

Структура гибридной зоны кедр сибирского и кедрового стланика

Structure of the hybrid zone between Siberian stone pine and Siberian dwarf pine

Васильева Г. В.

Vasilyeva G. V.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. e-mail: galina_biology@mail.ru
Institute of monitoring of climatic and ecological systems SB RAS, Tomsk, Russia

Реферат. Кедр сибирский (*Pinus sibirica*) и кедровый стланик (*P. pumila*) – пятихвойные сосны из подрода *Strobus*, широко распространены в Северной Азии. Во многих районах, где виды произрастают совместно, происходит их естественная гибридизация. В работе рассмотрены традиционные модели гибридных зон и на основании накопленных данных определено, какая из них соответствует гибридной зоне кедр сибирского и кедрового стланика. Приведены факты в пользу мозаичной гибридной зоны.

Ключевые слова. Гибридизация, гибридная зона, интрогрессия, хвойные, *Pinus*.

Summary. Siberian stone pine (*Pinus sibirica*) and Siberian dwarf pine (*P. pumila*) are widespread in northern Asia five-needle pines from subgenus *Strobus*. The natural hybridization occurs in many regions where the species grow together. Traditional hybrid zone model was considered in the paper and, based on the accumulated data, it is determined which one corresponds to the hybrid zone of Siberian stone pine and Siberian dwarf pine. The paper presents arguments in favor of the mosaic model.

Key words. Conifers, introgression, hybridization, hybrid zone, *Pinus*.

Естественная межвидовая гибридизация растений – широко распространенное и многогранное явление, затрагивающее многие таксоны растений. По некоторым оценкам около 25 % видов растений имеют гибридное происхождение (Mallet, 2005). Гибридизация создает новые генетические комбинации, поэтому является источником генетических новшеств (Riesberg, Carney, 1998; Arnold et al., 1999), способствует адаптивной радиации (Mallet, 2009; Kagawa, Takimoto, 2018), а также может привести к видообразованию (Soltis, Soltis 2009; Abbott et al. 2013). Районы, где встречаются и скрещиваются близкородственные виды, называют гибридными зонами. Выделение разных типов гибридных зон основано на нескольких факторах, основными из которых являются приспособленность гибридов, направленность естественного отбора – экзогенный или эндогенный, и степень экологической дифференциации родительских видов.

В Северной Азии встречаются три вида 5-хвойных сосен, а именно кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour), кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel) и кедр корейский (*P. koraiensis* Sieb. et Zucc.). Данные виды относятся к подроду *Strobus*, к секции *Quinquefoliae* (Gernandt et al., 2005). Ареал кедрового стланика перекрывается с ареалами трех других 5-хвойных сосен: кедром сибирским, кедром корейским и сосной мелкоцветковой (*P. parviflora* Sieb. et Zucc.), произрастающей в Японии. Однако естественная гибридизация зафиксирована только для кедрового стланика и сосны мелкоцветковой (Watano et al., 1996) и для стланика и кедр сибирского (Politov et al., 1999; Горошкевич, 1999). Гибридизация между кедровым стлаником и кедром корейским предотвращается благодаря фенологической изоляции (Горошкевич и др., 2007).

Фактически изучение естественной гибридизации кедр сибирского и кедрового стланика началось только в XXI в., поскольку лишь в 1999 г. вышла работа, в которой методом изоферментов показано наличие генетического обмена между данными видами (Politov et al., 1999). Ранее, в советский

период, были приведены лишь морфологические описания особей, предположительно имеющих гибридную природу, у которых наблюдалась промежуточность различных признаков, относящихся к форме роста, строению шишки, а также хвои (Поздняков, 1952; Галазий, 1954; Моложников, 1975). Кроме того, видимо из-за довольно редких описаний гибридов, обычным было мнение и об отсутствии гибридизации (Бобров, 1978).

