

Семеношение гибридов *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* в северо-восточной части гибридной зоны

Seed production in the hybrids of *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* in the north-eastern part of the hybrid zone

Васильева Г. В.

Vasilyeva G. V.

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

Реферат. Гибридная зона сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica*) и сосны низкой, или кедрового стланика (*P. pumila*) занимает огромную территорию. Ранее семенная продуктивность определялась только для гибридов из западной части гибридной зоны. Установленная ранее интрогрессия видов в северо-восточной части гибридной зоны придает большую актуальность исследованию семеношения гибридов в данном районе. В работе представлены результаты анализа структуры шишки у сосны кедровой сибирской, кедрового стланика и их гибридов, а также показана динамика развития семяпочки в полноценное семя с хорошо развитым зародышем. Итоговая семенная продуктивность, т. е. доля полноценных семян от числа семяпочек, составила для кедрового стланика, гибридов и сосны кедровой сибирской 65, 51 и 37 % соответственно. Низкая семенная продуктивность сосны кедровой сибирской связана с повышенной долей пустых семян у части особей. Нехарактерная для сосны кедровой сибирской и гибридов семенная продуктивность объясняется отсутствием чистого вида *P. sibirica*, следовательно, гибридов F1.

Ключевые слова. Гибридизация, интрогрессия, семенная продуктивность, *Pinus pumila*, *Pinus sibirica*.

Summary. *Pinus sibirica* and *P. pumila* hybrid zone have a vast territory. Previously, seed production was determined only in hybrids from the western part of the hybrid zone. The earlier established introgression of the species in the north-eastern part of the hybrid zone gives more relevance to the study of the hybrid seed production in this area. The paper presents the results of the cone structure analysis in Siberian stone pine, Siberian dwarf pine and their hybrids, and also shows the dynamics of ovule development into a filled seed with a well-developed embryo. The final seed efficiency, i. e., the portion of sound seeds from the ovule number, was 65, 51, and 37 % for Siberian dwarf pine, hybrids, and Siberian stone pine, respectively. Low seed efficiency in *P. sibirica* was related with high portion of empty seeds in some individuals. The atypical seed efficiency in Siberian stone pine and hybrids could be explained by the lack of pure *P. sibirica*, consequently, by the lack of F1 hybrids.

Key words. Hybridization, introgression, *Pinus pumila*, *Pinus sibirica*, seed production.

Введение. Естественная межвидовая гибридизация широко распространена среди растений. Определяющее значение для дальнейшего развития межвидовых отношений имеет семеношение гибридов F1. У древесных растений гибриды F1, как правило, фертильны, а гибридизация чаще всего приводит к интрогрессии (Коропачинский, Милютин, 2006). Сосны (род *Pinus* L.) – самые многочисленные представители хвойных, отличаются обилием межвидовых гибридов (Mirov, 1967). Сибирские представители 5-хвойных сосен, а именно сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour) и сосна низкая, или кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel), имеют обширную область перекрытия ареалов. Однако только в середине XX в. была впервые описана предположительно гибридная особь между сосной кедровой сибирской и кедровым стлаником. Описание сделал Л. К. Поздняков (1952) в верхнем течении р. Алдан, среди отличительных признаков гибрида автор отметил промежуточную структуру хвои, а также промежуточный размер семян. Полвека гибриды сосны кедровой сибирской и кедрово-

го стланика оставались за границами интересов исследователей. Импульсом для возрождения интереса послужила публикация С. Н. Горошкевича (1999), который впоследствии стал руководителем этого направления исследований.

Семеношение гибридов сосны кедровой сибирской и кедрового стланика анализировалось несколько раз (Goroshkevich, 2004; Горошкевич и др., 2008; Васильева, Горошкевич, 2012; Васильева, 2014). Однако в этих работах наблюдения проводились в Прибайкалье (западная часть гибридной зоны) на примере промежуточных гибридов F1. Однако на северо-востоке гибридной зоны (Якутия, Алданское плато) была показана асимметричная гибридизация, которая привела к интрогрессии и образованию скрытых гибридов с морфологией сосны кедровой сибирской и митохондриальной ДНК кедрового стланика (Petrova et al., 2018). Вопросы семеношения видов и гибридов в северо-восточной части гибридной зоны (Алданское плато) до сих пор не рассматривались. Цель работы – провести сравнительный анализ семенной продуктивности гибридов и их родительских видов на северо-востоке гибридной зоны.

