

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 582.475.4:58.02+575.167(571.16)

doi: 10.17223/19988591/68/10

Дифференциация климатических экотипов кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel): опыт исследования *ex situ*

Сергей Николаевич Горошкевич¹

¹ Институт мониторинга климатических и экологических систем
СО РАН, Томск, Россия
<https://orcid.org/0000-0003-0805-8656>, pearliver@yandex.ru

Аннотация. В бореальной зоне немногочисленные лесообразующие хвойные имеют огромные ареалы, внутри которых вид дифференцирован на климатические экотипы. Это явление хорошо изучено на примере прямостоячих видов. Цель настоящей работы – впервые выявить характер и природу климатически обусловленного разнообразия стелющегося вида, кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel), широко распространенного в азиатской части России. Четыре долготных экотипа, от Прибайкалья до Курильских островов, изучены на экспериментальных объектах за пределами естественного ареала в южной части Западной Сибири. При минимальном влиянии весенних заморозков и насекомых-филлофагов экотипы почти не различались по продуктивности. При включении этих факторов в опыт продуктивность сильно подверженных их влиянию сибирских континентальных экотипов многократно снижалась по сравнению с дальневосточными океаническими экотипами. Последние отличались также более широкой кроной и ярким голубым цветом хвои. Обсуждены причины различий. Предложено широко использовать кедровый стланик как декоративный вид.

Ключевые слова: прямостоячие и стелющиеся виды хвойных, географические культуры, рост, продуктивность, устойчивость, заморозки, хермес сибирский, декоративность, интродукция, селекция

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, проект № 23-26-00077.

Для цитирования: Горошкевич С.Н. Дифференциация климатических экотипов кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel): опыт исследования *ex situ* // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 173–194. doi: 10.17223/19988591/68/10

Original article

doi: 10.17223/19988591/68/10

Differentiation of climatic ecotypes in Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel): *in situ* research experience

Sergey N. Goroshkevich¹

¹ Institute of monitoring of climatic and ecological systems, Siberian branch
of Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russian Federation,
<https://orcid.org/0000-0003-0805-8656>, pearliver@yandex.ru

Summary. In the boreal zone, few forest-forming conifers have huge ranges within which the species are differentiated into climatic ecotypes. This phenomenon has been well studied using the example of upright species. Their geographical and climatic range is several times smaller than that of the Siberian dwarf pine. However, large differences in productivity and stability of contrasting climatic ecotypes were found in all species when they were cultivated under the same conditions. In this work, the ecotypes of the Siberian dwarf pine were studied at experimental sites outside its natural range in the southern part of Western Siberia where the sum of active temperatures was 1850°C. In the main experiment, four ecotypes represented the longitude transect from the Northern Baikal Region to the Southern Kuriles (where the sum of temperatures varies from 800 to 1800 degrees, respectively) (See Table 1).

The indicators of total productivity (trunk diameter, crown volume) increased slightly from the Siberian ecotypes to the Far Eastern ones, i.e. from the most continental to the most oceanic ecotype (See Table 2). The most significant differences were in two characteristics important for the breeding of ornamental cultivars: the shape of the crown and the color of the needles. The Siberian ecotypes had a narrow crown and a bluish color of needles. The Far Eastern ecotypes, especially from the South Kuril, had a wide crown and bright blue needles (See Fig. 1). Thus, despite the huge variety of climatic conditions within the range, the basic differences in growth rate between Siberian dwarf pine ecotypes are much smaller than in other boreal conifer species. Outside the tropical zone, winter conditions are the main climatic factor for trees. *Pinus pumila* is a chionophilic species which always winters under snow cover. The "undersnow" climate is about the same in different regions. Apparently, this is the main reason for the small basic differences between ecotypes in terms of growth rate and living status.

The main experiment was conducted in a place relatively protected from spring frosts. There were also no significant sources of pest (wooly aphid, *Pineus cembrae*) in this place. In other experiment where external destructive factors acted in full force the differences between the ecotypes were much greater (See Table 2). The South Kuril ecotype surpassed the Siberian one by 2 times in height, 4 times in crown diameter, and 22 times in crown volume! Such huge differences in productivity were explained almost exclusively by different resistance to external factors. The South Kuril ecotype was completely uninhabited by wooly aphid, it rarely and slightly damaged by spring frosts. The Siberian ecotype was regularly and seriously damaged by these factors. Thus, the higher the sum of the active temperatures in the places of origin of the ecotypes, the higher their stability and productivity at the test site. The differences were small in the absence of secondary negative factors but they increased sharply under the influence of spring frosts and pests. *P. pumila* is a unique species in terms of originality and decorativeness. Our results clearly indicate its prospects in Southern Siberia. Paradoxically, the Far Eastern ecotypes are more relevant for this region than the Siberian ones. They are perfectly resistant and decorative regardless of the growing conditions. The South Kuril ecotype occupies a special place as the most stable and the most decorative.

The article contains 2 Figures, 5 Tables and 49 References.

Keywords: upright and creeping conifer species, provenance test, growth, productivity, sustainability, decorativeness, spring frost, wooly aphid, introduction, breeding

Funding: The work was supported by Russian Science Foundation, project No. 23-26-00077.

For citation: Goroshkevich SN. Differentiation of climatic ecotypes in Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel): *in situ* research experience. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:173-194. doi: 10.17223/19988591/68/10

Введение

Бореальные виды сосновых, как правило, имеют огромные трансконтинентальные ареалы, внутри которых налицо большое разнообразие климатических условий [1]. В каждой точке ареала происходит естественный отбор по широкому комплексу климатически обусловленных адаптивных признаков, поэтому формируется уникальный генотипический состав популяций [2]. Когда популяции рассматриваются с этой стороны, их обозначают как географические или климатические экотипы [3]. Дифференциация видов на экотипы изучается методом сравнительных наблюдений за семенным потомством на специально созданных опытных объектах [4]. В России их традиционно называют географическими культурами, на Западе – *common garden experiments* или *provenance tests*. Такие исследования проводятся по заказу лесного хозяйства, призваны обосновать перемещение по территории семян для лесовосстановления, поэтому сделаны исключительно на примере лесных прямостоячих видов [5].

Стелющиеся виды, которых в семействе Сосновые всего два, сосна горная (*Pinus mugo*) в Европе и кедровый стланик (*P. pumila*) в России, никогда не были объектом таких исследований. Если для сосны горной это не особенно актуально из-за ее небольшого и относительно однородного в климатическом отношении ареала, то для кедрового стланика с его гигантским (около 6 млн кв. км) ареалом исследование эколого-географической дифференциации представляет значительный интерес. «Климатический» ареал этого вида еще шире: от северного «полюса холода» в якутской лесотундре до тихоокеанских муссонных островов в довольно низких широтах [6]. Этот вид имеет огромное биосферное значение для азиатской части России: площадь его доминирования в экосистемах составляет 40,5 млн га: больше, чем кедр сибирского (*Pinus sibirica*) и кедр корейского (*P. koraiensis*), вместе взятых [7].

Кедровый стланик распространен преимущественно в областях «раннего отклика» на современные изменения природной среды. Поэтому актуальность исследования его климатических адаптаций трудно переоценить. Если древесина стелющихся видов почти не используется в лесной и деревообрабатывающей промышленности, то в ландшафтной архитектуре они из-за своего оригинального облика, наоборот, востребованы чрезвычайно широко. Так, европейский викарный вид, сосна горная, с середины XIX в. широко вовлечен в селекционную работу: известны сотни чрезвычайно разнообразных декоративных сортов [8]. По данным из этого же источника число декоративных культиваров кедрового стланика несравнимо меньше. Для России чрезвычайно актуально введение этого вида в культуру на селекционной основе, которое должно быть основано на исследовании природного разнообразия в связи с разнообразием климата и других экологических факторов.

