

## Кедр сибирский, кедровый стланик, их гибриды и беккроссы: сравнительный анализ морфогенеза кроны в первые 10 лет жизни

## Siberian stone pine, Siberian dwarf pine, their hybrids, and backcrosses: comparative analysis of crone formation in the first 10 years of life

Горошкевич С. С.<sup>1,2</sup>, Горошкевич С. Н.<sup>1</sup>

Goroshkevich S. S.<sup>1,2</sup>, Goroshkevich S. N.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия.

E-mails: sergeygoroshkevich@mail.ru, pearldiver@yandex.ru

<sup>1</sup> Institute of monitoring of climatic and ecological systems, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Tomsk, Russia

<sup>2</sup> Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия

<sup>2</sup> Tomsk State University, Tomsk, Russia

**Реферат.** На примере 10-летнего семенного потомства из северобайкальской природной популяции впервые проведен сравнительный анализ морфогенеза кроны у кедра сибирского (*Pinus sibirica*), кедрового стланика (*Pinus pumila*), их гибридов и беккроссов. Цель – разложить явление жизненной формы на элементарные признаки, проследить их становление в начале онтогенеза на двух контрастных примерах (прямо стоящее дерево vs. стелющееся дерево) и наследование при межвидовой гибридизации. Родительские виды принципиально различались по (1) наклону ствола и (2) апикальному доминированию на двух уровнях (однолетних побегов и многолетних ветвей). Фототропический наклон ствола у кедрового стланика запускал механизм формирования жизненной формы стланца. Апикальное доминирование в системе многолетних ветвей было главным фактором формирования кроны. Оно, в свою очередь, состояло из двух ключевых характеристик: величины и избирательности. У кедра апикальное доминирование было сильным и неизбирательным, у стланика – слабым и избирательным: ему не подчинялись некоторые самые крупные ветви. Все ключевые признаки наследовались гибридами и беккроссами строго промежуточно в соответствии с долей видов в геноме потомства.

**Ключевые слова.** Беккроссы, гибриды, кедр сибирский, кедровый стланик, морфогенез кроны.

**Summary.** For the first time, a comparative analysis of crown morphogenesis in Siberian stone pine (*Pinus sibirica*), Siberian dwarf pine (*P. pumila*), their hybrids and backcrosses was carried out using the example of 10-year-old seed offspring from the Northern Baikal natural population. The goal is to “decompose” the life form phenomenon into elementary traits, to trace their formation at the beginning of ontogenesis on two contrasting examples (an upright tree vs. prostrate tree) and inheritance after interspecific hybridization. The parent species differed fundamentally in (1) stem inclination and (2) apical dominance at two levels (1-year-old shoots and perennial branches). The phototropic slope of the Siberian dwarf pine stem “triggered” the mechanism of prostrate tree formation. Apical dominance in the system of perennial branches was the main factor in the crown formation. It, in turn, consisted of two key characteristics: strength and selectivity. In Siberian stone pine, apical dominance was strong and nonselective. In Siberian dwarf pine, apical dominance was weak and selective: some of the largest branches did not obey him. All key traits were inherited by hybrids and backcrosses strictly intermediate in accordance with the proportion of species in the offspring genome.

**Key words.** Backcrosses, crown morphogenesis, hybrids, Siberian dwarf pine, Siberian stone pine.

Абсолютное большинство видов сосны – прямо стоячие деревья. Лишь два вида – сосна горная (*Pinus mugo* Turra) в горах Европы и кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel) в северо-восточной четверти Азии имеют принципиально иную форму роста. У них отсутствует сколько-нибудь выраженный ствол. Их высота обычно не превышает 5–6 м. Их крона в благоприятных условиях имеет форму чаши, образованной многими относительно единообразными саблевидно изогнутыми то ли стволами, то ли ветвями.

Из этих двух понятий в данном случае невозможно выбрать одно: ствол или ветвь. Видимо, поэтому исследователь кедрового стланика В. Н. Моложников (1975) удачно определил их как «стволы-ветви».

На Западе жизненную форму (форму роста) двух необычных видов сосны по традиции, которая идет еще от Теофраста, определяют как кустарник (*shrub*): невысокое и многоствольное древесное растение (Holubickova, 1965; Christensen, 1987). В российской традиции, которая берет начало с трудов И. Г. Серебрякова (1952, 1962) кустарниками принято считать лишь те древесные растения, которые не просто многоствольные и невысокие, но еще и характеризуются циклической сменой скелетных осей в онтогенезе: прежние стареют и отмирают, их заменяют новые. Если смены осей нет, то даже при полном отсутствии вертикального ствола древесное растение считается деревом, в данном случае, стелющимся (синоним – стланец). Такой подход представляется нам более глубоким, поэтому мы используем его.

