

Разнообразие гибридных форм кедра сибирского и кедрового стланика

Diversity of the hybrid forms between Siberian stone pine and Siberian dwarf pine

Васильева Г. В.

Vsilyeva 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*) – российские виды пятихвойных сосен, которые имеют контрастные жизненные формы: прямостоячее дерево и стланец, соответственно. В работе рассмотрена гибридизация данных видов с точки зрения габитуса их естественных гибридов. В ранних исследованиях всегда отмечалась промежуточность гибридов в сравнении с родительскими видами. Структура кроны во многом определяется двумя основными факторами. Это отклонение главного ствола от вертикальной оси и избирательность апикального доминирования. Строго промежуточная форма роста характерна для гибридов, растущих на открытых местах в условиях полного освещения. В лесу, где света недостаточно, гибрид тянется вверх, но постепенно отклоняется в сторону, что в конечном итоге приводит к слому ветви или даже вывороту корней всего дерева. В горах у гибридов могут формироваться равнозначные стволы-ветви, формирующие чашу кроны подобно тому, как это происходит у кедрового стланика. Таким образом, отмеченная ранее промежуточность морфологии гибридов представляет собой целый спектр форм от почти вертикальных многоствольных деревьев до стланикоподобных с чашевидной формой кроны.

Ключевые слова. Габитус, гибридизация, гибриды, жизненная форма, *Pinus sibirica*, *Pinus pumila*.

Summary. Siberian stone pine (*Pinus sibirica*) and Siberian dwarf pine (*P. pumila*) are Russian five-needle pines with different life forms, namely upright tree and prostrate tree, respectively. Hybridization of the species was considered in the paper from the point of view of the habitus of their natural hybrids. In early studies, it was always noted that the hybrids were intermediate in comparison with the parental species. Crown structure in hybrids are largely determined by two main factors. These are deflection of the tree stem from the vertical axis and the selectivity of apical dominance. Hybrids growing in open places under full lighting conditions are characterized by strictly intermediate growth form. In a forest where there is no enough light, hybrid reaches for sun but gradually deviates to the side, which ultimately leads to a branch break or even the roots of the entire tree being upturned from the soil. In the mountains, hybrids can form uniform trunk-branches, forming a cup-shaped crown, similar to how it happens in Siberian dwarf pine. Thus, the previously noted intermediate morphology of hybrids represents a series of forms, from almost vertical multi-stemmed trees to pumila-like ones with a cup-shaped crown.

Key words. Habitus, hybridization, hybrids life form, *Pinus sibirica*, *Pinus pumila*.

Давно известно, что естественная межвидовая гибридизация в природе широко распространена, особенно среди древесных растений. У хвойных, например, среди видов р. *Larix* Mill., по самым скромным оценкам, число успешных гибридных комбинаций доходит до 20 % (Коропачинский, Милютин, 2006), виды легко скрещиваются при плантационном выращивании, местные и интродуцированные (Авров, 1982). Для видов р. *Picea* гибридизация также представляется неотъемлемым процессом, наиболее известный пример – интрогрессия *P. abies* и *P. obovata*, которые формируют огромную гибридную зону, ширина которой доходит до 1000 км (Коропачинский, 1992).

Род *Pinus* – самый большой в семействе сосновых, имеющий два подрода *Pinus* и *Strobus*. Множество примеров межвидовых гибридов известно в обоих подродах. К подроду *Strobus* относятся кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour), кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel.) и остальные пятихвойные сосны. Пятихвойные сосны имеют высокую репродуктивную совместимость, что было показано с по-

мощью контролируемых скрещиваний (Vasilyeva, Goroshkevich, 2018). Однако случаи естественной гибридизации немногочисленны. Один из самых интересных примеров с точки зрения жизненной формы является гибридизация кедр сибирского и кедрового стланика. В соответствии с классификацией жизненных форм И. Г. Серебрякова (1962), кедр сибирский относится к прямостоячим деревьям, а кедровый стланик к стланцам. Жизненная форма гибридов не определена, но почти всегда ей приписывается промежуточность (Горошкевич, 1999; Goroshkevich et al., 2008). Жизненная форма складывается как результат приспособленности растений к определенным почвенно-климатическим условиям (Серебряков, 1962). Кедровый стланик – типичный представитель стланцев, характеризуется ранним переходом к плагитропному росту, полеганию стволов и их укоренению. Такая форма роста позволила стланнику занять самые холодные и неблагоприятные местообитания Северо-Восточной Азии.

