

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И РАЗВИТИЕ СЕЯНЦЕВ *POPULUS* × *JRTYSCHENSIS* CH. Y. YANG

¹Б.В. Прошкин, аспирант

²А.В. Климов, кандидат биологических наук

¹Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

²ИнЭКА-консалтинг, Новокузнецк, Россия

E-mail: boris.vladimirovich.93@mail.ru

Ключевые слова: *Populus*, гибриды, семенная продуктивность, плоды, семена, проростки, всхожесть

Реферат. Исследования проводились с целью изучения семенной продуктивности и роста сеянцев при свободном опылении естественного гибридного таксона *P. × jrtyschensis*. Плоды *P. × jrtyschensis* были отобраны с четырех растений, произрастающих в коллекции НОЦ «Учебный ботанический сад» НФИ КемГУ. В качестве контроля использовались четыре модельных дерева *P. nigra*, рандомизированно отобранных в популяции поймы р. Томи. На каждой модели отбиралось по 30 плодущих сережек. Измерению подвергнуты: завязываемость плодов (коробочек); количество семязачатков на плод; количество семян на плод; завязываемость семян. Лабораторную всхожесть определяли, проводя посев в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу. Посевную всхожесть устанавливали посевом 100 семян в ящик с почвой и дренажом. Энергию прорастания определяли на вторые сутки, всхожесть – на пятые. Для *P. × jrtyschensis* характерен более низкий уровень семенной продуктивности на (15–30 %) по сравнению с *P. nigra*. По показателю лабораторной всхожести семян потомки гибридов превосходили большинство моделей *P. nigra*, но их грунтовая всхожесть оказалась на 20–30 % ниже, чем у осокоря. Наблюдаемая изменчивость репродуктивных показателей как особей *P. × jrtyschensis*, так и *P. nigra*, на наш взгляд, в значительной мере обусловлена спецификой их генотипов. В процессе развития проростков существенных отличий между потомками *P. nigra* и гибридов не наблюдалось. У *P. × jrtyschensis* часто встречаются сеянцы, прекращающие рост в силу недоразвития гипокотили или зародышевого корешка, а также больше аномальных растений с одной, тремя или четырьмя семядолями. У *P. nigra* нарушения развития наблюдались в потомстве только одной особи. При посеве семян гибридов в грунт уже в первые сутки после прорастания наблюдается высокая гибель сеянцев. Доля погибших растений через месяц от начала эксперимента достигает 66,0 %, а у *P. nigra* не превышает 40,0 %.

SEED PRODUCTIVITY AND DEVELOPMENT OF PLANTLETS *POPULUS* × *JRTYSCHENSIS* CH. Y. YANG.

¹ Proshkin B.V., PhD-student

² Klimov A.V., Candidate of Biology

¹Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia,

²InEcA- consulting, Novokuznetsk, Russia

Key words: *Populus*, hybrids, seed productivity, fruits, seeds, underground seedling, germination ability.

Abstract. The research explores the seed productivity and plantlets growth in the free pollination of the natural hybrid taxon *P. × jrtyschensis*. Fruits of *P. × jrtyschensis* were selected from four plants that grow in the collection of Research Center “Educational Botanical Garden” of Kemerovo State

University. Four *P. nigra* model trees, randomly selected from the Tom River floodplain population, were applied as a control group. The authors used 30 fruit-bearing amentums from each model. The researchers measured set of fruit (capsule); number of ovules per fruit; number of seeds per fruit; set of seeds.. Laboratory germination was determined by sowing Petri dishes on wet filter paper. The authors found out sowing germination by sowing 100 seeds in a box with soil and drainage. The energy of germination was determined on the second day while germination - on the fifth day. *P. × jrtyschensis* is characterized by a lower level of seed productivity (15-30%) compared to *P. nigra*. In terms of laboratory germination of seeds, the descendants of hybrids surpassed many *P. nigra* models, but their soil germination was 20-30% lower than that of black poplar. The observed variability in reproductive indices of both *P. × jrtyschensis* and *P. nigra* is mainly caused by specific features of their genotypes. Plantlets being developed, the authors observed no significant differences among the descendants of *P. nigra* and hybrids. The researchers highlighted plantlets that can stop growing and even more abnormal plants with one, three or four seeds in *P. × jrtyschensis*. This may be caused by underdevelopment of hypocotyl or germ root. The authors observed breaches in development of *P. nigra* just once. They outline high plantlets destruction when sowing hybrids on the first day after germination. The share of destructed plants within a month (from the beginning of the experiment) reaches 66,0 %, and in *P. nigra* it does not exceed 40,0 %.