Настоящая статья – первый опыт исследования географических экотипов кедрового стланика *ex situ*. Целью исследования явилось изучение эколого-географической дифференциации вида по продуктивности, устойчивости и

декоративности вдоль долготного профиля от Прибайкалья до Курильских островов на специально созданных экспериментальных объектах за пределами естественного ареала на юге лесной зоны в Западной Сибири.

Материалы и методика исследования

В южной части Сибири и Дальнего Востока кедровый стланик распространен от Байкала на западе до Курильских островов на востоке. Эта обширная территория по характеру природных условий делится на две части: более протяженную сибирскую с континентальным климатом и меньшую по размеру дальневосточную с муссонным климатом. В свою очередь, сибирский участок долготного профиля также состоит из двух неравных фрагментов: западной, с умеренно континентальным климатом, особенно в котловине Байкала, и восточной, с резко континентальным климатом [9]. На дальневосточном участке долготного профиля черты муссонного климата усиливаются по направлению с запада на восток, поэтому выделяются два сектора: типичный материковый и наиболее мягкий островной [10]. В нашем опыте представлены все 4 перечисленных выше участка долготного профиля с запада на восток: Северное Прибайкалье (Нижнеангарск), Становое нагорье (Северомуйск), Нижний Амур (Циммермановка) и Южные Курилы (Кунашир) (табл. 1).

Кедровый стланик занимает экотопы, непригодные или малопригодные для прямостоячих видов деревьев. Это преимущественно субальпийский пояс [11]. Однако субальпийский климат во всех горных системах имеет много общего вне зависимости от географического положения этих горных систем. Нашей же задачей было исследование экотипов из максимально контрастных типов климата. Поэтому мы использовали популяции из открытых интразональных экотопов в нижней и средней части лесного пояса, где проявляются все региональные черты макроклимата. По всему ареалу кедрового стланика к таким экотопам относятся каменные россыпи (курумы) на более или менее крутых склонах (в нашем случае Северомуйск), а в южной половине ареала – так называемый ложно-подгольцовый пояс: прибрежные пустоши возле холодных водоемов (Кунашир) и мари в долинах рек (Нижнеангарск, Циммермановка). Экотипы в табл. 1 и последующих таблицах расположены в ряд не по географическому (с запада на восток), а по климатическому (от самого континентального к самому муссонному) принципу. Климатические различия между точками были большие, а места сбора семян располагались довольно далеко от действующих метеостанций. В последние несколько десятилетий климат азиатской части России сильно изменился в сторону потепления. Но семена были собраны со зрелых растений, которые заняли доминирующее положение в сообществах еще при прежнем климате. Поэтому для характеристики климата мы сочли достаточным использовать карты из Агроклиматического атласа мира, изданного в 1972 г. [12].

Семена для создания испытательных культур были собраны в экспедициях из природных популяций. Полную характеристику растительных сообществ приводить не будем. Сообщим лишь, что в Северном Прибайкалье

(Нижнеангарск) это был небольшой участок в дельте Верхней Ангары, чуть приподнятый над остальной местностью, поэтому неплохо дренированный. Он был занят болотной растительностью с преобладанием багульника (*Ledum palustre*) и березы (*Betula divaricata*).

Таблица 1 [Table 1]

Географическая и климатическая характеристика мест происхождения экотипов
[Geographical and climatic characteristics of the ecotypes origin places]

Характеристики [Characteristic]	ЭКОТИПЫ [Ecotypes]			
	Северо-муйск [Severomujsk]	Нижнеангарск [Nizhneangarsk]	Циммермановка [Cimmermanovka]	Кунашир [Kunashir]
Широта [Latitude]	56°10' с.ш.	55°40' с.ш.	51°17' с.ш.	44°20' с.ш.
Долгота [Longitude]	113°30' в.д.	109°25' в.д.	139°13' в.д.	145°40' в.д.
Высота над уровнем моря, м [Altitude]	800	460	100	150
Среднегодовая температура, °С [Average annual temperature, °C]	-5	-2,1	-1,1	+4,8
Сумма температур выше 10 °С [The sum of temperatures above 10°C]	700	800	1 600	1 800
Безморозный период, дней [Frost-free period, days]	60	70	110	170
Годовая амплитуда температур, °С [Annual temperature amplitude, °C]	45	40	35	25
Континентальность (Иванов, 1959) [Continentality (Ivanov, 1959)]	250	200	150	100
Сумма осадков за год [Total annual precipitation]	340	255	547	1 253
Сумма осадков с мая по сентябрь [Total precipitation from May to September]	274	201	384	695

Хвойные представлены очень редко расположенными деревьями кедр сибирского (*Pinus sibirica*) и многочисленными, но не сомкнутыми «кустами» кедрового стланика. На Северо-Муйском хребте участок находился в долине р. Ангаракан. Собственно долина занята лесной растительностью с преобладанием лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii*) и участием кедр сибирского. На окружающих долину склонах располагались заросли кедрового стланика, багульника и рододендрона золотистого (*Rhododendron aureum*). Семена собирали в самой нижней части склона. В Нижнем Приамурье на наиболее дренированных участках мари в 15 км к востоку от с. Циммермановка по автодороге на Де-Кастри в кустарниковом ярусе преобладала береза (*Betula fruticosa*), хвойные примерно в равном количестве были представлены лиственницей Гмелина и кедровым стлаником, с которого собирали семена. Наконец, в южной части о. Кунашир для сбора семян использовали отдельные разрозненные экземпляры кедрового стланика на прибрежной пустоши, занятой сплошными зарослями курильского бамбука (*Sasa kurilensis*).

В онтогенезе кедрового стланика высота растений, достигнув предельной величины, перестает увеличиваться, после чего увеличивается лишь ширина кроны за счет полегания и укоренения периферических стволочков ветвей [12, 13]. 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. Размер растений во всех 4 случаях был примерно одинаковый: высота 1,5–2 м, диаметр кроны 2,5–3 м. Мы не определяли точный возраст растений, с которых собирали семена (у стланцев это сделать довольно сложно), но у сибирских экотипов прирост лидирующих побегов в последние 10 лет был на 25–30% меньше, чем у дальневосточных. Следовательно, при том же размере растений их возраст в Сибири, скорее всего, был заметно больше. 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» ИМКЭС СО РАН в с. Курлек, 30 км к юго-востоку от Томска. Это крайний юг Западно-Сибирской лесной зоны. По теплообеспеченности вегетационного периода (сумме температур выше 10°C) район испытания был близок к о. Кунашир, по остальным использованным в табл. 1 климатическим показателям – к Нижнему Амуру. В последние 30 лет на юге Западной Сибири произошло существенное потепление климата, но соотношение между температурным режимом в месте испытания и местах происхождения семян изменилось мало. Почва питомника – небогатая легкая супесь, заметно истощенная длительным выращиванием лесных саженцев без удобрения.

Посев всех 4 вариантов был произведен одновременно весной 2005 г. В 3-летнем возрасте сеянцы пересадили в школьное отделение питомника с размещением 25 × 25 см, в 8-летнем возрасте – из школьного отделения на постоянное место с размещением 1 × 1,5 м. Варианты, по 25–30 особей в каждом, располагались рядами, ориентированными с севера на юг. Опыт был заложен в двух повторностях, которые существенно различались по условиям среды. В первом блоке были представлены все 4 варианта. Этот блок располагался в месте, отчасти защищенном с двух сторон от поздних весенних заморозков более высокими деревьями, которые были посажены одновременно с экспериментальными, но росли быстрее и к 2023 г. достигли высоты 4–5 м. Среди этих деревьев не было 5-хвойных сосен, сильно заселенных сибирским кедровым хермесом (*Peneus cembrae* Chol., Hemiptera, Adelgidae), сосущим филлофагом, взаимодействие которого с объектами опыта, как мы увидим в дальнейшем, могло существенно повлиять на результаты опыта. Во втором блоке были представлены лишь два варианта, крайних по климату в местах происхождения экотипов: Северомуйск и Кунашир. Этот блок находился на открытом, не защищенном от заморозков месте. В непосредственной близости от него (25–30 м) располагался участок клонового архива кедрового сибирского, сильно заселенный хермесом.

