

Сравнительное исследование высотных и широтных экотипов кедрового стланика (*Pinus pumila*) в экспериментальных культурах за пределами ареала

Comparative study of altitudinal and latitudinal ecotypes of Siberian dwarf pine (*Pinus pumila*) in common garden experiment outside the natural range

Горошкевич С. С.^{1,2}, Дудкина А. Д.², Горошкевич С. Н.¹

Goroshkevich S. S.^{1,2}, Dudkina A. D.², Goroshkevich S. N.¹

¹ Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия

E-mails: sergeygoroshkevich@mail.ru, arina.dudkina.004@yandex.ru, pearldiver@yandex.ru

¹ Institut of monitoring of climatic and ecological systems, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Tomsk, Russia

² Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия

² Tomsk State University, Tomsk, Russia

Реферат. В boreальной зоне многие лесообразующие виды хвойных имеют огромные трансконтинентальные ареалы, внутри которых дифференцированы на климатические экотипы, в первую очередь, высотные и широтные. Это явление хорошо изучено на примере прямостоячих видов. В настоящей работе впервые проведено сравнительное исследование эколого-географической дифференциации стелющегося вида, кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel), широко распространенного в Азиатской части России. Два контрастных высотных экотипа из Северного Прибайкалья и два контрастных широтных экотипа с побережья Охотского моря, изучены на экспериментальных объектах за пределами естественного ареала в южной части Западной Сибири. Дальневосточные экотипы значительно меньше по сравнению с прибайкальскими повреждались сосущим филлофагом, сибирским кедровым хермесом (*Pineus cembrae*). Внутри обеих пар устойчивость к этому вредителю и весенним заморозкам, а также продуктивность значительно увеличивались с увеличением теплообеспеченности в местах происхождения экотипов. Обсуждены возможные причины различий. Для интродукции на юге Западной Сибири предложено использовать, в первую очередь, южные дальневосточные экотипы, во вторую – низкогорные сибирские, а от использования сибирских субальпийских экотипов по возможности воздержаться.

Ключевые слова. Географические культуры, интродукция, кедровый стланик, продуктивность, устойчивость.

Summary. In boreal zone, many coniferous species have huge transcontinental ranges and are differentiated into climatic ecotypes, primarily altitudinal and latitudinal. This phenomenon has been well studied using the example of upright species. In this paper, for the first time, the ecological and geographical differentiation of a creeping species, Siberian stone pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel), widespread in the Asian part of Russia, was studied. Two elevational ecotypes from the Northern Baikal region and two latitudinal ecotypes from the Sea of Okhotsk were studied at experimental plantation outside the natural range in the southern part of Western Siberia. The Far Eastern ecotypes were significantly less damaged by sucking phyllophag, *Pineus cembrae*. Within both pairs, resistance to this pest and spring frosts as well as productivity significantly increased with an increase in heat supply in the places of ecotype origin. Possible reasons for the differences are discussed. For introduction in the south of Western Siberia, it is proposed to use, first of all, the southern Far Eastern ecotypes, second, the low-mountain Siberian ones, and to refrain from using Siberian subalpine ecotypes.

Key words. Introduction, provenance tests, productivity, resistance, Siberian dwarf pine.

У видов с обширными ареалами эколого-географическое разнообразие организовано, главным образом, вдоль широтного и высотного градиентов климата: в каждой популяции происходит естественный отбор по адаптивным признакам, формируется уникальный генотипический состав популяций. Группу популяций с общим набором наследственных адаптаций называют географическим или климатическим экотипом (Morgenstern, 2011). Экотипы изучают методом сравнительных наблюдений за семенным потомством на специально созданных опытных объектах. Такие исследования проводятся в интересах лесного хозяйства на примере лесных прямостоячих видов (Matyas, 1996). Стелющиеся