При идентификации межвидовых гибридов *Populus* многие авторы применяют такие методы, как исследование фертильности и жизнеспособности пыльцы [1, 2]. Гибридные таксоны, как правило, отличаются понижением этих показателей по сравнению с родительскими видами [2]. В частности, А.В. Климов [1] отмечает, что у *P. × jrtyschensis* доля абортивных и деформированных зерен достигает 35,0%, а жизнеспособность не превышает 68,0%. Это на 15–20% ниже показателей родительских таксонов. В то же время ряд авторов указывают, что у гибридов тополей наблюдается значительная изменчивость жизнеспособности и фертильности пыльцы внутри гибридной семьи и у разных гибридных поколений [3]. Эти показатели могут колебаться при разных вариантах скрещиваний [3, 4] и по годам [5].

Исследования по семенной продуктивности естественных гибридов относительно немногочисленные. А.Д. Роу и др. [5], изучая спонтанную гибридизацию *P. deltoides* Bartt. ex Marsh. и *P. balsamifera* L., отмечали, что гибридные растения имели незначительное снижение репродуктивных характеристик по сравнению с чистыми видами, поэтому с точки зрения семенной продуктивности они вполне пригодны. Исследования J. Zhu et al. [4], проведенные в культуре, показали, что продуктивность в значительной мере опре-

деляется видом секции *Aigeiros* Lunell, участвующим в скрещивании, и половой комбинацией. Гибридизация между видами секций *Tacamahaca* Mill. и *Aigeiros* успешно протекает при любых комбинациях, если родительским видом со стороны последней выступает *P. nigra* L. Напротив, *P. deltoides* дает многочисленные семена только в том случае, если он участвует в скрещивании в качестве материнского растения. Использование этого вида в качестве донора пыльцы приводит к довольно успешному опылению, но семена либо не развиваются, либо их мало и они отличаются низкой жизнеспособностью [4].

В Алтае-Саянской горной стране наблюдается скрещивание *P. laurifolia* Ledeb. и *P. nigra* в местах наложения окраин их ареалов с образованием гибридного таксона *P. × jrtyschensis* [6, 7]. Интерес к природе и значению гибридизации и интрогрессии в Сибирском регионе особенно актуален в связи перспективностью широкого применения *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* при лесной рекультивации техногенных ландшафтов нефтекомплекса и угледобычи [8]. Но, судя по китайскому опыту [9], наибольшие селекционные перспективы имеет гибридный вид *P. × jrtyschensis*. Следует отметить, что важным условием применения тополей в озеленении городов и населенных пунктов является использование мужских (тычиночных) клонов

для исключения загрязнения их «пухом» (семенами). Однако при рекультивации нарушенных территорий наличие семян, напротив, можно рассматривать как положительный фактор, обеспечивающий дополнительные возможности для восстановления растительного покрова.

Поскольку данных о семенном размножении *P. × jrtyschensis* нет, цель настоящего исследования – изучение его семенной продуктивности и роста сеянцев при свободном опылении.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Плоды *P. × jrtyschensis* были собраны в 2016 г. с четырех растений (J1–J4), произрастающих в коллекции НОЦ «Учебный ботанический сад» НФИ КемГУ. В качестве контроля использовались четыре модельных дерева *P. nigra* (N1–N4), рандомизированно отобранных в популяции поймы р. Томи (N53°48'29.24", E87°27'2.68"). Тополь лавролистный в эксперименте не использовался. Во-первых, у этого вида доля женских растений в популяциях очень невелика. Во-вторых, сережки у женских растений (как преимущественно и у мужских), закладываются исключительно в верхней трети кроны. Это затрудняет массовый сбор цветков и плодов. При средней высоте деревьев 10–15 м в начале репродуктивной стадии они оказываются физически недоступными. Напротив, у женских растений *P. nigra*, особенно произрастающих отдельно, сережки закладываются по всей кроне. У *P. × jrtyschensis* по данному признаку наблюдается варьирование от промежуточных характеристик до полного уклонения к одному из родительских таксонов.

