

**ПРОБЛЕМЫ ЭКОЛОГИИ  
И РАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ.  
БИОТЕХНОЛОГИИ  
PROBLEMS IN ECOLOGY AND RATIONAL NATURE  
MANAGEMENT. BIOTECHNOLOGIES**

УДК 575.826+575.858

DOI: 10.25686/2306-2827.2019.3.73

**СТЕЛЮЩИЕСЯ БИОМОРФЫ В СЕМЕЙСТВЕ СОСНОВЫЕ  
КАК ПРОДУКТ НОМОГЕНЕЗА И КОНВЕРГЕНЦИИ**

**А. Г. Попов, С. Н. Горошкевич, О. В. Хуторной**

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,  
Российская Федерация, 634055, Томск, пр. Академический, 10/3  
E-mail: popovaleksa@yandex.ru

*Сравнительный анализ развития системы ветвления стелющихся видов и различных форм прямостоячих видов семейства Pinaceae показал, что жизненная форма прямостоячего дерева динамична во времени и изменчива в пространстве. У стелющихся видов она всегда неизменна. В онтогенезе прямостоячих видов в той или иной степени присутствуют признаки (задатки) стелющихся видов. На основании имеющихся биологических сведений предполагается, что стелющиеся виды, как явно более специализированные, произошли из прямостоячих в результате конвергенции и канализованности эволюционного процесса. Один из таких путей – прямостоячие, другой – стелющиеся виды, а естественные гибриды между ними играют роль лишь в межвидовых популяционных процессах и эволюционных перспектив не имеют.*

**Ключевые слова:** Pinaceae; онтогенез; жизненные формы деревьев; структура кроны; апикальное доминирование; адаптация; гибридизация.

**Введение.** Ранее нами [1] было показано, что в семействе Сосновые (*Pinaceae*) преобладают виды с жизненной формой прямостоячего дерева, а стелющихся субальпийских видов всего три: кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) с огромным ареалом в горах Восточной Сибири и Дальнего Востока России, сосна горная (*Pinus mugo* Turra.) с ареалом среднего размера в горах Европы и ель стелю-

щаяся (*Picea prostrata* Isakov) с локальным ареалом в Северном Тянь-Шане. В этой же работе [1] мы указали, что на границе лесного и субальпийского поясов они совместно произрастают и гибридизируют с их прямостоячими «родственниками», соответственно, с кедром сибирским (*Pinus sibirica* Du Tour), с сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и с елью Шренка (*Picea schrenkiana* Fisch. & C.A. Mey.).

© Попов А. Г., Горошкевич С. Н., Хуторной О. В., 2019.

**Для цитирования:** Попов А. Г., Горошкевич С. Н., Хуторной О. В. Стелющиеся биоморфы в семействе Сосновые как продукт номогенеза и конвергенции // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 3 (43). С. 73–89. DOI: 10.25686/2306-2827.2019.3.73

Предполагается, что адаптивная конвергенция у стелющихся видов из разных таксонов происходит на разной генетической основе. Каким образом формируются одинаково аффертивные адаптивные признаки, насколько они похожи и чем отличаются у разных по таксономической близости и сформировавшихся в совершенно разных макроклиматических и ландшафтных условиях видов? Решение поставленных вопросов видится в исследовании важнейшего элемента адаптивной системы вида – жизненной формы.

Проведённый ранее нами [2] анализ научной литературы показал отсутствие сравнительных морфологических работ по близкородственным видам сосновых с разными жизненными формами. До сих пор остаётся недостаточно разработанным вопрос о становлении стелющихся древесных форм в процессе эволюции. По мнению И.Г. Серебрякова [3], большое значение для суждения об эволюции жизненных форм имеют работы по исследованию онтогенетического развития растений. По мнению А.А. Позднякова [4], единственная теория, которая рассматривает эволюцию как процесс преобразования онтогенеза под влиянием изменений, происходящих в окружающей среде, – это эпигенетическая теория эволюции, сформулированная М.А. Шишкиным [5]. Особое место в ней занимает концепция номогенеза – эволюции на основе закономерностей, по которой новые признаки и новые формы образуются в определённом направлении [6]. Это направление, или иначе – закон эволюции какой-либо таксономической группы, можно открыть, если проследить в ней развитие конвергентных форм [6], поэтому **целью** настоящего исследования послужил сравнительный анализ прямостоячих и стелющихся биоморф сосновых видов, а также естественных гибридов между ними в русле теории номогенеза.

**Материалы и методы.** Объектами исследования послужили три пары сосно-

вых видов (кедровый стланик – кедр сибирский, сосна горная – сосна обыкновенная, ель стелющаяся – ель Шренка), каждая из которых, соответственно, представлена стелющейся и прямостоячей жизненной формой, а также естественные гибриды каждой пары. Исследования проводили в природе и культуре.

Ель стелющуюся и ель Шренка исследовали в Киргизии при маршрутном обследовании долины р. Тарсу, которая, по К.И. Исакову [7], представляет собой один из трёх фрагментов ареала ели стелющейся, а также других частей северного склона хр. Кюнгей-Алатоо, а именно обширный лесной массив с прилегающими рединами площадью около 100 га вверх по течению р. Чонг-Кемин от места впадения в нее р. Кашка-Суу. В этом районе несколькими трансектами был осмотрен весь высотный профиль: от довольно продуктивных ельников высотой 25 м до верхней границы древесной растительности. На предмет наличия ели стелющейся нами были обследованы также ещё два района Тянь-Шаня: 1) северный макросклон хр. Терскей-Алатоо (к югу от оз. Иссык-Куль): урочище Кара-Бактат и долина р. Борскаун; 2) некоторые районы западного Тянь-Шаня, а именно долина р. Чичкан на Таласском хребте и Сары-Челекский заповедник на Чаткальском хребте. Это районы со значительно более тёплым и мягким климатом.

Сосну обыкновенную, сосну горную и их естественные гибриды исследовали на Балканском полуострове (Болгария) в трёх районах: 1) лесхоз Боровец, северный макросклон Рилы, высота 1700–1900 м над ур. м.; 2) район хижи «Мальовица». Северо-западный макросклон Рилы, высота 1800–2000 м над ур. м.; 3) район отеля «Белмекен». Южный макросклон Рилы, высота 1700–2000 м над ур. м.

Исследования в гибридной зоне кедр сибирского и кедрового стланика проводили с 1996 года. По данным объектам к настоящему времени опубликован ряд

Таблица 1

## Происхождение семян

Вид	Район	Природная зона. Высотный пояс	Высота н. ур. м, м	Координаты
Сосна обыкновенная	Юго-восток Западно-Сибирской равнины, Томь-Обское междуречье	Подзона южной тайги	100	56°13' с.ш. 84°90' в.д.
Сосна горная	Балканский п-ов, горный массив Рила	Субальпийский пояс	2000	42°12' с.ш. 23°61' в.д.
Кедр сибирский	Юго-восток Западно-Сибирской равнины, Томь-Обское междуречье	Подзона южной тайги	100	56°13' с.ш. 84°90' в.д.
Кедровый стланик	Северное Забайкалье, Становое нагорье, Северо-Муйский хребет	Верхняя часть горно-таёжного пояса	1000	55°98' с.ш. 110°42' в.д.

работ из разных районов симпатрии [8–11 и др.], поэтому в настоящей работе опирались на результаты прошлых исследований.

Начальные этапы развития систем ветвления изучали в культуре на Научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, который расположен на юго-востоке Западно-Сибирской равнины в 30 км к югу от г. Томска, в южной части подзоны южной тайги (56 °13' с.ш. 84 °90' в.д.). Подробная методика исследования морфогенеза прямостоячих и стелющихся жизненных форм у семенного потомства двух пар 5-хвойных и 2-хвойных сосен опубликована нами ранее [2]. Происхождение семян видов указано в табл. 1.

**Результаты и обсуждение.** Если по различным аспектам исследования двух широко известных стелющихся видов – кедрового стланика и сосны горной – существует обширная литература, то ель стелющаяся – это вид сомнительный, малоизвестный и почти не изученный. Его впервые описал К.И. Исаков [7] во «Флоре Киргизской ССР». По результатам 30-летних исследований им опубликована обстоятельная и довольно убедительная статья [12]. Однако до сих пор ель стелющаяся не признана мировым ботаническим сообществом; этот вид не упоминается в англоязычных изданиях и отсутствует в общепотребительных базах данных. Маршрутные исследования возможных мест произрастания ели стелющейся в Киргизии пока-

зали, что наиболее часто и регулярно она встречалась по всему высотному профилю северного склона Кюнгей-Алатоо (табл. 2).

