

Внутривидовая изменчивость репродуктивной фенологии *Pinus sibirica ex situ*

Intraspecific variation of reproductive phenology in *Pinus sibirica ex situ*

Жук Е. А.

Zhuk E. A.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. Email: eazhuk@yandex.ru
Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia

Реферат. Проведен анализ фенологии развития женских шишек и мужских побегов у 25-летних клонов из 4 широтных и 4 высотных экотипов кедра сибирского (*Pinus sibirica*) в клоновом архиве. Период от начала выхода шишки из почечных чешуй до формирования закрытой шишки после опыления составлял 10 дней у всех экотипов. Северные и высокогорные экотипы начинали «цветение» на 2 дня раньше при накоплении суммы активных температур 290 °С, чем южные и низкогорные, которым для этого было необходимо накопление 400 °С. Наибольший вклад в дифференциацию экотипов по женской репродуктивной фенологии вносили различия по срокам прохождения рецептивных фенофаз. Переход к фазе рецептивности у северных экотипов происходил на 3 дня раньше, чем у южных, а у высокогорных – на 2 дня раньше, чем у низкогорных. У широтных экотипов шишки были рецептивными 2–3 дня, у высотных – в 1,5–2 раза дольше. Пик пыления у каждого экотипа в основном соответствовал срокам начала раскрытия семенных чешуй в шишках, в единичных случаях немного опережал его.

Ключевые слова. Внутривидовая дифференциация, женская шишка, пыление, репродуктивная фенология, факторы изменчивости, *Pinus sibirica*.

Summary. The analysis of the phenology of the development of female cones and male shoots in 25-year-old clones from 4 latitudinal and 4 altitudinal ecotypes of Siberian stone pine (*Pinus sibirica*) in the clone archive was carried out. The period from the female cone breakout to the formation of the cone with completely closed scales after pollination was 10 days for all ecotypes. The northern and high-altitudinal ecotypes began “flowering” 2 days earlier with the accumulation of the sum of active temperatures of 290 °C than the southern and low-altitudinal ecotypes, which needed an accumulation of 400 °C for this. The greatest contribution to the ecotype differentiation in female reproductive phenology was made by differences in the timing of the receptive cone stages. The transition to the receptivity stage in the northern ecotypes occurred 3 days earlier than in the southern ones, and in the high-altitudinal ones 2 days earlier than in the low-altitudinal ones. In latitudinal ecotypes, cones were receptive for 2–3 days, in high-altitude ecotypes 1.5–2 times longer. The peak of pollen shedding in each ecotype basically corresponded to the timing of the beginning of the female cone scale opening, sometimes it was slightly ahead of it.

Key words. Factors of variation, female cone, intraspecific variation, *Pinus sibirica*, pollen shedding, reproductive phenology.

Введение. Степень внутривидовой дифференциации по репродуктивной фенологии у разных видов в большой степени варьирует. У большинства видов, обладающих обширным ареалом и обитающих в широком спектре условий, сроки прохождения фенофаз цветения в природе значительно различаются (Grant, Mitton, 1977; Hiebert, Hamrick, 1983; Ettl, Peterson, 2001; Codesido et al., 2005). Например, у сосны сибирской кедровой, или кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в Северо-Восточном Алтае раскрытие женских шишек и их опыление в черневом подпоясе происходит на месяц раньше, чем в субальпийском (Воробьев, 1964). Кроме того, снизу вверх по высотному профилю возрастает амплитуда колебаний заложения шишек и особенно урожаев (Воробьев, 1982). При перенесении семенного или вегетативного потомства из разных частей ареала вида в однородную среду можно выяснить, в какой степени различия по этим признакам являются генотипическими, а в какой – модификационными. Так, изменчивость между различными экотипами лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) *ex situ* по срокам «цветения» была огромной, вплоть до фенологической изоляции экотипов друг от друга (Авров, 1990, 1996). У других видов, например, *Pinus nigra* J. F. Arnold, и *Pinus sylvestris* L. различия, сохраняющиеся при переносе в культуру, были гораздо меньше (Codesido et al., 2005). Целью данной

работы было установить, насколько выражена внутривидовая дифференциация кедра сибирского при выращивании перемещенных широтных и высотных экотипов в однородных условиях, а также определить, какие фенотипы вносят в нее наибольший вклад.