Является ли стланцем кедровый стланник? Название как будто бы говорит само за себя. И. Г. Серебряков (1962) также склонялся к этой точке зрения: мотивировал ее более или менее горизонтальным положением скелетных осей кедрового стланика и их способностью к укоренению. Однако утверждать это с определенностью можно лишь после корректного анализа морфогенеза. Такой анализ на примере зрелых растений в природных экосистемах, в основном, подтвердил выдвинутые предположения (Моложников, 1975; Хоментовский, 1995; Goroshkevich et al., 2008). Однако всё познается в сравнении. В данном случае это сравнение кедрового стланика с близкородственным прямостоячим видом в одинаковых условиях. Сам И. Г. Серебряков (1962, с. 320) писал: «... представляло бы большой интерес сравнительное изучение морфогенеза у сибирского кедра и кедрового стланика». В настоящей публикации 60 лет спустя, наконец, делается попытка такого сравнительного исследования.

И. Г. Серебряков (1962) строил свою классификацию жизненных форм по типу филогенетической систематики: отдел, класс и т. д. Это предполагает выраженную дискретность отдельностей, дефицит или отсутствие промежуточных вариантов. Их, действительно, не много, но они есть, например, на уровне классов: кустовидные деревья и древовидные кустарники. Значит, промежуточные формы более или менее адаптивны, для них находятся ниши в экосистемах. На следующем уровне, уровне прямостоячих и стелющихся деревьев, у И. Г. Серебрякова (1962) нет промежуточного таксона – полустланцев. Очевидно, по той же причине: промежуточность не адаптивна, ниши нет.

У обоих стелющихся видов сосны в природе есть гибриды с прямостоячими «родственниками». Гибриды сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) с сосной горной встречаются по всему ареалу последнего вида (Christensen, 1987; Hamernik, Musil, 2007), гибриды кедра сибирского (*P. sibirica*) с кедровым стлаником – по всей области наложения ареалов (Goroshkevich et al., 2008; Горошкевич и др., 2010). В этих и других публикациях показано, что жизненная форма естественных гибридов в обоих случаях более или менее промежуточная между родительскими видами: полустелющаяся. Эти выводы были сделаны на основании описания зрелых особей. Корректный сравнительный анализ морфогенеза гибридов, тем более беккроссов, с родительскими видами в одинаковых условиях среды до сих пор проведен не был.

Цель настоящей работы – провести такой анализ, т.е. разложить явление жизненной формы на элементарные признаки, проследить их становление в начале онтогенеза на двух контрастных примерах (кедр сибирский, прямостоячее дерево vs. кедровый стланник, стелющееся дерево), а также установить характер наследования всего синдрома жизненной формы их гибридами и беккроссами.

Объект исследования – семенное потомство из природной популяции в дельте Верхней Ангары (Северное Прибайкалье), которая располагается в гибридной зоне кедра сибирского и кедрового стланика. Там два вида живут вместе на низких островах среди болот и озер. Стланник абсолютно преобладает, кедр встречается значительно реже. Еще более редки гибриды. Эта популяция была основательно изучена ранее (Goroshkevich et al., 2008). Соотношение зрелых (плодоносящих) растений стланика, кедра и гибридов 60:3:1. Все гибриды были типичными, строго промежуточными по комплексу признаков, т.е. с очень большой вероятностью гибридами первого поколения. Изоэнзимный анализ зародышей показал, что в этой популяции действительно происходит реальное генетическое взаимодействие между стлаником, кедром и гибридами (Петрова и др., 2007). Значит, в семенном потомстве этой популяции возможны 6 дискретных вариантов: чистый кедр, чистый стланник, гибриды первого поколения, гибриды второго поколения, беккроссы на кедр, беккроссы на стланник.

Осенью 2009 г. в описанной популяции были собраны семена с кедра, стланика и гибридов. Семена были посеяны весной 2010 г. на научном стационаре «Кедр» ИМКЭС СО РАН (крайний юго-восток Томской области, южная граница лесной зоны). Исследование проводили осенью 2020 г. по достижении потомством 10-летнего возраста. К этому времени появилась возможность достаточно надежно идентифицировать их статус по морфологии.

