного видообразования имеют относительно длинную историю. К. Линней еще в 18-м веке считал, что новые виды могут возникать посредством естественной гибридизации двух «старых» видов. А. Kerner (1894, 1895) в конце 19-го века описал более 1000 естественных гибридов только в не очень богатой европейской флоре. В первой четверти 20-го века J. Lhotsky (1916) опубликовал книгу “Evolution by means of hybridization”. Ее главная идея: виды постоянны; их гибридизация не только главный, но и единственный фактор эволюции. Затем Т. Dobzhansky (1937) ввел сам термин “reticular evolution”. V. Grant (1981) рассматривал межвидовую гибридизацию как один из многих способов видообразования. Он имел в виду исключительно классическое, медленное видообразование. В. McClintock (1950, 1965) открыла мобильные генетические элементы и нестабильность генома. Это ознаменовало переход от классической (статической) к современной (мобильной) генетике. M.G. Kidwell et al. (1977) впервые описали гибридный дисгенез как механизм специфической трансформации генома вследствие гибридизации, который может создавать «моментальную» репродуктивную изоляцию между гибридами и родительскими формами, следовательно, может быть спусковым механизмом быстрого гибридного видообразования.

Применительно к нашему объекту мы сформулировали две гипотезы: (1) *P. pumila* и *P. koraiensis* имеют гибридное происхождение и являются продуктами сетчатой эволюции; (2) процессы быстрого гибридного видообразования происходят в современных зонах межвидовой гибридизации 5-хвойных сосен. Доказательства в пользу первой гипотезы уже были приведены выше. Обсудим вторую гипотезу.

Гибридная зона *P. sibirica* и *P. Pumila*. В Прибайкалье и Забайкалье ареалы *P. sibirica* и *P. pumila* перекрываются; во многих типах растительных ассоциаций два вида произрастают совместно. В течение последних 10 лет нами проведены комплексные исследования в разных частях этого региона. Фенология цветения изучена в трех частях гибридной зоны (южной – г. Сохондо, средней – Хамар-Дабан и северной – дельта Верхней Ангары). Средние по фенологии особи *P. pumila* начинают цветение на 2-3 дня раньше, чем средние деревья *P. sibirica*. Общая продолжительность периода цветения обоих видов составляет около 15 дней, из них примерно в течение 12 дней возможно перекрестное опыление между видами (рис. 4). Нашими исследованиями была охвачена значительная часть области перекрытия ареалов *P. sibirica* и *P. pumila*: 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.



Рисунок 4 - Фенология цветения *P. sibirica* и *P. pumila* в их гибридной зоне

Основной метод исследования – маршрутные наблюдения с учетом встречаемости видов и гибридов полосой вдоль линии хода и заложение учетных площадок в ключевых участках. Идентификацию видов и гибридов проводили по двум основным признакам. Первый – это габитус растения. *P. sibirica* всегда имеет прямой вертикальный ствол, *P. pumila* и гибриды не имеют его никогда. Второй удобный для идентификации признак – цвет созревающих шишек. У *P. pumila* всегда в той или иной мере присутствует зеленый оттенок, у *P. sibirica* и гибридов шишки фиолетовые, без зелени. Таким образом, по одному из упомянутых признаков гибриды похожи на *P. sibirica*, по другому на стланник. Поэтому их идентификация обычно производится очень легко. Гибриды в большем или меньшем количестве найдены во всех районах и во всех растительных ассоциациях (рис. 5).

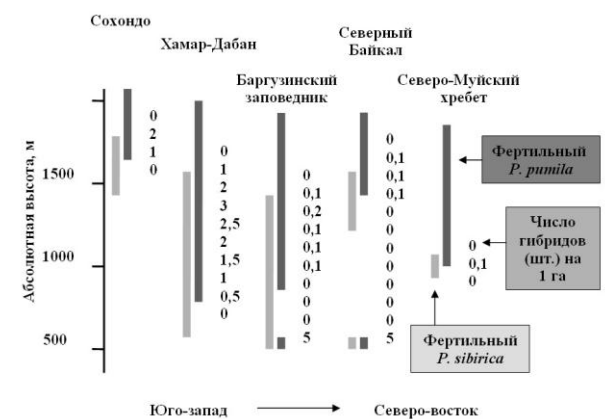


Рисунок 5 - Распространение *P. sibirica*, *P. pumila* и их естественных гибридов в Прибайкалье и Забайкалье

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).