В результате гибридизации кедр сибирского и кедрового стланика образуются гибриды с промежуточной морфологией. Это значит, что комплексы генов, отвечающие за формирование габитуса, разрушаются, комбинируются в гибридном растении по-новому, что приводит к промежуточности. Первое описание гибрида привел Л. К. Поздняков (1952), который нашел его в верхнем течении р. Алдан. Габитус гибрида был описан как «древовидная форма кедрового стланика». Г. И. Галазий (1954), рассказывая о предположительно гибридной особи, обнаруженной в верховьях р. Лангатуй на хр. Хамар-Дабане, дал такую описательную характеристику: «форма кедрового стланика, сходная с кедром сибирским». В. Н. Моложников (1975) также отмечал сочетание признаков кедр сибирского и кедрового стланика у гибридов и называл их, видимо, вслед за Поздняковым, древовидными формами кедрового стланика (рис. 1).

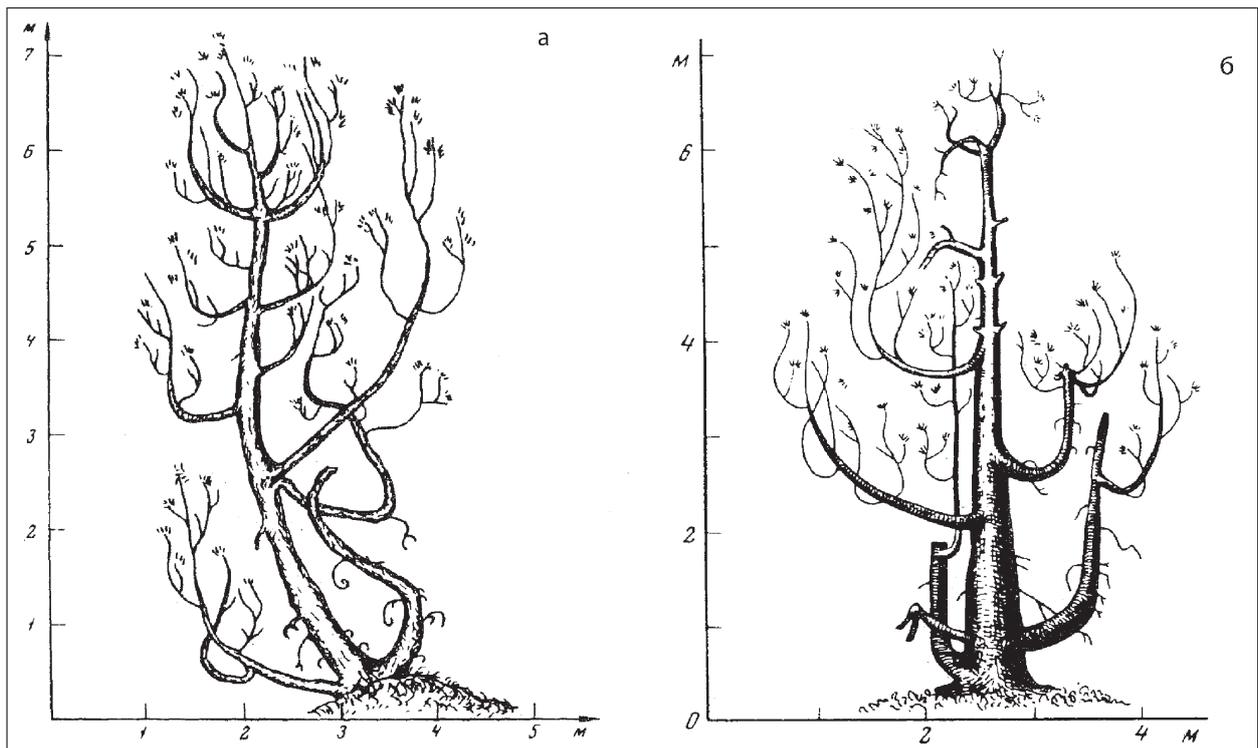


Рис. 1. Древовидные формы кедрового стланика: а – Байкальский хребет, р. Средняя Кедровая; б – Баргузинский хребет, р. Большая Черемшана (по Моложникову, 1975).

Гибриды всегда имеют главный ствол, но уже в раннем возрасте апикальный контроль ослабевает, и боковые ветви начинают развиваться наравне с лидирующей. Со временем это приводит к формированию чаши из стволов-ветвей. Однако в отличие от кедрового стланика у гибридов эта чаша расположена не на земле, а приподнята и располагается на главном стволе. По причине слабой устойчивости такой структуры и неблагоприятных факторов среды, отдельные стволы ветви выламываются из кроны или вся чаша заваливается наземь. Благодаря унаследованной от кедрового стланика спо-

способности формировать корни из спящих почек, сломанные стволы-ветви и фрагменты кроны не погибают, а укореняются и приводят к еще большему разрастанию гибридного клона. Такой тип развития габитуса гибрида был представлен в работе С. Н. Горошкевича и соавторов (Горошкевич и др., 2008; Goroshkevich et al., 2008).