Таблица 2

## Встречаемость ели стелющейся в исследованных районах

Район	Частота встречаемости, шт./га
Долина р. Тарсу	Не обнаружено
Долина р. Чонг-Кемин	3–5
Долина р. Борскаун	1–3
Долина р. Чичкан	Не обнаружено

Сплошных зарослей ели стелющейся выше границы леса не обнаружено. В верхней части профиля она встречалась не чаще, чем в других частях и отличалась от ели Шренка лишь отсутствием вертикальных стволов (рис. 1, а). В средней и нижней части отличия были разительные (рис. 1, б). Ель Шренка была представлена обычным лесным деревом, ель стелющаяся – типичным стланцем с кроной чашевидной формы. При одинаковой ширине кроны высота у ели стелющейся была в 8–10 раз меньше, чем у ели Шренка. Структура кроны у двух форм ели принципиально различалась. У ели Шренка всегда был отлично выражен вертикальный доминирующий ствол, у ели стелющейся доминирующей вертикальной оси не было совершенно, крона состояла из многочисленных и относительно единообразных саблевидно изогнутых стволов-ветвей.



а



б

Рис. 1. Ель стелющаяся: а – на верхней границе леса; б – на нижней границе леса

Промежуточные по форме кроны растения встречались. Но они были промежуточными именно по форме кроны, а её внутренняя структура была такая же, как у ели Шренка, поэтому мы квалифицировали их как опушечные ширококронные особи ели Шренка, развивавшиеся с ранних этапов онтогенеза в условиях полного солнечного освещения.

Абсолютное большинство особей ели стелющейся были молодыми (до 60–80 лет), не вступившими в генеративную фазу онтогенеза. Старые особи в небольшом количестве были найдены лишь под пологом елового леса, где они были стерильными из-за низкой освещённости. Таким образом, ни одного плодоносящего экземпляра ели стелющейся нами найдено не было.

Таким образом, ель в Северо-Западном Тянь-Шане чрезвычайно полиморфна по габитусу: от прямостоячих до стелющихся форм с явной тенденцией к их дискретности. В то же время, на Западном Тянь-Шане она отсутствует. Следовательно, ель стелющаяся – это не просто обязательный элемент внутривидового полиморфизма ели Шренка, присущий ей повсюду, а ареальная отдельность с более широкой, чем считалось ранее (есть не только к северу, но и к югу от Иссык-Куля), и вполне конкретной областью распространения. Её видовой статус пока нельзя считать окончательно подтверждённым. Это не умаляет,

наоборот, прибавляет ей ценности как уникальному объекту исследования. Есть основания надеяться, что на её примере можно изучить наиболее важные и интересные начальные этапы дивергенции видов с прямостоячими и стелющимися биоморфами.

Если по ели стелющейся и ели Шренка отсутствуют работы по оценке их генетической дифференциации, ввиду малого числа работ, то по двум оставшимся исследуемым парам видов прямостоячих и стелющихся сосен такие публикации имеются. Так, например, по данным Г.Г. Гончаренко с соавторами [13],  $D_N$  между различными парами популяций кедрового стланика в среднем составляла 0,220, а между сосной обыкновенной и сосной горной почти вдвое ниже:  $D_N = 0,108$  [14].

Таким образом, генетическая дистанция между видами, составляющими пару «стелющийся – прямостоячий», существенно уменьшается от пары *Pinus pumila* – *P. sibirica* к паре *Pinus mugo* – *P. sylvestris*. Это означает, что стелющиеся виды имеют разный филогенетический возраст и разную степень родства с наиболее близкими прямостоячими видами: сосна горная – «хороший» вид предположительно «среднего» возраста, умеренно удалённый от сосны обыкновенной; кедровый стланик – довольно «старый» вид, далёкий от кедрового сибирского.

Сравнительный анализ развития системы ветвления у близкородственных прямостоячих и стелющихся видов сосны показал, что уже на ранних этапах онтогенеза чётко проявлялись габитуальные признаки разных жизненных форм [2]. Двухвойные виды проявили их на год раньше, чем 5-хвойные. Так, уже в двухлетнем возрасте сосна обыкновенная имела чётко выраженный вертикальный ствол, значительно превосходящий по длине боковые побеги, а у большей части сеянцев сосны горной ствол был наклонённый и с изгибами. У 5-хвойных сосен такие же различия проявились в возрасте 3–4 года.

В дальнейшем прямостоячие виды сохраняли высокое и неизбирательное доминирование лидирующего ортотропного ствола над всеми остальными осями, что и обусловило формирование характерной для них жизненной формы (рис. 2). У стелющихся видов доминирование лидирующей оси было не столько слабым, сколько избирательным. Оно как бы не распространялось на некоторые (немногие) из боковых ветвей. В результате у стелющихся видов формировалось несколько совершенно равнозначных по длине и толщине в той или иной мере саблевидно изогнутых стволов-ветвей (рис. 3).

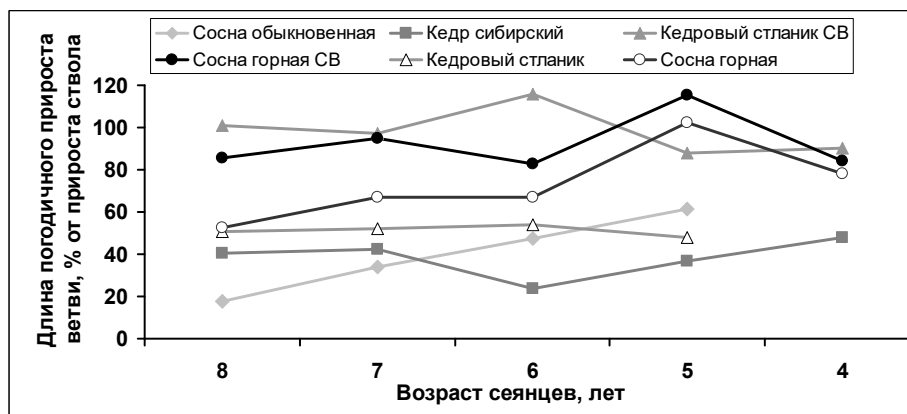


Рис. 2. Динамика роста крупнейших боковых ветвей у восьмилетних деревьев, % от ствола. СВ – стволы-ветви

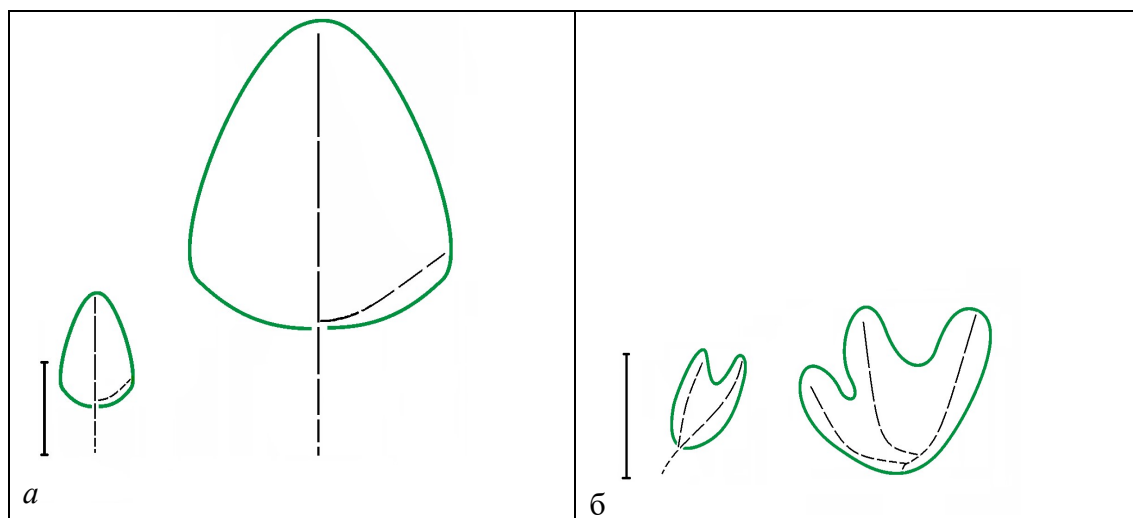


Рис. 3. Схематическое изображение габитуса у восьмилетнего семенного потомства видов с прямостоячей (а: кедр сибирский, сосна обыкновенная) и стелющейся (б: кедровый стланик, сосна горная) жизненной формой. Масштабная линейка 0,5 м. Пунктиром обозначены годичные приросты ствола и крупнейших ветвей первого порядка. Зелёным цветом указана форма кроны [Отчёт о научной и научно-организационной деятельности за 2012 год [Электронный ресурс]. URL: <http://www.imces.ru/media/uploads/otchet12.pdf>. (дата обращения 24.06.2019)]

Таких стволов-ветвей у сосны горной к восьмилетнему возрасту формировалось в среднем 3–4 (до 6) шт., тогда как у кедрового стланика их обычно было всего 2 шт. Стелющиеся виды отличались также по углу отхождения боковых ветвей и направлению их роста. У кедрового стланика угол ветвления обычно острый, поэтому все скелетные ветви направлены в одну сторону, а крона в целом почти всегда асимметрична. Стволы-ветви кедрового стланика относительно гибкие, их саблевидный изгиб слабый, дистальные части даже летом заметно отклонены от вектора гравитации, а зимой и вовсе подвержены активному предзимнему полеганию под действием мороза. У сосны горной угол ветвления практически прямой, а стволы-ветви растут в разных направлениях, образуя более или менее симметричную чашевидную крону. Саблевидный изгиб стволов-ветвей выражен сильнее, дистальные части ориентированы почти вертикально, а предзимнее полегание не выражено.

