

М. В. Круклис

Опыты по гибридизации лиственницы в Забайкалье

(Институт леса и древесины СО АН СССР)

Установление причин значительной стерильности семян лиственницы, изучение их качества при свободном и искусственном опылении рассматривается в работах многих исследователей [1—21].

Литературные данные показывают, что самоопыление у лиственницы (как и у большинства представителей голосеменных) приводит к образованию высокого процента пустых семян по сравнению с семенами, полученными при свободном и перекрестном опылении. Но наблюдаются и исключения. Так, например, для лиственницы даурской отмечено [12 — 14], что она в Центральной Якутии способна давать доброкачественные семена при произрастании изолированными друг от друга деревьями. Такая повышенная самофертильность лиственницы даурской представляет большой интерес.

С целью изучения индивидуальной изменчивости лиственницы в отношении действия самоопыления в 1962 г. были проведены опыты с лиственницей Чекановского, представленной деревьями разной степени гибридности, в районе с. Байкальского Бурятской АССР и в 1963 г. — с лиственницей сибирской в районе г. Петровск-Забайкальский Читинской области. Краткая характеристика опытных деревьев приведена в таблице 1.

За 4—6 дней до начала цветения была проведена изоляция женских соцветий лиственницы: в 1962 г. — 18—21 мая, в 1963 г. — 13—14 мая. В качестве изоляторов использовались целлофановые мешочки.

Одновременно с изоляцией женских соцветий со всех деревьев, намеченных для проведения опытов, были взяты ветви, обильно несущие пыльники, помещены в воду и поставлены в отдельные помещения. Пыльца в микроспорангиях при

Таблица 1

Характеристика опытных деревьев лиственницы

Индекс дерева	Вид лиственницы	Год проведения опыта	Возраст дерева, лет	Диаметр, см	Высота, м
C ₁	Лиственница сибирская	1962	140—160	33	15
C ₂	»	»	140—160	39	16
G ₁	Лиственница Чекановского	»	60—80	16	12
G ₂	»	»	60—80	16	10
D ₃	Лиственница даурская	»	140—160	42	14
C ₄	Лиственница сибирская	1963	100—120	62	18
C ₆	»	»	100—120	60	20
C ₉	»	»	100—120	62	21
C ₁₇	»	»	80—100	40	19
C ₃₁	»	»	40—60	14	8
C ₃₂	»	»	60—80	17	13
C ₅₃	»	»	60—80	16	13
C ₃₄	»	»	200—220	81	22

комнатной температуре быстро дозревала. Собранная пыльца для сохранения жизнеспособности хранилась до употребления в стеклянных бюксах в эксикаторе.

Когда женские шишки полностью освобождались от покровных чешуй и становились восприимчивыми к пыльце, они искусственно опылялись. В 1962 г. опыление проводилось один раз, в 1963 — дважды. Пыльца в значительном количестве наносилась на женские соцветия через отверстие в целлофановой оболочке мешочка мягкой кисточкой. Отверстие затем немедленно заклеивалось лентой лейкопластыря. Кроме самоопыления, проводилось искусственное перекрестное опыление для контроля в дополнение к свободному опылению. И некоторое количество женских соцветий на каждом дереве оставлялось без опыления.

Целлофановые мешочки удалялись через 7—10 дней после цветения, когда опасность опыления женских шишек случайной пылью миновала.

Сбор шишек производился в конце августа — начале сентября. Качество семян определялось методом рентгенографии [22—24]. Величина образца для определения качества семян составляла 400 шт. В редких случаях, когда не имелось большого количества семян, она составляла 100—200 шт. (это относится к некоторым вариантам опыления 1963 г.). Результаты, полученные при разных видах опыления, приведены в таблицах 2 и 3.

Таблица 2

Качество семян лиственницы при разных видах опыления
(опыты 1962 года)