Уход за посевами и посадками ограничивался удалением сорной растительности по мере ее отрастания. Обработка пестицидами не проводилась.

В первом блоке морфометрические признаки измеряли дважды: в возрасте 12 лет (2016 г.) и 19 лет (2023 г.). Во втором блоке это было сделано лишь в 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. Штамб у кедрового стланика обычно очень короткий. Поэтому измерение диаметра ствола в большинстве случаев проводилось на уровне корневой шейки. Высота, ширина кроны и диаметр ствола в значительной мере определяют надземную фитомассу древесного растения. Поэтому в тех случаях, когда речь идет о совокупности этих морфометрических показателей, мы сочли возможным использовать термин «продуктивность».

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 устанавливали по характерному белому налету (пушку), покрывающему побеги и хвою. Для оценки плотности заселения использовали шкалу С.А. Кривец и Е.Н. Коровинской [14]:

1 балл – единичное заселение (на дереве располагается от 1 до 5 мелких колоний, молодые побеги не заселены);

2 балла – слабое заселение (на дереве примерно одна треть брахибластов и молодых побегов заселена компактными, четко подразделенными колониями, свободные от колоний участки больше размеров колоний);

3 балла – сильное заселение (на дереве заселено примерно две трети всех брахибластов хвои и молодых побегов; колонии большие и рыхлые, расстояние между ними гораздо меньше размеров самих колоний).

Форму распределения признаков в вариационных рядах проверяли с помощью теста Колмогорова–Смирнова. Поскольку распределение морфологических признаков было нормальным, для сравнения экотипов использовали тест Дункана, различия считали значимыми при $p \leq 0,05$.

Результаты исследования

В первом блоке, где представлены все 4 варианта, значения признаков, характеризующих продуктивность, зависели от климата в местах происхождения экотипов (табл. 2). С повышением теплообеспеченности и снижением континентальности климата высота деревьев снижалась, а диаметр кроны увеличивался. И в 12-, и в 19-летнем возрасте различия по высоте были не значимы из-за большого разнообразия внутри экотипов. Значимые различия по диаметру кроны в оба срока наблюдений найдены лишь между крайними вариантами. Из-за противоположной направленности изменений высоты и диаметра кроны максимальные различия между экотипами наблюдались по форме кроны. С увеличением теплообеспеченности и снижением континентальности климата форма кроны менялась от вытянутого эллипсоида к

сплюснутому, становилась все более широкой. С возрастом эти различия увеличивались: в 19 лет отношение высоты дерева к диаметру кроны у северомуйского экотипа было в 2 с лишним раза больше, чем у кунаширского. По общей продуктивности (диаметр ствола, объем кроны) сибирские экотипы уступали дальневосточным. В первый срок различия были не значимыми из-за высокого внутреннего разнообразия, во второй срок достигли значимого уровня.

Таблица 2 [Table 2]

Морфометрические показатели экотипов в первом блоке опыта
(среднее значение ± стандартное отклонение)
[Morphometric traits of ecotypes in the first block of the experiment
(average ± standard deviation)]

Признаки [Traits]	ЭКОТИПЫ [Ecotypes]			
	Северомуйск [Severomujsk]	Нижнеангарск [Nizhneangarsk]	Циммермановка [Cimmermanovka]	Кунашир [Kunashir]
Возраст 12 лет [12 years old]				
Высота дерева, см [Tree height, cm]	109,5 ± 21,3 а	105,1 ± 18,1а	102,3 ± 18,6 а	97,6 ± 18,3 а*
Диаметр ствола, см [Stem diameter, cm]	3,51 ± 1,03 а	3,54 ± 1,06 а	3,59 ± 0,91 а	3,69 ± 1,22 а
Диаметр кроны, см [Crown diameter, cm]	75,3 ± 18,4 а	80,2 ± 18,3 аб	86,9 ± 19,4 аб	100,3 ± 36,4б
Объем кроны, м ³ [Crown volume, m ³]	0,41 ± 0,10 а	0,42 ± 0,09 а	0,44 ± 0,11 а	0,51 ± 0,12 а
Высота дерева/диаметр кроны [Tree weight/Crown diameter]	1,45 ± 0,14 а	1,31 ± 0,13 аб	1,18 ± 0,12 аб	0,97 ± 0,09 б
Возраст 19 лет [19 years old]				
Высота дерева, см [Tree height, cm]	213 ± 40,9 а	206 ± 39,8 а	192 ± 36,8 а	180 ± 33,1 а
Диаметр ствола, см [Stem diameter, cm]	4,71 ± 1,12 а	5,03 ± 1,16 аб	6,11 ± 1,33 аб	6,46 ± 1,47 б
Диаметр кроны, см [Crown diameter, cm]	124 ± 25 а	149 ± 28 аб	195 ± 48 аб	225 ± 56 б
Объем кроны, м ³ [Crown volume, m ³]	2,51 ± 0,40 а	2,94 ± 0,55 а	3,79 ± 0,74 б	4,36 ± 0,86 б
Высота дерева/диаметр кроны [Tree weight/crown diameter]	1,71 ± 0,19 а	1,38 ± 0,14 а	0,98 ± 0,13 б	0,80 ± 0,11 б

Примечание. * – наличие хотя бы одной одинаковой буквы при числах показывает отсутствие значимых различий между экотипами при $p \leq 0,05$.

[Note. * - the same letters near the numbers show the absence of significant differences between the variants at $p \leq 0.05$].

Все экотипы были одинаково устойчивы к зимним климатическим факторам, но несколько различались по устойчивости к весенним заморозкам. Последние нередко (в среднем раз в 3 года) приходились на чувствительные к ним фенофазы. Континентальные экотипы с более ранним началом роста повреждались чаще и сильнее. Степень морозных повреждений варьировала от слабого повреждения некоторых почек до гибели всего молодого побега. Для примера приведем «профиль» повреждений в начале июня 2021 г.

(табл. 3). В остальные годы наблюдалась примерно такая же ситуация. Различия между экотипами были не настолько велики, чтобы серьезно повлиять на продуктивность.

Таблица 3 [Table 3]

Повреждения экотипов в 1-м блоке опыта июньским заморозком 2021 г.
[Damage to ecotypes by the June 2021 frost in the 1st block of the experiment]

Экотип [Ecotype]	Доля деревьев с разной степенью повреждений, % [The percentage of damaged trees]			
	Нет повреждений [No damage]	Произошла деформация побега [Shoot deformation]	Погибла дистальная часть побега [Shoot tip died]	Побег полностью погиб [Whole shoot died]
Северомуйск [Severomujsk]	60	20	15	5
Нижнеангарск [Nizhneangarsk]	80	15	5	0
Циммермановка [Cimmermanovka]	90	10	0	0
Кунашир [Kunashir]	95	5	0	0

По устойчивости к хермесу экотипы заметно различались (табл. 4). Частота и степень повреждения увеличивались от теплых мест происхождения к холодным, причем южно-курильский экотип не заселялся хермесом вообще. Впрочем, даже сибирские экотипы повреждались не настолько сильно, чтобы это существенно повлияло на продуктивность.

Таблица 4 [Table 4]

Повреждение экотипов сибирским кедровым хермесом в первом блоке опыта по наблюдениям с 2020 по 2023 г.