На примере популяции с байкальского побережья в районе залива Давша проведен анализ морфогенеза жизненных форм видов и типичных гибридов (рис. 6).

P. sibirica на всем протяжении онтогенеза в норме имеет один прямой вертикальный ствол. В молодом возрасте ствол доминирует. Скелетные ветви сильно уступают ему в росте и однородны по размеру. С возрастом, особенно после выхода дерева в первый ярус насаждения, доминирование ствола становится избирательным. Резко усиливается дифференциация ветвей по размеру: большинство еще сильнее, чем раньше, уступают стволу; но немногие крупные ветви выходят из под контроля ствола и догоняют его по скорости роста. На таких ветвях, также в очень ограниченном количестве, формируются сравнимые с ними по размеру боковые ветви. По достижении деревом 90-95 % окончательной высоты вся скелетная основа в верхней части его кроны становится состоящей из множества единообразных стволов-ветвей (СВ). Вертикальность и прямизна исходного ствола обеспечивают высокую устойчивость дерева к навалу снега. Максимальная высота дерева – 20-25 м.

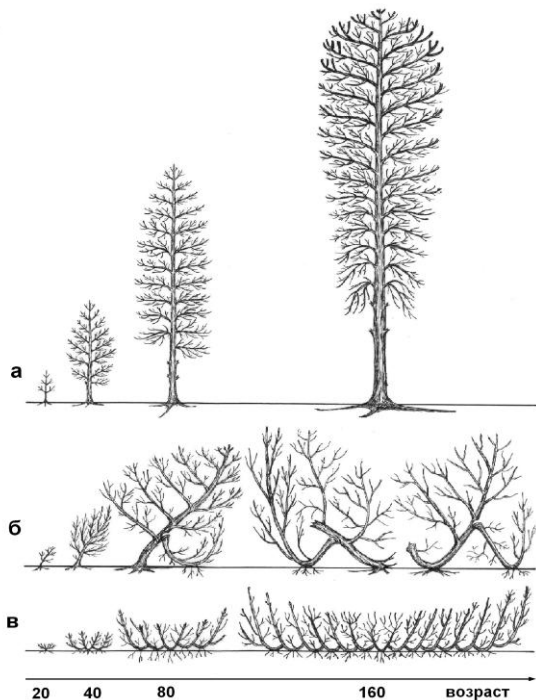


Рисунок 6 - Формирование кроны *P. sibirica* (а), *P. pumila* (в) и их естественных гибридов (б)

P. pumila смолоду имеет множество сравнительно единообразных СВ. Их число постоянно увеличивается на всем протяжении онтогенеза. Такая структура кроны обеспечивается слабым, но при этом весьма избирательным доминированием

уже имеющихся СВ: абсолютное большинство боковых ветвей подвержены доминированию, но одна из 20-40 шт., естественно, самая крупная, уже в первые 2-3 года своей жизни догоняет осевую ветвь по скорости роста и со временем становится СВ. Все СВ саблевидно изогнуты: их основание почти параллельно поверхности почвы, а дистальная часть – почти вертикальная. *P. pumila* имеет многочисленные специализированные корневые зачатки, которые способны к интенсивному ветвлению. По мере приближения СВ к мохово-лишайниковому покрову происходит активизация, а при соприкосновении с ним - пролиферация корневых зачатков и укоренение. Крона молодых растений имеет форму чаши с радиальным расположением СВ. Ее организация – правильная, радиальная. Ни число порядков ветвления, ни возраст, ни размер кроны не имеют внутренних ограничений. *P. pumila* имеет механизм предзимнего полегания СВ любой толщины. Его крона всегда зимует под снегом. Предельной высоты (от 1,5 до 3 м) растения достигают в возрасте 100-150 лет. После этого их высота остается более или менее постоянной.