Индекс дерева	Виды опыления	Количество женских шишек в опыте			Распределение семян по классам развития, %		
		изоли- ровано	отпад	собрано	пусты- е	I—II нежизне- способные	III—IV жизне- способные
C ₁	C ₁ × C ₁	20	2	18	87,8	Не определялось	
»	C ₁ × C ₂	35	4	31	56,0	»	»
»	C ₁ × Д ₃	30	3	27	73,5	»	»
»	Без опыле- ления	29	4	25	100,0	»	»
»	Свободное	—	—	—	36,8	»	»
C ₂	C ₂ × C ₂	113	7	106	96,2	1,3	2,5
»	C ₂ × C ₁	34	5	29	78,5	2,0	19,5
»	C ₂ × Д ₃	37	3	34	95,7	1,0	3,3
»	Без опыле- ления	25	3	22	100,0	0	0
»	Свободное	—	—	—	68,5	5,5	27,0
Г ₁	Г ₁ × Г ₁	63	5	58	99,5	Не определялось	
»	Г ₁ × Г ₂	51	9	42	77,2	»	»
»	Без опыле- ления	55	2	53	100,0	»	»
»	Свободное	—	—	—	48,0	»	»
Г ₂	Г ₂ × Г ₂	35	4	31	92,0	3,0	5,0
»	Г ₂ × Г ₁	74	10	64	62,2	4,8	33,0
»	Без опыле- ления	64	8	56	100,0	0	0
»	Свободное	—	—	—	56,2	9,3	34,5
Д ₃	Д ₃ × Д ₃	30	4	26	98,0	0,4	1,6
»	Д ₃ × C ₁	35	3	32	91,5	1,5	7,0
»	Без опыле- ления	25	3	22	100,0	0	0
»	Свободное	—	—	—	76,2	3,0	20,8

Проведенные опыты по самоопылению показывают высокую самонесовместимость лиственницы. Фертильность семян составляла 0,5—12,0%. Исключение представляло дерево С₃₂, которое при самоопылении дало 24,4% жизнеспособных семян. Результаты проведенных опытов ясно показывают, что существует значительная изменчивость самостерильности (невосприимчивости собственной пыльцы) от дерева к дереву (от 75,6 до 99,5%).

В опытах С. С. Пятницкого [12] наблюдалась изменчивость между разными видами лиственницы в образовании жизнеспособных семян после самоопыления (2,3—14,5%). Самофертильность *Larix decidua* Mill. при самоопылении изменяется также от дерева к дереву, колеблясь в пределах 0,05—4,1% [21].

Таблица 3

Качество семян лиственницы при разных видах опыления
(опыты 1963 года)

Индекс дерева	Виды опыления	Количество женских шишек в опыте			Распределение семян по классам развития, %		
		изоли- ровано	отпад	собрано	пус- тые	I-II нежизне- способны	III-IV жизне- способны
C ₃₁	C ₃₁ × C ₃₁	27	8	19	89,8	1,9	8,3
»	C ₃₁ × C ₉	16	9	7	75,0	5,0	20,0
»	Без опыления	11	5	6	100,0	0	0
»	Свободное	—	—	—	45,0	5,7	49,3
C ₃₂	C ₃₂ × C ₃₂	46	25	21	69,5	6,1	24,4
»	C ₃₂ × C ₃₁	71	42	29	48,5	4,5	47,0
»	C ₃₂ × C ₁₇	52	35	17	43,8	4,4	51,8
»	Без опыления	23	12	11	100,0	0	0
»	Свободное	—	—	—	90,7	1,0	8,3
C ₃₃	C ₃₃ × C ₃₄	38	29	9	78,6	3,6	17,8
»	C ₃₃ × C ₄	42	21	21	51,4	7,5	41,1
»	C ₃₃ × C ₆	53	29	24	63,0	4,9	32,1
»	C ₃₃ × C ₃₂	45	28	17	48,1	5,6	46,3
»	Без опыления	19	10	9	100,0	0	0
»	Свободное	—	—	—	74,9	5,0	20,1

Поставленными экспериментами не было обнаружено деревьев, которые были бы абсолютно самостерильны. Но такие деревья, вероятно, имеются, как и у лиственницы Сукачева [18].

Несомненно, что развитие нормальных семян при самоопылении подавляется какими-то факторами, действие которых также изменяется от дерева к дереву. Одним из барьеров, препятствующих образованию нормальных жизнеспособных семян у хвойных, является различие в скорости роста пыльцевых трубок при гейтеногамном и ксеногамном опылении [10, 25]. Различие в росте пыльцевых трубок может иметь особенно большое значение в случае свободного опыления, когда в одной и той же семяпочке могут конкурировать чужая и собственная пыльца.

Однако, как указывают М. Hagman и L. Mikkola [26], если действительно существует механизм несовместимости, то он, вероятно, настолько специфичен, что простое различие в скорости роста пыльцевых трубок является недостаточной преградой. В случаях несовместимости, по-видимому, имеют место какие-то специфические биохимические реакции, которые препятствуют проникновению пыльцевой трубки и оплодотворению. Если такие системы несовместимости существуют у лиственницы, то, вероятно, можно было бы наблюдать случаи, когда вся пыльца при самоопылении прекращает

рост, хотя она вполне функциональна при использовании в перекрестном опылении. Такие наблюдения имеются для лиственницы сибирской [10].