На каждой модели отбиралось по 30 плодущих сережек. Измерению подвергнуты: завязываемость плодов (коробочек); количество семязачатков на плод; количество семян на плод; завязываемость семян. Для исследования сеянцев пользовались рекомендациями В.Т. Бакулина [10]. Высевали только свежесобранные семена, очищенные от «пуха». Сбор сережек осуществляли в момент начала раскрытия коробочек. Собранные сережки раскладывали на бумагу в сухом помещении. После массового раскрытия плодов семенное сырье протирали на металлическом сите с отверстиями 3 × 3 мм, очищая семена от пуха. Лабораторную всхожесть семян определяли согласно ГОСТ 056.6–97 [11], посев проводили в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу. Посевную всхожесть устанавливали посевом 100 семян в ящики с почвой и дренажом размером 20 × 45 см. В состав почвенной смеси в соотношении 1: 1 включали речной песок и дерновую просеянную почву, глубина слоя грунта – 20 см, дренаж – мелкий аллювий. Энергию прорастания определяли на вторые сутки, всхожесть – на пятые.

Статистическую обработку проводили с помощью программ Microsoft Office Excel и SPSS 23.0 [12].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гибриды по завязываемости плодов даже превосходят отдельные особи *P. nigra*, но существенно уступают им по завязываемости семян (табл. 1). Наблюдаемая изменчивость репродуктивных показателей как особей *P. × jrtyschensis*, так и *P. nigra*, на наш взгляд, в значительной мере обусловлена спецификой их генотипов.

Таблица 1

Созревание плодов и семян
Fruit and seed ripening

Но- мер	Всего вызревших плодов на 30 сережках	Среднее кол-во вызревших плодов на одну сережку	Всего не вызревших плодов на 30 сережках	Завязыва- емость плодов, %	Всего семя- зачатков на 30 плодов	Всего се- мян на 30 плодов	Завязыва- емость семян, %
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>P. nigra</i>							
N1	507	$16,90 \pm 0,53^*$ 12–21** 3,35***	382	57,00	376	294	78,20

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8
N2	380	$12,60 \pm 0,36$ 10–18 1,98	508	42,80	408	286	70,10
N3	351	$11,70 \pm 0,38$ 10–18 2,08	535	39,60	396	326	82,30
N4	433	$14,40 \pm 0,56$ 11–21 3,10	467	48,10	408	273	67,00
<i>P. × jrtyschensis</i>							
J1	374	$12,90 \pm 0,49$ 10–17 2,69	440	46,80	408	212	51,90
J2	346	$12,00 \pm 0,49$ 8–17 2,69	417	46,30	380	192	50,50
J3	372	$12,80 \pm 0,48$ 10–17 2,68	439	46,70	407	211	51,80
J4	344	$11,90 \pm 0,48$ 8–17 2,68	416	46,20	378	190	50,40

* $x \pm m$; ** min – max; *** σ – стандартное отклонение.* $x \pm m$; ** min – max; *** σ – standard deviation

По фенологии развития семян существенных отличий между потомками *P. nigra* и гибридов, кроме временных промежутков на начальных стадиях онтогенеза, не наблюдалось. Полное набухание семян у *P. nigra* происходило через 6 ч после посева, у *P. × jrtyschensis* – через 10 ч. Разрыв семенной оболочки и появление гипокотилия наблюдается через 10 и 20 ч соответственно. Остальные этапы протекали синхронно. Через 24 ч после посева в основании гипокотилия образовались многочисленные волоски, обеспечивающие прикрепление проростка к субстрату. Еще через 2 ч после этого семядоли приобретали

зеленую окраску. Появление зародышевого корешка в центре основания гипокотилия происходит через 30 ч. Выпрямление гипокотилия и массовое сбрасывание семенной оболочки наблюдается в середине вторых суток после посева, точнее, через 34 ч, а полное раскрытие семядолей – через 46 ч. При посеве в грунт на 12-е сутки и у потомков осокоря, и у гибридов появился первый настоящий лист и почти одновременно с ним – второй. По показателю лабораторной всхожести семян потомки *P. × jrtyschensis* превзошли большинство моделей *P. nigra*. Но их грунтовая всхожесть оказалась на 20–30 % ниже, чем у осокоря (табл. 2).