Материалы и методы. Объектом исследования послужили клоны из 7 широтных и 4 высотных (Западный Саян) экотипов кедра сибирского (табл. 1), по 9–24 клона в каждом, созданные методом прививки черенков кедра сибирского из экотипов со всего ареала на сеянцы местного экотипа в 1996 г. Клоновый архив расположен на научном стационаре «Кедр» ИМКЭС СО РАН и состоит из 9 блоков, каждый из которых содержит по одной рамете каждого клона. С 2005 по 2021 гг. проводились фенологические наблюдения за развитием женских шишек и мужских побегов у каждого экотипа.

Таблица 1

Характеристика экотипов широтного и высотного профиля

Экотип	Широта	Долгота	Природная зона/ Высотный пояс	Высота над уровнем моря
Экотипы широтного профиля				
1. Иткара	55°35' с. ш.	84°55' в. д.	Северная лесостепь	100 м
3. Виссарионов бор	58°13' с. ш.	84°32' в. д.	Граница средней и южной подзоны тайги	110 м
4. Стрежевой	60°45' с. ш.	77°30' в. д.	Северная часть средней подзоны тайги	40 м
6. Тарко-Сале	64°40' с. ш.	77°41' в. д.	Северная часть северной подзоны тайги	40 м
7. Уренгой	65°50' с. ш.	78°10' в. д.	Южная подзона зоны предтундровых редколесий	40 м
Экотипы высотного профиля				
1. Абаза	52°30' с. ш.	90°05' в. д.	Нижняя часть лесного пояса	350 м
2. р. Большой Он	52°05' с. ш.	89°45' в. д.	Средняя часть лесного пояса	1100 м
3. Долина р. Большой Он	51°50' с. ш.	89°50' в. д.	Граница средней и верхней части лесного пояса	1400 м
4. Верхняя граница леса	51°47' с. ш.	89°55' в. д.	Верхняя часть лесного пояса	1900 м

Кедр сибирский – ветроопыляемое однодомное раздельнополюе растение. Фенологические наблюдения за генеративной сферой велись в течение всего периода «цветения», фазы генеративных побегов определяли по методике Е. В. Титова (1982). В развитии женской шишки выделяют 3 фазы: «прижатой почки», «бутона» и «открытой шишки». С началом расхождения семенных чешуй шишка переходит в рецептивную фазу «открытая шишка», и становится возможным ее опыление. В этой фазе выделяется 8 стадий развития, продолжительность каждой из них составляет примерно одни сутки. На первой стадии семенные чешуи расположены под острым углом к оси стробила, они короче кроющих чешуй. На протяжении трех последующих стадий постепенно увеличивается угол, под которым семенные чешуи расположены к оси шишки, и их длина, по сравнению с кроющими чешуями. На пятой и шестой стадиях семенные чешуи широко раскрыты, кроющие чешуи отгибаются вниз. На седьмой и восьмой стадиях семенные чешуи сходятся, постепенно соприкасаются друг с другом и располагаются под острым углом к оси. Восприимчивость к пыльце семяпочек прекращается в основном в шестой стадии, при широко раскрытых семенных чешуях, но иногда сохраняется даже в стадии смыкания се-

менных чешуй. Эти стадии хорошо различимы невооруженным глазом. С потерей восприимчивости к пыльце верхушка семенной чешуи затвердевает, становится треугольной, и шишка переходит в фазу «закрытая шишка», т. к. происходит полное смыкание чешуй. У всех экотипов были отмечены сроки вступления в каждую из стадий и время их прохождения.

При наблюдении за мужским «цветением» отмечали 3 фазы: начало пыления, период массового пыления и конец пыления. Начало пыления характеризовался наступлением единичного разъединения чешуек и пылением. Период массового пыления характеризовался максимальным пылением и началом массового разъединения чешуек друг от друга. Конец пыления характеризовался наступлением безжизненной окраски чешуек, причем иногда пыльца еще могла высыпаться.

Результаты и обсуждение. Период «цветения» у всех экотипов занимал около 10 дней, при этом сроки прохождения фенофаз различались у экотипов обоих профилей (рис. 1, 2). Начало раскрытия женских шишек у всех экотипов приходилось на одну и ту же стадию вегетативного роста, когда высвобожденные из чехликов пучки хвои достигали длины 1–1,5 см. Сроки прохождения как вегетативных, так и репродуктивных фенофаз ежегодно варьировали в зависимости от хода накопления суммы активных температур выше 10 °С. У северных и высокогорных экотипов выход женских шишек из почек начинался раньше всех, при накоплении суммы активных температур около 290–300 °С (29 мая – 8 июня в разные годы) (рис. 1, 2). Выход женских почек у южных и низкогорных экотипов начинался при накоплении 400 °С. Переход к фазе рецептивности у северных экотипов происходил на 3 дня раньше, чем у южных. У высокогорных экотипов переход происходил на 2 дня раньше, чем у низкогорных. У широтных экотипов шишки были рецептивными 2–3 дня, у высотных – 4 дня. В целом, именно различия по срокам прохождения рецептивных стадий развития шишки вносили наибольший вклад в дифференциацию экотипов по женской репродуктивной фенологии. Закрытая шишка у северных и высокогорных экотипов образовывалась на 2–3 дня раньше, чем у южных и низкогорных.