[Damage to ecotypes by wooly aphid in the 1st block of the experiment according to observations from 2020 to 2023]

Экотип [Ecotype]	Доля деревьев, заселенных хермесом, % [Percentage of trees damaged by wooly aphid]	Степень заселения хермесом, средний балл (разнообразие) [Degree of wooly aphid damage, average score (variation)]
Северомуйск [Severomujsk]	100	1,6 (1–2)
Нижнеангарск [Nizhneangarsk]	53	1,1 (0–2)
Циммермановка [Cimmermanovka]	24	0,2 (0–1)
Кунашир [Kunashir]	0	0

Таким образом, контрастные климатические экотипы в первом блоке опыта не сильно, но заметно различались по продуктивности и устойчивости. Самые значимые различия были по двум признакам, наиболее важным для селекции декоративных сортов: форме кроны и цвету хвои. Различия по последнему признаку были видны невооруженным глазом (рис. 1). Сибирские экотипы имели обычный для кедрового стланика сизый цвет хвои.

Дальневосточные экотипы, особенно Южно-Курильский (Кунашир), имели яркую голубую хвою.



Рис. 1. 19-летние саженцы в блоке 1: Кунашир (слева), Северомуйск (в центре) и Циммермановка (справа). Фото автора

[Fig. 1. 19-year-old seedlings of 1st block 1: Kunashir (left), Severomuisk (center) and Cimmermanovka (right). The author's photo]

Таблица 5 [Table 5]

Устойчивость и продуктивность контрастных экотипов во втором блоке опыта
[Productivity and sustainability of contrasting ecotypes in the 2nd block of the experiment]

Признаки [Traits]	Экотипы [Ecotype]		
	Северомуйск [Severomuysk]	Кунашир [Kunashir]	
Доля заселенных хермесом деревьев в 2020–2023 гг., % [Percentage of trees damaged by wooly aphid]	100	0	
Степень заселения хермесом (2020–2023 гг.), балл [Degree of wooly aphid damage, average score (variation)]	2,4 (1–3)	0	
Деревья, поврежденные заморозком в июне 2021 г., % [Damage to ecotypes by the June 2021 frost, %]	Нет повреждений [No damage]	0	70
	Произошла деформация побега [Shoot deformation]	5	20
	Погибла дистальная часть побега [Shoot tip died]	10	10
	Побег полностью погиб [Whole shoot died]	85	0
Высота дерева, см [Tree height, cm]	83,1 ± 20,3 а	165,1 ± 41,1 б	
Диаметр ствола, см [Stem diameter, cm]	3,51 ± 1,1 а	8,07 ± 2,30 б	
Диаметр кроны, см [Crown diameter, cm]	48,2 ± 17,2 а	204,7 ± 54,4 б	
Объем кроны, м ³ [Crown volume, m ³]	0,148 ± 0,35 а	3,308 ± 1,1 б	
Отношение высота дерева/диаметр кроны [Tree weight/crown diameter]	1,72 ± 0,20 а	0,73 ± 0,18 б	

Второй блок опыта располагался в существенно иных условиях: на открытом «морозобойном» месте в непосредственной близости от источника хермеса. Здесь между контрастными экотипами наблюдались значимые и очень большие различия по всем без исключения признакам (см. табл. 5). Южно-курильский экотип превосходил сибирский в 2 раза по высоте, в 2,5 раза по диаметру ствола, в 4 раза по диаметру кроны, в 22 раза по объему кроны. Форма кроны у обоих экотипов во втором блоке была точно такая же, как в первом.



Рис. 2. 18-летние саженцы кунаширского (вверху) и северомуйского (внизу) экотипов во 2-м блоке опыта через 11 дней после заморозка 3 июня 2022. Фото автора [Fig. 2. 18-year-old seedlings of the Kunashir (on top) and Severomuysky (below) ecotypes in the 2nd block of the experiment 11 days after the frost on June 3, 2022. Author's photo]

Громадные различия в продуктивности явно объяснялись почти исключительно устойчивостью к двум обсуждаемым внешним факторам. Куна-

ширский экотип, как и в 1-м блоке, совершенно не заселялся хермесом, северомуйский экотип был 100-процентно заселен и серьезно повреждался из года в год. То же самое было характерно и для морозных повреждений. Кунаширский экотип повреждался только очень поздними заморозками, которые случаются не чаще, чем раз в 6–7 лет, причем даже в таких случаях серьезных повреждений у него не было. Северомуйский экотип повреждался любыми, в том числе не очень поздними заморозками, которые случались раз в 2–3 года. Это было связано с более ранним началом роста побегов (см. рис. 2). На фотографии, сделанной через 11 дней после позднего заморозка 3 июня 2022 г. с температурой до -4°C видно, насколько сильно дальневосточный экотип отстает от сибирского в развитии. У сибирского хвоя уже была частично развернута в момент заморозка, поэтому молодые побеги оказались почти полностью уничтожены. У дальневосточного экотипа хвоя еще не появилась даже в момент съемки. Поэтому морозом немного повреждены лишь самые кончики некоторых побегов.

Обсуждение результатов

Кедровый стланик имеет обширный ареал от Южного Прибайкалья на западе до Берингова моря на востоке и от низовьев Лены (72° с.ш.) на севере до центральной части о. Хонсю (36° с.ш.) на юге. У большинства видов основных географических, тем более климатических ареал, в разы меньше, однако у всех найдены большие различия в продуктивности экотипов, когда они культивируются в одинаковых условиях *ex situ* [15]. При выращивании в теплых частях ареала относительно северные, высокогорные и континентальные экотипы, как правило, сильно уступают по скорости роста относительно южным, низкогорным и океаническим [16]. Из многочисленных примеров приведем лишь один, максимально близкий, который также относится к 5-хвойным соснам и к азиатской части России [17]. Контрастные экотипы кедрового сибирского (*Pinus sibirica*), которые по климату в местах их происхождения были гораздо ближе между собой, чем экотипы кедрового стланика в нашем опыте, сильно различались по продуктивности: высота и диаметр кроны в 19-летнем возрасте у южного экотипа были в 2 раза больше, чем у северного. Почему же в блоке 1 нашего опыта различия между экотипами по продуктивности оказались едва выраженными?

Чтобы ответить на этот вопрос, надо рассмотреть природу различий между экотипами из теплых и холодных мест. Обычно ее объясняют так. Большая часть опытов заложена в относительно мягком благоприятном климате. Адаптированные к нему местные экотипы полностью используют климатические ресурсы, поэтому растут быстро. Экотипы из менее благоприятного климата (север, континентальные регионы, высокогорья), где теплообеспеченность вегетационного периода существенно ниже, приспособлены именно к ней, поэтому не могут воспользоваться благоприятными условиями, рано заканчивают сезонный цикл роста и сильно отстают от местных (южных) экотипов [18].

Важность условий вегетационного периода для дифференциации экотипов не вызывает сомнения, однако в бореальной зоне условия холодной половины года значительно более изменчивы, чем условия его теплой половины, поэтому важные годовые характеристики климата (например, среднегодовая температура воздуха) значительно больше зависят от зимнего, чем от летнего климата [19]. В тех исследованиях, где анализировался весь комплекс климатических факторов, как правило, выяснялось, что главной причиной различий между географическими экотипами являются условия зимы [20], в первую очередь, средняя минимальная температура [21], или сильно зависящие от них среднегодовые показатели, включая амплитуду температур [22].

Большая важность зимних температур в местах формирования экотипов для их дифференциации только на первый взгляд кажется парадоксом. На самом деле это явление отражает актуальность перераспределения ресурсов между ростом и выживанием, продуктивностью и устойчивостью в зависимости от условий среды [23]. Адаптация экотипов к местной среде через естественный отбор предполагает генетически обусловленный физиологический баланс роста и устойчивости [24]. У хвойных он реализуется через функциональный компромисс между первичным (рост) и вторичным (защита от стрессов) метаболизмом [25]. Как правило, богатая ресурсами среда способствует сдвигу системы в сторону роста (эффективней вырастить новое, чем защищать имеющееся), в бедной ресурсами среде сдвиг происходит в противоположном направлении [26]. Прямостоячие лесные деревья бореальной зоны зимуют в жесткой, экстремальной среде. Понятно, почему с увеличением ее жесткости ростовой потенциал климатических экотипов существенно снижается.

