

## ПОЧВОВЕДЕНИЕ И ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

УДК 575.222.7: 581.543.2: 582.475

**Г.В. Васильева, Е.А. Жук, А.Г. Попов**

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (г. Томск)  
E-mail: galina\_biology@mail.ru*

### **ФЕНОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR), КЕДРОВОГО СТЛАНИКА (*PINUS PUMILA* (PALL.) REGEL.) И ГИБРИДОВ МЕЖДУ НИМИ**

Работа выполнена при финансовой поддержке СО и УрО РАН (грант №53) и СО РАН (проекты фундаментальных исследований № 6.3.1.16 и № 7.10.1.3), программы Президиума РАН (проект № 16.5) и РФФИ (грант № 07–04–00593а)

**Аннотация.** Показана динамика развития мужских и женских шишек у гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником в сравнении с родительскими видами *ex situ*. По срокам прохождения фенофаз гибриды занимают не строго промежуточное положение по отношению к родительским видам, а имеют большее сходство с кедровым стлаником. Выявлена неполная фенологическая изоляция гибридов от чистых видов.

**Ключевые слова:** кедр сибирский; кедровый стланик; естественные гибриды; фенология цветения.

Существует три основных фактора, обеспечивающих дискретность видов: генетическая, репродуктивная и экологическая изоляция [1–3], с помощью которых вид защищает свой генофонд от чужеродных генов [4]. В. Грант разделил механизмы репродуктивной изоляции на внешние и внутренние [5]. К первым относятся барьеры, препятствующие попаданию пыльцы на женские репродуктивные органы, а ко вторым – препятствующие оплодотворению, образованию зародыша и полноценных фертильных особей. Единственный способ внешней изоляции, который возможен у видов рода *Pinus*, это временная, а именно фенологическая изоляция. Между видами этого рода явление гибридизации наблюдается довольно часто [6]. Необходимым, но не достаточным условием для гибридизации является перекрывание ареалов видов. Ареал кедрового стланика перекрывается с ареалами кедра сибирского, кедра корейского и сосны мелкоцветковой, однако его естественные гибриды обнаружены только с кедром сибирским [7] и сосной мелкоцветковой [8]. Хотя стланик и кедр корейский генетически очень близки [9–11], между этими видами имеется полная фенологическая изоляция, и потому гибриды между ними не образуются [12]. Гибриды между кедром сибирским и стлаником обнаружены в большом количестве во многих областях зоны перекрывания ареалов этих видов [7, 12–16].

Длительное сосуществование гибридов с родительскими видами может привести к интрогрессии, которая бывает однонаправленной и двунаправленной в зависимости от совместимости гибридов с чистыми видами. Одной из причин однонаправленной интрогрессии является фенологическая изоляция гибридов только от одного родительского вида, а фенологическая изоляция от обоих чистых видов может привести к обособлению гибридов и их переопылению только с гибридными особями [5]. Цель работы – анализ динамики развития мужских и женских шишек у гибридов в сравнении с родительскими видами *ex situ* для оценки возможности фенологической изоляции гибридов от чистых видов.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужило вегетативное потомство кедра, стланика и гибридов, выращенное в однородных условиях прививочной плантации (Научный стационар «Кедр» ИМКЭС СО РАН, 30 км к югу от г. Томска, 56°13' с.ш., 84°51' в.д., 78 м над ур. м.), расположенной в южной части подзоны южной тайги. Природные популяции произрастали в нижней части лесного пояса темнохвойных горнотаежных лесов в Южном Прибайкалье (51°47' с.ш., 103°40' в.д., 900 м над ур. м.). Этот район находится в зоне перекрытия ареалов кедра и кедрового стланика, где были обнаружены естественные гибриды между этими двумя видами. В насаждении было выбрано по 10 средних деревьев в возрасте 120–140 лет. Черенки с этих деревьев были собраны и привиты весной 1997 г. на одновозрастные 6–7-летние подвой местного экотипа кедра и выращены в однородных условиях с размещением 3×6 м. Наблюдения за развитием женских и мужских шишек проводились в 2005–2007 гг.