виды никогда не были объектом таких исследований. Кедровый стланик занимает ареал более 6 млн. кв. км, распространен от Заполярья до Японских островов, от Байкала до Тихого океана (Critchfield, Little, 1966). Этот вид имеет огромное биосферное значение для восточной половины России: площадь его доминирования в экосистемах составляет 40,5 млн. га (Швиденко, Щепащенко, 2011). Кедровый стланик распространен преимущественно в тех областях, где современные климатические изменения происходят особенно быстро. Поэтому актуально исследование его климатических адаптаций. Для России важным является введение этого вида в культуру, которое должно быть основано на исследовании природного разнообразия в связи с разнообразием климата. Цель работы – изучить эколого-географическую дифференциацию кедрового стланика по продуктивности и устойчивости вдоль высотного и широтного профилей на экспериментальных объектах в Южной Сибири, в том числе, выявить экотипы, наиболее перспективные для интродукции.

Кедровый стланик занимает, главным образом, места, непригодные для собственно лесной (с доминированием прямостоячих видов) растительности. Это преимущественно субальпийский (подгольцовый) пояс. В нашем опыте он представлен популяцией из Северного Прибайкалья с Верхнеангарского хребта. Субальпийский климат имеет много общего в любых горных системах бореального пояса. Нашей же задачей было исследование экотипов из максимально контрастных типов климата. Поэтому мы использовали также популяции из открытых интразональных экотопов в нижней части лесного пояса, где проявляются все региональные черты макроклимата. К таким экотопам относится, в первую очередь, так называемый ложно-подгольцовый пояс: прибрежные пустоши возле холодных водоемов, в нашем опыте, Байкала и Охотского моря. Сравнивать широтные экотипы имеет смысл лишь на примере популяций с одной и той же высоты над уровнем моря. Дальневосточные источники семян находились в двух крайних, северной и южной, точках на побережье Охотского моря. Для обеих точек характерен муссонный климат в его бореальном (Магадан) и умеренно-теплом (Южный Сахалин) вариантах. Всего изучено 4 экотипа, организованных в две пары (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика происхождения экотипов

| Характеристики | Экотипы | | | |
|----------------------------------|---------------------|-----------------------|------------------|---------------|
| | Прибайкалье | | Дальний Восток | |
| | Дельта В. Ангары | Субальпийский пояс | Южный Сахалин | Магадан |
| Широта | 55°40' с. ш. | 55°40' с. ш. | 45°52' с. ш. | 59°34' с. ш. |
| Долгота | 109°25' в.д. | 109°20' в. д. | 143°08' в. д. | 150°45' в. д. |
| Высота над уровнем моря, м | 460 | 1750 | 10 | 25 |
| Среднегодовая температура, °C | -2,1 | -8,0 | 1,1 | -3,1 |
| Сумма температур выше 10 °C | 800 | 500 | 1500 | 750 |
| Безморозный период, дней | 70 | 35 | 140 | 100 |
| Годовая амплитуда температур, °C | 36 | 40 | 25 | 28 |
| Высота деревьев, м | 2,0–2,5 | 0,5–1,0 | 1,5–2,0 | 1,0–1,5 |
| Диаметр кроны, м | 3–3,5 | 1,5–2,0 | 2,5–3,0 | 2,0–2,5 |

Семена для создания испытательных культур были собраны в экспедициях из природных популяций. Полную характеристику растительных сообществ приводить не будем. Сообщим лишь, что в дельте Верхней Ангары участок, чуть приподнятый над остальной местностью, поэтому неплохо дренированный, был занят болотной растительностью с преобладанием багульника (*Ledum palustre* L.) и березы (*Betula divaricata* Ledeb.). Хвойные представлены очень редко расположеными деревьями кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и многочисленными, но не сомкнутыми «кустами» кедрового стланика. На Нижнеангарском хребте семена собирали в средней части субальпийского пояса, где кедровый стланик абсолютно доминировал. На крайнем юго-востоке Сахалина, в окрестностях села Охотского для сбора семян использовали отдельные разрозненные экземпляры кедрового стланика на прибрежной пустоши, занятой сплошными зарослями шикши (*Empetrum nigrum* L.). К западу от Магадана на побережье бухты Нагаева семена собирали на каменистом южном склоне с редко расположенным «кустами» кедрового стланика и рододендрона золотистого (*Rhododendron aureum* Georgi).

