

## Семеношение гибридов *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* в прибрежной полосе Байкала

### Seed efficiency of *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* hybrids on Lake Baikal shore

Иволина Г. В.

Ivolina 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.** Два вида пятихвойных сосен – *Pinus sibirica* и *P. pumila*, имеют огромные ареалы и формируют обширную гибридную зону в Восточной Сибири. В исследовании межвидовой гибридизации первостепенное значение имеет семеношение гибридов, т.к. оно может повлиять как на эволюцию переопыляющихся видов, так и на последствия гибридизации. В данной работе была исследована семенная продуктивность гибридов, обнаруженных на восточном побережье Байкала, в сравнении с родительскими видами. Было показано, что зрелые шишки гибридов мельче, чем у кедрового стланика, но крупнее по сравнению с кедром сибирским. Семенная продуктивность, т. е. доля семян, которая дала полные семена с хорошо развитым зародышем, у гибридов составляла 34,4 % и была почти вдвое ниже, чем у кедрового стланика (66,2 %), и вполне сопоставима с таковой кедрового стланика, 36,8 %. Низкая семенная продуктивность последнего стала следствием высоких потерь из-за неполной сификации и высокой доли пустых семян. Основные репродуктивные потери гибридов приходились на все этапы с начала развития семени, особенно высока была доля недоразвитых и пустых семян. Таким образом, семенная продуктивность гибридов представляется достаточно высокой для дальнейшего возобновления, но, как правило, в прибрежной полосе Байкала обнаруживаются только гибриды F1.

**Ключевые слова.** Гибридизация, развитие семени, семенная продуктивность, сосна низкая, сосна сибирская.

**Summary.** Two 5-needle pine species, *Pinus sibirica* and *P. pumila*, have vast geographic distribution and form wide hybrid zone in the Eastern Siberia. In the interspecies hybridization studies, seed production of hybrids has primary significance for further evolution of the cross-pollinated species. Seed efficiency of the hybrids and their parental species found on the eastern shore of Lake Baikal was studied. It was shown that mature cones of the hybrids were smaller than that in *P. sibirica* but bigger than that in *P. pumila*. Seed efficiency, i. e., portion of ovules which give rise filled seeds with well-developed embryo, of the hybrids was 34.0 % and was almost 2-fold less than that in *P. pumila* (66.2 %) and quite comparable with that in *P. sibirica* (36.8 %). Low seed efficiency in *P. sibirica* was due to low seed formation frequency and high portion of empty seeds. Main reproductive losses in the hybrids occurred at all stages from the seed development beginning, portions of the aborted and empty seeds were especially high. Thus, seed efficiency of the hybrids appears high enough for further renewal, but, as a rule, only F1 hybrids are found on Lake Baikal shore.

**Key words.** Hybridization, *Pinus pumila*, *Pinus sibirica*, seed development, seed efficiency.

**Введение.** Естественная гибридизация широко распространена среди растений, в частности, у хвойных. Древесные растения чаще всего формируют гибридные скопления либо гибридизация ведет к интрогрессии (Коропачинский, Милютин, 2006). В изучении естественной гибридизации одним из основных вопросов является определение фертильности и семенной продуктивности гибридов, т.к. именно от этого зависят появление следующих поколений и дальнейшие эволюционные последствия межвидового взаимодействия.

Сосна сибирская, или кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour), и сосна низкая, или кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel) – два вида пятихвойных сосен (секция *Quinquefoliae* Duhamel подрод *Strobos* Lemmon), которые формируют обширную гибридную зону в Восточной Сибири. Известно, что гибриды данной пары видов фертильны, изучению их семеношения было посвящено несколько работ (Петрова и др., 2007; Васильева, Горошкевич, 2012; Васильева, 2014, 2022). Однако в каждой новой обнаруженной гибридной популяции этот вопрос остается актуальным, поскольку семеношение в определенной степени определяет возможности расселения гибридов и потенциал дальнейшего генетическо-

го взаимодействия родительских видов. В данной работе рассматривается семенная продуктивность гибридов кедрового стланика и кедрового сибирского, обнаруженных на восточном берегу Байкала в устье р. Большой Чивыркуй, в сравнении с родительскими видами.

**Материалы и методы.** Растительный материал для исследования был собран с деревьев кедрового сибирского, кедрового стланика и их естественных гибридов, произрастающих на восточном берегу Байкала в устье Большого Чивыркуя (53°48,5' с. ш., 109°12,5' в. д., 459 м над ур. м.) в 2019 г. С каждого дерева было собрано по 5–8 зрелых шишек.