Таблица 2

Энергия прорастания и всхожесть семян
Germination energy and ability of seeds

Но- мер	Лабораторная			Грунтовая		
	Энергия про- растания, %	Нормально пророс- шие на 5-е сутки, шт.	Всхожесть, %	Энергия прорас- тания, %	Проросшие на 5-е сутки, шт.	Всхожесть, %
1	2	3	4	5	6	7
<i>P. nigra</i>						
N1	91,60	345	86,20	92,00	80	80,00
N2	70,00	235	58,70	83,00	70	70,00
N3	100,00	233	58,20	96,00	80	80,00
N4	89,00	261	65,20	94,00	80	80,00
Среднее	87,60	268,50	67,10	91,20	77,50	77,50

1	2	3	4	5	6	7
<i>P. × jrtyschensis</i>						
J1	94,50	350	87,50	88,00	50	50,00
J2	92,00	354	88,50	93,00	60	60,00
J3	93,50	350	87,00	89,00	50	50,00
J4	92,00	354	88,50	93,00	60	60,00
Среднее	93,00	352	87,80	90,70	55,00	55,00

Во внешнем строении семян осокоря и гибридов были отмечены некоторые особенности. Гипокотиль семян *P. nigra* обычно зеленоватый с белым основанием и слабо выраженным красным кольцом в месте отхождения волосков. Окраска подсемядольного колена гибридов – фишашковая или малиновая, кольцо в основании всегда четко выражено, волоски более многочисленные. Зародышевый корешок семян осокоря вначале белый, затем слегка краснеет, у гибридов наряду с белой окраской корешка наблюдается малиновая (рис. 1).

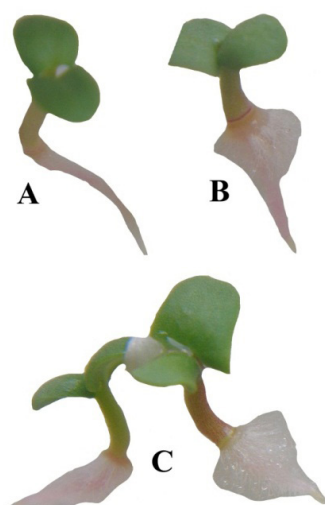


Рис. 1. Сеянцы: А – *P. nigra*; В–С – *P. × jrtyschensis*
Plantlets: А – *P. nigra*; В–С – *P. × jrtyschensis*

У *P. × jrtyschensis* часто наблюдаются растения, прекращающие рост в силу недоразвития гипокотили или зародышевого корешка, а также больше аномальных растений с 1, 3 или 4 семядолями (рис. 2). У осокоря аномальные сеянцы наблюдались в потомстве только одной особи и имели по 3 семядоли, однако они не прекратили рост и у них наблюдалось формирование 3 настоящих листьев (рис. 3).

Отмеченные аномалии в развитии сеянцев, как указывают J. Zhu et al. [4], обусловлены многочисленными мутациями,

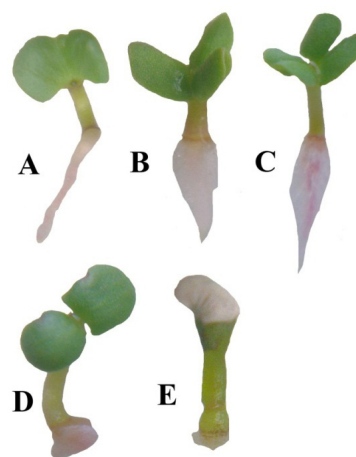


Рис. 2. Аномалии развития сеянцев *P. × jrtyschensis*:
А – растение с одной семядолей; В – с тремя; С – с четырьмя; D – недоразвитие корешка; Е – нераскрытые семядоли

Abnormal development of plantlets *P. × jrtyschensis*:
A – plantlet with one seed lobe; B – plantlet with three seed lobes; C – plantlet with four seed lobes; D – root abortion; E – undeveloped seed lobes



Рис. 3. Сеянец *P. nigra* с тремя семядолями и листьями
Plantlet *P. nigra* with three seed lobes and leaves

которые характерны не только для рода *Populus*. Авторы отмечают, что их проявление зависит от комбинаций видов, участвующих в скрещивании. Однако наши исследования не подтверждают данные выводы. Все аномалии, указанные J. Zhu et al. [4] для определенных комбинаций таксонов, были отмечены и у сеянцев *P. × jrtyschensis*.