Таким образом, стелющиеся виды с имматурной стадии онтогенеза принципиально отличаются по морфогенезу от прямостоячих полеганием лидирующих осей и многостольностью, причём, у кедрового стланика ярче выражен первый, а у сосны горной – второй признак.

Принципиальные различия при формировании габитуса у видов с прямостоячей и стелющейся жизненной формой сохраняются в течение всего онтогенеза. Основным фактором и причиной различий является время появления избирательного доминирования, при котором система ветвления становится полиполярной. У видов с жизненной формой прямостоячего дерева, в основном, с середины генеративного состояния, а у видов-стланцев, уже начиная с имматурного состояния [9, 11, 15]. Также ранее нами<sup>1</sup> было установлено, что у прямостоячих форм это явление приводит к структурной и функциональной старости, а у стелющихся – к потенциальному бессмертию (рис. 4).

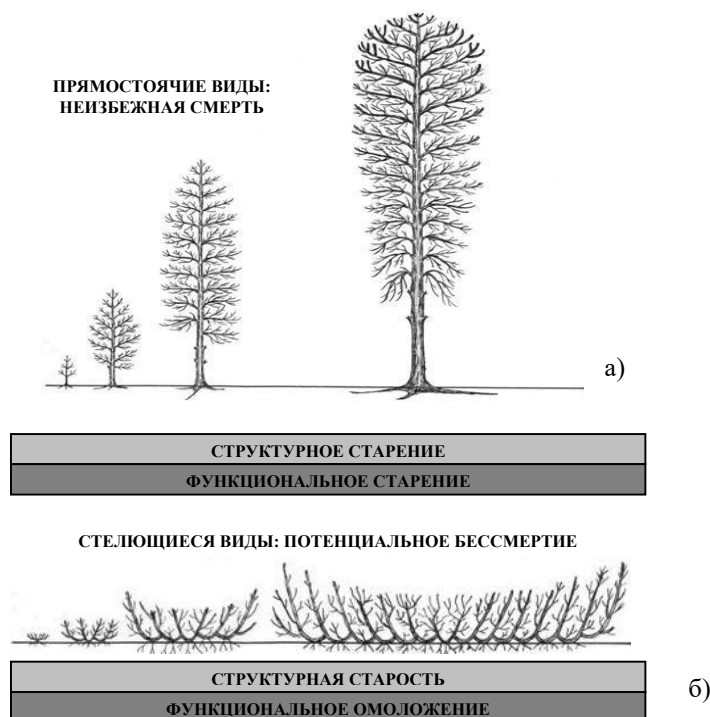


Рис. 4. Формирование системы ветвления в онтогенезе у кедра сибирского (а) и кедрового стланика (б)

<sup>1</sup> Отчёт о научной и научно-организационной деятельности за 2011 год. № гос. рег. Проект VI.44.2.6. Структура биологического разнообразия в экосистемах бореальных лесов: динамические и эволюционные аспекты [Электронный ресурс]. URL: [https://www.imces.ru/otchet\\_kedr\\_2011.pdf](https://www.imces.ru/otchet_kedr_2011.pdf), URL: <http://diss.seluk.ru/pr-tehnicheskie/763383-2-otchet-nauchnoy-nauchno-organizacionnoy-deyatelnosti-2011-god-utverzhdayu-direktor-instituta-df-mn-vakrutikov-tom.php> (дата обращения 24.06.2019).

Известно, что для многих видов растений в течение онтогенеза характерна поливариантность путей развития. В настоящее время концепция поливариантности развития многими учёными рассматривается как универсальное свойство биологических систем, тем самым способствует укреплению позиций эволюционной морфологии [16].

Известно, например, что кедр сибирский во многих горных массивах Сибири выходит на границу древесной растительности в виде стланца или стерильного кустовидного деревца [17, 18]. Стелющиеся или кустовидные формы кедра описаны также и на верховых болотах [2, 19]. Форма роста существенно меняется и в течение всего онтогенеза, что указывает на широкую изменчивость и динамичность жизненной формы прямостоячего дерева [17, 20, 21]. Наоборот, у стелющихся видов она неизменна всегда и везде. Следовательно, стелющиеся виды как явно более специализированные, скорее всего, возникли из прямостоячих либо способом облигатизации одного из факультативных экологических типов, либо способом стабилизации одного из онтогенетических этапов морфогенеза.

Таким образом, у прямостоячих видов сосны вполне возможно формирование жизненной формы стланца, например, на верхнем пределе распространения в горах [22]. Однако этот «вынужденный» стланец сильно отличается от настоящего стланца стелющихся видов, прежде всего, тем, что остаётся стланцем лишь в маргинальных условиях, а при малейшем их улучшении стремится образовать вертикальный ствол. В благоприятных климатических, но неблагоприятных световых или почвенных условиях прямостоячие виды на начальных этапах онтогенеза могут иметь стелющиеся или просто погружённые в мох стволы. Но и в этих случаях при улучшении условий воздушного или почвенного питания они «автоматически» образуют вертикальный ствол, утрачива-

ют возможность образования придаточных корней и формируют прямостоячее дерево. Как ранее нами уже было показано<sup>2</sup>, в дальнейшем на протяжении большей части онтогенеза у них сохраняется неизбирательное доминирование осей младших порядков над осями старших порядков, в результате чего формируется одноствольная монополярная система ветвления. Лишь по достижении деревом 90–95 % окончательной высоты доминирование становится избирательным: небольшая часть боковых ветвей выходит из-под контроля осевых ветвей и не уступают им по скорости роста, поэтому в верхней части кроны система ветвления становится полиполярной, состоящей из множества единообразных стволов-ветвей. При такой организации онтогенеза структурное старение происходит параллельно с функциональным, что с неизбежностью приводит дерево к естественной смерти. Получается, что у прямостоячих видов имеется две программы морфогенеза: стелющаяся (с избирательным апикальным доминированием) и прямостоячая (с неизбирательным апикальным доминированием). Их выбор определяется условиями питания через общий уровень роста: при слабом росте действует стелющаяся программа, при усилении включается прямостоячая. На интразональных границах распространения, где встречаются стланиковые формы, на тип морфогенеза влияют перераспределение в рельефе тепла (верхняя граница в горах) и влаги (лесоболотная граница), а также ветры и высота снежного покрова [23]. Кроме того, показано влияние видового состава ценоза [24].

---

<sup>2</sup> Научный отчёт об использовании средств, полученных на поддержку Научного стационара «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН в 2011 г. [Электронный ресурс]. URL: [http://www.imces.ru/media/uploads/otchet\\_kedr\\_2011.pdf](http://www.imces.ru/media/uploads/otchet_kedr_2011.pdf). (дата обращения 24.10.2019).

С нашей точки зрения, стелющиеся виды произошли от прямостоячих, по-видимому, способом устранения прямо-стоячей программы: она не включается ни при каком уровне роста. Возможно, это была трансформация онтогенеза: выпадение из него всех этапов, кроме последнего.

Прямостоячие и стелющиеся хвойные – это две дискретные группы: видов с промежуточной жизненной формой пока не найдено. С чем это связано: с существенно пониженной адаптивностью последних, отсутствием в экосистемах экологической ниши для них или с «канализованностью» эволюции как проявлением номогенеза. Ответ на этот вопрос предполагалось найти методом исследования естественных гибридов между прямостоячими и стелющимися видами.

После доказательства молекулярными методами естественной гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика [25] опубликован целый ряд работ по данной тематике. Так, была изучена морфология [11, 15] и физиология [26] гибридов в сравнении с родительскими видами; их распространение в популяциях Прибайкалья и Забайкалья [11]. Гибридная зона есть также и у второй пары видов – сосны горной и сосны обыкновенной. Область перекрытия ареалов этих видов простирается от Пиренеев на западе до Балканского полуострова на востоке. О естественной гибридизации между ними в научной литературе имеется довольно много сообщений [27–31 и др.].

Выше было показано, что в паре кедр сибирский – кедровый стланик генетические различия примерно в два раза больше, чем в паре сосна обыкновенная – сосна горная. Для естественной гибридизации необходимыми условиями являются: наличие контакта между видами (симпатрических или смежных популяций), совпадение сроков цветения и совместимость видов [32].