В онтогенезе кедрового стланика высота растений, достигнув предельной величины, перестает увеличиваться, после чего увеличивается лишь ширина кроны за счет полегания и укоренения периферических стволов-ветвей (Goroshkevich et al., 2008). Прекращение роста в высоту происходит обычно в середине генеративного этапа онтогенеза. Для сбора семян мы использовали средневозрастные генеративные растения, достигшие предельной высоты, но еще не потерявшие правильной чашевидной формы. В каждом месте собирали по 10–15 шишек с 20–25 зрелых особей. Для посева использовали смешанный образец каждого экотипа.

Экспериментальные культуры созданы на научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН в с. Курлек, 30 км к юго-востоку от г. Томска. Это крайний юг Западно-Сибирской лесной зоны. По климату (среднегодовая температура $-0,6^{\circ}\text{C}$, сумма эффективных температур 1850°C , безморозный период 115 дней, годовая амплитуда среднемесячных температур 36°C) район испытания заметно превосходил те места, в которых собирали семена. По климатическим показателям, характеризующим континентальность, он занимал промежуточное положение между Северным Прибайкальем и Охотским побережьем. Почва питомника – небогатая легкая супесь, истощенная длительным выращиванием хвойных саженцев. Посев Прибайкальских семян был произведен весной 2005 г. В 3-летнем возрасте сеянцы пересадили в школьное отделение питомника с размещением $25 \times 25\text{ см}$, в 8-летнем возрасте – из школьного отделения на постоянное место с размещением $1 \times 1,5\text{ м}$. Варианты, по 25–30 особей в каждом, располагались рядами, ориентированными с севера на юг. Уход за посевами и посадками ограничивался удалением сорной растительности по мере ее отрастания. Обработка пестицидами не проводилась. Дальневосточные семена сеяли весной 2019 г. Весной 2021 г. сеянцы были пересажены из посевного отделения питомника в школьное с размещением $25 \times 25\text{ см}$. Оба опытных объекта, Прибайкальский и Дальневосточный, располагалась на полном солнечном освещении. Рядом, на расстоянии 10–15 м находились посадки 10–15-летнего кедра сибирского, умеренно заселенные сибирским кедровым хермесом (*Peneus cembrae* Chol., Hemiptera, Adelgidae), сосущим филлофагом. Наблюдения проводили с 2020 по 2023 г., измерения – только в августе 2023 г.

Определяли высоту дерева и диаметр его кроны. На основе этих измерений рассчитывали объем кроны как эллипсоида. Диаметр ствола измеряли штангенциркулем в его основании. На всем протяжении периода наблюдений оценивали устойчивость деревьев к двум главным внешним факторам: поздним весенним заморозкам и повреждению хермесом. Определяли долю поврежденных особей в экотипе, а также степень повреждения. Выделяли три уровня повреждения побегов заморозками: (1) произошла деформация побега, (2) погибла дистальная часть побега, (3) побег полностью погиб. Наличие колоний хермеса устанавливалось по характерному белому налету (пушку), покрывающему побеги и хвою. Для оценки интенсивности трофической связи хермеса с деревьями использовали шкалу С. А. Кривец и Е. Н. Коровинской (2009): 1 балл – единичное заселение; 2 балла – слабое заселение; 3 балла – сильное заселение. Распределение морфометрических признаков на предмет нормальности проверяли тестом Колмогорова-Смирнова. Во всех без исключения случаях отклонения от нормального распределения были не существенными. Поэтому для сравнения вариантов использовали тест Дункана, различия считали значимыми при $p \leq 0,05$.