#### Фазы развития женской шишки после выхода из покровных чешуй (по Титову, 1982)

Фаза	Описание
ОШ1	Семенные чешуи расположены под острым углом к оси стробила; короче кроющих чешуй. Цвет стробила красный
ОШ2	Между семенной чешуей и осью почти прямой угол. Кроющие чешуи длиннее семенных. Семенные чешуи достигли половины своего размера. Цвет стробила красный или темно-красный
ОШ3	Угол между семенной чешуей и осью составляет 90°. Семенные чешуи достигли 2/3–3/4 своей полной величины. Цвет стробила темно-фиолетовый
ОШ4	Семенные чешуи почти равны кроющим. Кроющие чешуи по всей длине прилегают к семенным. Цвет стробила темно-фиолетовый с сизым налетом
ОШ5	Кроющие чешуи отгибаются от семенных на 1/3–1/2 своей длины. Цвет тот же
ОШ6	Кроющие чешуи отгибаются от семенных более чем наполовину (до 2/3)
ОШ7	Семенные чешуи сходятся, но не соприкасаются друг с другом. Угол между семенной чешуей и осью острый, в средней части шишки примерно 60–70°. Семенные чешуи толще кроющих в 5 раз
ОШ8	Семенные чешуи находятся под острым углом к оси. В средней части шишки примерно 45°
ЗШ	Полное смыкание чешуй

*Примечание.* ОШ – открытая шишка; ЗШ – закрытая шишка.

Фенологические наблюдения за цветением велись в течение всего периода цветения ежедневно. В развитии женских шишек наблюдается три основных этапа: прижатой почки, бутона и открытой шишки [17]. В развитии открытой шишки Е.В. Титов [18] выделил 8 фенологических фаз, в течение которых меняются физиологическое состояние и восприимчивость к пыльце, а также происходят морфологические изменения (таблица). Рецептивными фазами считаются ОШ4–ОШ6. В развитии микростробилов отмечали сроки начала, пика и окончания пыления.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Период цветения занимал около 10–15 дней. Сроки прохождения фенофаз существенно различались у видов, а гибриды занимали промежуточное положение по данному признаку (рис. 1). Цветение как видов, так и гибридов приходится на одну и ту же вегетативную фенофазу, когда на весеннем побеге отмечается массовое обособление хвоинок в брахибластах. Внутри каждого вида у гибридов существует определенный разброс по срокам прохождения фенофаз, что на рис. 1 представлено полосой, ширина которой отражает индивидуальную изменчивость.

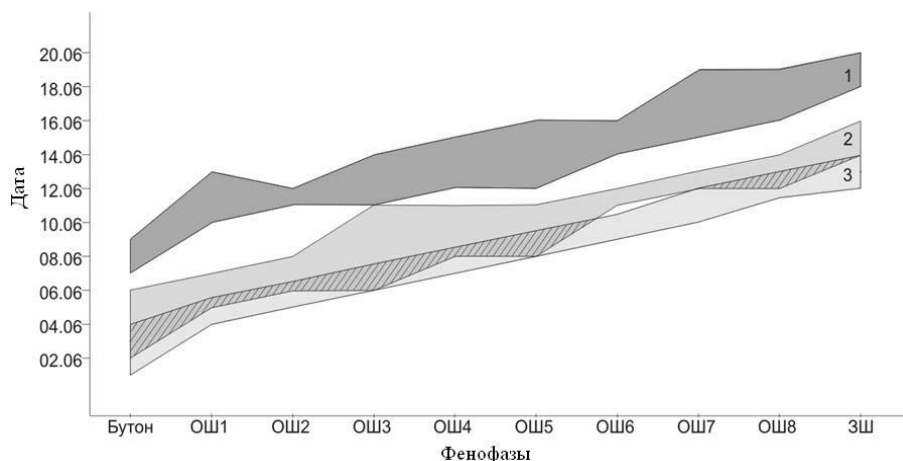


Рис. 1. Динамика развития женских шишек у кедра (1), стланика (3) и гибридов (2). Заштрихованными участками показано перекрытие фаз развития