Исследования хода роста сеянцев в грунте показывают, что у осокоря доля погибших

сеянцев на пятые сутки не превышает 17,0%, на 15-е оно не наблюдалось и за месяц не превысило 40,0%. У гибридов до 43,0% сеянцев выпадает в течение первых 5 суток, а за месяц достигает 66,0% (табл. 3).

Семенная продуктивность исследованных гибридов на 15–30% ниже, чем у осо-

коря. Изучение грунтовой всхожести семян показывает высокую гибель сеянцев гибридов уже в первые сутки после прорастания. Общий отпад их за месяц в эксперименте достиг 66,0%. Можно полагать, что в динамичных условиях поймы этот показатель был бы значительно выше.

Таблица 3

Ход роста и гибель сеянцев в грунте, шт.
Growth and destruction of seed lobes in the soil, un

Количество живых сеянцев	<i>P. nigra</i>				<i>P. × jrtyschensis</i>			
	N1	N2	N3	N4	J1	J2	J3	J4
2-е сутки	92	83	96	94	88	93	87	92
5-е сутки	80	70	80	80	50	60	50	60
15-е сутки	80	70	80	80	40	50	40	50
30-е сутки	60	50	60	60	30	32	30	32
Доля погибших, %	34,70	39,70	37,50	36,20	65,90	65,60	65,80	65,50

ВЫВОДЫ

1. Для *P. × jrtyschensis* характерен более низкий уровень семенной продуктивности (на 15–30%) по сравнению с *P. nigra*. По показателю лабораторной всхожести семян потомки гибридов превзошли большинство моделей *P. nigra*, но их грунтовая всхожесть оказалась на 20–30% ниже, чем у осокоря.

2. В процессе развития проростков существенных отличий между потомками *P. nigra* и гибридов не наблюдалось. У *P. × jrtyschensis*

часто встречаются сеянцы, прекращающие рост в силу недоразвития гипокотилия или зародышевого корешка, а также больше аномальных растений с 1, 3 и 4 семядолями. У *P. nigra* нарушения развития наблюдались в потомстве только одной особи.

3. При посеве семян гибридов в грунт уже в первые сутки после прорастания наблюдается высокая гибель сеянцев. Доля погибших растений через месяц от начала эксперимента достигает 66,0%, а у *P. nigra* не превышает 40,0%.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Климов А.В. Топольники поймы р. Томи (таксономический состав, полиморфизм, естественная гибридизация): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 2008. – 16 с.
2. Stettler R. F., Zsuffa L., Wu R. The role of hybridization in the genetic manipulation of *Populus* // Biology of *Populus* and Its Implications for Management and Conservation. – Canada, 1996. – Chapter 4. – P. 87–112.
3. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations / V.A. Broeck, M. Villar, V.E. Bockstaele, V.J. Slycken // Ann. For. Sci. – 2005. – Vol. 62 (7). – P. 601–613. – DOI: 10.1051/forest:2005072
4. Variation of Traits on Seeds and Germination Derived from the Hybridization between the Sections *Tacamahaca* and *Aigeiros* of the Genus *Populus* / J. Zhu, J. Tian, J. Wang [et al.] // Forests. – 2018. – Vol. 9 (516). – P. 1–15. – DOI: 10.3390/f9090516
5. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: I. Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplar hybrid stand / A.D. Roe, C.J. MacQuarrie, M.C. Gros-Louis [et al.] // Ecol. Evol. – 2014. – Vol. 4 (9). – P. 1629–47. – DOI: org/10.1002/ece3.1029
6. Климов А.В., Прошкин Б.В., Андреева З.В. Гибридизация видов рода *Populus* L. секций *Aigeiros* Lunell и *Tacamahaca* Mill. в природе и культуре // Вестн. НГАУ. – 2018. – № 1 (46). – С. 16–34.