Нашей задачей было идентифицировать, по крайней мере, 5 из 6 упомянутых выше дискретных вариантов (мы были уверены, что гибриды 1-го и 2-го поколений вряд ли будут существенно различаться). При идентификации мы исходили (1) из информации о структуре исходной популяции, включая сроки цветения, и (2) из разнообразия фенотипов внутри варианта. По оценке в период цветения, доля стланика в общей пыльцевой продукции была 99 % процентов, доля кедра 0,9 %, доля гибридов 0,1 %. Пик цветения у стланика был 2–3 дня раньше, чем у кедра. Поэтому доля собственной пыльцы в период цветения кедра была примерно на порядок больше, чем его доля в общей пыльцевой продукции. Гибриды занимали промежуточное положение по срокам цветения, но чуть ближе в этом отношении к стланику, поэтому могли опыляться гибридами, стлаником и, с меньшей вероятностью, кедром (Васильева и др., 2010).

Для идентификации статуса саженцев использовали два признака: цвет хвои (от зеленого у кедра до сизого у стланика), форму ствола (от прямого у кедра до саблевидно изогнутого у стланика) и апикальное доминирование в системе ветвления (от сильного у кедра до слабого у стланика). Потомство стланика оказалось единообразным. В потомстве кедра 99 % выглядело как обычный кедр, 1 % были промежуточными по морфологии между кедром и кедровым стлаником. Мы определили их как гибриды первого поколения. В потомстве гибридов 98 % были относительно единообразными: занимали промежуточное положение между стлаником и гибридами первого поколения. Мы определили их как беккроссы на стланик. 2 % особей занимали промежуточное положение между кедром и гибридами первого поколения. Мы определили их как беккроссы на кедр. Приведенные ниже результаты основаны на измерении 105 особей: кедр – 25 шт., беккроссы на кедр – 18 шт., гибриды F1 – 12 шт., беккроссы на стланик – 25 шт., стланик – 25 шт.

У саженцев измеряли высоту, диаметр горизонтальной проекции кроны, расстояние от основания ствола до горизонтальной проекции терминальной почки главного лидирующего побега, а также измеряли длину всех годовичных побегов на всех без исключения ветвях с привязкой этих данных к «адресу» каждой ветви (порядок ветвления, номер мутовки, порядковый номер в этой мутовке). На основе этого массива данных были рассчитаны сложные признаки, характеризующие морфогенез кроны. Статистическую значимость различий между вариантами определяли Т-тестом.

На рисунке приведены фотографии типичных 10-летних особей каждого из 5 вариантов. Кедр сибирский имел высоту от 120 до 140 см и единственный абсолютно вертикальный и прямой, безусловно доминирующий ствол. Все без исключения крупные ветви первого порядка явно уступали ему по длине и располагались под углом от 40° в верхней части кроны до 60° в нижней части кроны. Ветви второго порядка так же сильно уступали по длине ветвям первого порядка. Высота дерева была примерно в 2 раза больше ширины кроны. Кедровый стланик имел высоту от 80 до 100 см. Ствол в большинстве случаев просматривался, но всегда имел хотя бы небольшой саблевидный изгиб в основании, и не был безусловно доминирующим. От 1 до 3 ветвей первого порядка, как правило, из числа расположенных в основании ствола лишь немного уступали стволу по длине и располагались к нему под углом от 10 до 20 градусов. Это придавало деревцу облик многоствольного. Некоторые из ветвей второго порядка также мало уступали по длине осевым по отношению к ним ветвям первого порядка. Высота дерева превышала ширину кроны лишь на 20–30 %. Остальные три варианта по всем упомянутым признакам занимали строго промежуточное положение в соответствии с долей родительских видов в их геноме.

Теперь рассмотрим некоторые тонкие признаки, характеризующие структуру кроны (табл.). Наклон ствола мы измеряли расстоянием между его основанием и горизонтальной проекцией терминальной почки, выраженным в процентах от высоты дерева. У кедра этот показатель был близок к нулю, у стланика составил почти 30 %. Остальные варианты сравнения, гибрид и беккроссы, по выраженности наклона занимали промежуточное положение между родительскими видами в строгом соответствии с долей видов в их геноме. Различия между гибридами и видами, тем более, между видами, статистически значимы. Какова природа изгиба? Мы пока не знаем точного механизма, но имеем одно наблюдение, перспективное для его понимания. На полном солнечном освещении ствол стланика, гибрида и беккроссов всегда наклоняется строго ( $\pm 5^\circ$ ) в южную сторону. Это позволяет предположить, что различия в форме ствола имеют в своей основе соотношение отрицательного гео- и положительного фототропизма. У кедра ствол совершенно не подвержен фототропизму: он всегда вертикальный. У стланика ствол подвержен фототропизму. Небольшой наклон в сторону источника света возникает обычно уже к 4–5-му году. Скорее всего, именно это является неким «первотолчком», который запускает весь механизм формирования жизненной формы стланца.