Фазы развития шишки от бутона до ЗШ у кедра наблюдались в среднем на 5 дней позже, чем у стланика. На протяжении всего периода цветения разрыв по срокам прохождения фенофаз у чистых видов оставался примерно одинаковым. Благодаря существенному временному разрыву между рецептивными фазами создается фенологическая изоляция видов в условиях клонового архива. Гибриды, хотя и занимали промежуточное положение между видами, по данному признаку были явно ближе к стланику. Фазы развития женских шишек кедра и гибридов не перекрывались, но имели одну точку соприкоснове-

ния в ОШЗ. Почти на всем протяжении периода цветения сроки прохождения фенофаз гибридов и стланика частично перекрывались. Временной разрыв между фазами рецептивности у кедр и гибридов составлял в среднем 4 дня.

Стланик очень редко имел развитые микростробилы, поэтому оценка сроков пыления в данном случае не может быть достоверной. Временной интервал между пиками пыления кедр и гибридов составлял 2–3 дня. Как у кедр, так и у гибридов массовый вылет пыльцы приходился на фазы рецептивности их женских шишек (рис. 2). Завершение пыления гибридов происходит раньше, чем женские шишки кедр переходят в рецептивную фазу, а срок пыления кедр захватывает окончание периода рецептивности женских шишек гибридов. Поэтому в однородных условиях клонового архива возможно образование бэккроссов, у которых гибриды и кедр будут являться материнским и отцовским растениями соответственно.

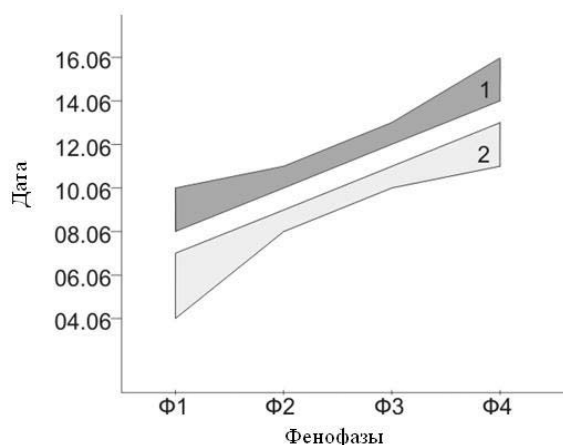


Рис. 2. Динамика развития микростробил у кедр (1) и гибридов (2):  
Ф1 – обособление микроспорфиллов в мужских шишках; Ф2 – начало пыления;  
Ф3 – пик пыления; Ф4 – завершение пыления

У растений сходство гибридов с одним из родительских видов наблюдается почти так же часто, как промежуточное положение их признаков по отношению к родительским видам [19]. Одна из возможных причин такого сходства заключается в том, что признаки, по которым различаются близкородственные виды, часто проявляют доминантный характер наследования [20]. Другая возможная причина состоит в том, что гибридные особи представляют собой бэккроссы на данный вид [21]. Исследованные гибриды по большинству морфологических признаков промежуточны по отношению к родительским видам, однако наблюдаемые фенологические особенности позволяют предположить, что они являются бэккроссами на кедровый стланик. Интрогрессия часто наблюдается в роде *Pinus*, например между кедровым стлаником (*P. pumila*) и сосной мелкоцветковой (*P. parviflora*) [8, 22], сосной ладанной (*P. taeda*) и сосной ежовой (*P. echinata*) [23]. Цветение стланика опережает цветение сосны мелкоцветковой на 6–10 дней [24], а цветение со-