При самоопылении все же чаще происходит оплодотворение. Но дегенерация зародыша наблюдается уже на ранних стадиях его развития. Поэтому кажется вероятным, что одной из важных причин самостерильности являются аномалии развивающейся зиготы, а не только барьер, препятствующий оплодотворению, в виде меньшей скорости роста пыльцевых трубок при самоопылении [27].

Причины, ведущие к нарушению эмбрионального развития и к его дальнейшему прекращению, определить трудно. Возможно, что на ранних стадиях развития нового индивидуума (начальное развитие зиготы) ядра его больше неспособны взаимодействовать с окружающей протоплазмой, что вызывает нарушение синтеза определенных веществ, которые требуются для морфогенеза, и ведет к гибели нового индивидуума [26].

Искусственное перекрестное опыление, проведенное на лиственнице на севере Прибайкалья и в Забайкалье, как видно из таблицы 2, 3, в большинстве случаев было успешным. Было получено значительное количество жизнеспособных семян (18—52%). Исключение составляли два варианта перекрестного опыления, когда жизнеспособность семян составляла 3,3 и 5,5%, что, вероятно, связано с индивидуальными особенностями родительских деревьев. Интересно также отметить изменчивость (неустойчивость) в образовании фертильных семян, которая наблюдалась в пределах одного материнского дерева при опылении его пыльцой разных деревьев. Например, при опылении материнского дерева S_1 пыльцой дерева S_2 фертильность семян составляла 44,0%, а при опылении пыльцой дерева D_3 — 26,5%. Еще более значительный контраст наблюдался при опылении дерева S_2 пыльцой деревьев S_1 и D_3 . Жизнеспособность семян соответственно составляла 19,5% и 3,3%. Это явление, по-видимому, можно объяснить как разным качеством пыльцы у отдельных деревьев, так и индивидуальными особенностями женских репродуктивных органов, ведущими к дифференцированной восприимчивости пыльцы разных деревьев.

Из приведенных в таблицах 2 и 3 данных видно, что в 1962 г. наиболее эффективным оказалось свободное опыление. Но это нельзя считать закономерностью. Имеются опыты, когда при искусственном перекрестном опылении лиственницы фертильность семян достигает 90—92% [8, 10]. Более низкая фертильность семян лиственницы в наших опытах, вероятно, вызвана недостаточно совершенной техникой по-

становки эксперимента. В частности, в 1962 г. не был учтен такой факт, как более ускоренное развитие изолированных в целлофановых мешочках женских соцветий по сравнению с неизолрованными, что вызвало и сокращение периода восприимчивости пыльцы. Опыты, проведенные в 1963 г., с учетом этой особенности и с двухкратным опылением, показали более высокую фертильность семян.

Из работ С. З. Курдиани [1] и других исследователей известно, что неопыленные шишки некоторых хвойных пород дают внешне нормальные, но пустые семена. Явление партенокарпии у лиственницы отмечается большинством исследователей, которые проводили искусственные скрещивания у этого вида [2, 8, 10, 21]. В наших опытах было оставлено неопыленными значительное количество изолированных женских шишек (более 200 шт.). Наблюдения показали, что неопыленные женские шишки развивались, образовывали внешне нормальные, но пустые семена. При этом развитие продолжали только шишка и интегумент семяпочки, а женский гаметофит дегенерировал и на его месте образовалась пустая полость. При просмотре более 3 000 партенокарпических семян установлено, что все семена пустые, т. е. явление агамоспермии (или апомиксиса) у лиственницы не наблюдалось. Интересно в этом отношении сообщение Allen'a [28], который обнаружил, что некоторые шишки дугласии, которые были изолированы от проникновения пыльцы защитными мешочками, образовали незначительное количество жизнеспособных семян.

Следует отметить, что в проведенных опытах имелся некоторый отпад среди изолированных женских шишек, который был вызван как механическими повреждениями, так и энтомовыми вредителями.

Таким образом, нашими опытами установлено, что у лиственницы наблюдается значительная изменчивость при самоопылении. Некоторые деревья при этом образуют очень мало жизнеспособных семян, показывая, что присутствует какой-то фактор (барьер) несовместимости. Другие же деревья образуют такие семена в значительном количестве.

Семена в неопыленных шишках полностью стерильны, что указывает на отсутствие явления апомиксиса у исследуемых лиственниц.

Наиболее эффективным видом опыления у лиственницы на севере Прибайкалья и в Забайкалье является перекрестное.