Обычные прямостоячие виды сосновых адаптируются к полному, целому, круглогодичному, атмосферному климату, разнообразие которого внутри обширного ареала очень велико. Кедровый стланик является ярко выраженным хионофилом, он зимует исключительно под снегом [27]. «Подснежный» же климат мало отличается в разных регионах: ветра нет вообще, влажность очень высокая, температура в разы выше, чем в «открытой атмосфере» [28]. Д.И. Берман и Б.П. Важенин [29] приводят для Колымского нагорья такой факт: при температуре воздуха над снегом -47°C температура в области скрытой под снегом кроны кедрового стланика была всего -12°C . Это, по-видимому, и является главной причиной небольших базовых различий по скорости роста: экотипам из жесткого зимнего климата не было необходимости адаптироваться к такому климату, перераспределять ресурсы в пользу зимостойкости. Поэтому есть основания предположить, что найденные в нашем опыте различия в продуктивности объясняются по большей части адаптацией экотипов к разной теплообеспеченности вегетационного периода. Как выяснилось, эти различия совсем невелики, но только в том случае, если минимизировано действие двух специфических факторов «второго порядка» (блок 1 нашего опыта). Если они не исключены (блок 2), то различия по продуктивности многократно увеличиваются. В нашем опыте таких факторов было два: поздние весенние заморозки и повреждение насекомыми-филлофагами.

Мороз – важнейший фактор естественного отбора в бореальной зоне. Эволюция приводит к точной согласованности между годовым циклом жизни дерева и климатическим циклом, например, с учетом вероятности поздних весенних заморозков, повреждающих молодые побеги [30]. У разных экотипов для наступления одних и тех же весенних фенофаз требуется разная сумма тепла [31]. Как правило, его требуется тем меньше, чем ниже теплообеспеченность вегетационного периода и чем короче безморозный период: так растения стремятся «вписаться» в местный климат, благополучно завершить сезонный цикл развития в сжатые сроки [32]. Поэтому весенними заморозками чаще повреждаются экотипы, в местах происхождения которых климат холоднее, чем в месте испытания [33]. В соответствии с общими закономерностями на наших экспериментальных объектах у дальневосточных экотипов рост начинался значительно позже, чем у сибирских. Поэтому последние чаще и сильнее страдали от весенних заморозков. В защищенном месте (блок 1) повреждения были редкими и незначительными. В «морозобойном» месте (блок 2) они существенно снижали рост сибирских экотипов.

Взаимодействие деревьев с филлофагами – значительно более сложный вопрос, так как в каждой конкретной паре «продуцент–консумент» существует свой набор факторов и механизмов [34]. Их можно условно разделить на общие и специфические. К общим относится, в первую очередь, жизненное состояние дерева (*vigour of the tree*): насекомые повреждают деревья, уже ослабленные другими факторами [35]. В нашем опыте устойчивость экотипов кедрового стланика к хермесу возрастала от континентальных экотипов к океаническим. Это представляется вполне естественным: чем хуже данный экотип был «вписан» в местный климат и чем больше повреждался весенними заморозками, тем активнее он заселялся и хермесом. 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 [36]. Мы специально изучили состав летучих веществ хвои в нашей коллекции 5-хвойных сосен [37]. Между контрастными экотипами кедрового стланика обнаружены огромные различия по соотношению ключевых летучих веществ хвои. Так, доля α -пинена у кунаширского экотипа была в 5,7 раза меньше, чем у прибайкальского (5,7 vs 32,9%), а доля 3-карена – в 3,5 раза больше (16,0 vs 4,6%). 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 хермесом [14]. Возможно, это обстоятельство способствовало очень высокой, почти абсолютной, устойчивости дальневосточных экотипов к этому филлофагу.

Большие различия между экотипами вне зависимости от условий их выращивания были по двум признакам, наиболее важным для селекции декоративных сортов: форме кроны и цвету хвои. Чем мягче климат в местах происхождения экотипов, тем меньше высота деревьев и больше ширина кроны. На первый взгляд, это кажется удивительным. Ведь если стланник зимует под снегом, то более «приземленной» формы роста логично было бы ожидать как раз от экотипов из жесткого континентального климата. Почему же в нашей работе получен противоположный результат? Начнем с того, что у кедрового стланика летняя форма кроны никак не влияет на зимнюю. Какую бы форму не имел данный экземпляр летом, зимой он все равно оказывается распластанным по поверхности грунта и уходит под снег. Это характерно даже для очень высоких и жестких деревьев в самых малоснежных регионах (например, на Колымском нагорье) [29]. Предзимнее полегание именно активное [38]. Оно происходит при понижении температуры ниже нуля, которое в континентальном климате обычно предшествует формированию снежного покрова. Когда снег всё-таки выпадает, пусть даже и не очень обильный, он быстро укрывает уже лежащие на земле стволы-ветви стланика. Поэтому у экотипов из континентального климата нет никакой причины иметь летом горизонтально ориентированную крону.

Экология океанических экотипов кедрового стланика изучалась, главным образом, в Японии. Там активное предзимнее полегание не происходит потому, что в океаническом климате снижению температуры воздуха до отрицательных значений обычно предшествуют обильные снегопады, из-за которых происходит пассивное полегание стланика [39]. Если бы в таких условиях стволы-ветви в теплое время года были вертикально ориентированными, как у континентальных экотипов, они ломались бы под тяжестью мокрого снега. Чтобы избежать такой участи, тихоокеанские экотипы кедрового стланика сформировали специальную адаптацию – наклонное расположение стволов-ветвей при положительной температуре воздуха. Наш опыт показал, что эта адаптация наследственно закреплена. Она проявляется и в нашем умеренно континентальном климате. При этом тихоокеанские экотипы стланика сохранили способность к активному полеганию. Гармоничное сочетание двух механизмов полегания позволяет им без проблем зимовать на юге Западной Сибири.

У сосновых с выраженным внутривидовым разнообразием по цвету хвои, от обычного зеленого до сизого (голубого), оно обычно организовано по единому принципу: зеленая хвоя характерна для северных и низкогорных экотипов, сизая – для южных высокогорных. Это установлено, например, для сильно дифференцированных в этом отношении видов с запада Северной Америки: *Pseudotsuga menziesii* [40], *Abies concolor* [41], *Pinus ponderosa* [42]. Сизый (голубой) цвет хвои определяется ее повышенной отражательной способностью в холодной части спектра; такая хвоя отражает еще и разрушительный ультрафиолет [43]. Специфическая отражательная способность хвои у континентальных высокогорных экотипов создается за счет особой волокнистой структуры эпикутикулярного воска как адаптации для выживания в условиях повышенного уровня солнечной радиации [44].

В нашем опыте яркость голубого цвета хвои возрасла от континентальных экотипов к океаническим, что представляется несколько неожиданным. Наиболее губительной для хвои является повышенная солнечная радиация в морозное время года (зима и ранняя весна), когда почвенная влага недоступна для дерева [45]. Кедровый стланик в это время, как уже отмечалось выше, защищен от яркого света снежным покровом, поэтому вряд ли нуждается в специальной защите от избыточной инсоляции. К тому же причинная зависимость между климатом и цветом хвои не всегда выражена даже и у обычных прямостоячих деревьев. Так, у ели сибирской (*Picea obovata*) сизые (var. *glauca*) и голубые (var. *coerulea*) формы описаны как в наиболее жесткой (сухой) (Центральный Алтай) [46], так и в наиболее мягкой (влажной) (Южное Прибайкалье) [47] частях ареала. Значит, вопрос о природе различий между экотипами по цвету хвои значительно сложнее, чем кажется, и остается пока открытым.