Вылет пыльцы у всех экотипов начинался на 2–3 дня раньше вступления шишек в фазу рецептивности, у отдельных деревьев вылет пыльцы опережал фазу рецептивности шишек на 4–5 дней. Пик пыления у каждого экотипа в основном соответствовал срокам начала раскрытия семенных

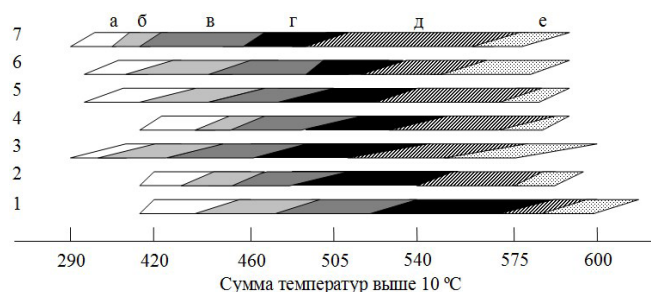


Рис. 1. Генеративные феноспектры экотипов широтного профиля. Нумерация экотипов соответствует табл. 1. Условные обозначения: а – фаза от появления женской шишки из почечных чешуй до ее выхода из чешуй на 75 %; б – первая и вторая стадии открытой шишки; в – третья и четвертая стадии открытой шишки; г – пятая и шестая стадии открытой шишки (рецептивные стадии); д – седьмая и восьмая стадии открытой шишки; е – переход к стадии закрытой шишки.

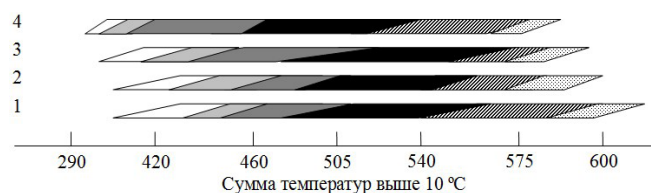


Рис. 2. Генеративные феноспектры экотипов высотного профиля. Нумерация экотипов соответствует табл. 1. Условные обозначения соответствуют рис. 1.

чешуй в шишках, в единичных случаях опережал его на 2–3 дня. Уровень изменчивости по продолжительности женского и мужского «цветения» внутри экотипов был очень низким, разброс внутри экотипов по срокам начала и окончания «цветения» не превышал 1 дня.

В ходе исследования различных видов хвойных было установлено, что сроки начала «цветения» деревьев определяются их наследственной адаптацией к продолжительности и интенсивности нарастания весенних температур воздуха в регионе, где они обитают (Chung, 1981; Boes et al., 1991; Авров, 1992; Codesido et al., 2005). На основании полученных результатов был сделан вывод о том, что для развития мужских и женских шишек побег должны достичь определенной фазы развития. Например, у *P. pinea* начальные фенофазы «цветения» напрямую связаны с удлинением женского побега: раскрытие шишек происходит после достижения побегом половины его окончательной длины; стадия рецептивности начинается, когда рост побега уже близок к завершению; завершение стадии рецептивности происходит после окончания роста побега и не имеет очевидной связи с другими явлениями в развитии побега (Mutke et al., 2003). У экотипов кедра сибирского

также для начала выхода женских шишек из чешуй было необходимо сочетание как минимум двух факторов – соответствующей стадии развития побега, на котором расположены генеративные почки, и накопления определенной суммы температур. Как широтные, так и высотные экотипы имели слабую дифференциацию по срокам начала роста побегов в условиях клонового архива (Жук, Горошкевич, 2012), поэтому и сроки начала «цветения» у них мало различались.