Материалы и методы. Район исследования – южная Якутия, окр. г. Алдан (58°28' с.ш., 125°24' в.д., 903 м над ур. м.). В этом районе проходит северо-восточная граница ареала сосны кедровой сибирской и зоны ее гибридизации с кедровым стлаником. По лесорастительному районированию Якутии территория Алданского лесхоза входит в Южно-Алданский горный среднетаежный лесорастительный округ. Климат района континентальный, один из наиболее суровых в Северном полушарии. Район характеризуется коротким вегетационным периодом, в течение которого возможны заморозки. Зимой сильные морозы сопряжены с низкой относительной влажностью воздуха.

Место исследования представляет собой лиственничную речину с мощным (до 6 м высотой) вторым ярусом кедрового стланика. Состав древостоя: 8Л2Е+К. В напочвенном покрове встречаются рододендрон золотистый (*Rhododendron aureum*), багульник (*Ledum palustre*), шикша (*Empetrum nigrum*), черника (*Vaccinium myrtillus*), голубика (*Vaccinium uliginosum*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), костяника (*Rubus saxatilis*), венерин башмачок настоящий (*Cypripedium calceolus*), вейник (*Calamagrostis lanceolata*), черная смородина (*Ribes nigrum*), шиповник (*Rosa canina*), зеленые мхи (*Bryidae*), лишайники (*Lichenes*), осоки (*Cyperaceae*), хвощ (*Equisetum* sp.), плаун (*Lycopodium* sp.). В подросте – ель, пихта, сосна кедровая сибирская, кедровый стланик, подрост редкий 1,5 тыс. на га. Высота подроста 1,5 м. Возобновление сосны кедровой сибирской слабое. Единичные особи сосны кедровой сибирской высотой до 12 м встречались в зарослях кедрового стланика. Изредка встречались узкие короткие полосы более старой и более мощной сосны кедровой сибирской высотой до 16 м. Кроме того, здесь же найдено много типичных, многоствольных гибридов, которые были определены по их характерным морфологическим особенностям (Горошкевич, 1999).

Число деревьев, с которых собирались шишки, было разным: 25 деревьев кедрового стланика, 19 – сосны кедровой сибирской и 12 – гибридов. Шишки собирали по 5 шт. с дерева, у каждой шишки измеряли длину и максимальный диаметр, подсчитывали число чешуй и семян. Число семяпочек рассчитывали как удвоенное число чешуй в медиальной фертильной зоне шишки. Качество семян определяли визуально (1) и с помощью рентгенографии (2, 3):

1. Все семена в шишке делили на две категории развитые (нормального размера) и недоразвитые (в несколько раз меньше, чем развитые семена).
2. Развитые семена делили на три категории: пустые, с недоразвитым эндоспермом и полные.
3. Полные семена также делили на категории в зависимости от состояния зародыша: с пустой коррозионной полостью, с недифференцированным зародышем, с хорошо развитым дифференцированным зародышем.

Итоговая семенная продуктивность рассматривалась как число полных семян с хорошо развитым зародышем в процентах от числа семяпочек в шишке.

Результаты и обсуждение. Шишки сосны кедровой сибирской были примерно в 1,5 раза крупнее, чем у кедрового стланика, также шишки сосны кедровой сибирской содержали значительно больше чешуй (табл. 1). Виды по измеренным признакам шишки статистически отличались между собой, тогда как отличия между гибридами и кедровым стлаником не были значимыми. Семена в шишке находятся только под медиальными фертильными чешуями, их доля у видов и гибридов была примерно одинаковой и составляла около 54 % от суммы всех чешуй.