Мы ранее [2] указывали, что прямостоячие виды – кедр сибирский и сосна обыкновенная – это, в основном, бореаль-

ные равнинные виды, которые, впрочем, довольно широко распространены и в горах южной части умеренного пояса, где встречаются вместе с субальпийскими стелющимися видами. Стелющиеся виды образуют обязательный более или менее сплошной пояс стелющихся лесов между лесным и альпийским поясами. В пояс хвойных лесов они спускаются примерно до его середины по крутым склонам и каменным россыпям. Теснота их экологического контакта с близкородственными прямостоячими видами определяется, в основном, экологией последних.

В горном массиве Рила (юго-западная Болгария) сосна обыкновенная распространена в довольно широком высотном диапазоне: от 800–900 до 2000–2010 м над ур. м., т. е. от средней до верхней части лесного пояса. Как интразональный вид встречается она здесь нечасто; сообщества с её значительным участием есть лишь на относительно крутых южных и юго-восточных склонах с бедными щебнистыми почвами. Сосна горная повсеместно распространена в относительно узком высотном диапазоне: примерно от 1700 до 2300 м над ур. м., т. е. в самой верхней части лесного пояса, а также в подгольцовом поясе, где она является эдификатором растительного покрова. На северных и северо-западных склонах она образует мощные и густые чистые заросли; на южных и юго-восточных – относительно редкие, с можжевельником (*Juniperus communis* L.). Два вида могут встречаться лишь в относительно узком (200–300 м) поясе субальпийских редколесий, т. е. в переходной зоне от леса к сплошным подгольцовым зарослям сосны горной. Но сосна обыкновенная редко выходит на верхнюю границу леса, поэтому два обсуждаемых вида так же редко находятся в близком и непосредственном контакте. Примерно такая же ситуация наблюдается и в других районах области перекрытия ареалов [33]. Результаты собственных полевых исследований по встречаемости гибридов между сосной обыкновенной и



сосной горной показали, что в районе 1 соотношение фертильных сосны горной, сосны обыкновенной и гибридов 250:10:1, в районе 2 – 500:1:1, в районе 3 – 100:10:1.

Таким образом, в горном массиве Рила предположительные гибриды есть везде, где два родительских вида встречаются вместе. Их численность варьирует обычно от 0,5 до 2–3 шт./га. В то же время, есть участки, где на 1 га встречалось до пяти предположительных гибридов. По данным других исследователей, работавших в разных районах Европы, встречаемость гибридов между сосной обыкновенной и сосной горной варьирует от очень низкой [34–37].

В Прибайкалье и Забайкалье кедр сибирский и кедровый стланик также соприкасаются, главным образом, в верхней части лесного пояса. Но встречается такая ситуация значительно чаще, чем в Европе, т. к. оба вида являются зональными: кедровый стланик есть практически везде между лесным и альпийским поясами, а верхняя граница леса очень часто образована именно кедром сибирским. Таким образом, в этом смысле у этой пары возможностей для гибридизации гораздо больше.

Сроки цветения сосны обыкновенной и сосны горной при их совместном произрастании, в основном, совпадают, следовательно, есть хорошие возможности для переопыления [38]. У кедра сибирского и кедрового стланика в одинаковых условиях различия в сроках цветения заметно больше, а возможностей для переопыления – заметно меньше [39–41]. Условия для скрещивания этих двух видов есть лишь в горных районах со сложной структурой растительных сообществ [11].

В районе перекрытия ареалов кедра сибирского и кедрового стланика гибриды встречаются повсеместно, но их концентрация сильно варьирует. В Южном Прибайкалье и Южном Забайкалье гибридизация распространена по всему субальпийскому поясу, где кедровые леса контактируют с зарослями стланика. Здесь гибридизация является по-настоящему массовым

явлением: численность гибридов в среднем составляет 3–5 шт./га. В некоторых местах, например, в районе пер. Чёртовы Ворота на Северном Хамар-Дабане, она значительно выше – до 15 шт./га. В Северном Прибайкалье в субальпийском поясе гибриды есть везде, но их очень мало – 1 шт. на 5–10 га. Высокая концентрация гибридов характерна лишь для некоторых специфических экотопов, например, для узкой полосы вдоль побережья Байкала и для болот, заселённых кедром сибирским и кедровым стлаником. Но и здесь, например, в дельте Верхней Ангары, встречаются небольшие участки, где численность гибридов превышает 10 шт./га.

Подводя итоги сравнения наших пар как возможных субъектов межвидовой гибридизации, констатируем, что сосна обыкновенная и сосна горная генетически и фенологически более близки, чем кедр сибирский и кедровый стланик, зато последние чаще встречаются вместе, входят в состав одних и тех же растительных сообществ.

Как выглядят гибриды, насколько промежуточны они по габитусу? В гибридной зоне кедра сибирского и кедрового стланика гибриды в абсолютном большинстве случаев занимают промежуточное положение по габитусу. Однако в 2010 году впервые за 10 лет исследований на Северном Хамар-Дабане обнаружена популяция, где предположительные гибриды явно дифференцированы на две примерно равные по численности группы: 1) типичные, промежуточные по морфологии; 2) относительно вертикальные растения, которые по морфологии занимали примерно промежуточное положение между типичными гибридами и кедром сибирским [42].

В гибридной зоне сосны обыкновенной и сосны горной картина была существенно иной. Типичные (промежуточные по структуре кроны) гибриды во всех обследованных районах встречались относительно редко, не более 25 % от общего числа предположительных гибридов. Преобладали же относительно вертикаль-

ные растения с тенденцией к одноствольности, занимавшие по структуре кроны промежуточное положение между типичными гибридами и сосной обыкновенной.

Перспективы гибридов как субъектов эволюционного процесса зависят от многих обстоятельств, которые можно условно разделить на две большие группы: 1) жизнеспособность гибридов и наличие экологической ниши для них; 2) их способность к репродукции. Сравнивая гибридные зоны двух пар прямостоячих и стелющихся видов сосен в этом отношении, можно заключить, что реальная гибридизация в том и другом случае происходит, главным образом, в субальпийском поясе, в открытых экотопах, где нет проблем с экологической нишей для гибридов. Сеянцы гибридного происхождения в исследуемой паре 5-хвойных сосен вполне жизнеспособны [43]. Некоторая разбалансированность адаптивных систем у гибридов имеет место, начиная с возраста в несколько десятилетий. Не прямые и не стелющиеся, а наклонные стволы гибридов оказываются подверженными повреждению (они обламываются или выворачиваются с корнем) под действием тяжести снега, особенно мокрого [9]. То же самое наблюдалось и в исследуемой паре 2-хвойных сосен. Тем не менее, надломленные части кроны способны укореняться и поэтому повреждения лишь способствуют вегетативному размножению гибридов, клоны которых за счёт этого могут занимать огромную, в сущности, ничем не ограниченную площадь.

За пределами довольно узкой полосы контакта прямостоячего и стелющегося видов гибриды, видимо, не имеют шансов на победу в борьбе за существование. В лесном поясе они не могут конкурировать с прямостоячими видами за свет, а под пологом леса не могут быть фертильными. В субальпийском поясе они не могут конкурировать со стелющимися видами, ибо выжить, тем более быть фертильными, в условиях открытой атмосферы они здесь не могут, а к активному предзимнему полеганию и зимовке под снегом они не способны.

И 5-хвойные, и 2-хвойные гибриды, как правило, образуют много мужских и женских шишек [43, 44].

Несколько пониженная фертильность гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником вряд ли может объяснить дефицит или отсутствие беккроссов в затронутых гибридизацией популяциях. Важнейшим фактором, ограничивающим вовлечение гибридов в популяционные процессы, по нашему мнению, предположительно является зоохория кедровых сосен. Полевые наблюдения показали, что кедровка (*Nucifraga caryocatactes* L.) активно использует для питания и заготовки шишки обоих видов, но почти не обращает внимания на шишки гибридов. Очевидно, что это связано с низким качеством последних: доля полных семян от исходного числа семяпочек у гибридов обычно в 3–5 раз меньше, чем у родительских видов [11, 39]. Показано, что гибриды имеют предрасположенность к скрещиванию друг с другом [45]. Но не востребованные кедровкой семена гибридов практически не имеют шансов прорасти. Это резко сокращает возможность появления в популяции гибридов второго поколения, а также существенно сокращает возможность образования беккроссов (в значительном количестве они могут появиться лишь от опыления видов гибридной пыльцой). Таким образом, узкая специализация кедровых сосен на распространении семян кедровкой, как и любая специализация, существенно снижает эволюционный потенциал, в данном случае, потенциал сетчатой эволюции. У неспециализированных анемохорных 2-хвойных сосен такой проблемы нет.