Многолетние наблюдения гибридов с промежуточной морфологией в условиях их естественного произрастания позволили выявить два фактора определяющих их структуру кроны. Во-первых, главный ствол гибридов всегда уклоняется от вертикальной оси. Во-вторых, апикальное доминирование избирательно. Это означает, что какие-то ветви подавляются лидирующим побегом, а какие-то приобретают большую автономность и становятся стволами-ветвями. В итоге формируется габитус, который явно уступает по адаптивности таковому у родительских видов. Неадаптивность проявляется как большая частота изломов ветвей от сильного ветра или от тяжести снега. Кроме того, форма кроны у гибридов во многом определяется условиями произрастания. Так, на открытом солнечном месте, как правило, формируется многоствольное дерево с разной степенью выраженности главного ствола, который легко заметить в основании, т. к. по толщине он намного превосходит остальные стволы ветви (рис. 2).



Рис. 2. Типичный гибрид с промежуточной морфологией, растущий на открытом солнце. Берег Байкала в районе устья Большого Чивыркуя. Слева от гибрида молодая особь кедрового стланика, еще левее – кедр сибирский.

Под пологом леса из-за сильной конкуренции за свет гибрид тянется кверху, однако не способен сформировать строго вертикальный ствол. В результате крона клонится в сторону и книзу, древесина скручивается и ломается (рис. 3), иногда это приводит к вывороту корней дерева. Возможно, свойства древесины у гибридов также вносят вклад в этот процесс. Г. И. Галазий (1954) отмечал, что древесина переходной формы более мягкая, но по твердости приближается к древесине кедра сибирского.

Отдельно стоит отметить гибридные формы в горах. На Хамар-Дабане между лесным поясом с кедром сибирским и подгольцовыми зарослями из кедрового стланика, находится смешанная зона с обилием гибридов. Часть из них типичная и промежуточная по габитусу, как было описано выше.

Однако часть гибридов имела чашевидную крону подобно кедровому стланику, главный ствол отсутствовал, а крона формировалась несколькими равнозначными стволами-ветвями. Однако отличались они от зарослей стланика большей высотой и нехарактерными для него крупными шишками. Было показано, что большинство стланикоподобных гибридов имели митохондриальную ДНК *P. pumila* и хлоропластную ДНК *P. sibirica* (Vasilyeva et al., 2020). По всей вероятности, они также представляют гибриды F1, но полностью исключить возможность, что они являются бэккроссами на стланик, тоже нельзя.



Рис. 3. Продольное расщепление скелетной ветви гибрида, растущего под пологом леса.

Таким образом, морфологическая промежуточность гибридов кедра сибирского и кедрового стланика выражается в целом ряде форм, а не имеет единой структуры, как это характерно для родительских видов. Гибриды потеряли способность к плагитропному росту, как у кедрового стланика, а также к строго ортотропному росту, как у кедра сибирского. В связи с описанными свойствами гибрида наиболее точно его можно описать как квазиортотропное дерево.

ЛИТЕРАТУРА

- Авров Ф. Д.** Скрещиваемость различных видов лиственницы на коллекционно-маточной плантации в Сибири // Лесоведение, 1982. – № 5. – С. 23–30.
- 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.
- Коропачинский И. Ю.** Ботанико-географические и лесоводственные аспекты естественной гибридизации древесных растений // Лесоведение, 1992. – № 2. – С. 3–10.
- Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И.** Естественная гибридизация древесных растений. – Новосибирск: Гео, 2006. – 223 с.

Моложников В. Н. Кедровый стланник горных ландшафтов Северного Прибайкалья. – М.: Наука, 1975. – 203 с.

Поздняков Л. К. Древовидная форма кедрового стланца // Бот. журн., 1952. – Т. 37, № 5. – С. 688–691.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.

Goroshkevich S. N., Popov A. G., Vasilieva G. V. Ecological and morphological studies in the hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* // Annals of Forest Research, 2008. – Vol. 51. – P. 43–52.

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? // European Journal of Forest Research, 2020. – Vol. 139. – P. 311–319.

Vasilyeva G., Goroshkevich S. Artificial crosses and hybridization frequency in five-needle pines // Dendrobiology, 2018. – Vol. 80. – P. 123–130.