Гибриды смолоду имеют один ствол. По характеру его взаимоотношения с боковыми ветвями они занимают промежуточное положение между *P. sibirica* и *P. pumila*. Избирательность доминирования проявляется у них не сразу, но значительно раньше, чем у *P. sibirica*. Соответственно, переход от одноствольности к многоствольности также происходит не смолоду, как у *P. pumila*, но и не к старости, как у *P. sibirica*. Поэтому "чаша" из СВ, столь характерная для *P. pumila*, у гибридов обычно оказывается сидящей на первичном стволе высотой от 50 см до 1,5 м, а сами СВ никогда не бывают такими многочисленными и единообразными, как у КСт. Переход гибридов к многоствольности осуществляется как бы не окончательно и не в полном объеме: слабое и не стабильное доминирование исходного ствола по отношению к СВ следующего порядка ветвления сохраняется. Поэтому СВ "чаши" располагаются не в одной горизонтальной плоскости, как у *P. pumila*, а в разных. Над этой растянутой по вертикали "чашей" чаще всего присутствует слабо выраженный исходный ствол, который время от времени порождает новые СВ. Исходный ствол гибридов смолоду саблевидно изогнут, но степень изгиба значительно меньше, чем у СВ *P. pumila*. У гибридов слабо развит или отсутствует механизм активного предзимнего полегания СВ. Поэтому крона зимой находится над снежным покровом. Наличие основного саблевидного изгиба делает гибриды неустойчивыми к навалу снега. По достижении деревом высоты 4-5 м это с неизбежностью приводит к повреждениям. Как правило, происходит отрыв или выворот корней на стороне, противоположной направлению саблевидного изгиба. Некоторая часть корневой системы при этом остается живой, чего в большинстве случаев оказывается достаточно для выживания дерева. Крона при падении повреждается незначительно. Многие живые ветви входят в контакт с мохово-лишайниковым покровом. Способность к образованию стеблеродных корневых

зачатков и, соответственно, придаточных корней, выражена у гибридов не так ярко, как у *P. pumila*, но вполне достаточно для того, чтобы укоренение лежащих на земле ветвей все-таки произошло. После укоренения происходит омоложение ветвей и усиление их роста. Резкое изменение положения кроны в пространстве имеет также и некоторые другие последствия. Та "чаша", которая до падения была приподнята над поверхностью почвы, теперь оказывается лежащей на ней, но не "дном", а "боком". Все ветви в той или иной мере изменяют направление своего роста, что приводит к формированию сложных изгибов. Общий уровень роста восстанавливается довольно быстро. Однако и без того низкая устойчивость кроны гибридов к навалу снега существенно снижается вторичными (после падения) деформациями структуры. Поэтому в дальнейшем разрушительное действие снеголома усиливается. Оно проявляется уже не только в падении отдельных укорененных СВ с отрывом части корней, но и в обламывании пока еще не укорененных СВ. Значительная часть последних не обламываются полностью, а лишь надламывается с сохранением функционирующих проводящих тканей. Большинство вывернутых и надломленных стволов укореняются и тем самым "омолаживаются". В результате один клон гибрида может занимать площадь, сравнимую с площадью клонов *P. pumila*. Предельной высоты (5-7 м) гибриды обычно достигают еще до первого падения исходного ствола. После этого высота уменьшается до 2-3 м, а затем постепенно стабилизируется на предельном уровне. Клоны гибридов, как и клоны *P. pumila*, не стареют и не имеют внутренних ограничений возраста и размера.