В итоге с учётом всех обсуждённых выше факторов и фактов, подтверждаем некоторые более ранние наши [1] заключения о том, что в обеих гибридных зонах продукты гибридизации встречаются примерно одинаково часто. У 5-хвойных сосен гибриды 1-го поколения чаще образуются и лучше выживают [2 и др.] за счёт способности к вегетативному размножению,

играют более важную роль в экосистемах. У 2-хвойных сосен гибриды образуются реже, но активней участвуют в популяционных процессах как на семенном, так и на пыльцевом уровне [1], поэтому они активней скрещиваются с родительскими видами, что естественно приводит к существенному увеличению генетического разнообразия в затронутых гибридизацией популяциях. Однако реального видообразовательного потенциала ни те, ни другие гибриды, видимо, не имеют. Не имеют они его потому, что для деревьев с промежуточной жизненной формой (не прямостоячих деревьев и не стланцев) за пределами очень узкой переходной зоны между лесным и субальпийским поясами нет свободной экологической ниши. Это ярко демонстрирует актуальность концепции номогенеза – канализированности эволюционного процесса и дискретности его путей. Один из таких путей – прямостоячие, другой – стелющиеся виды. Не находя в исследованных гибридных зонах реального видообразовательного потенциала, мы не исключаем значения этих гибридных зон для популяционно-эволюционных процессов генетического взаимодействия между видами, их взаимного генетического обогащения. Эти процессы в силу упомянутых выше причин более активно происходят у 2-хвойных сосен, нежели у 5-хвойных. Но даже и у последних они вполне реальны, значит, и вполне актуальны для дальнейшего исследования.

**Заключение.** Сравнительный анализ развития системы ветвления стелющихся видов и различных форм прямостоячих видов показал, что жизненная форма прямостоячего дерева динамична во времени и изменчива в пространстве. У стелющихся видов она неизменна всегда и везде. В онтогенезе прямостоячих видов в той или иной степени присутствуют признаки (затчатки) стелющихся видов (например, на начальных этапах развития в определённых условиях тонкое и гибкое основание

стволика прямостоячих видов обычно полегает, приобретая саблевидную форму; трансформация пазушных почек ювенильного побега в корневые зачатки; способность к вегетативному размножению и образованию клонов; снижение доминирования ствола с возрастом). Предлагается эти признаки рассматривать в качестве главных аргументов в пользу «закона предвращения признаков», сформулированного Л.С. Бергом. Следовательно, стелющиеся виды как явно более специализированные, скорее всего, возникли из прямостоячих либо способом *облигатизации* одного из факультативных экологических типов, либо способом *стабилизации* одного из онтогенетических этапов морфогенеза. Данные процессы в трёх линиях семейства *Pinaceae* происходили в разное время, но, скорее всего, сходным образом в результате конвергенции. Разбалансированность по крайней мере некоторых адаптивных систем у гибридов по сравнению с родительскими видами, например, несбалансированность кроны, низкая фертильность, а также практически полное отсутствие экологической ниши сокращают эволюционные потенции гибридов, которые в настоящее время играют роль лишь в межвидовых популяционно-эволюционных процессах. Это ярко демонстрирует актуальность концепции номогенеза – канализированности эволюционного процесса и дискретности его путей. Один из таких путей – прямостоячие, другой – стелющиеся виды. Кроме того, в развитии прямостоячих и стелющихся форм у исследуемых пар видов прослеживается гомологичная направленность развития различных морфологических признаков, ответственных за жизненную форму.

Таким образом, прямостоячие и стелющиеся виды хвойных – это две дискретные группы, на наш взгляд, образовавшиеся в результате огромного значения номогенетического компонента в процессе их адаптивной эволюции.

Работа выполнена в рамках государственного задания (проект VI.52.2.6.) и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №18-04-00833).

## Список литературы

1. Стелющиеся виды сосновых как продукт эволюционного номогенеза и адаптивной конвергенции / А.Г. Попов, С.Н. Горошкевич, Н.С. Суязов и др. // Материалы 4-го Международного совещания «Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири» (Барнаул, 24–29 августа 2015 г.) / Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2015. С. 142–143. (<http://conf.ict.nsc.ru> дата обращения 24.08.2019)
2. Попов А.Г., Горошкевич С.Н. Становление жизненных форм прямостоячих и стелющихся деревьев на ранних этапах онтогенеза на примере близкородственных 2-хвойных (*Pinus sylvestris* L, *P. mugo* Turra) и 5-хвойных (*P. sibirica* Du Tour, *P. pumila* (Pall.) Regel) видов сосен // Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием «Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика» (г. Красноярск, 16–19 сентября 2014 г.) / Новосибирск: СО РАН, 2014. С. 90–93. (<http://forest.akadem.ru/Konf/2014/IF/Proceedings.pdf> дата обращения 24.08.2019).
3. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 377 с.
4. Поздняков А.А. Критика эпигенетической теории эволюции // Журнал общей биологии. 2009. Т. 70. № 5. С. 383–395.
5. Шишкин М.А. Закономерности эволюции онтогенеза // Журнал общей биологии. 1981. Т. 42. № 1. С. 38–54.
6. Берг Л.С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Петербург: Гос. изд-во, 1922. 205 с.
7. Исаков К.И. *Piceae prostrata* K. Isakov // Флора Киргизской ССР. Фрунзе: Изд-во АН Кирг. ССР, 1962. № 10. С. 374–375.
8. Горошкевич С.Н. О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* (*Pinaceae*) в Прибайкалье // Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 9. С. 48–57.
9. Попов А.Г., Горошкевич С.Н. Естественная гибридизация кедрового стланика в северном Прибайкалье (Баргузинский заповедник): встречаемость гибридов и структура их кроны // Материалы Международной конференции «Лесные экосистемы Северо-Восточной Азии и их динамика» (Владивосток, 22–26 августа 2006 г.). Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 224–228.
10. Семенная продуктивность и генетическая структура популяций в зоне естественной гибридизации кедрового стланика в Северном Прибайкалье / Е.А. Петрова, С.Н. Горошкевич, Д.В. Политов и др. // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 2–3. С. 329–335.
11. Goroshkevich S.N., Popov A.G., Vasilieva G.V. Ecological and morphological studies of hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* // Ann. For. Res. 2008. Vol. 51. P. 43–52.
12. Исаков К.И. К биологии *Piceae prostrate* (*Pinaceae*) // Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 3. С. 380–388.
13. Goncharenko G.G., Padutov V.E., Silin A.E. Population structure, gene diversity, and differentiation in natural populations of Cedar pines (*Pinus* subsect. *Cembrae*, *Pinaceae*) in the USSR // Pl. Syst. and Evol. 1992. No 182. P. 121–134.
14. Goncharenko G.G., Silin A.E., Padutov V.E. Intra- and interspecific genetic differentiation in closely related pines from *Pinus* subsection *Sylvestres* (*Pinaceae*) in the former Soviet Union // Pl. Syst. and Evol. 1995. No 194. P. 39–54.
15. Горошкевич С.Н., Васильева Г.В., Попов А.Г. О гибридизации кедрового стланика в западной части Станового нагорья // Лесное хозяйство. 2008. № 6. С. 25–27.
16. Велисевич С.Н., Чернова Н.А. Морфогенез жизненных форм *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) на олиготрофных болотах юга Западной Сибири // Ботанический журнал. 2014. Т. 99. № 9. С. 988–1001.
17. Горошкевич С.Н., Кустова Е.А. Морфогенез жизненной формы стланика у кедрового стланика на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // Экология. 2002. № 4. С. 243–249.
18. Храмов А.А., Валуцкий В.И. Необычная форма *Pinus sibirica* (Rupr.) Maug на верховом болоте // Ботанический журнал. 1970. Т. 2. № 55. С. 280–284.
19. Красильников П.К. Придаточные корни и корневая система у кедрового стланика в Центральном Саяне // Ботанический журнал. 1956. Т. 41. № 8. С. 1194–1206.
20. Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н. Структура кроны кедрового стланика (*Pinus sibirica* Du Tour) на генеративном этапе онтогенеза // Krylovia. Сибирский ботанический журнал. 2000. Т. 2. № 1. С. 110–122.
21. Николаева С.А., Савчук Д.А. Морфологические формы кедрового стланика (*Pinus sibirica* Du Tour) в высокогорных лесах Северо-Чуйского хребта: 1. Морфологический аспект // Вестник ТГУ. Биология. 2013. № 2 (22). С. 101–114.
22. Велисевич С.Н., Хуторной О.В., Горошкевич С.Н. Морфогенез стелющихся и прямостоячих форм *Pinus sibirica* Du Tour (*Pinaceae*) на интразональных границах распространения // Журнал Сибирского федерального университета. Сер. Биология. 2013. Т. 6, № 3. С. 275–289.
23. Горошкевич С.Н., Велисевич С.Н., Хуторной О.В. Жизненные формы кедрового стланика // Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием «Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функ-

ции, динамика» (г. Красноярск, 16–19 сентября 2014 г.). Новосибирск: СО РАН, 2014. С. 265.

24. 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 // Forest Genetics. 1999. Vol. 6. No 1. Pp. 41–51.

25. 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 и др. // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24, № 2–3. С. 167–174.