Между популяциями одних видов хвойных существует значительная генетическая дифференциация по срокам прохождения как мужских, так и женских фенофаз (Matziris, 1994), тогда как у других генетически обусловленные различия невелики, а условия среды имеют сильное влияние на «цветение», особенно на мужское (Nikkanen, 2001; Codesido et al., 2005). Так, у плюсовых деревьев *P. nigra* возможна настолько значительная генетическая изменчивость между клонами, что у ранне- и позднецветущих клонов сроки рецептивности женских шишек и пыления могут не перекрываться, даже несмотря на небольшое расстояние между природными популяциями (Matziris, 1994). У семенного потомства *Picea glauca* с 64–67° с. ш., напротив, периоды цветения различных клонов в основном перекрываются, хотя различия все же являются значимыми (Nikkanen, 2001). При этом у обоих этих видов пыление почти полностью находилось под контролем среды. В нашем исследовании у экотипов кедра сибирского с обеих профилей сроки развития мужских и женских шишек немного различались, и стадия самого активного пыления приходилась на начало рецептивности женских шишек. Это объясняется тем, что пыление у кедра сибирского больше зависит от внешних условий, чем начало развития женских шишек. Кроме того, развитие микростробилов происходит быстрее, чем женских шишек. Поэтому в случае благоприятных температурных условий пик пыления наступает немного раньше, чем стадия рецептивности у женских шишек. Однако, учитывая то, что различия в целом были небольшими, в однородных благоприятных условиях было возможно перекрестное опыление всех экотипов между собой.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке РНФ (проект № 23-26-00080).

ЛИТЕРАТУРА

- Авров Ф. Д.** Самоопыление и перекрестное скрещивание различных видов лиственницы // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук, 1990. – Вып. 2. – С. 132–139.
- Авров Ф. Д.** Генетический обмен между насаждениями кедра сибирского в различных лесорастительных условиях // Проблемы кедр. Экология кедровых лесов, 1992. – Вып. 5. – С. 61–68.
- Авров Ф. Д.** Экология и селекция лиственницы // Проблемы региональной экологии, 1996. – Вып. 7. – С. 214 с.
- Воробьев В. Н.** Плодоношение кедр сибирского по высотным подпоясам Северо-Восточного Алтая // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук, 1964. – Вып. 3, № 12. – С. 86–90.
- Воробьев В. Н.** Цикличность репродуктивной деятельности кедр сибирского // Плодоношение лесных пород Сибири. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1982. – С. 25–44.
- Жук Е. А., Горошкевич С. Н.** Факторы внутривидовой дифференциации кедр сибирского вдоль широтного и высотного профилей // Хвойные бореальной зоны, 2012. – Т. 27, № 3–4. – С. 61–66.
- Тумов Е. В.** Развитие мегастробилов у кедр сибирского // Лесная геоботаника древесных растений. – Брянск: БТИ, 1982. – №18. – С. 136–140.
- Boes T. K., Brande J. R., Lovett W. R.** Characterization of flowering phenology and seed yield in a *Pinus sylvestris* clonal seed orchard in Nebraska, Canadian // Journal of Forest Research, 1991. – № 21. – P. 1721–1729.
- Chung M. S.** Flowering characteristics of *Pinus sylvestris* L. with special emphasis on the reproductive adaptation to local temperature factor // Acta Forestalia Fennica, 1981. – № 169. – P. 1–68.
- Codesido V., Merlo E., Fernández-López J.** Variation in reproductive phenology in a *Pinus radiata* D. Don seed orchard in Northern Spain // Silvae Genetica, 2005. – Vol. 54, № 4–5. – P. 246–256.
- Ettl G. J., Peterson D. L.** Genetic variation of Subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) in the Olympic Mountains, WA, USA // Silvae Genetica, 2001. – Vol. 50, № 3–4. – P. 145–153.
- Grant M. C., Mitton J. B.** Genetic differentiation among growth forms of Engelmann spruce and subalpine fir at tree line // Arct. Alp. Res., 1977. – № 9. – P. 259–263.
- Hiebert R. D., Hamrick J. L.** Patterns and levels of genetic variation in Great Basin bristlecone pine, *Pinus longaeva* // Evolution, 1983. – № 37. – P. 302–310.
- Matziris D. I.** Genetic variation in the phenology of flowering in Black pine // Silvae Genetica, 1994. – Vol. 43, № 5–6. – P. 321–328.
- Mutke S.** Shoot growth and phenology modelling of grafted Stone pine (*Pinus pinea* L.) in Inner Spain // Annals of Forest Science, 2003. – № 60. – P. 527–537.
- Nikkanen T.** Reproductive phenology in a Norway spruce seed orchard // Silva Fennica, 2001. – Vol. 35, № 1. – P. 39–53.