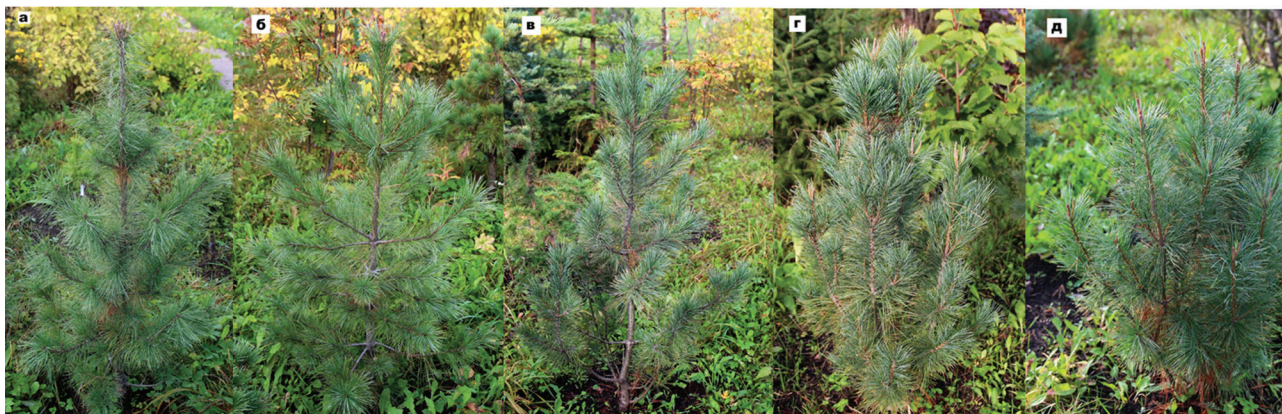


Рис. Внешний вид 10-летних саженцев: а – кедр сибирский, высота 130 см; б – беккросс на кедр, высота 120 см; в – гибрид F1, высота 130 см; г – беккросс на стланик, высота 115 см; д – кедровый стланик, высота 90 см.

Таблица

Структура кроны 10-летних саженцев кедра сибирского и кедрового стланика

Признаки	Кедр	БК на кедр	Гибриды F1	БК на стланик	Стланик
Расстояние от основания ствола до горизонтальной проекции его терминальной почки, % от высоты дерева	1,3а*	5,5аб	11,3бв	18,2вг	29,8гд
Максимальная длина побега 1-го порядка в 1-й год его жизни, % от длины главного лидирующего побега в этом же году	61а	70аб	78абв	83бв	89в
Максимальная длина ветви 1-го порядка с возрастом не менее 5 лет, % от длины соответствующего отрезка ствола	35а	44аб	55бв	66вг	76гд
Число ветвей 1-го порядка ветвления возрастом не менее 5 лет с длиной более 100 % от соответствующего отрезка ствола, шт.	0	0	0	0	0–1
То же более 90 %, шт.	0	0	0	0–1	0–2
То же более 80 %, шт.	0	0	0–1	0–2	1–3
То же более 70 %, шт.	0	0	0–2	1–2	2–3
То же более 60 %, шт.	0	0-1	1–2	1–3	3–4
То же более 50 %, шт.	0–1	1–2	2–3	2–4	3–5

Примеч.: \* – одинаковые буквы при числах демонстрируют отсутствие значимых различий между вариантами при  $p < 0,05$ .

Апикальное доминирование характеризует взаимоотношения между осями последовательных порядков в системе ветвления, поэтому является главным фактором формирования кроны. Оно функционирует на уровне однолетних побегов и на уровне многолетних ветвей. Его измеряли длиной латерального побега или ветви в % от длины терминального побега или соответствующего по возрасту отрезка осевой ветви.

Мелкие и средние побеги в этом отношении не различались у вариантов сравнения; крупные, а особенно крупнейшие, различались существенно. Если взять самый длинный за все 10 лет жизни латеральный побег, то у стланика его длина в % от длины главного лидирующего побега этого же года была почти в 1,5 раза больше, чем у кедра. Промежуточные варианты и по этому признаку занимали промежуточное положение. Различия между крайними, а также между крайними и вторыми от противоположного края вариантами, были статистически значимы.