Зрелые шишки *P. sibirica*, *P. pumila* и их естественных гибридов были собраны для анализа в 3 местах: на Северном Хамар-Дабане (Goroshkevich, 2004), в дельте Верхней Ангары (северное побережье Байкала) и в прибрежной зоне залива Давша (север-восточное побережье Байкала). По размеру шишки, общему числу чешуй и исходному числу семян гибриды во всех трех популяциях занимали промежуточное положение между видами. Однако на каждом из этапов развития семяпочки в полноценное семя уровень смертности и недоразвития репродуктивных структур у гибридов выше, чем у родительских видов. Вместе с тем, фертильность гибридов в дельте Верхней Ангары оказалась многократно выше, чем в других районах исследования, и составила 25 % (Петрова и др., 2007). Этого вполне достаточно для того, чтобы утверждать: естественная гибридизация между *P. pumila* и *P. sibirica* не ограничивается здесь наличием гибридов первого поколения.

От опыления чьей пыльцой формируются зародыши у естественных гибридов? Чтобы ответить на этот вопрос, мы провели специальное исследование в дельте Верхней Ангары. На пробной площади соотношение фертильных *P. pumila*, *P. sibirica* и их естественных гибридов было 100/3/1. Доля видов и гибридов в общей пыльцевой продукции была установлена методом определения массы пыльцы в одном микростробиле, числа микростробиллов на

среднем дереве и числа деревьев на гектаре. Участие видов и гибридов в генерации зародышей у гибридов было установлено методом изоэнзимного анализа эндоспермов и соответствующих зародышей. Оказалось, что доля гибридов в общем пыльцевом пуле популяции незначительна (0,3 %). Доля гибридной пыльцы в генерации перекрестно оплодотворенных зародышей у гибридов была примерно в 40 раз выше (11,8 %) (Петрова и др., 2007). Следовательно, при прочих равных условиях гибриды следующего поколения образуются в 40 раз чаще, чем беккроссы.

Полиморфизм ДНК у *P. pumila*, *P. sibirica* и их естественных гибридов изучали в популяции с северного Хамар-Дабана методом ISSR-PCR. Идентифицированы фракции длиной 860, 840, 680, 560 и 400 пар нуклеотидов. Некоторые из них мономорфны во всех трех группах, но другие отсутствовали в двух группах из трех. Различия между видами и гибридами вполне достоверны. По сравнению с родительскими видами у гибридов обнаружены несколько новых мономорфных фракций ДНК. В то же время, у гибридов отсутствовали некоторые фракции ДНК, характерные для одного или обоих родительских видов. Кластерный анализ показал наличие трех четко дифференцированных кластеров, причем, различия между видами были меньше, чем между каждым из видов и их естественными гибридами (рис. 7). Мы предполагаем, что эти единообразные трансформации генома являются результатом гибридного дисгенеза. Мобильные генетические элементы описаны у хвойных, известна их участие в инсерционном полиморфизме ДНК (Benetzen, 1996; Freisen et al., 2000). Возможно, специфические трансформации генома у естественных гибридов *P. pumila* и *P. sibirica* происходят вследствие активизации мобильных генетических элементов в результате гибридизации.

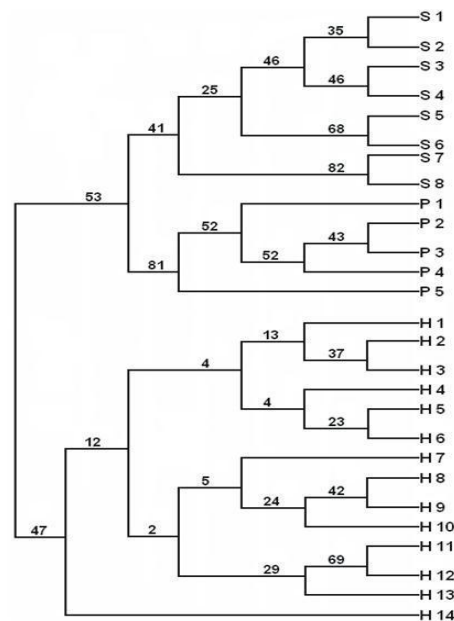


Рисунок 7 - Дендрограмма построенная методом максимальной экономии. H-Гибриды, P - *P. pumila*, S - *P. sibirica*. Цифры при основании ветвей обозначают бутстреп оценки в процентах при 1000 итерациях