Потенциальная семенная продуктивность, т.е. число семяпочек в шишке, у сосны кедровой сибирской значительно больше, чем у кедрового стланика и гибридов (табл. 2). Значит ли это, что реальная семенная продуктивность, т.е. число полноценных семян в шишке у данного вида так же боль-

ше? Рассмотрим репродуктивные потери (в таблице выделены курсивом), которые могут существенно снижать итоговую семенную продуктивность. Сосна кедровая сибирская отличалась максимальной потенциальной семенной продуктивностью, однако имела в 6 раз больше пустых семян, чем кедровый стланик и гибриды. Это привело к тому, что число полноценных семян в шишке у сосны кедровой сибирской было таким же, как у кедрового стланика, а семенная продуктивность была почти вдвое ниже. Гибриды отличались повышенной долей недоразвитых семян, остальные потери были сопоставимы с таковыми у кедрового стланика. В итоге семенная продуктивность гибридов была лишь немного ниже, чем у кедрового стланика и выше, чем у сосны кедровой сибирской.

Таблица 1

Характеристика шишек *Pinus sibirica*, *P. pumila* и их гибридов

| Признак | <i>P. sibirica</i> | Гибриды | <i>P. pumila</i> |
|------------------|--------------------|---------------|------------------|
| Длина, см | 6,2 ± 0,8 a* | 4,5 ± 0,6 b | 4,3 ± 0,5 b |
| Диаметр, см | 5,3 ± 3,3 a | 3,2 ± 0,4 b | 3,1 ± 0,2 b |
| Длина/Диаметр | 1,30 ± 0,27 a | 1,40 ± 0,14 a | 1,40 ± 0,12 a |
| Число чешуй, шт. | 72,8 ± 12,5 a | 45,8 ± 8,0 b | 43,9 ± 5,7 b |

Примеч.: приведено среднее значение ± стандартное отклонение, * – разные буквы означают наличие значимых различий согласно критерию Манна-Уитни, $p < 0,05$.

Таблица 2

Признаки, отражающие развитие семяпочки в полноценное семя, для *Pinus sibirica*, *P. pumila* и их гибридов

| Признак | <i>P. sibirica</i> | Гибриды | <i>P. pumila</i> |
|--|--------------------|----------------|------------------|
| Исходное число семяпочек, шт. | 79,1 ± 12,8 a* | 49,5 ± 11,5 b | 46,7 ± 8,0 b |
| <i>Неполная семификация, %</i> | 26,2 ± 14,4 a | 22,8 ± 14,9 ab | 14,7 ± 8,8 b |
| Число семян, шт. | 58,2 ± 14,5 a | 37,9 ± 10,8 b | 40,0 ± 8,6 b |
| <i>Доля недоразвитых семян, %</i> | 10,8 ± 16,5 a | 21,2 ± 17,4 b | 9,7 ± 9,5 a |
| Число развитых семян, шт. | 52,6 ± 17,4 a | 30,1 ± 12,3 b | 36,4 ± 9,7 b |
| <i>Доля пустых семян, %</i> | 40,4 ± 32,2 a | 6,6 ± 7,7 b | 6,8 ± 4,5 b |
| Число семян с эндоспермом, шт. | 31,6 ± 20,5 a | 28,6 ± 12,9 a | 33,8 ± 8,9 a |
| <i>Доля семян с недоразвитым эндоспермом, %</i> | 4,0 ± 3,2 a | 7,8 ± 7,8 a | 4,2 ± 4,2 a |
| Число семян с развитым эндоспермом, шт. | 30,2 ± 19,6 a | 25,9 ± 10,2 a | 32,5 ± 8,9 a |
| <i>Доля семян без зародыша, %</i> | 0,1 ± 0,3 a | 0,8 ± 0,7 b | 1,3 ± 1,7 b |
| Число семян с зародышем, шт. | 30,2 ± 19,6 ab | 25,6 ± 10,0 a | 32,1 ± 8,7 b |
| <i>Доля семян с недифференцированным зародышем, %</i> | 2,5 ± 2,8 a | 3,3 ± 5,1 a | 4,9 ± 5,8 a |
| Число семян с дифференцированным зародышем, шт. | 29,7 ± 19,6 a | 24,8 ± 9,8 a | 30,6 ± 8,8 a |
| <i>Доля семян с дифференцированным зародышем, % от числа семяпочек (семенная продуктивность)</i> | 37,1 ± 23,2 a | 51,2 ± 17,6 a | 65,0 ± 13,4 b |

Примеч.: приведено среднее значение ± стандартное отклонение, * – разные буквы означают наличие значимых различий согласно критерию Манна-Уитни, $p < 0,05$.