При всей универсальности принципов внутривидовой эколого-географической дифференциации ее степень существенно различается у разных видов. G.E. Rehfeldt [48], изучивший это явление на примере хвойных в Скалистых горах, по жесткости климатических адаптаций разделил виды на 3 группы: специализированные, промежуточные и неспециализированные. Кедровый стланик явно относится к последним: при отсутствии вторичных экологических факторов даже его контрастные географические экотипы слабо специализированы к макроклимату. Поэтому есть основания надеяться, что настоящие и будущие изменения климата окажут на него меньшее негативное воздействие, чем на другие сибирские виды хвойных. По этой же причине он весьма перспективен для широкой интродукции за пределы его естественного ареала. Кедровый стланик был впервые описан Р.Э. Регелем в середине XIX в., с тех пор российские авторы занимают лидирующие позиции в его исследовании [49]. Этот вид выращивается в 28 ботсадах и дендрариях России, но почти не используется в озеленении. Он актуален, в первую очередь, как 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 целесообразно использовать для разных целей в ландшафтном строительстве.

Заключение

Опыт выращивания контрастных географических экотипов кедрового стланика за пределами естественного ареала на юге Западной Сибири показал их слабую дифференциацию по продуктивности в зависимости от макроклимата в местах происхождения. Эта дифференциация была значительно меньше, чем у других бореальных хвойных, вынужденных адаптироваться, в первую очередь, к условиям зимы. Кедровый стланик является хионофилом, он зимует под снегом. «Подснежный» же климат мало отличается в разных регионах. Это, по видимому, и является главной причиной небольших базовых различий между экотипами по скорости роста и жизненному состоянию.

Даже небольшие базовые различия между экотипами, в первую очередь, фенологические, провоцируют значимое снижение устойчивости, а в конечном счете и продуктивности, если в действие вступают дополнительные внешние факторы (например, поздние весенние заморозки и насекомые-филлофаги). Менее соответствующие местному климату экотипы, в данном случае континентальные (сибирские), повреждаются ими значительно сильнее, чем более соответствующие местному климату океанические (дальневосточные) экотипы.

Значимые различия между сибирскими и дальневосточными экотипами, притом не зависящие от условий выращивания, наблюдались по двум признакам, наиболее важным для селекции декоративных сортов: форме кроны и цвету хвои. У сибирских экотипов крона была узкая, а цвет хвои сизый. Дальневосточные экотипы, особенно южно-курильский, имели широкую крону и яркую голубую хвою. Различия по форме кроны явно связаны с климатом в местах происхождения экотипов. В континентальном климате преобладает пассивное (до выпадения снега), в муссонном климате активное (под тяжестью снега) предзимнее полегание стволов-вестей.

Кедровый стланик как уникальный по оригинальности и декоративности вид весьма перспективен для интродукции в Южной Сибири. Как это ни парадоксально, дальневосточные экотипы более актуальны для данного региона, чем сибирские. Они безупречно устойчивы и декоративны безотносительно к условиям выращивания. Особое место занимает южно-курильский экотип как самый устойчивый и самый декоративный. Сибирские экотипы можно эффективно использовать лишь в местах, защищенных от поздних весенних заморозков (например, во втором ярусе насаждений), где отсутствуют источники заселения насекомыми-филлофагами либо осуществляется эффективная защита от них.

Список источников

1. Kayes I., Mallik A. Boreal Forests: Distributions, Biodiversity, and Management // *Life on Land. Encyclopedia of the UN Sustainable Development Goals*. Springer Nature Switzerland AG, 2020. PP. 1–12. doi: 10.1007/978-3-319-71065-5_17-1
2. Klisz M., Chakraborty D., Cvjetkovic B., Grabner M., Lintunen A., Mayer K., George J-PP., Rossi S. Functional traits of boreal species and adaptation to local conditions // *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management*. Springer, 2023. PP. 323–355. doi: 10.1007/978-3-031-15988-6_12
3. Morgenstern M. Geographic variation in forest trees: Genetic basis and application of knowledge in silviculture. Vancouver : UBC Press, 2011. 209 p.
4. Langlet O. Two hundred years of gynecology. *Taxon*. 1971. Vol. 20. PP. 653–722.
5. Matyas C. Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests // *Euphytica*. 1996. Vol. 92 (1). PP. 45–54. doi: 10.1007/BF00022827
6. Critchfield W.B., Little E.L. Geographic distribution of the pines of the world // *U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC : Misc. Publ.*, 1966. 97 p. doi: doi.org/10.5962/bhl.title.66393
7. Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г. Что мы знаем о лесах России сегодня? *Лесная таксация и лесоустройство*. 2011. Вып. 1–2. С. 45–46.
8. Auders A.G., Spicer D.P. *Royal Horticultural society encyclopedia of conifers – a comprehensive guide to cultivars and species*. Vols 1 & 2. Nicosia, Cyprus : Kingsblue Publishing Ltd., in assoc. with the Royal Horticultural Society, London, 2012. 1500 p.

9. Ладейщиков Н.П. Особенности климата крупных озер (на примере Байкала). М. : Наука, 1982. 138 с.
10. Каракин В.П. Мелкомасштабное природно-хозяйственное районирование побережья Тихоокеанской России по природным условиям освоения // Тихоокеанская география. 2020. № 1. С. 59–69. doi: 10.35735/7102875.2020.1.1.007
11. Хоментовский П.А. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на Камчатке (общий обзор). Владивосток : Дальнаука, 1995. 227 с.
12. Агроклиматический атлас мира / под ред. И.А. Гольцберг. М. ; Л. : Гидрометеоздат, 1972. 160 с.
13. 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. PP. 43–52. doi: 10.15287/afr.2008.144
14. Кривец С.А., Коровинская Е.Н. Экология сибирского кедрового хермеса в селекционных культурах кедра сибирского в Томской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2009. № 187. С. 159–167.
15. Neale D.B., Wheeler N.C. The Conifers: Genomes, Variation and Evolution. Cham, Switzerland: Springer, 2019. 608 p. doi: 10.1007/978-3-319-46807-5
16. Hereford J. A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs // The American Naturalist. 2009. № 173. PP. 579–588. doi: 10.1086/597611
17. Zhuk E.A., Goroshkevich S.N. Growth and reproduction in *Pinus sibirica* ecotypes from Western Siberia in a common garden experiment // New Forests. 2018. Vol. 49. PP. 159–172. doi: 10.1007/s11056-017-9611-7
18. Bossdorf O., Prati D., Auge H., Schmid B. Reduced competitive ability in an invasive plant // Ecology Letters. 2004. Vol. 7. PP. 346–353. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00586.x
19. Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification // Hydrology and Earth System Sciences. 2007. Vol. 11. PP. 1633–1644. doi: 10.5194/hess-11-1633-2007
20. Rehfeldt G.E., Ying C.C., Spittlehouse D.L., Hamilton D.A. Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: Niche breadth, climate change and reforestation // Ecological Monographs. 1999. Vol. 69 (3). PP. 375–407.
21. St. Clair J.B., Mandel N.L., Vance-Borland K.W. Genecology of Douglas-fir in western Oregon and Washington // Annals of Botany. 2005. Vol. 96 (7). PP. 1199–1214. doi: 10.1093/aob/mci278
22. Wang T., O'Neill G.A., Aitken S.N. Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate // Ecological Applications. 2010. Vol. 20 (1). PP. 153–163. doi: 10.1890/08-2257.1
23. Agrawal A., Conner J., Rasmann S. Trade-offs and negative correlations in evolutionary ecology // Evolution After Darwin: the First 150 Years. Oxford : Sinauer Associates, 2010. PP. 243–268.
24. Aitken S.N., Bemmels J.B. Time to get moving: Assisted gene flow of forest trees // Evolutionary Applications. 2016. Vol. 9. PP. 271–290. doi: 10.1111/eva.12293
25. Hussain A., Classens G., Guevara-Rozo S., Cale J.A., Rajabzadeh R., Peters B.R., Erbilgin N. Spatial variation in soil available water holding capacity alters carbon mobilization and allocation to chemical defenses along jack pine stems // Environmental and Experimental Botany. 2020. Vol. 171. 103902. doi: 10.1016/j.envexpbot.2019.103902
26. Endara M.J., Coley P.D. The resource availability hypothesis revisited: A meta-analysis. Functional Ecology. 2011. Vol. 25. PP. 389–398. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x
27. Тихомиров Б.А. Кедровый стланик, его биология и использование. М. : Изд-во МОИП, 1949. 105 с.
28. Павлов А.В. Теплофизика ландшафтов. Новосибирск : Наука, 1979. 285 с.
29. Берман Д.И., Важенин Б.П. Бессмертен ли кедровый стланик? // Природа. 2014. № 9. С. 34–47.