На сегодняшний день довольно хорошо исследовано всего несколько районов, относящихся к гибридной зоне кедра и стланика. В ходе экспедиции 2005 г. под руководством С. Н. Горошкевича было исследовано два района в северном Прибайкалье: дельта Верхней Ангары и северо-восточное побережье Байкала в районе залива Давша (территория Баргузинского заповедника). В первом районе численно доминирует кедровый стланик, кедр сибирский встречается в 20 раз реже. В Баргузинском заповеднике, напротив, доминирует по численности кедр сибирский, стланик встречается примерно в 30 раз реже. Тем не менее этого вполне достаточно, чтобы образовались гибриды (Горошкевич и др., 2008; Goroshkevich et al., 2008).

Гибриды в этих районах отличаются единообразием в том смысле, что все они имеют промежуточный габитус и, скорее всего, представляют первое поколение. Промежуточность габитуса у гибридов проявляется в отсутствии вертикального ствола, как у кедра сибирского, однако главный ствол выражен довольно хорошо, что отличает их от кедрового стланика. Кроме того, гибриды всегда выше кедрового стланика, но их высота значительно меньше в сравнении с кедром сибирским. Это происходит, главным образом из-за того, что главный ствол искривлен, а боковые ветви имеют мощный рост из-за сниженного апикального доминирования. Это приводит к тому, что со временем дерево теряет устойчивость, и под воздействием внешних факторов, например, сильные ветра или обильный снегопад, стволы и скелетные ветви ломаются, дерево разваливается на части, но не гибнет. Благодаря унаследованной от кедрового стланика способности к укоренению с помощью латентных почек, которые в тесном контакте с лесной подстилкой преобразуются в корни, сломанные ветви могут выжить и продолжить свой рост, что приведет к еще большему разрастанию гибридного клона. Диаметр старых клонов может достигать порядка 40 м (Goroshkevich et al., 2008).

Шишки гибридов характеризуются промежуточными размерами относительно таковых у родительских видов. Цвет гибридных шишек на этапе созревания такой же фиолетово-пурпурный, как у кедра сибирского, у стланика же шишки зеленые. Потенциальная семенная продуктивность, т.е. число семян, у гибридов довольно высокая. Однако реальная семенная продуктивность значительно снижена, и только около четверти семян дают полноценные семена (Васильева, Горошкевич, 2012), а иногда и значительно меньше (Goroshkevich, 2004; Васильева, 2014).

В Восточной Сибири, в окрестностях Алдана (южная часть Якутии), было проведено исследование гибридизации с применением маркеров цитоплазматической ДНК, которые позволяют установить направление скрещиваний. Здесь надо отметить, что у видов рода *Pinus* митохондриальная ДНК наследуется от материнского растения, а хлоропластная – от отцовского (Mogensen, 1996). Оказалось, что все исследованные деревья кедра сибирского с обычной морфологией имеют маркер митохондриальной ДНК кедрового стланика (Petrova et al., 2018). Это говорит о том, что гибридизация кедра сибирского и кедрового стланика на крайнем северо-востоке их гибридной зоны привела к глубокой интродукции с формированием скрытых гибридов, имеющих внешний вид типичный для кедра.

В Южном Прибайкалье, северный макросклон хребта Хамар-Дабана, гибридизация имеет похожий характер. Однако рельеф местности накладывает свой отпечаток на взаимодействие видов. Вдоль высотного профиля виды распределены неравномерно: кедр сибирский встречается в нижней части, формируя мощный лесной пояс с небольшой примесью других древесных видов, кедровый стланик встречается на больших высотах и формирует верхний пояс древесной растительности. Граница между этими поясами размыта, и в этой смешанной зоне образуются гибриды. Как правило, это типичные гибриды с промежуточной морфологией (Goroshkevich, 2004). Однако там встречаются гибриды, имеющие форму роста, как у кедрового стланика: главный ствол не выражен, а чашевидная крона сложена несколькими равнозначными стволами-ветвями. В недавнем исследовании было показано, что гибридизация в этом районе двунаправленная, но чаще всего стланик является материнским растением (Vasilyeva et al., 2020). В этой же работе было сделано предположение, что гибридизация здесь начинает переходить в интродукцию.