У каждой шишки была измерена длина, максимальный диаметр и рассчитано их отношение. Структуру шишки измеряли следующим образом: от оси шишки отделяли все чешуи, подсчитывали их число в проксимальной стерильной, медиальной фертильной и дистальной стерильной зоне. Исходное число семяпочек в шишке считали как удвоенное число чешуй в медиальной зоне, т. к. под каждой чешуйкой в лучшем случае расположено 2 зрелых семени. Иногда под чешуйкой было одно или вовсе не было семян, т. е. семификация была неполной. Потери из-за неполной семификации рассчитывались как доля семяпочек, погибших на самых ранних этапах развития, которые даже недоразвитого семени не дали. Далее подсчитывали общее число семян. Некоторые семена были значительно, т. е. в несколько раз меньше – это недоразвитые семена. Развитые семена анализировали с помощью рентгенографии. На рентгенограмме подсчитывали число пустых семян, семена с ущербным эндоспермом, полные семена. В полных семенах не всегда просматривался зародыш в коррозионной полости (канале), такие семена относили к категории беззародышевых. У остальных полных семян в канале был слабо развитый, занимающий половину или менее длины канала, или хорошо развитый зародыш, занимающий около 90 % канала. Семенную продуктивность высчитывали как долю семяпочек, давших полные семена с хорошо развитым зародышем.

Полученные данные обрабатывали в программе Statistica 8.0. В таблицах приведены средние значения и стандартные отклонения. Для выборок, имеющих нормальное распределение, различия между тремя вариантами определяли с помощью критерия Ньюмана-Кейлса. Если распределение выборки отличалось от нормального, а это все признаки, отражающие потери семяпочек в ходе развития в полноценное семя (доля недоразвитых семян, доля пустых семян и пр.), то для сравнения использовали критерий Манна-Уитни.

**Результаты и обсуждение.** Шишки видов существенно отличались по размерам, у кедрового сибирского они были крупнее, имели более округлую форму и содержали больше чешуй по сравнению с кедровым стлаником (табл. 1). Шишки естественных гибридов характеризовались промежуточными размерами, но доля чешуй в медиальной зоне у них была примерно такой же, как у кедрового стланика.

Таблица 1

Характеристика шишек видов и гибридов *Pinus sibirica* и *P. pumila*

Признак	<i>P. sibirica</i>	Гибриды	<i>P. pumila</i>
Длина шишки, см	5,8 ± 0,6 a	5,4 ± 0,5 b	4,8 ± 0,4 c
Диаметр шишки, см	4,7 ± 0,3 a	3,7 ± 0,3 b	3,1 ± 0,2 c
Длина / Диаметр	1,23 ± 0,09 a	1,47 ± 0,11 b	1,56 ± 0,15 c
Число чешуй	77,9 ± 8,4 a	57,8 ± 8,9 b	50,0 ± 7,6 c
Число чешуй в медиальной зоне, шт.	41,4 ± 5,3 a	33,2 ± 5,2 b	30,0 ± 4,6 c
Доля чешуй в медиальной зоне, %	53,2 ± 4,9 a	57,6 ± 4,6 b	60,4 ± 6,8 b

Примеч.: различия считали значимыми при достижении значения  $p < 0,05$ , что обозначали разными буквами. Если различия не были значимыми, то буквы рядом со средними – одинаковые.

Исходное число семяпочек, т. е. потенциальная семенная продуктивность, была высокой как у видов, так и у гибридов. Однако репродуктивные потери на каждом этапе развития семени снижали реальную семенную продуктивность, т. е. содержание полноценных семян в шишке (табл. 2). Интересно отметить, что на этапе неполной семификации максимальные потери были не у гибридов, а у кедрового сибирского. Однако гибриды принципиально отличались от видов повышенной в 3,5–5 раз долей недоразвитых семян. На следующем этапе, который отражается долей пустых семян, максимальные по-

тери опять были характерны для кедра сибирского, но гибриды имели очень близкое значение. На всех дальнейших этапах (доля семян с ущербным эндоспермом, доля семян с пустым каналом и с недоразвитым зародышем) гибриды по сравнению с видами имели максимальные потери. В конечном итоге высокие репродуктивные потери, наблюдавшиеся у гибридов, привели к минимальному содержанию полноценных семян в шишке. Однако в пересчете на число семяпочек семенная продуктивность гибридов была сопоставима с таковой кедра сибирского и почти вдвое ниже по сравнению с кедровым стлаником.

Таблица 2

Динамика развития семени у видов и гибридов *Pinus sibirica* и *P. pumila*

Признак	<i>P. sibirica</i>	Гибриды	<i>P. pumila</i>
Число семяпочек, шт.	82,7 ± 10,5 a	66,4 ± 10,3 b	60,0 ± 9,2 c
Неполная семификация, %	25,3 a	15,4 b	14,8 b
Число семян, шт.	62,4 ± 16,0 a	56,8 ± 14,0 ab	51,0 ± 13,5 b
Доля недоразвитых семян, %	3,6 a	17,9 b	5,2 a
Число развитых семян, шт.	60,1 ± 16,0 a	46,7 ± 14,0 b	48,2 ± 12,9 b
Доля пустых семян, %	39,7 a	34,0 a	11,4 b
Число семян с эндоспермом, шт.	36,4 ± 12,9 a	31,0 ± 12,6 a	42,9 ± 13,2 b
Доля семян с ущербным эндоспермом, %	12,7 a	20,2 a	2,9 b
Число полных семян, шт.	32,1 ± 13,5 a	25,2 ± 12,3 a	41,7 ± 13,0 b
Доля семян с пустым каналом, %	0,6 a	1,8 b	0,6 a
Число семян с зародышем, шт.	31,9 ± 13,6 a	24,8 ± 12,1 a	41,5 ± 13,0 b
Доля семян с недоразвитым зародышем, %	3,3 a	8,9 b	5,2 a
Число семян с развитым зародышем, шт.	31,0 ± 13,7 a	23,0 ± 12,0 b	39,5 ± 13,1 c
Семенная продуктивность	36,8 ± 14,6 a	34,4 ± 16,9 a	66,2 ± 20,8 b