Прибайкальские экотипы несколько различались по срокам наступления весенних фенофаз. Так, у высокогорного экотипа удлинение почки в годы с быстрым увеличением температуры воздуха начиналось на 2–3, а в годы с ее медленным увеличением – на 4–5 дней раньше, чем у низкогорного. Весенние заморозки в среднем раз в 2–3 года приходились на чувствительные к этому фактору этапы развития побега. Высокогорный экотип повреждался ими заметно чаще и сильней, чем низкогорный. В табл. 2 приведен пример повреждений после утреннего заморозка 21 мая 2021 г. с температурой до -3°C . В другие годы различия между экотипами были примерно такого же порядка. Все без исключения особи обоих прибайкальских экотипов в той или иной мере были заселены хермесом. Различия между ними по устойчивости к этому фактору были невелики, но несколько сильней поражался опять-таки высокогорный экотип. Это явно повлияло на некоторые показатели продуктивности, которая у низкогорного экотипа была в целом выше. Различия по диаметру ствола и кроны были не значимы из-за большого разнообразия внутри экотипов. По высоте и объему кроны высокогорный экотип значимо уступал низкогорному.

Таблица 2
Устойчивость и продуктивность прибайкальских высотных экотипов

| Признаки | | Экотипы | |
|---|---------------------------------|---|---|
| | | Подгольцовый пояс, 1700 м над ур. м. | Ложноподгольцовый пояс, 455 м над ур. м. |
| Деревья, поврежденные заморозком в мае 2021 г., % | Нет повреждений | 0 | 10 |
| | Произошла деформация побега | 20 | 40 |
| | Погибла дистальная часть побега | 30 | 40 |
| | Побег полностью погиб | 50 | 10 |
| Доля заселенных хермесом деревьев, % | | 100 | 100 |
| Степень заселения хермессом, балл | | 1–3, в среднем 2 | 1–2, в среднем 1,5 |
| Высота дерева, см | | 44,7 ± 6,1 а* | 57,8 ± 8,2 б |
| Диаметр ствола, см | | 1,26 ± 0,21 а | 1,45 ± 0,29 а |
| Диаметр кроны, см | | 39,8 ± 7,2 а | 49,1 ± 9,0 а |
| Объем кроны, куб. м | | 0,039 ± 0,011 а | 0,080 ± 0,022 б |
| Отношение высота дерева / диаметр кроны | | 1,12 ± 0,15 а | 1,18 ± 0,16 а |

Дальневосточные экотипы на 2-м году не показали значимых различий по длине побега и хвои. Во все годы наблюдений весенние фенофазы у сахалинского экотипа начинались заметно позже, чем у магаданского. Так, по появлению кончиков хвои из почек различия в среднем составили 5 дней. Весной 2021 г. мы их как раз пересаживали из посевного отделения питомника в школьное. Перед высадкой сеянцы некоторое время находились в снежнике. Поэтому заморозок 21 мая на них никак не повлиял. В 2022 г. последний заморозок случился утром 4 июня, температура опускалась до -2°C . Он почти не повлиял на развитие побега у сахалинского экотипа, но заметно повредил большую часть саженцев магаданского экотипа (табл. 3). Примерно половина последних имели только повреждение кончиков хвои, у второй половины погибла дистальная часть побега текущего года. Среди саженцев сахалинского экотипа не было ни одного, заселенного хермессом. Среди саженцев магаданского экотипа примерно четверть саженцев были в некоторой степени заселены. В 2023 г. прирост главного лидирующего побега и длина хвои у сахалинского экотипа были значительно больше, чем у сахалинского. 5-летние сахалинские саженцы в 2 раза превзошли магаданские по высоте.