сны ладанной предшествует цветению сосны ежовой на 2–3 нед. [25], и, тем не менее, благодаря погодным колебаниям происходит гибридизация между этими видами. Временной разрыв между одинаковыми фенофазами у кедр и стланика в условиях клонового архива больше, чем в природе, по данным С.Н. Горошкевича [12], 5 и 3 дня соответственно. Условия в природных местообитаниях более изменчивы, поэтому различия между видами сглаживаются. Следовательно, различия между гибридами и видами в природе будут также значительно меньше и, скорее всего, сроки прохождения фенофаз гибридами будут полностью перекрываться со стланиковыми и частично с кедровыми. Действительно, гибриды в природных популяциях переопыляются как с обоими видами, так и между собой [26]. Таким образом, между гибридами и родительскими видами отсутствует полная фенологическая изоляция, как и между двумя родительскими видами. Несмотря на это, не исключена возможность репродуктивной изоляции гибридов за счет других, внутренних механизмов.

### Литература

1. *Завадский К.М.* Учение о виде. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1961. 255 с.
2. *Концепция вида и симпатрическое видообразование* / Под ред. А.С. Северцова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. 192 с.
3. *Vock W.J.* The species concept in theory and practice // *Zoological Science*. 1992. Vol. 9, № 4. P. 697–712.
4. *Конарев В.Г.* Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений. СПб.: ВИР, 1998. 370 с.
5. *Грант В.* Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
6. *Mirov N.T.* The genus *Pinus*. N.Y.: Ronald, 1967. 602 p.
7. *Горошкевич С.Н.* О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* (Pinaceae) в Прибайкалье // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 9. С. 48–57.
8. *Watanabe Y., Imazu M., Shimizu T.* Chloroplast DNA typing by 3CK-SSCR in the *Pinus pumila*–*P. parviflora* var. *pentaphylla* complex (Pinaceae) // *Journal of Plant Research*. 1995. Vol. 108. P. 493–499.
9. *Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П.* Межвидовая генетическая дифференциация кедровых сосен Евразии по изоферментным локусам // *Генетика*. 1990. Т. 26, № 4. С. 694–707.
10. *Krutovskii K.V., Politov D.V., Altukhov Y.P.* Genetic differentiation and phylogeny of stone pine species based on isozyme loci // *Subalpine stone pines and their environment: the status of our knowledge: Proceedings of international workshop*. Ogden, UT, 1994. P. 19–30.
11. *Потенко В.В.* Полиморфизм изоферментов и филогенетические взаимоотношения хвойных видов Дальнего Востока России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 2004. 38 с.
12. *Горошкевич С.Н., Попов А.Г.* О возможности естественной гибридизации и наличии естественных гибридов у пятихвойных сосен Северной и Восточной Азии в областях перекрытия ареалов // *Лесные экосистемы Северо-восточной Азии и их динамика: Материалы IV Междунар. конф.* Владивосток, 2006. С. 199–203.
13. *Попов А.Г., Горошкевич С.Н.* Естественная гибридизация кедр сибирского и кедрового стланика в северном Прибайкалье (Баргузинский заповедник): встречаемость гибридов и структура их кроны // *Лесные экосистемы Северо-восточной Азии и их динамика: Материалы IV Междунар. конф.* Владивосток, 2006. С. 224–227.