Таким образом, кедровые сосны (подсекция *Cembrae*), скорее всего, не являются монофилетической группой видов, а вместе с некоторыми веймутовыми соснами (подсекция *Strobi*) образуют единую филогенетическую систему. Эта система является продуктом сетчатой эволюции, которая представляет собой климатически обусловленное чередование циклов дивергенции видов и межвидовой гибридизации. Ниже предложена гипотетическая схема этого процесса (рис. 8). Когда-то давно общий предок дал начало трем древним видам: *prasibirica*, *praarmandii*, *praparviflora*. Скорее всего, это произошло в эоцене, когда на планете доминировала тропическая флора, а сосны переживали неблагоприятный для них период в северных и горных рефугиумах. В дальнейшем, с похолоданием климата, их ареалы перекрылись, образовались гибридные зоны. В течение следующего климатического пессимума ареалы вновь разомкнулись, но число видов увеличилось, по крайней мере, до 5: образовались *P. pumila* and *P. koraiensis*. Современный климат, по-видимому, не вполне благоприятен для 5-хвойных сосен. Поэтому их ареалы, в основном, обособлены, не перекрываются. Но один из новых, молодых видов, а именно *P. pumila*, оказался аномально активным. Из-за необычной стелющейся формы роста этот вид быстро расширил свой ареал и проник в ареалы своих родительских видов. В областях перекрытия ареалов возникли гибридные зоны, сложились благоприятные условия для следующего цикла гибридного видообразования.

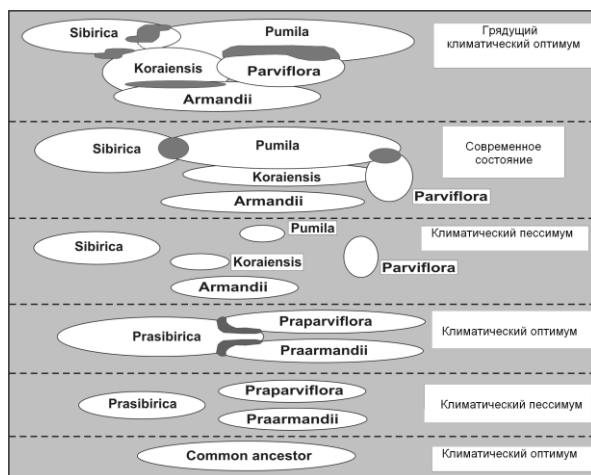


Рисунок 8 - Гипотетическая схема сетчатой эволюции 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии. Снизу вверх располагаются шесть временных "срезов". Каждый срез представляет собой схематическую географическую карту видовых ареалов (белые области). Черные области - это гибридные зоны, районы гибридного видообразования

ВЫВОДЫ

1. Учитывая все признаки, важные для таксономии, есть основания разделить 5-хвойные сосны Северной и Восточной Азии на три группы: (1) типичные *Cembrae*, это только *P. sibirica*; (2) типичные *Strobi*, *P. parviflora* and *P. Armandii*; (3) сочетающие признаки *Cembrae* и *Strobi* или имеющие

еще промежуточные признаки, *P. pumila* и *P. koraiensis*. Виды последней группы имеют предположительно гибридное происхождение и являются продуктами сетчатой эволюции.

2. Естественная гибридизация *P. sibirica* и *P. pumila* имеет место по всей области перекрытия их ареалов. По большинству морфологических признаков естественные гибриды занимают строго промежуточное положение между родительскими видами. В некоторых растительных сообществах гибриды занимают относительно свободную экологическую нишу во втором ярусе дендроценоза. Гибриды характеризуются существенно пониженной по сравнению с чистыми видами фертильностью. Однако при благоприятных условиях до 25 % семян при благоприятных условиях развиваются в полноценные семена с дифференцированным зародышем. В структуре генома у гибридов первого поколения происходят существенные и относительно единообразные изменения. Поэтому при прочих равных условиях гибриды первого поколения чаще генерируют гибриды следующих поколений, чем беккроссы на родительские виды. Следовательно, совокупность гибридов первого и последующих поколений можно рассматривать как "зародыш" нового вида.