На основе имеющихся знаний о гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика в разных районах области их симпатрии попробуем определить тип гибридной зоны. Традиционно выделяют три типа гибридных зон. Большая часть гибридных зон у растений относится к так называемой зоне напряжения (*tension zone*), которая поддерживается благодаря постоянному образованию новых гибридов первого поколения и внутреннего отбора, действующего против этих гибридов, поскольку их приспособленность значительно уступает таковой у родительских видов (Barton, Hewitt, 1985). Хотя гибриды F1 не обязательно уступают родительским видам в приспособленности, однако они могут не оставлять потомства из-за стерильности или ассортативных скрещиваний. Согласно данной модели эндогенный отбор предотвращает интрогрессию, а в гибридной зоне кедра сибирского и кедрового стланика обнаружены бэкрессы. К тому же среди древесных растений более распространены зависимые от среды гибридные зоны, к которым относят зону ограниченного превосходства гибридов и мозаичную гибридную зону (De La Torre, 2015).

Зона ограниченного превосходства гибридов формируется обычно в экотонах. В промежуточных местообитаниях гибриды оказываются более приспособленными, чем виды, однако в родительских местообитаниях они уступают видам в приспособленности (Hewitt, 1988). Обычно в таких зонах наблюдается плавный переход от одного вида к другому через гибридные формы (Abbott, Brennan, 2014), как например, показано для *Picea glauca* и *P. engelmannii* (De La Torre et al., 2014). В гибридной зоне кедра сибирского и кедрового стланика этого не наблюдается.

Третий тип гибридной зоны – это мозаичная. Согласно этой модели, родительские виды занимают различные местообитания, в которых складываются для них благоприятные условия, соответственно, гибриды образуются в местах совместного произрастания видов. В результате гибридная зона оказывается сложносоставной (Harrison, Rand, 1989). Согласно этой модели, гибриды могут быть как менее приспособленными (как в зоне напряжения), так и более приспособленными (как в зоне ограниченного превосходства). Кроме того, может наблюдаться целый спектр адаптивности как бывает в гибридных скоплениях, где представлен целый ряд поколений от F1 до многократных бэкрессов (Abbott, 2017).

В пользу мозаичной модели в случае гибридной зоны кедра и стланика говорит тот факт, что виды характеризуются сильно разными экологическими предпочтениями: стланик приурочен к подгольцовому поясу, а кедр сибирский к горно-таежному, зачастую эти пояса не контактируют, а разделены пихтовыми или лиственничными насаждениями, что препятствует переопылению видов (Тюлина, 1976). В некоторых случаях, когда эти пояса контактируют или, когда стланик распространяется в нетипичные для своего вида условия, например, формирует ложный подгольцовый пояс на берегу Байкала или произрастает на открытых участках в низинах, как в дельте Верхней Ангары (Goroshkevich et al., 2008), тогда и происходит гибридизация. Кроме того, в разных частях мозаичной гибридной зоны события гибридизации независимы и определяются локальными условиями (Harrison, Rand, 1989). Второй аргумент в пользу мозаичной модели заключается в том, что гибридная зона кедра сибирского и кедрового стланика как раз отличается разнообразием межвидовых отношений в разных частях: современный этап гибридизации в Северном Прибайкалье (Goroshkevich et al., 2008), переход гибридизации к интрогрессии в Южном Прибайкалье (Vasilyeva et al., 2020) и древняя интрогрессия на северо-востоке гибридной зоны (Petrova et al., 2018).

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания (Программа VI.52.2) и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 18-04-00833.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е. Г.** Лесообразующие хвойные СССР. – Л.: Наука, 1978. – 189 с.
- Васильева Г. В.** Семенная продуктивность гибридов кедра сибирского и кедрового стланика на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник, 2014. – № 1(100). – С. 85–89.
- Васильева Г. В., Горошкевич С. Н.** Семеношение и рост потомства гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником в сравнении с родительскими видами // Хвойные бореальной зоны, 2012. – Т. 30, № 1–2. – С. 28–32.