30. Inouye D.W. The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change // Ecology Letters. 2000. Vol. 3 (5). PP. 457–463. doi: 10.1046/j.1461-0248.2000.00165.x
31. Andersson Gull B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T.J. Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation // Silva Fennica. 2018. Vol. 52, № 5. 10040. doi: 10.14214/sf.10040
32. 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). PP. 343–346.
33. Danusevicius D., Persson B. Phenology of natural Swedish populations of *Picea abies* as compared with introduced seed sources // Forest Genetics. 1998. Vol. 5 (4). PP. 211–220.
34. Leather S.R. Resistance to foliage-feeding insects in conifers: implications for pest management. Integrated Pest Management Reviews. 1996. Vol. 1. PP. 163–180. doi: 10.1007/bf00130674.
35. Speight M.R., Wainhouse D. Ecology and management of forest insects. Oxford: Clarendon Press, 1989. 374 p.
36. Hanover J.W. Forest trees resistant to insects // Breeding plants resistant to insect. New York: John Wiley and Sons, 1980. PP. 487–512.
37. 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.
38. Гроссет Г.Э. К изучению экологии кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.). Механизм активного полегания при наступлении морозов // Бюл. МОИП. Отдел биологический. 1959. Т. 64, вып. 2. С. 85–96.
39. Okitsu S. Forest vegetation of northern Japan and southern Kuriles // Forest vegetation of northeast Asia. Dordrecht, Kluwer, 2003. PP. 231–261.
40. Wright J.W., Kung F.H., Read R.A., Lemmien W.A., Bright J.N. Genetic variation in Rocky Mountain Douglas-fir // Silvae Genetica. 1971a. Vol. 20. PP. 54–60.
41. Wright J.W., Lemmien W.A., Bright J.N. early growth of ponderosa pine ecotypes in Michigan // Forest Science. 1969. Vol. 15. PP. 169–174.
42. Wright J.W., Lemmien W.A., Bright J.N. Genetic variation in southern Rocky Mountain white fir // Silvae Genetica. 1971b. Vol. 20. PP. 148–150.
43. Reicoski D.A., Hanover J.W. Physiological effects of surface waxes: I. Light reflectance for glaucous and nonglaucous *Picea pungens* // Plant Physiology. 1978 Vol. 62 (1). PP. 101–104. doi: 10.1104/pp.62.1.101.
44. Clark J.B., Lister G.R. Photosynthetic Action Spectra of Trees: II. The Relationship of Cuticle Structure to the Visible and Ultraviolet Spectral Properties of Needles from Four Coniferous Species // Plant Physiology. 1975. № 55 (2). PP. 407–413. doi: 10.1104/pp.55.2.407.
45. Welling A., Palva, E.T. Molecular control of cold acclimation in trees // Physiologia Plantarum. 2006. Vol. 127. PP. 167–181. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00672.x
46. Лучник З.И. Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае. М. : Колос, 1970. 656 с.
47. Шаманова С.И., Кузьмин С.Б., Казарновский С.Г., Плешанов А.С. Географические закономерности распространения голубой ели на Хамар-Дабане // География и природные ресурсы. 2013. № 4. С. 73–83.
48. Rehfeldt G.E. Evolutionary genetics, the biological species and the ecology of the Interior cedar-hemlock forests // Proceedings of the interior cedar-hemlock-white pine forests: Ecology and management. Pullman : Washington State University, 1994. PP. 91–100.
49. Орлова Л.В., Фирсов Г.А., Трофимук Л.П., Карамышева А.В. Кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel, Pinaceae) – история изучения, современное состояние в ботанических садах Санкт-Петербурга и перспективы его использования в озеленении на Северо-Западе России // Hortus Botanicus. 2019. № 14. С. 100–123. doi: 10.15393/j4.art.2019.6445

References

1. Kayes I, Mallik A. Boreal Forests: Distributions, Biodiversity, and Management. In: *Life on Land. Encyclopedia of the UN Sustainable Development Goals*. Springer Nature Switzerland AG; 2020. pp. 1-12. doi: 10.1007/978-3-319-71065-5_17-1
2. Klisz M, Chakraborty D, Cvjetkovic B, Grabner M, Lintunen A, Mayer K, George J-P, Rossi S. Functional traits of boreal species and adaptation to local conditions. In: *Boreal Forests in the Face of Climate Change: Sustainable Management*. Springer, 2023. pp. 323-355. doi: 10.1007/978-3-031-15988-6_12
3. Morgenstern M. Geographic variation in forest trees: Genetic basis and application of knowledge in silviculture. Vancouver: UBC Press; 2011. 209 p.
4. Langlet O. Two hundred years of gynecology. Vol. 20. *Taxon*. 1971. pp. 653-722.
5. Matyas C. Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests. *Euphytica*. 1996;92(1):45-54. doi: 10.1007/BF00022827
6. Critchfield WB, Little EL. Geographic distribution of the pines of the world. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Misc. Publ. 991. Washington, DC; 1966. 97 p.
7. Shvidenko A, Schepaschenko D. What do we know about Russian forests today? *Forest Inventory and Forest Planning*. Vol. 1-2(45-46). 2011. pp. 153-172. In Russian, English summary
8. Auders AG, Spicer DP. Royal Horticultural society encyclopedia of conifers - a comprehensive guide to cultivars and species. Nicosia, Cyprus: Kingsblue Publishing Ltd., in assoc. with the Royal Horticultural Society, London; 2012. 1500 p.
9. Ladejshchikov NP. Osobennosti klimata krupnyh ozer (na primere Bajkala) [Climate features of large lakes (on the example of Lake Baikal)]. Moscow: Nauka publ.; 1982. 138 p. In Russian
10. Karakin VP. Small-scale natural-economic zoning of the coast of Pacific Russia according to the natural conditions of economic development. *Tihookeanstaya Geografiya*. 2020;1:59-69. doi: 10.35735/7102875.2020.1.1.007 In Russian, English summary
11. Khomentovsky PA. Ecology of Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) in Kamchatka (general survey). Vladivostok: Dalnauka publ.; 1995. 227 p. In Russian
12. The agro-climatic Atlas of the world. Goltsberg IA, editor. Moscow-Leningrad: Gydrometeoizdat publ.; 1972. 160 p.
13. Goroshkevich SN, Popov AG, Vasilieva GV. Ecological and morphological studies of hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila*. *Annals of Forest Research*. 2008;51:43-52. doi: 10.15287/af.2008.144
14. Krivec SA, Korovinskaya EN. Ekologiya sibirskogo kedrovogo hermesa v selekcionnyh kulturah kedra sibirskogo v Tomskoj oblasti [Ecology of *Pinus cembrae* in breeding plantations of Siberian stone pine in the Tomsk region]. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii*. 2009;187:159-167. In Russian, English summary
15. Neale DB, Wheeler NC. The Conifers: Genomes, Variation and Evolution. Cham, Switzerland: Springer; 2019. 608 p. doi: 10.1007/978-3-319-46807-5
16. Hereford J. A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. *The American Naturalist*. 2009;173:579-588. doi: 10.1086/597611
17. Zhuk EA, Goroshkevich SN. Growth and reproduction in *Pinus sibirica* ecotypes from Western Siberia in a common garden experiment. *New Forests*. 2018;49:159-172. doi: 10.1007/s11056-017-9611-7
18. Bossdorf O, Prati D, Auge H, Schmid B. Reduced competitive ability in an invasive plant. *Ecology Letters*. 2004;7:346-353. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00586.x
19. Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*. 2007;11:1633-1644. doi: 10.5194/hess-11-1633-2007
20. Rehfeldt GE, Ying CC, Spittlehouse DL, Hamilton DA. Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: Niche breadth, climate change and reforestation. *Ecological Monographs*. 1999;69(3): 375-407.