Различия между видами по апикальному доминированию на уровне многолетних ветвей выражены еще ярче и внесли значительно больший вклад в структуру кроны. Мелкие и средние ветви в этом отношении также не различались у вариантов сравнения; крупные, а особенно крупнейшие, различались еще более существенно. Если взять самую длинную ветвь первого порядка, то у стланика её длина в % от длины участка ствола, сформировавшегося за те же годы, была в 2 с лишним раза больше, чем у кедра. Это означает, что у кедра даже самые крупные боковые ветви с каждым годом всё сильнее отставали от ствола по величине годовичного прироста; у стланика же они, наоборот, стремились догнать ствол. Статистически значимыми были различия между видами, а также между видами и гибридами.

Следствием принципиальных контрастов в апикальном доминировании были такие же принципиальные контрасты в структуре кроны. Лишь некоторые (5 из 25) особей кедра к возрасту 10 лет имели единственную боковую ветвь, которая отстала по длине от ствола менее, чем на 50 %. У стланика таких ветвей насчитывалось от 3 до 5. В некотором количестве у него также формировались боковые ветви, длина которых оставляла более 60, 70, 80 и даже 90 % от длины ствола. В северном сегменте кроны таких ветвей почти не было, в южном было заметно больше, чем в западном и восточном. 6 особей стланика из 25 в 10-летнем возрасте имели одну боковую ветвь, превосходящую ствол по длине. Во всех случаях эта ветвь располагалась в южном сегменте кроны.

У кедра апикальное доминирование на обоих уровнях (однолетние побеги и многолетние ветви) было сильным и не избирательным. Ему подвержены все без исключения боковые оси. У стланика апикальное доминирование на всех уровнях не только значительно слабее, но и значительно избирательнее. Мелкие ветви были подвержены ему в сильной степени (как у кедра), средние – в средней (но меньше, чем у кедра), крупные – в слабой. Немногочисленные самые крупные ветви (в 10-летнем возрасте их всего 1–2 шт.) вообще выходили из-под контроля первичного ствола и формировали неотличимые от него по размеру вторичные стволы. Гибриды по признакам выраженности и избирательности апикального доминирования, равно как и по структуре кроны, занимали промежуточное положение между родительскими видами. Беккроссы занимали такое же промежуточное положение между гибридами и соответствующим родительским видом.

Таким образом, кедр сибирский и кедровый стланик принципиально и значимо различались по двум признакам, характеризующим жизненную форму: (1) наклону ствола и (2) апикальному доминированию на уровне однолетних побегов и многолетних ветвей. Фототропический наклон ствола у кедрового стланика предположительно запускает механизм формирования жизненной формы стланца. Главным фактором формирования скелетной основы кроны было апикальное доминирование. Оно, в свою очередь, состояло из двух компонентов: величины и его избирательности. У кедра апикальное доминирование было сильным и неизбирательным, у кедрового стланика – слабым и избирательным. Все ключевые признаки в системе из двух видов, гибридов и двух типов беккроссов наследовались строго промежуточно в соответствии с долей видов в геноме потомства.

**Благодарности.** Публикация подготовлена по базовому бюджетному проекту № FGR-2021-0007.

#### ЛИТЕРАТУРА

**Васильева Г. В., Жук Е. А., Попов А. Г.** Фенология цветения кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel.) и гибридов между ними // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2010. – № 1(9). – С. 61–67.

**Горошкевич С. Н., Петрова Е. А., Васильева Г. В., Политов Д. В., Попов А. Г., Бендер О. Г., Белоконов М. М., Хуторной О. В., Белоконов Ю. С.** Межвидовая гибридизация как фактор сетчатой эволюции 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии // Хвойные бореальной зоны, 2010. – Т. 27, № 1–2. – С. 50–57.

**Моложников В. Н.** Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. – М.: Наука, 1975. – 203 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 кедра сибирского и кедрового стланика в Северном Прибайкалье // Хвойные бореальной зоны, 2007. – Т. 24, № 2–3. – С. 329–335.

**Серебряков И. Г.** Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Советская наука, 1952. – 392 с.

**Серебряков И. Г.** Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 377 с.

**Хоментовский П. А.** Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) на Камчатке. – Владивосток: Дальнаука, 1995. – 227 с.

**Christensen K. I.** Taxonomic revision of the *Pinus mugo* complex and *P. x rhaetica* (*P. mugo* x *sylvestris*) (Pinaceae) // Nord. J. Bot., 1987. – Vol. 7(4). – P. 383–408.

**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.

**Hamerník J., Musil I.** The *Pinus mugo* complex – its structuring and general overview of the used nomenclature // Journal of Forest Science, 2007. – Vol. 53(6). – P. 253–266.

**Holubickova B.** A study of the *Pinus mugo* complex // Preslia, 1965. – Vol. 37. – P. 276–288.