- Галазий Г. И.** Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Серия 3 (Геоботаника), 1954. – Вып. 9. – С. 210–329.
- Горошкевич С. Н.** О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* (Pinaceae) в Прибайкалье // Бот. журн., 1999. – Т. 84, № 9. – С. 48–57.
- 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.
- Горошкевич С. Н., Васильева Г. В., Попов А. Г.** О наличии естественных гибридов у пятихвойных сосен северной и восточной Азии // Растения в муссонном климате. Материалы четвертой междунар. конф. (10–13 октября 2006 г., г. Владивосток). – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2007. – С. 199–204.
- Моложников В. Н.** Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. – М.: Наука, 1975. – 203 с.
- Поздняков Л. К.** Древовидная форма кедрового стланика // Бот. журн., 1952. – Т. 37, № 5. – С. 688–691.
- Тюлина Л. Н.** Влажный прибайкальский тип поясной растительности. – Новосибирск: Наука, 1976. – 318 с.
- Abbott R. J.** Plant speciation across environmental gradients and the occurrence and nature of hybrid zones // J. Syst. Evol., 2017. – Vol. 55. – Pp. 238–258.
- Abbott R., Albach D., Ansell S.** et al Hybridization and speciation // J Evol Biol., 2013. Vol. 26. – P. 229–246.
- Abbott R.J., Brennan A.C.** Altitudinal gradients, plant hybrid zones and evolutionary novelty // Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci., 2014. – Vol. 369. – Pp. 20130346
- 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. – Pp. 371–381.
- Barton N. H., Hewitt G. M.** Analysis of hybrid zones // Ann Rev Ecol Syst., 1985. – Vol. 16. – Pp. 113–148.
- De La Torre A. R.** Genomic admixture and species delimitation in forest trees // Evolutionary Biology: Biodiversification from Genotype to Phenotype. – Springer, Cham, 2015. – Pp. 287–303.
- De La Torre A. R., Wang T., Jaquish B., Aitken S. N.** Adaptation and exogenous selection in a *Picea glauca*×*Picea engelmannii* hybrid zone: implications for forest management under climate change // New Phytol. – 2014. – Vol. 201. – Pp. 687–699.
- Gernandt D. S., Lopez G. G., Garcia S. O., Liston A.** Phylogeny and classification of *Pinus* // Taxon, 2005. – Vol. 54. – Pp. 29–45.
- 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. – Pp. 169–171.
- Goroshkevich S. N., Popov A. G., Vasiliyeva G. V.** Ecological and morphological studies in the hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* // Annals of Forest Research, 2008. – Vol. 51. – Pp. 43–52.
- Harrison R. G., Rand D. M.** Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries // Speciation and its consequences. – Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1989. – Pp. 111–133.
- Hewitt G. M.** Hybrid zones: Natural laboratories for evolutionary studies // Trends Ecol. Evol. – 1988. – Vol. 3. – Pp. 158–167.
- Kagawa K., Takimoto G.** Hybridization can promote adaptive radiation by means of transgressive segregation. // Ecol Lett., 2018. – Vol. 21. – Pp. 264–274.
- Mallet J.** Hybridization as an invasion of the genome // Trends Ecol Evol., 2005. – Vol. 20. – Pp. 229–237.
- Mallet J.** Rapid speciation, hybridization and adaptive radiation in the *Heliconius melpomene* group // Speciation and patterns of diversity. – Cambridge University Press, Cambridge, 2009. – Pp. 177–194.
- Mogensen H. L.** The hows and whys of cytoplasmic inheritance in seed plants // Am J Bot., 1996. – Vol. 83. – Pp. 383–404.
- 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.
- Politov D. V., Belokon M. M., Maluchenko O. P., Belokon Y. S., Molozhnikov V. N., Mejnartowicz L. E., Krutovsky K. V.** Genetic evidence of natural hybridization between *Pinus sibirica* Du Tour and *P. pumila* (Pall.) Regel. // For. Genet., 1999. – Vol. 6, № 1. – Pp. 41–48.
- Soltis P. S., Soltis D. E.** The role of hybridization in plant speciation // Ann Rev Plant Biol., 2009. – Vol. 60. – Pp. 561–588.
- Rieseberg L. H., Carney S. E.** Plant hybridization // New Phytol., 1998. – Vol. 140. – Pp. 599–624.
- 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 J Forest Res., 2020. – Vol. 139. – Pp. 311–319.
- Watano Y., Imazu M., Shimizu T.** Spatial distribution of CpDNA and MtDNA haplotypes in a hybrid zone between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae) // J. Plant Res., 1996. – Vol. 109. – Pp. 403–408.