3. Кедровые сосны (подсекция *Cembrae*), скорее всего, не являются монофилетической группой видов, а вместе с некоторыми веймутовыми соснами (подсекция *Strobi*) образуют единую филогенетическую систему. Эта система является продуктом сетчатой эволюции, которая представляет собой климатически обусловленное чередование циклов дивергенции видов и межвидовой гибридизации.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Белокоп, М.М. Генетическая дифференциация сосен подсемейства *Strobus*: данные изоферментного анализа / М.М. Белокоп [и др.]. Доклады Академии наук. - 1998. - Том 358. - № 5. - С. 699-702.
- Куприянова, Л.А. Группа *Cembrae* рода *Pinus*, ее объем и связи по палинологическим данным / Л.А. Куприянова, М.В. Литвинцева // Ботан. журн. - 1974. -Т. 59. - № 5. - С. 630-644.
- Петрова, Е.А. Семенная продуктивность и генетическая структура популяций в зоне естественной гибридизации кедров сибирского и кедрового стланика / Е.А. Петрова, С.Н. Горошкевич, Д.В. Политов, М.М. Белокоп, А.Г. Попов, Г.В. Васильева // Хвойные бореальной зоны. - 2007. - Т. 24. - № 2-3. - С. 329-335.
- Bennetzen, J. L. The contributions of retroelements to plant genome organization, function and evolution / J. L. Bennetzen // Trends Microbiol. - 1996. - №4. - P. 347-353.
- Dobzhansky, Th. Genetics and the origin of species / Th. Dobzhansky. - N.Y.: Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.
- Friesen, N. Diversity, Origin, and Distribution of Retrotransposons (gypsy and copia) in Conifers / N. Friesen, A. Brandes, J. S. Heslop-Harrison // Mol. Biol. Evol. - 2001. - Vol. 18(7). - P. 1176-1188.
- Gernandt, D. S. Phylogeny and classification of *Pinus* / D. S. Gernandt, G. Gada López, C. Ortiz García et al. // Taxon. - 2005. - Vol. 54. - P. 29-42.
- Grant, V. Plant Speciation, 2nd Edit. / V. Grant. - N. Y: Columbia University Press, 1981. 528 p.
- Kerner von Marilaun, A. The natural history of plants. Vol. 1 / A. Kerner von Marilaun. - London: Blackie & Son, 1894.

- 778 p.
- Kidwell, M.G. Hybrid dysgenesis in *Drosophylla melanogaster*: a syndrome of aberrant traits including mutation, sterility and male recombination / M.G. Kidwell, J.F. Kidwell, J.A. Sved // *Genetics*. – 1977. – Vol. 36. – P. 813-833.
- 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*. Bozeman, MT., March 29-31, 1989; U.S. Department of Agriculture, Forest Service Gen. Tech. Rep. INT-270. Ogden, UT, USA. – 1990. – pp. 14-22.
- Lotsy, J.P. Evolution by means of hybridization / J.P. Lotsy. – M. Nijhoff, Hague, 1916. 164 p.
- McClintock, B. The origin and behaviour of multiple loci in maize / B. McClintock // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. – 1950. – Vol. 36. – P. 344-355.
- McClintock B. The control of gene action in maize / B. McClintock // *Brookhaven Symp. Biol.* –1965. – Vol. 18. – P. 181-164.
- Price, R.A. Phylogeny and systematics of *Pinus* / R.A. Price, A. Liston, S.H. Strauss. – Richardson, D.M. (ed), *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. – P. 49-68.
- Shaw, G.R. The genus *Pinus*. Publication of Arnold Arboretum. No. 5. / G.R. Shaw. Cambridge: Riverside Press, 1914. – 96 p.
- Syring, J. Widespread genealogical nonmonophyly in species of *Pinus* subgenus *Strobus* / J. Syring, K. Farrell, R. Bussinsky, R. Cronn, A. Liston // *Syst. Biol.* – 2007. – Vol. 56 (2). – P. 163-181.

Поступила в редакцию 24 сентября 2009 г.
Принята к печати 25 февраля 2010 г.