Семенная продуктивность гибридов в данном районе исследования была самой высокой; ранее считалось, что у гибридов только четверть семяпочек дает полноценные семена (Васильева, Горошкевич, 2012). Изменчивость семенной продуктивности, выраженная через коэффициент вариации, возрастает от кедрового стланика к гибридам и особенно к сосне кедровой сибирской и составляет 20,6, 34,5 и 62,5 %, соответственно. Сосна кедровая сибирская была явно дифференцирована на две равные группы, с высокой и низкой семенной продуктивностью. Дифференциация определялась долей пустых семян (рис. 1).

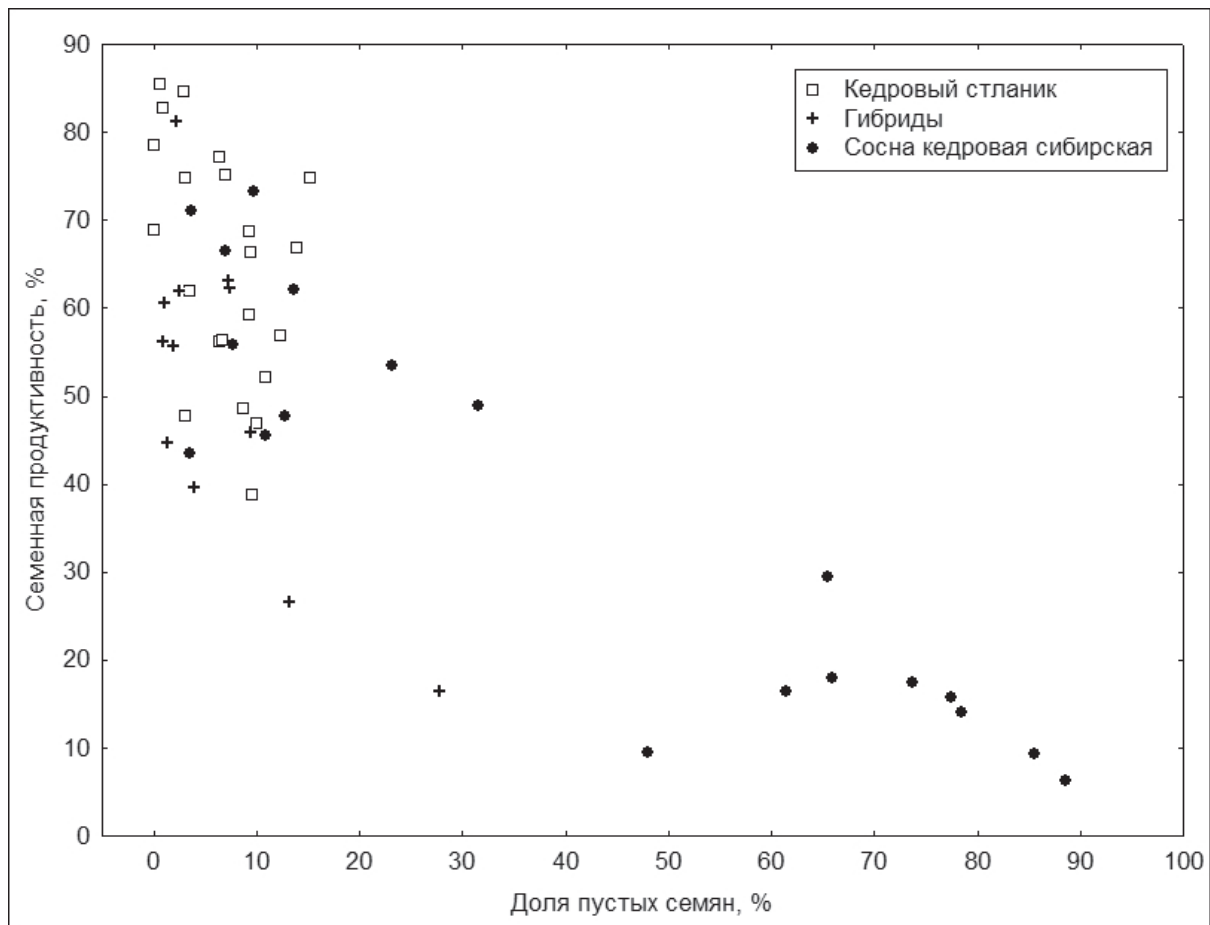


Рис. 1. Разнообразие сосны кедровой сибирской, кедрового стланика и их гибридов по семенной продуктивности.

Северо-восток гибридной зоны характеризуется глубокой интрогрессией, которая привела к формированию скрытых гибридов с габитусом сосны кедровой сибирской и митохондриальной ДНК кедрового стланика, которые вытеснили чистый вид (Petrova et al., 2018). Как следствие, гибриды с промежуточной морфологией здесь не являются первым поколением, а представляют собой бэккроссы. Эта генетическая структура смешанной популяции нашла отражение в семенной продуктивности. Кедровый стланик как доминирующий вид в насаждении и опережающий по фенологии сосну кедровую сибирскую опылялся в основном пыльцой своего вида, что привело к его максимальной продуктивности. Гибриды с промежуточной морфологией, представляющие бэккроссы на кедровый стланик, опылялись, вероятно, своей и стланиковой пыльцой, имели в итоге хорошую семенную продуктивность. Дифференциация сосны кедровой сибирской, т. е. скрытых гибридов, скорее всего, была следствием их несовместимости с неродственной пыльцой от кедрового стланика и гибридов с промежуточной морфологией. Группа сосны кедровой сибирской с высокой семенной продуктивностью, по-видимому, опылилась пыльцой такой же сосны кедровой сибирской, и несовместимость не проявилась.