Таблица 3
Устойчивость и продуктивность дальневосточных широтных экотипов

| Признаки | | Экотипы | |
|--|--|--------------|--------------|
| | | Сахалин | Магадан |
| Прирост главного лидирующего побега в 2020 г., см. | | 5,0 ± а | 3,8 ± а |
| Длина хвои в 2020 г. | | 3,6 ± а | 3,0 ± а |
| Доля саженцев, поврежденных заморозком в июне 2022 г., % | | 10 | 80 |
| Доля саженцев, заселенных хермессом в 2023 г., % | | 0 | 25 |
| Прирост в 2023 г., см. | | 11,1 ± 3,8 а | 5,2 ± 2,1 б |
| Длина хвои, см. | | 7,3 ± 2,1 а | 4,4 ± 1,3 б |
| Высота, см | | 30,8 ± 7,2 а | 15,6 ± 3,6 б |
| Вторичный прирост, % от общего числа саженцев | | 60 | 5 |

Таким образом, дальневосточные широтные экотипы при их культивировании на юге лесной зоны в Западной Сибири подчиняются той же закономерности, которая установлена для прибайкальских высотных: чем выше теплообеспеченность в местах их происхождения, тем выше устойчивость и продуктивность в месте испытания. Из различий между сибирскими и дальневосточными экотипами стоит отметить, в первую очередь, значительно более высокую, вплоть до абсолютной, устойчивость последних к сибирскому кедровому хермесу.

При выращивании в относительно теплом климате северные и высокогорные и континентальные экотипы хвойных видов, как правило, сильно уступают по скорости роста южным и низкогорным и океаническим (Johnson et al., 2010). Более адаптированные к теплому климату экотипы лучше используют климатические ресурсы, поэтому растут быстро. Экотипы из менее благоприятного климата не могут этого сделать, рано заканчивают сезонный цикл роста и сильно отстают от теплолюбивых экотипов (Joshi et al., 2001). Наши результаты, в основном, подтверждают эти выводы. Однако большая часть различий между экотипами определяется не первичными, а вторичными факторами. В нашем случае это весенние заморозки и растительноядные насекомые. У разных экотипов для наступления одних и тех же весенних фенофаз требуется разная сумма тепла (Andersson Gull et al., 2018). Как правило, его требуется тем меньше, чем ниже теплообеспеченность вегетационного периода и чем короче безморозный период (Wuhlsch et al., 1995). Поэтому весенними заморозками чаще повреждаются экотипы, в местах происхождения которых климат холоднее, чем в месте испытания. Наши результаты целиком согласуются с этими представлениями.

Взаимодействие деревьев с филлофагами – значительно более сложный вопрос, т.к. в каждой конкретной паре «продуктент-консумент» существует свой набор факторов и механизмов (Leather, 1996). Их можно условно разделить на общие и специфические. Общие – это, в первую очередь, жизненное состояние дерева (*vigour of the tree*): насекомые повреждают деревья, уже ослабленные другими факторами (Speight, Wainhouse, 1989). В нашем опыте устойчивость экотипов к хермесу зависела от их общего состояния: чем хуже данный экотип был «вписан» в местный климат, тем активней он заселялся вредителем. Повреждение филлофагом, в свою очередь, способствовало дальнейшему снижению продуктивности и устойчивости. К специфическим факторам и механизмам относятся, в первую очередь, химические, связанные с особенностями вторичного метаболизма. Так, некоторые вещества, выделяемые в атмосферу хвоей, например, терпены и терпеноиды, могут служить аттрактантами или репеллентами для насекомых, т.е. привлекать или отпугивать их (Hanover, 1980). Мы специально изучили состав летучих веществ хвои в нашей коллекции 5-хвойных сосен (Домрачев и др., 2011). Между прибайкальским и южно-курильским экотипом кедрового стланика обнаружены огромные различия: в 3–6 раз по содержанию α-пинена, 3-карена, лимонена, терпинолена и гермокрена. Внутривидовые различия у кедрового стланика были даже больше, чем межвидовые. По содержанию α-пинена кунаширский экотип не отличался от японского вида сосны мелкоцветковой (*P. parviflora*), а прибайкальский был близок к кедру сибирскому, который значительно сильнее других видов повреждается хермессом (Кривец, Коровинская, 2009). Возможно, это обстоятельство способствовало очень высокой, почти абсолютной, устойчивости дальневосточных экотипов к этому филлофагу.