26. Dobrinov I. Study on natural hybrids between *Pinus sylvestris* and *Pinus mugo* var. *mughus* in Bulgaria // Naucne Trudy Lesotechnitscheskogo Instituta. 1965. No 13. P. 39–48.

27. Staszkiwicz J., Tyszkiewicz M. Natural hybrids of *Pinus mugo* Turra × *Pinus sylvestris* L. in Nowy Targ Valley // Fragmenta Floristica et Geobotanica. 1969. Vol. 15. P. 187–212.

28. Dobrinov I., Jahzidis G. Spontaneous hybrids between *Pinus sylvestris* and *Pinus mugo* in Bulgaria // Gorsko Stopanstvo. 1971. Vol. 11. P. 28–30.

29. Musil I. Needle variation in the complex *Pinus mugo* and *Pinus sylvestris* // Preslia (Prague). 1977. No. 19. P. 1–6.

30. Kormutak A., Demankova B., Gömöry D. Spontaneous Hybridization between *Pinus sylvestris* L. and *P. mugo* Turra in Slovakia // Silvae Genetica. 2008. Vol. 57. No 2. Pp. 76–82.

31. Stern R., Roche Z. Genetics of forest ecosystems // Ecological Studies. 1974. Vol. 6. P. 330.

32. Mirov N.T. The genus *Pinus*. N.Y.: Ronald, 1967. 602 p.

33. Christensen K.I., Dar G.H. A morphometric analysis of spontaneous and artificial hybrids of *Pinus mugo* × *sylvestris* (Pinaceae) // Nord. J. Bot. 1997. Vol. 17. No 1. P. 77–86.

34. Wachowiak W., Odrzykoski I., Myczko Ł., Prus-Głowacki W. Lack of evidence on hybrid swarm in the sympatric population of *Pinus mugo* and *P. sylvestris* // Flora. 2006. Vol. 201. No 4. P. 307–316.

35. Bobowicz M.A. Mieszkańce *Pinus mugo* Turra × *Pinus sylvestris* L. z rezerwatu «Bór na Czerwonym» w Kotlinie Nowotarskiej // Biologia. 1990. Vol. 40. P. 280–284.

36. Staszkiwicz J. Variability of *Pinus mugo* × *P. sylvestris* (Pinaceae) hybrid swarm in the Tisovnica nature reserve (Slovakia) // Poilish Botanical Studies. 1993. Vol. 5. P. 33–41.

37. Evidence of the possibility of natural reciprocal crosses between *Pinus sylvestris* and *P. uliginosa* based on the phenology of reproductive organs / A. Boratynski, K. Boratynska, A. Lewandowski et al // Flora. 2003. No 198. P. 1227–1239.

38. 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. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 2004. P. 169–172.

39. Васильева Г.В., Жук Е.А., Понов А.Г. Фенология цветения кедрового стланика (*Pinus sibirica* Du Tour) и гибридов между ними // Вестник ТГУ. Сер. Биология. 2010. Т. 1. № 9. С. 61–67.

40. Понов А.Г. Фенология «цветения» кедрового стланика (*P. sibirica* Du Tour), кедрового стланика (*P. pumila* (Pall.) Regel) и их гибридов на примере популяций из западной части района гибридизации // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск: Издательский дом Томского государственного университета, 2015. С. 220–222.

41. Понов А.Г., Васильева Г.В. Морфологические особенности гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником в Южном Прибайкалье // Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы. Томск: Изд-во Томского государственного университета, 2013. С. 159.

42. 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.

43. Pollen viability in hybrid swarm populations of *Pinus mugo* Turra and *Pinus sylvestris* L. / A. Kormutak, J. Bohovicova, B. Vookova et al // Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica. 2007. Vol. 49. No 1. P. 61–66.

44. Межвидовая гибридизация как фактор сетчатой эволюции 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии / С.Н. Горошкевич, Е.А. Петрова, Г.В. Васильева и др. // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1–2. С. 50–57.

45. Хотов А.А., Жукова Л.А. Концепция поливариантности онтогенеза и современная эволюционная морфология // Известия РАН. Серия биологическая. 2019. № 1. С. 52–61.

Статья поступила в редакцию 24.07.19.  
Принята к публикации 28.08.19.

### Информация об авторах

**ПОПОВ Александр Геннадьевич** – младший научный сотрудник, Лаборатория дендроэкологии, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН. Область научных интересов – межвидовая и внутривидовая дифференциация по морфологии побегов и структуре кроны, межвидовая естественная и искусственная гибридизация и генетическая совместимость, эволюция кедровых сосен, жизненные формы деревьев, а также интродукция 5-хвойных видов в условиях юга лесной зоны Западной Сибири. Автор 48 публикаций.

**ГОРОШКЕВИЧ Сергей Николаевич** – доктор биологических наук, главный научный сотрудник, руководитель Лаборатории дендроэкологии, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН. Область научных интересов – пространственно-временная и структурно-функциональная организация разнообразия на уровне организма, популяции, вида и группы видов у лесных древесных растений. Автор 220 публикаций.

**ХУТОРНОЙ Олег Викторович** – кандидат биологических наук, научный сотрудник, Лаборатория дендроэкологии, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН. Область научных интересов – экология хвойных растений на границах их распространения, меж- и внутривидовая изменчивость, реакция растений на микро- и макроклиматические изменения. Автор 72 публикаций.

UDC 575.826+575.858

DOI: 10.25686/2306-2827.2019.3.73

### THE PROSTRATE BIOMORPHES IN PINE FAMILY AS A PRODUCT OF NOMOGENESIS AND CONVERGENCE

**A. G. Popov, S. N. Goroshkevich, O. V. Khutornoy**

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS,

10/3 Akademicheskoy pr., Tomsk, 634055, Russian Federation

E-mail: popovaleksa@yandex.ru

**Keywords:** *Pinaceae; ontogeny; life-forms of trees; crown structure; apical dominance; adaptation; hybridization.*

#### ABSTRACT

**Introduction.** There are three kinds of the prostrate trees in the pine (*Pinaceae*) family. They are Japanese stone pine (*Pinus pumila*), mountain pine (*Pinus mugo*) and prostrate spruce (*Picea prostrata*). On the border of forest and subalpine belts they hybridize with the allied vertical species: Siberian cedar (*Pinus sibirica*), Scots pine (*Pinus sylvestris*), Schrenk's spruce (*Picea schrenkiana*), accordingly. There have been no comparative ecological and ontogenetical analysis of pine species with various live forms up to this day. Besides, there is still an undeveloped problem on the establishment of the prostrate woody species in course of evolution. **The goal** of this research is to make a comparative analysis of vertical and prostrate biomorphes of pine species as well as natural hybrids between them within the theory of nomenogenesis. Three pairs of pine species (Japanese stone pine, Siberian cedar; mountain pine, Scots pine; prostrate spruce, Schrenk's spruce) were chosen to be the **object** of the research. The research in situ of the spruce species was conducted in the Kyrgyz Republic, research of 2-needle pine – in Bulgaria, 5-needle pines – in the Baikal region and Transbaikal. The initial stages of branching systems development were studied ex situ in the scientific facility “Kedr”, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS (Tomsk). **Results.** The analysis of branching systems development of *Pinaceae* species (both vertical and prostrate species) demonstrated that the life form of vertical trees was dynamic over time and changeable in space. The prostrate species are of unchanged life forms only. In the ontogeny of vertical species of trees, there is the potential for prostrate live forms to a greater or lesser degree. Hybridization of 5-needle and 2-needle pines mainly takes place in the subalpine belt, in the open ecotopes with no problems of ecological niche for the hybrids. The hybrids of 5-needle pines are more often formed and better survive, the hybrids of 2-needle pines are more active in the population processes. By the habit, the hybrids of 5-needle pines are mainly in-between species, hybrids of 2-needle pines are more like vertical mother species. **Conclusion.** Based on the obtained biological data, it is supposed that the prostrate species are evidently more specialized, they were derived from the vertical species resulted from the convergence and canalization of the evolutionary process. One of the possible outputs are vertical species, the other one are prostrate species. Natural hybrids play the role in the interspecies population processes only and have no evolution perspectives.

The work was carried out within the state task (project VI.52.2.6.) and with the support of Russian Foundation of Fundamental Research (project №18-04-00833).