21. St. Clair JB, Mandel NL, Vance-Borland KW. Genecology of Douglas-fir in western Oregon and Washington. *Annals of Botany*. 2005;96(7): 1199-1214. doi: 10.1093/aob/mci278
22. Wang T, O'Neill GA, Aitken SN. Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate. *Ecological Applications*. 2010;20(1):15-163. doi: 10.1890/08-2257.1
23. Agrawal A, Conner J, Rasmann S. Trade-offs and negative correlations in evolutionary ecology. In: *Evolution After Darwin: the First 150 Years*. Oxford: Sinauer Associates; 2010. pp. 243-268.
24. Aitken SN, Bemmels JB. Time to get moving: Assisted gene flow of forest trees. *Evolutionary Applications*. 2016;9:271-290. doi: 10.1111/eva.12293
25. Hussain A, Classens G, Guevara-Rozo S, Cale JA, Rajabzadeh R, Peters BR, Erbilgin N. Spatial variation in soil available water holding capacity alters carbon mobilization and allocation to chemical defenses along jack pine stems. *Environmental and Experimental Botany*. 2020;171:103902. doi: 10.1016/j.envexpbot.2019.103902
26. Endara MJ., Coley PD. The resource availability hypothesis revisited: A meta-analysis. *Functional Ecology*. 2011;25:389-398. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x
27. Tikhomirov BA. Kedrovyy stlanik, ego biologiya i ispol'zovanie [Siberian dwarf stone pine, its biology and use]. Moscow: MOIP publ.; 1949. 105 p. In Russian
28. Pavlov AV. Teplofizika landshaftov [Thermal physics of landscapes]. Novosibirsk: Nauka publ.; 1979. 285 p. In Russian
29. Berman DI, Vazhenin BP. Bessmertn li kedrovyy stlanik [Is the Siberian dwarf stone pine immortal?] *Priroda*. 2014;9:34-47. In Russian
30. Inouye DW. The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change. *Ecology Letters*. 2000;3(5): 457-463. doi: 10.1046/j.1461-0248.2000.00165.x
31. Andersson Gull B, Persson T, Fedorkov A, Mullin TJ. Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation. *Silva Fennica*. 2018;52(5):10040. doi: 10.14214/sf.10040
32. Wuhlisch G von, Krusche D, Muhs HJ. Variation in temperature sum requirement for flushing of beech provenances. *Silvae Genetica*. 1995; 44(5-6):343-346.
33. Danusevicius D, Persson B. Phenology of natural Swedish populations of *Picea abies* as compared with introduced seed sources. *Forest Genetics*. 1998;5(4):211-220.
34. Leather SR. Resistance to foliage-feeding insects in conifers: implications for pest management. *Integrated Pest Management Reviews*. 1996;1:163-180. doi: 10.1007/bf00130674.
35. Speight MR., Wainhouse D. Ecology and management of forest insects. Oxford: Clarendon Press; 1989. 374 p.
36. Hanover JW. Forest trees resistant to insects. In: *Breeding plants resistant to insect*. New York: John Wiley and Sons; 1980. pp. 487-512.
37. Domrachev DV, Karpova EV, Goroshkevich SN, Tkachov AV. Sravnitel'nyj analiz letuchih veshhestv hvoi pjatihvojnyh sosen Severnoj i Vostochnoj Evrazii [Comparative analysis of volatile substances of needles of five-needle pines of northern and eastern Eurasia]. *Himija rastitel'nogo syr'ja*. 2011. 4: 89-98. In Russian, English summary
38. Grosset GE. K izucheniyu ekologii kedrovogo stlanika (*Pinus pumila* Rgl.). Mekhanizm aktivnogo poleganiya pri nastupenii morozov [On the study of the ecology of Siberian dwarf stone pine (*Pinus pumila* Rgl.). [The mechanism of active lodging during the onset of frost]. *Byuleten' MOIP. Otdel biologicheskij*. 1959;64(2):85-96. In Russian
39. Okitsu S. Forest vegetation of northern Japan and southern Kuriles. *Forest vegetation of northeast Asia*. Dordrecht: Kluwer, 2003. pp. 231-261.
40. Wright JW, Kung FH, Read RA, Lemmien WA, Bright JN. Genetic variation in Rocky Mountain Douglas-fir. *Silvae Genetica*. 1971;20:54-60.
41. Wright JW, Lemmien WA, Bright JN. Early growth of ponderosa pine ecotypes in Michigan. *Forest Science*. 1969;15:169-174.
42. Wright JW, Lemmien WA, Bright JN. Genetic variation in southern Rocky Mountain wright fir. *Silvae Genetica*. 1971;20:148-150.

43. Reicoski DA, Hanover JW. Physiological effects of surface waxes: I. Light reflectance for glaucous and nonglaucous *Picea pungens*. *Plant Physiology*. 1978; 62(1):101-104. doi: 10.1104/pp.62.1.101.
44. Clark JB, Lister GR. Photosynthetic Action Spectra of Trees: II. The relationship of cuticle structure to the visible and ultraviolet spectral properties of needles from four coniferous species. *Plant Physiology*. 1975;55(2) 407-413. doi: 10.1104/pp.55.2.407.
45. Welling A, Palva ET. Molecular control of cold acclimation in trees. *Physiologia Plantarum*. 2006;127:167-181. doi: 10.1111/j.1399-3054.2006.00672.x
46. Luchnik ZI. Introdukciya derev'ev i kustarnikov v Altajskom krae [Introduction of trees and shrubs in the Altai Territory]. Moscow: Kolos Publ; 1970. 656 p. In Russian
47. Shamanova SI, Kuz'min SB, Kazarnovskij SG, Pleshanov AS. Geograficheskie zakonomernosti rasprostraneniya goluboj eli na Hamar-Dabane [Geographical patterns of distribution of blue spruce in Khamar-Daban]. *Geografiya i prirodnye resursy*. 2013;4:73-83. In Russian
48. Rehfeldt GE. Evolutionary genetics, the biological species and the ecology of the Interior cedar-hemlock forests. In: *Proceedings of the interior cedar-hemlock-white pine forests: Ecology and management*. Pullman: Washington State University; 1994. pp. 91-100.
49. Orlova LV, Firsov GA, Trofimuk LP, Karamysheva AV. Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel, Pinaceae) – history of study, the current state in the botanical gardens of Saint Petersburg and the perspectives of its use in greening in the North-West of Russia. *Hortus Botanicus*. 2019;14:100-123. doi: 10.15393/j4.art.2019.6445. In Russian, English summary.

Информация об авторе:

Горошкевич Сергей Николаевич, д-р биол. наук, главный научный сотрудник Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0805-8656>

E-mail: pearldiver@yandex.ru

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Information about the author:

Sergey N. Goroshkevich, Dr. Sci. (Biol.), principal researcher, Institute of monitoring of climatic and ecological systems, Siberian branch of Russian Academy of Sciences (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0805-8656>

E-mail: pearldiver@yandex.ru

The Author declares no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 15.04.2024;
одобрена после рецензирования 27.05.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 15.04.2024;
approved after reviewing 27.05.2024; accepted for publication 28.12.2024.*