Кедровый стланик актуален, в первую очередь, как вид, уникальный по оригинальности и декоративности. Его введение в культуру обещает широкие возможности еще и потому, что контрастные климатические экотипы существенно различаются по форме кроны и цвету хвои. Некоторые из этих экотипов вполне можно рассматривать как сорта-популяции, которые можно использовать для разных целей в ландшафтном строительстве. Для интродукции на юге Западной Сибири перспективны, в первую очередь, южные дальневосточные экотипы, во вторую – низкогорные сибирские, а от использования сибирских субальпийских экотипов следует по возможности воздержаться.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, проект № 23-26-00077.

ЛИТЕРАТУРА

- Домрачев Д. В., Карпова Е. В., Горошкевич С. Н., Ткачев А. В.** Сравнительный анализ летучих веществ хвои пятихвойных сосен северной и восточной Евразии // Химия растительного сырья, 2011. – № 4. – С. 89–98.
- Кривец С. А., Коровинская Е. Н.** Экология сибирского кедрового хермеса в селекционных культурах кедра сибирского // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, 2009. – № 187. – С. 159–167.
- Швиденко А. З., Щепащенко Д. Г.** Что мы знаем о лесах России сегодня? // Лесная таксация и лесоустройство, 2011. – Вып. 1–2. – С. 45–46.
- Andersson Gull B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T. J.** Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation // Silva Fennica, 2018. – Vol. 52, № 5. – Art. 10040.
- Critchfield W. B., Little E. L.** Geographic distribution of the pines of the world // U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Misc. – Publ. 991. – Washington, DC, 1966. – 97 p.
- Goroshkevich S. N., Popov A. G., Vasilieva G. V.** Ecological and morphological studies of hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* // Annals of Forest Research, 2008. – Vol. 51. – P. 43–52.

- Hanover J. W.** Forest trees resistant to insects // Breeding plants resistant to insect. – New York: John Wiley and Sons, 1980. –P. 487–512.
- Johnson R., Stritch L., Olwell P., Lambert S., Horning M. E., Cronn R.** What are the best seed sources for ecosystem restoration on BLM and USFS lands? // Native Plants Journal, 2010. – No 11. – P. 117–131.
- Joshi J., Schmid B., Caldeira M. C., Dimitrakopoulos P. G., Good J., Harris R.** Local adaptation enhances performance of common plant species // Ecology Letters, 2001. – Vol. 4. – P. 536–544.
- Leather S. R.** Resistance to foliage-feeding insects in conifers: implications for pest management // Integrated Pest Management Reviews, 1996. – Vol. 1. – P. 163–180.
- Leites L. P., Rehfeldt G. E., Steiner K. C.** Adaptation to climate in five eastern North America broadleaf deciduous species: Growth clines and evidence of the growth-cold tolerance tradeoff // Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics, 2019. – Vol. 37. – P. 64–72.
- Matyas C.** Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests // Euphytica, 1996. – Vol. 92 (1). – P. 45–54.
- Morgenstern M.** Geographic variation in forest trees: Genetic basis and application of knowledge in silviculture. – Vancouver: UBC Press, 2011. – 209 p.
- Speight M. R., Wainhouse D.** Ecology and management of forest insects. – Oxford: Clarendon Press, 1989. – 374 p.
- Wuhlisch G. von, Krusche D., Muhs H. J.** Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances // Silvae Genetica, 1995. – Vol. 44 (5–6). – P. 343–346.