Примеч.: различия считали значимыми при достижении значения  $p < 0,05$ , что обозначали разными буквами. Если различия не были значимыми, то буквы рядом со средними – одинаковые.

Довольно низкая семенная продуктивность кедра сибирского была результатом высоких потерь из-за неполной семификации и повышенной доли пустых семян. Вероятно, так произошло из-за обилия чужеродной пыльцы в общем пыльцевом пуле в период опыления. В результате недостаточного опыления и/или опыления чужой пыльцой у кедра сибирского часть семяпочек погибла на довольно ранних этапах развития еще до формирования семени (неполная семификация) и на этапе оплодотворения, что привело к формированию пустых семян.

Ранее исследование семенной продуктивности проводилось в 2005 г. около поселка Давша (бывшая усадьба Баргузинского заповедника), в дельте р. Верхней Ангары (Петрова и др., 2007) и повторно в дельте р. Верхней Ангары в 2009 г. (Васильева, Горошкевич, 2012). Сравнение данной работы с полученными ранее результатами показано на рис. 1. Гибриды всегда имели сниженную семенную продуктивность в сравнении с родительскими видами независимо от места и/или года исследования.

Таким образом, в прибрежной полосе Байкала гибриды имели достаточно высокую семенную продуктивность, чтобы обеспечить возобновление следующего поколения. Однако, как правило, гибриды на побережье Байкала представляют F1, видимо, следующие поколения малочисленны, или их крайне трудно идентифицировать.

**Благодарности.** Работа поддержана Министерством науки и высшего образования РФ (госзадание ИМКЭС СО РАН, регистрационный номер проекта 1022042600048-9-1.5.1).

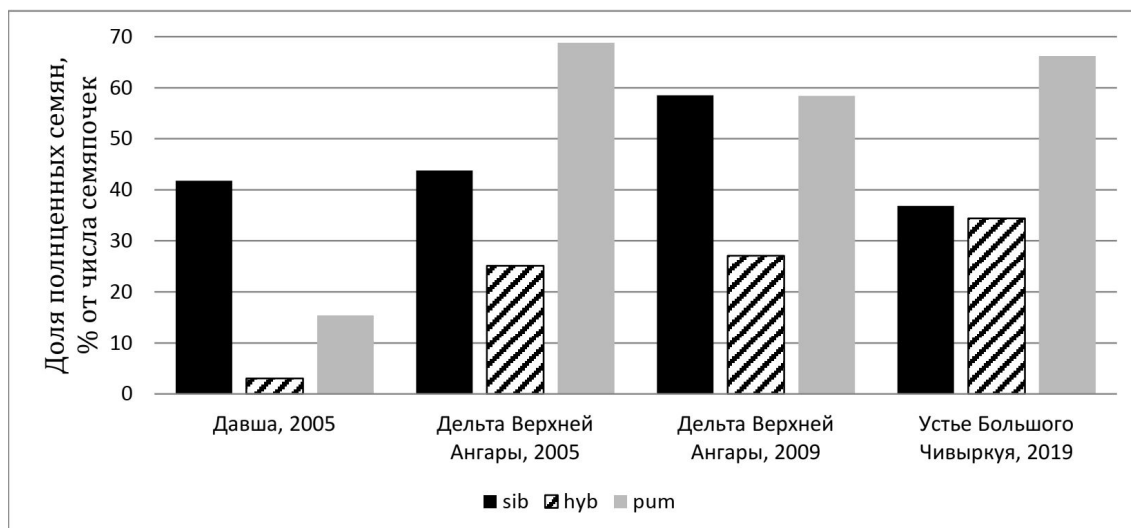


Рис. 1. Сравнение семенной продуктивности кедров сибирского (sib), гибридов (hyb) и кедрового стланика (pum) в разных районах исследования и в разные годы в прибрежной полосе Байкала.

#### ЛИТЕРАТУРА

**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.

**Васильева Г. В.** Семеношение гибридов *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* в северо-восточной части гибридной зоны // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2022. – Т. 21, № 1. – С. 15–19. DOI: 10.14258/pbssm.2022003

**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.

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

**Петрова Е. А., Горошкевич С. Н., Политов Д. В., Белоконов М. М., Попов А. Г., Васильева Г. В.** Семенная продуктивность и генетическая структура популяций в зоне естественной гибридизации кедров сибирского и кедрового стланика в северном Прибайкалье // Хвойные бореальной зоны, 2007. – Т. 24, № 2–3. – С. 329–335.