14. Горошкевич С.Н., Васильева Г.В., Попов А.Г. О наличии естественных гибридов у пятихвойных сосен северной и восточной Азии // Растения в муссонном климате: Материалы IV Междунар. конф. Владивосток, 2006. С. 199–205.
15. Горошкевич С.Н., Васильева Г.В., Попов А.Г. О гибридизации кедрового стланика в западной части станового нагорья // Лесное хозяйство. 2008. № 6. С. 25–27.
16. 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. P. 43–52.
17. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедрового стланика. Новосибирск, 1972. 279 с.
18. Титов Е.В. Развитие мегастробилов у кедрового стланика // Лесная геоботаника древесных растений. 1982. № 18. С. 136–140.
19. Riesberg L.N., Carney S.E. Plant hybridization // New Phytologist. 1998. Vol. 140. P. 599–624.
20. Gottlieb L.D. Genetics and morphological evolution in plants // American Naturalist. 1984. Vol. 33. P. 681–709.
21. Martin N.H., Bouck A.C., Arnold M.L. The genetic architecture of reproductive isolation in Louisiana Irises: flowering phenology // Genetics. 2007. Vol. 175. P. 1803–1812.
22. Senjo M., Kimura K., Watano Y., Ueda K., Shimizu T. Extensive mitochondrial introgression from *Pinus pumila* to *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae) // Journal of Plant Research. 1999. Vol. 112. P. 97–105.
23. Florence L.Z., Hicks R.R. Further evidence for introgression of *Pinus taeda* with *P. echinata*: electrophoretic variability and variation in resistance to *Cronartium fusiforme* // Silvae Genetica. 1980. Vol. 29, № 2. P. 41–43.
24. Ito M., Suyama Y., Ohsawa T.A., Watano Y. Airborne-pollen pool and mating pattern in a hybrid zone between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* // Molecular Ecology. 2008. Vol. 17. P. 5092–5103.
25. Xu S., Tauer C.G., Nelson C.D. Natural hybridization within seed sources of shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.) and loblolly pine (*Pinus taeda* L.) // Tree Genetics and Genomes. 2008. Vol. 4. P. 849–858.
26. Петрова Е.А., Горошкевич С.Н., Политов Д.В. и др. Семенная продуктивность и генетическая структура популяций в зоне естественной гибридизации кедрового стланика // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24, № 2–3. С. 329–335.

Поступила в редакцию 21.02.2009 г.

**Galina V. Vasilieva, Eugenia A. Zhuk, Aleksandr G. Popov**

*Institute for Monitoring of Climatical and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia*  
E-mail: galina\_biology@mail.ru

**FLOWERING PHENOLOGY OF THE SIBERIAN STONE PINE  
(*PINUS SIBIRICA* DU TOUR), JAPANESE STONE PINE (*PINUS PUMILA* (PALL.)  
REGEL.) AND THEIR HYBRIDS**

**Summary.** Male and female cones development was studied to assess an opportunity of phenological isolation of hybrids between Siberian stone pine and Japanese stone pine from their parental species. Subject was vegetative progeny of Siberian stone pine, Japanese stone pine and hybrids grown under the same plantation conditions. Phenological observations were carried out from 2005 to 2007 y. during the whole flowering period. The development of Siberian stone pine female cones has three main stages, namely

*compact bud, flower bud and open cone. Eight phenological phases that characterized by physiological and morphological changes and receptivity to pollen were observed during open cone stage. Times of pollination start, peak and finish were registered. Flowering period continued about 10–15 days. Species have significantly different times of phenological phases and hybrids were intermediate. There is range of phenological phase times within each species and hybrids. All female cone phenological phases of Siberian stone pine started on average 5 days earlier than those of Japanese stone pine. Although hybrids were intermediate between species they were obviously close to Japanese stone pine. Phenological phases of hybrids and Japanese stone pine partially overlapped during almost whole flowering period. Time interval between receptivity phases of Siberian stone pine and hybrids was on average 4 days. Time interval between pollen release peak of Siberian stone pine and hybrids was 2–3 days. There is no complete phenological isolation both between hybrids and parental species and between parental species. Nevertheless, the opportunity of reproductive isolation due to another inner ways is not excluded.*

**Key words:** *Siberian stone pine; Pinus sibirica; Pinus pumila; Japanese stone pine; natural hybrids; flowering phenology.*

*Received February 21, 2009*