## REFERENCES

1. Popov A.G., Goroshkevich S.N., Suyazov N.S. et al. Stelyushchiesya vidy sosnovykh kak produkt evolyutsionnogo nomogeneza i adaptivnoy konvergentsii [The Prostrate Pine Species as a Product of Evolution Nomogenesis and Adaptive Convergence]. *Materialy 4-go mezhdunarodnogo soveshchaniya «Sokhranenie lesnykh geneticheskikh resursov Sibiri» (Barnaul, 24–29 avgusta 2015 g.)* [Proceedings of Fourth International Meeting “Forests Genetic Resources Conservation in Siberia” (Barnaul, August 24–29 2015)]. Krasnoyarsk: Institut lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN, 2015. Pp. 142–143. (<http://conf.ict.nsc.ru> (Reference date: 24.08.2019) (In Russ.).
2. Popov A.G., Goroshkevich S.N. Stanovlenie zhiznennykh form pryamostoyachikh i stelyushchikhsya derevev na rannikh etapakh ontogeneza na primere blizkorodstvennykh 2-khvoynykh (*Pinus sylvestris* L, *P. mugo* Turra) i 5-khvoynykh (*P. sibirica*, *P. pumila*) vidov sosen [Establishment of Vertical and Prostrate Live Forms of Trees at Early Stages of Ontogenesis Based on the Example of the Related 2-Needle (*Pinus sylvestris*, *P. mugo*) and 5-Needle (*P. sibirica*, *P. pumila*) Pine Species]. *Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem «Lesnye biogeotsenozy borealnoy zony: geografiya, struktura, funktsii, dinamika» (g. Krasnoyarsk, 16–19 sentyabrya 2014 g.)* [Proceedings of Russian Scientific Conference with International Participation “Forest Biocoenoses of the Boreal Zone: Geography, Structure, Functions, Dynamics” (Krasnoyarsk, September 16–19 2014)]. Novosibirsk: SO RAN, 2014. Pp. 90–93. (<http://forest.akadem.ru/Konf/2014/IF/Proceedings.pdf> (Reference date: 24.08.2019) (In Russ.).
3. Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoynykh* [Ecological Plant Morphology. Live Forms of Angiosperms and Coniferous Species]. Moscow: Vysshaya shkola, 1962. 377 p. (In Russ.).
4. Pozdnyakov A.A. Kritika epigeneticheskoy teorii evolutsii [Criticism of Epigenetic Theory of Evolution]. *Zhurnal obshchey biologii* [The Magazine of General Biology]. 2009. Vol. 70. No 5. Pp. 383–395. (In Russ.).
5. Shishkin M.A. Zakonomernosti evolutsii ontogeneza [Regularities of the Ontogenesis Evolution]. *Zhurnal obshchey biologii* [The Magazine of General Biology]. 1981. Vol. 42. No 1. Pp. 38–54. (In Russ.).
6. Berg L.S. Nomogenez, ili evolutsiya na osnove zakonomernostey [Nomogenesis or Evolution Based on Regularities]. Peterburg: Gos. izd-vo, 1922. 205 p. (In Russ.).
7. Isakov K.I. Piceae prostrata. Flora Kirgizskoy SSR [Piceae prostrata. Flora of the Kyrgyz SSR]. Frunze: Izd-vo AN Kirg. SSR, 1962. No 10. Pp. 374–375. (In Russ.).
8. Goroshkevich S.N. O vozmozhnosti estestvennoy gibridizatsii *Pinus sibirica* i *Pinus pumila* (Pinaceae) v Pribaykale [On the Possibility of Natural Hybridization of *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* (Pinaceae) in the Baikal Region]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Magazine]. 1999. Vol. 84. No 9. Pp. 48–57. (In Russ.).
9. Popov A.G., Goroshkevich S.N. Estestvennaya gibridizatsiya kedra sibirskogo i kedrovogo stlanika v severnom Pribaykale (Barguzinskiy zapovednik): vstrechaemost gibridov i struktura ikh krony [Natural Hybridization of Siberian Cedar and Japanese Stone Pine in the Northern Baikal Region (Barguzinskiy Nature Reserve): Hybrids Occurrence and Their Crowns Structure]. *Materialy Mezhdunarodnoy konferentsii «Lesnye ekosistemy Severo-Vostochnoy Azii i ikh dinamika» (Vladivostok, 22–26 avgusta 2006 g.)* [Proceedings of International Conference “Forest Ecosystems in North-Eastern Asia and Their Dynamics” (Vladivostok, August 22–26 2006)]. Vladivostok: Dalnauka, 2006. Pp. 224–228. (In Russ.).
10. Petrova E.A., Goroshkevich S.N., Polotov D.V. et al. Semennaya produktivnost i geneticheskaya struktura populyatsiy v zone estestvennoy gibridizatsii kedra sibirskogo i kedrovogo stlanika v Severnom Pribaykale [Seed Productivity and Genetic Structure of Populations in the Zone of Natural Hybridization of Siberian Cedar and Japanese Stone Pine in the Northern Baikal Region]. *Khvoynnye borealnoy zony* [The Conifers of the Boreal Zone]. 2007. Vol. 24. No 2–3. Pp. 329–335. (In Russ.).
11. Ecological and morphological studies of hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila*. *Ann. For. Res.* 2008. Vol. 51. Pp. 43–52.
12. Isakov K.I. K biologii Piceae prostrate (Pinaceae) [Biology of *Piceae prostrate* (Pinaceae)]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Magazine]. 1990. Vol. 75. No 3. Pp. 380–388. (In Russ.).
13. Goncharenko G.G., Padutov V.E., Silin A.E. Population structure, gene diversity, and differentiation in natural populations of Cedar pines (*Pinus* subsect. Cembrae, Pinaceae) in the USSR. *Pl. Syst. and Evol.* 1992. No 182. Pp. 121–134.
14. Goncharenko G.G., Silin A.E., Padutov V.E. Intra- and interspecific genetic differentiation in closely related pines from *Pinus* subsection *Sylvestres* (Pinaceae) in the former Soviet Union. *Pl. Syst. and Evol.* 1995. No 194. Pp. 39–54.
15. Goroshkevich S.N., Vasileva G.V., Popov A.G. O gibridizatsii kedra sibirskogo i kedrovogo stlanika v zapadnoy chasti Stanovogo nagorya [On Hybridization of Siberian Cedar and Japanese Stone Pine in the Western Part of the Stanovoy Uplands]. *Lesnoe khozyaystvo* [Forestry]. 2008. No 6. Pp. 25–27. (In Russ.).