ЛИТЕРАТУРА

1. Курдиани С. З. Из биологии плодоношения лесных пород. «Сельское х-во и лесоводство», т. ССХIV, 1914.
2. Пятницкий С. С. Опыты самоопыления у *Larix*, *Ascer* и *Quercus*. Труды Ботан. ин-та АН СССР, сер. IV, в. I, 1933.
3. Верховцев Е. П., Ларионов А. И. Руководство по заготовке семян сибирской лиственницы в средних и южных широтах Сибири. Науч. отчет СибНИИЛХ, Красноярск, 1935.
4. Верховцев Е. П. Плодоношение и качество семян лиственницы сибирской. «Лесное хозяйство», 1938, № 3.
5. Верховцев Е. П. Размер плодоношения и качество семян лиственницы сибирской в редицах. Тр. СибНИИЛХ, «Лиственница сибирская», Красноярск, 1940.
6. Альбенский А. В. Пятилетние гибриды лиственниц. «Лесное х-во», 1939, № 4.
7. Альбенский А. В. Итоги гибридизации лиственниц, кленов, ильмовых и ясеней. Тр. Ин-та леса АН СССР, т. 8, 1951.
8. Дылис Н. В. О самоопылении и разносе пыльцы у лиственниц. Доклады АН СССР, т. LX, 1948, № 4.
9. Тимофеев В. П. Выращивание лиственницы. М., 1948.
10. Манжос А. М. Особенности развития женского гаметофита у лиственницы сибирской при перекрестном опылении и самоопылении. Доклады АН СССР, т. LXXXV, 1952, № 2.
11. Никончук В. Н. Семеношение лиственницы европейской и Сукачера в культурах. Брянск, 1957.
12. Поздняков Л. К. Плодоношение одиночных семеников лиственницы даурской. «Лесное х-во», 1957, № 11.
13. Поздняков Л. К. Плодоношение и посевные качества семян даурской лиственницы. Матер. по исполъз. л-цы в нар. хоз-ве. Изд. ЦБТИ лесной промышл., М., 1961.
14. Поздняков Л. К. Биология плодоношения даурской лиственницы в Центральной Якутии. «Ботан. журнал», т. 47, 1962, № 7.
15. Кречетова Н. В. Особенности плодоношения лиственницы даурской «Лесное хоз-во», 1960, № 11.
16. Langner, W. Kreuzungsversuche mit *Larix europaea* D. C. und *Larix leptolepis* Gord. Z. «Forstgenetik und Forstpflanzenzücht, Bd. 1, H. 2, 1952.
17. Gothe, H. Ein Kreuzungsversuch mit *Larix europaea* D. C., Herkunft Schlitz, und *Larix leptolepis* Gord. Mitt. Z. «Forstgenetik Forstpflanzenzüchtung», Bd. 1, H. 4, 1952.
18. Gothe, H. Ein Kreuzungsversuch mit *Larix europaea* D. C., Herkunft Schlitz, und *Larix leptolepis* Gord. Z. «Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung», Bd. 5, H. 4, 1956.
19. Toda, R. On the grown slenderness in clones and seedlings. Z. «Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung», Bd. 5, H. 1, 1956.
20. Fairbairn, W. A. Early controlled cross-fertilization of European and Japanese larches. «Scot. Forestry», vol. 13, Nr. 4/5, 1959.
21. Dieckert, H. Einige Untersuchungen zur Selbststerilität und Inzucht bei Fichte und Lärche. «Silvae Genetica», Bd. 13, H. 3, 1964.

22. Müller—Olsen, C. and Simak, M. X-ray photography employed in germination analysis of scots pine (*Pinus silvestris*). Medd. Statens Skogsforskningsinst., Bd. 44, Nr. 6, 1954—1955.
 23. Gustafsson, A., Simak, M. Effect of x-and y-rays on conifer seed. Medd. Statens Skogsforskningsinst., Bd. 48, N 5, 1958—1959.
 24. Щербакова М. А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. Красноярск, 1965.
 25. Barnes, B. V., Bingham, R. T. and Squillace, A. E. Selective fertilization in *Pinus monticola* Dougl. II Results of additional tests. «Silvae Genetica», Bd. 11, H. 4, 1962.
 26. Hagman, M. and Mikkola, L. Observations on Cross—, Self—, and Interspecific Pollinations in *Pinus peuce* Griseb. «Silvae Genetica», Bd. 12, H. 3, 1963.
 27. Sarvas, R. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus silvestris*. Common. Instit. Forest. Fenn., vol. 53, Nr. 4, 1962.
 28. Allen, G. S. Partenocarpy, Partenogenesis and Selfsterility in the Douglas Fir. «J. Forestry», 40, Nr. 8, 1942.
- 