Таким образом, семеношение гибридов как с промежуточной морфологией, так и с морфологией сосны кедровой сибирской, на северо-востоке гибридной зоны является достаточно высоким, чтобы обеспечить дальнейшее возобновление и распространение гибридов.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FWGR-2021-0007).

ЛИТЕРАТУРА

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.

Васильева Г. В. Семенная продуктивность гибридов кедров сибирского и кедрового стланика на северном макросклоне хребта Хамар-Дабан // Вестник МГУЛ – Лесной вестник, 2014. – № 1. – С. 85–90.

Горошкевич С. Н. О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* (Pinaceae) в Прибайкалье // Бот. журн., 1999. – Т. 84, № 9. – С. 48–57.

Горошкевич С. Н., Васильева Г. В., Попов А. Г. О гибридизации кедров сибирского и кедрового стланика в западной части Станового нагорья // Лесное хозяйство, 2008. – № 6. – С. 25–27.

Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Естественная гибридизация древесных растений. – Новосибирск: Гео, 2006. – 223 с.

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

Goroshkevich S. N. Natural hybridization between Russian stone pine (*Pinus sibirica*) and Japanese stone pine (*Pinus pumila*) // Breeding and genetic resources of five-needle pines: growth, adaptability, and pest resistance: proceedings of the IUFRO Five-Needle Pines Working Party Conference July 23–27, 2001, Medford, Oregon, USA). – Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 2004. – Pp. 169–171.

Mirov N. T. The genus *Pinus*. – N.-Y.: Ronald, 1967. – 602 pp.

Petrova E. A., Zhuk E. A., Popov A. G., Bondar A. A., Belokon M. M., Goroshkevich S. N., Vasilyeva G. V. Asymmetric introgression between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* in the Aldan plateau (Eastern Siberia) // Silvae Genet., 2018. – Vol. 67. – P. 66–71. DOI: 10.2478/sg-2018-0009