16. Velisevich S.N., Chernova N.A. Morfogenez zhiznennykh form *Pinus sibirica* (Pinaceae) na oligotrofnykh bolotakh yuga Zapadnoy Sibiri [Morphogenesis of *Pinus sibirica* (Pinaceae) Live Forms on the Oligotrophic Swamps, South of Western Siberia]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Magazine]. 2014. Vol. 99. No 9. Pp. 988–1001. (In Russ.).
17. Goroshkevich S.N., Kustova E.A. Morfogenez zhiznennoy formy stlanika u kedra sibirskogo na verkhnem predele rasprostraneniya v gorakh Zapadnogo Sayana [Morphogenesis of Prostrate Live Form of Siberian Cedar in the Upper Border of Spread in Western Sayans]. *Ekologiya* [Ecology]. 2002. No 4. Pp. 243–249. (In Russ.).
18. Khranov A.A., Valutskiy V.I. Neobychnaya forma *Pinus sibirica* na verkhovom bolote [An Unusual Form of *Pinus sibirica* on the Raised Bog.]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Magazine.]. 1970. Vol. 2. No 55. P. 280–284.
19. Krasilnikov P.K. Pridatochnye korni i kornevaya sistema u kedra v Tsentralnykh Sayanakh [Secondary Roots and Root System of Cedar in the Central Sayans]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Magazine]. 1956. Vol. 41. No 8. Pp. 1194–1206. (In Russ.).
20. Goroshkevich S.N., Velisevich S.N. Struktura krony kedra sibirskogo (*Pinus sibirica*) na generativnom etape ontogeneza [Siberian Cedar (*Pinus sibirica*) Structure on the Generative Stage of Ontogeny]. *Krylovia. Sibirskiy botanicheskiy zhurnal* [Krylovia. Siberian Botanical Magazine]. 2000. Vol. 2. No 1. Pp. 110–122. (In Russ.).
21. Nikolaeva S.A., Savchuk D.A. Morfoloicheskie formy kedra sibirskogo (*Pinus sibirica*) v vysokogornnykh lesakh Severo-Chuyskogo khrebra: 1. Morfoloicheskiy aspekt [Morphological Forms of Siberian Cedar (*Pinus sibirica*) in the Upland Forests of North-Chuyskiy Edge: 1. Morphological aspect]. *Vestnik TGU. Biologiya* [Herald of TSU. Biology]. 2013. No 2 (22). Pp. 101–114. (In Russ.).
22. Velisevich S.N., Khutornoy O.V., Goroshkevich S.N. Morfogenez stelyushchikh i pryamostoyachikh form *Pinus sibirica* (Pinaceae) na intrazonalnykh granitsakh rasprostraneniya [Morphogenesis of Prostrate and Vertical Forms of *Pinus sibirica* (Pinaceae) on the Intrazone Borders of Distribution]. *Zhurnal Sibirskogo Federalnogo Universiteta. Ser. Biologiya* [Magazine of Siberian Federal University. Ser. Biology.]. 2013. Vol. 6. No 3. Pp. 275–289. (In Russ.).
23. Goroshkevich S.N., Velisevich S.N., Khutornoy O.V. Zhiznennye formy kedra sibirskogo [Living Forms of Siberian Cedar]. *Materialy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem «Lesnye biogeotsenozy borealnoy zony: geografiya, struktura, funktsii, dinamika» (g. Krasnoyarsk, 16–19 sentyabrya 2014 g.)* [Proceedings of Russian Scientific Conference with International Participation “Forest Biocoenoses of Boreal Zone: Geography, Structure, Functions, Dynamics” (Krasnoyarsk, September 16–19 2014)]. Novosibirsk: SO RAN, 2014. Pp. 265. (In Russ.).
24. 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 // *Forest Genetics*. 1999. Vol. 6. No 1. Pp. 41–51.
25. Goroshkevich S.N., Petrova E.A., Politov D.V. et al. Ekologo-geograficheskaya differentsiatsiya i integratsionnye protsessy v gruppe blizkorodstvennykh vidov s transkontinentalnym arealom (na primere 5-khvoynnykh sosen Severnoy i Vostochnoy Azii)/ borealnoy zony [Ecological and Geographical Differentiation and Integrated Processes in the Group of Close Related Species with the Transcontinental Areal (based on the example of 5-needle pines of Northern and Eastern Asia) / boreal zone.]. 2007. Vol. 24, No 2–3. Pp. 167–174. (In Russ.).
26. Dobrinov I. Study on natural hybrids between *Pinus sylvestris* and *Pinus mugo* var. *mughus* in Bulgaria. *Naucne Trudy Lesotehnicheskogo Instituta*. 1965. No 13. Pp. 39–48.
27. Staszkievich J., Tyszkiewicz M. Natural hybrids of *Pinus mugo* Turra × *Pinus sylvestris* L. in Nowy Targ Valley. *Fragmenta Floristica et Geobotanica*. 1969. Vol. 15. Pp. 187–212.
28. Dobrinov I., Jahzidis G. Spontaneous hybrids between *Pinus sylvestris* and *Pinus mugo* in Bulgaria. *Gorsko Stopanstvo*. 1971. Vol. 11. Pp. 28–30.
29. Musil I. Needle variation in the complex *Pinus mugo* and *Pinus sylvestris*. *Preslia (Prague)*. 1977. No. 19. Pp. 1–6.
30. Kormutak A., Demankova B., Gömöry D. Spontaneous Hybridization between *Pinus sylvestris* L. and *P. mugo* Turra in Slovakia. *Silvae Genetica*. 2008. Vol. 57. No 2. Pp. 76–82.
31. Stern R., Roche Z. Genetics of forest ecosystems. *Ecological Studies*. 1974. Vol. 6. Pp. 330.
32. Mirov N.T. The genus *Pinus*. N.Y.: Ronald, 1967. 602 p.
33. Christensen K.I., Dar G.H. A morphometric analysis of spontaneous and artificial hybrids of *Pinus mugo* × *sylvestris* (Pinaceae). *Nord. J. Bot.* 1997. Vol. 17. No 1. Pp. 77–86.
34. Wachowiak W., Odrzykoski I., Myczko Ł., Prus-Głowacki W. Lack of evidence on hybrid swarm in the sympatric population of *Pinus mugo* and *P. sylvestris*. *Flora*. 2006. Vol. 201. No 4. Pp. 307–316.
35. Bobowicz M.A. Mieszance *Pinus mugo* Turra × *Pinus sylvestris* L. z rezerwatu «Bór na Czerwonem» w Kotlinie Nowotarskiej. *Biologia*. 1990. Vol. 40. Pp. 280–284.
36. Staszkievich J. Variability of *Pinus mugo* × *P. sylvestris* (Pinaceae) hybrid swarm in the Tisovnica nature reserve (Slovakia). *Polish Botanical Studies*. 1993. Vol. 5. Pp. 33–41.
37. Boratynski A., Boratynska K., Lewandowski A. et al. Evidence of the possibility of natural



reciprocal crosses between *Pinus sylvestris* and *P. uliginosa* based on the phenology of reproductive organs. *Flora*. 2003. No 198. Pp. 1227–1239.

38. 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. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 2004. Pp. 169–172.

39. Vasileva G.V., Zhuk E.A., Popov A.G. Fenologiya tsveteniya kedra sibirskogo (*Pinus sibirica*), kedrovogo stlanika (*Pinus pumila*) i gibridov mezhdu nimi [Phenology of Bloom of Siberian Cedar (*Pinus sibirica*), Japanese Stone Pine (*Pinus pumila*) and Hybrids between Them]. *Vestnik TGU. Biologiya* [Herald of TSU. Biology.]. 2010. Vol. 1. No 9. Pp. 61–67. (In Russ.).

40. Popov A.G. Fenologiya «tsveteniya» kedra sibirskogo (*P. sibirica*), kedrovogo stlanika (*P. pumila*) i ikh gibridov na primere populyatsiy iz zapadnoy chasti rayona gibridizatsii [Phenology of Bloom of Siberian Cedar (*P. sibirica*), Japanese Stone Pine (*P. pumila*) and Their Hybrids Based on the Example of Populations of Western Part of the Hybridization Area]. *Problemy izucheniya rastitel'nogo pokrova Sibiri* [The Problems of Vegetation Cover Study in Siberia]. Tomsk: Izdatelskiy dom Tomskogo gosudarstvennogo universiteta, 2015. Pp. 220–222. (In Russ.).

41. Popov A.G., Vasileva G.V. Morfologicheskie osobennosti gibridov mezhdu kedrom sibirskim i kedrovym stlanikom v Yuzhnom Pribaykale [Morphological Traits of Hybrids between Siberian Cedar and

Japanese Stone Pine in Southern Baikal Region]. *Integratsiya botanicheskikh issledovaniy i obrazovaniya: traditsii i perspektivy* [Integration of Botanical researches and Education: Traditions and Perspectives.]. Tomsk: Izd-vo Tomskogo gosudarstvennogo universiteta, 2013. P. 159. (In Russ.).

42. Vasileva G.V., Goroshkevich S.N. Semenoshenie i rost potomstva gibridov mezhdu kedrom sibirskim i kedrovym stlanikom v sravnenii s roditel'skimi vidami [Seed Production and Growth of Hybrid Progeny Between Siberian Cedar and Japanese Stone Pine in Comparison with Parent Species]. *Khvoynye borealnoy zony* [The Conifers of the Boreal Zone]. 2012. Vol. 30. No 1–2. Pp. 28–32. (In Russ.).

43. Kormutak A., Bohovicova J., Vookova B. et al. Pollen viability in hybrid swarm populations of *Pinus mugo* Turra and *Pinus sylvestris* L. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*. 2007. Vol. 49. No 1. Pp. 61–66.

44. Goroshkevich S.N., Petrova E.A., Vasileva G.V. et al. Mezhhidovaya gibridizatsiya kak faktor setchatoy evolutsii 5-khvoynykh sosen Severnoy i Vostochnoy Azii [Hybridization as a Factor of Reticulate Evolution of 5-Needle Pines of Northern and Eastern Asia]. *Khvoynye borealnoy zony* [The Conifers of the Boreal Zone]. 2010. Vol. XXVII. No 1–2. Pp. 50–57. (In Russ.).

45. Notov A.A., Zhukova L.A. Kontseptsiya polivariantnosti ontogeneza i sovremennaya evolyutsionnaya morfologiya [The Concept of Polyvariety of Ontogeny and Modern Evolution Morphology]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*. [News of RAS. Series Biological]. 2019. No 1. Pp. 52–61. (In Russ.).

The article was received 24.07.19.  
Accepted for publication 28.08.19.

**For citation:** Popov A. G., Goroshkevich S. N., Khutornoy O. V. The prostrate Biomorphes in Pine Family as a Product of Nomogenesis and Convergence. *Vestnik of Volga State University of Technology. Ser.: Forest Ecology. Nature Management*. 2019. No 3 (43). Pp. 73–89. DOI: 10.25686/2306-2827.2019.3.73

#### Information about the authors

*Aleksander G. Popov* – Junior Researcher, Laboratory of Dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS. Research interests – interspecies and intraspecific differentiation on morphology of sprouts and crown structure, interspecies natural and artificial hybridization and genetic compatibility, evolution of cedar pines, live forms of trees as well as introduction of 5-needle species in the conditions of the south, forest zone of Western Siberia. The author of 48 publications.

*Sergey N. Goroshkevich* – Doctor of Biological Sciences, Senior Researcher, Head of the Laboratory of Dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS. Research interests – spatiotemporal and structural-functional management of diversity on the body level, populations, species and groups of species of forest woody plants. The author of 220 publications.

*Oleg V. Khutornoy* – Candidate of Biological Sciences, Researcher, Laboratory of Dendroecology, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS. Research interests – ecology of coniferous species on the border of their distribution, interspecies and intraspecific differentiation, plant response to micro- and macroclimatic changes. The author of 72 publications.