7. Климов А. В., Прошкин Б. В. Фенотипическое разнообразие качественных признаков *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × jrtyschensis* Ch. Y. Yang. в зоне естественной гибридизации // Вавилов. журн. генетики и селекции – 2018. – № 4. – С. 468–475. – DOI: 10.18699/VJ18.384
8. Тараканов В. В., Климов А. В., Прошкин Б. В. Перспективы селекции тополя черного для рекультивации техногенных ландшафтов Западной Сибири // Роль аграрной науки в устойчивом развитии сельских территорий: сб. II Всерос. (нац.) науч. конф., 25 дек. 2017 г. – Новосибирск, 2017. – С. 327–331.
9. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × jrtyschensis* from two distantly related species / D. Jiang, J. Feng, M. Dong [et al.] // Plant Biol. – 2016. – Vol. 16. – P. 1–12. – DOI:10.1186/s12870-016-0776-6
10. Бакулин В. Т. Тополь черный в Западной Сибири. – Новосибирск: Гео, 2007. – 121 с.
11. ГОСТ 13056.6–97 Семена деревьев и кустарников. Метод определения всхожести. – М.: Стандартинформ, 1998. – 5 с.
12. IBM SPSS Statistics 23 [Электрон. ресурс]. – Режим доступа: <http://www-01.ibm.com/support/docview.wss?uid=swg24038592>

REFERENCES

1. Klimov A. V. *Topolniki poymy reki Tomi (taksonomicheskii sostav, polimorfizm, yestestvennaya gibrizatsiya)*, (Topolniki floodplain Tom River) avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Novosibirsk, 2008, 16 p. (In Russ.).
2. Stettler R. F., Zsuffa L., Wu R. The role of hybridization in the genetic manipulation of *Populus*, *Biology of Populus and Its Implications for Management and Conservation*, Canada, 1996, Chapter 4, pp. 87–112.
3. Vanden Broeck A., Villar M., Van Bockstaele E., Van Slycken J. Natural hybridization between cultivated poplars and their wild relatives: evidence and consequences for native poplar populations, *Ann. For. Sci.*, 2005, Vol. 62 (7), pp. 601–613. DOI: 10.1051/forest:2005072
4. Zhu J., Tian J., Wang J., Nie S. Variation of Traits on Seeds and Germination Derived from the Hybridization between the Sections *Tacamahaca* and *Aigeiros* of the Genus *Populus*, *Forests*, 2018, Vol. 9 (516), pp. 1–15. DOI: 10.3390/f9090516.
5. Roe A. D., MacQuarrie C. J., Gros-Louis M. C., Simpson J. D., Lamarche J., Beardmore T., Thompson S. L., Tanguay P., Isabel N. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: I. Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplar hybrid stand, *Ecol. Evol.*, 2014, Vol. 4 (9), pp. 1629–47. DOI: org/10.1002/ece3.1029
6. Klimov A. V., Proshkin B. V., Andreeva Z. V. *Vestnik NGAU*, 2018, No. 1, pp. 16–36. (In Russ.).
7. Klimov A. V., Proshkin B. V. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii*, 2018, No. 22 (4), pp. 468–475. DOI: 10.18699/VJ18.384. (In Russ.).
8. Tarakanov V. V., Klimov A. V., Proshkin B. V. Rol agrarnoy nauki v ustoychivom razvitii selskikh territoriy, Proceedings of the 2nd All-Russian National Scientific Conference, 25 December 2017, Novosibirsk, 2017, pp. 327–331. (In Russ.).
9. Jiang D., Feng J., Dong M., Wu G., Mao K., Liu J. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus × jrtyschensis* from two distantly related species, *Plant Biol.*, 2016, Vol. 16, pp. 1–12. DOI:10.1186/s12870-016-0776-6
10. Bakulin V. T. *Topol chernyi v Zapadnoi Sibiri*. Novosibirsk: Geo, 2007, 121 p.
11. GOST 13056.6–97 Semena derevyev i kustarnikov. Metod opredeleniya vskhozhesti, Moscow: Standartinform, 1998, 5 p.
12. IBM SPSS Statistics 23. Available at: <http://www-01.ibm.com/support/docview.wss?uid=swg24038592>