

На правах рукописи



Васильева Галина Валериевна

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И РОСТ ПОТОМСТВА  
ЕСТЕСТВЕННЫХ ГИБРИДОВ МЕЖДУ КЕДРОМ СИБИРСКИМ  
(*PINUS SIBIRICA* DU TOUR) И КЕДРОВЫМ СТЛАНИКОМ  
(*P. PUMILA* (PALL.) REGEL)

03.02.01 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Томск – 2011

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения РАН, г. Томск

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент  
**Горошкевич Сергей Николаевич**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
**Пяк Андрей Ильич**

доктор биологических наук, профессор  
**Муратова Елена Николаевна**

Ведущая организация: Центральный Сибирский Ботанический сад (г. Новосибирск)

Защита состоится « 3 » марта 2011 года в 14.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36. Факс: (3822) 529853, 529601.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке ГОУ ВПО «Томский государственный университет».

Автореферат разослан «\_\_\_» января 2011 года.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук



В.П. Середина

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** В настоящее время общепризнано, что естественная гибридизация является важным фактором эволюции растений. Она может повлечь за собой ряд событий, ведущих к образованию нового вида, переносу адаптаций от одного вида к другому, смешению видов или поглощению одного вида другим (Anderson, 1953; Грант, 1984; Riesberg, 1997; Riesberg, Carney, 1998; Arnold et al., 1999). С естественной гибридизацией в природе приходится сталкиваться довольно часто, в том числе у древесных растений. Одной из причин такого широкого распространения гибридов среди древесных растений, вероятно, является слабо специализированная форма опыления и слабая изолированность видов друг от друга (Грант, 1984). Большое количество естественных межвидовых гибридов наблюдается в таких родах как *Betula* L., *Populus* L., *Picea* A.Dietr., *Abies* Mill., *Larix* Mill., *Pinus* L. и некоторых других (Милютин, 1970; Коропачинский, Милютин, 1979). Недостаточная изученность процессов гибридизации в каком-либо роде растений неизбежно приводит к ошибкам в определении видов и неправильному толкованию их филогенетических связей.

Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel) имеют огромное биосферное значение и выполняют важнейшие водоохранные, почвозащитные и климаторегулирующие функции (Кедровые леса Сибири, 1985). Данные виды занимают обширные ареалы, которые перекрываются лишь частично, в Прибайкалье и Забайкалье. Мысль о возможности естественной гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика впервые была высказана В.Н. Сукачевым (1929), однако за долгое время в научной литературе было описано всего несколько особей предположительно гибридного происхождения (Поздняков, 1952; Галазий, 1954; Моложников, 1975). Существование естественных гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником было доказано лишь в конце XX столетия (Polítov et al., 1999). Примерно в это же время гибриды впервые были обнаружены в массовом количестве на севере Хамар-Дабана (Горошкевич, 1999, 2001; Goroshkevich, 2004). Поэтому их исследования начаты сравнительно недавно и находятся еще на начальном этапе. В частности, актуален анализ половой репродукции гибридов в сравнении с родительскими видами, а также роста и развития их семенного потомства.

**Цель и задачи исследования.** Цель данной работы – провести анализ семенной продуктивности и роста потомства естественных гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником в сравнении с родительскими видами.

Исходя из цели исследования, были поставлены следующие задачи:

1. Сравнить структуру шишек и семенную продуктивность естественных гибридов и их родительских видов из разных районов зоны гибридизации.
2. Провести фенологические наблюдения за «цветением» видов и гибридов, а также определить совместимость гибридов с родительскими видами с помощью контролируемого опыления.

3. Охарактеризовать рост и развитие семенного потомства видов и гибридов на ранних этапах онтогенеза.
4. Определить анатомические особенности листового аппарата у семенного потомства естественных гибридов в сравнении с родительскими видами.

**Защищаемые положения:**

1. Естественные гибриды между кедром сибирским и кедровым стлаником фертильны, однако их семенная продуктивность существенно (в 3–5 раз) ниже, чем у родительских видов, за счет абортивности семян на всех этапах развития.
2. Семенное потомство естественных гибридов на ранних этапах онтогенеза характеризуется повышенным разнообразием по морфогенезу, а у отдельных гибридных особей сочетание видовых признаков обеспечивает гетерозис по приросту в высоту.

**Научная новизна.** В исследовании на основании детального анализа структуры шишек и качества семян впервые показана потенциальная возможность семенного размножения естественных гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником. Кроме того, впервые было получено семенное потомство не только от гибридов, произрастающих в природе, но и от искусственных реципрокных скрещиваний кедра сибирского и гибридов. Проведенные наблюдения за ходом роста и развития семенного потомства гибридов в сравнении с их родительскими видами выявили повышенное разнообразие морфологических признаков у гибридов на ранних этапах онтогенеза.

**Теоретическая и практическая значимость.** Исследования межвидовых гибридов кедра сибирского и кедрового стланика в первую очередь важны для фундаментальной науки, как для выявления особенностей взаимодействия между современными видами, так и для понимания эволюционного развития пятихвойных сосен. Кроме того, приведенные результаты помогут понять причины и возможные последствия гибридизации между этими видами. Полученные результаты также могут быть полезны в селекции древесных растений, поскольку гибридные генотипы являются потенциальным источником новых форм, обладающих необходимыми человеку свойствами.

**Апробация работы и публикации.** Основные результаты проведенных исследований доложены и обсуждены на 5 международных (Томск, 2006, 2008, 2010; Владивосток, 2006; Новосибирск, 2009) и 3 всероссийских (Красноярск, 2009; Томск, 2009; Новосибирск, 2010) конференциях. Материалы диссертации были использованы в научных отчетах по проекту «Межвидовая гибридизация как фактор сетчатой эволюции азиатских видов 5-хвойных сосен» (грант РФФИ № 07-04-00593). По теме диссертации опубликовано 18 работ, из которых 7 статей, в том числе 1 в журнале, рекомендованном ВАК РФ.

**Объем и структура работы.** Диссертация изложена на 151 странице печатного текста и состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы, включает 31 таблицу и 32 рисунка, 273 библиографических источника, из них 135 на иностранном языке.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность научному руководителю Горошкевичу Сергею Николаевичу за постоянную поддержку и создание условий для проведения исследований; Зотиковой Альбине Петровне, которая помогла определить направление научной деятельности; Бендер Ольге Григорьевне за помощь в проведении морфолого-анатомического исследования хвои; Попову Александру Геннадьевичу и Жук Евгении Анатольевне за помощь в полевых работах.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### 1. ЕСТЕСТВЕННАЯ МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

#### 1.1 Гибридизация как творческая сила эволюции

Анализируются работы, посвященные исследованиям разных аспектов межвидовой гибридизации, показано, что она играет значительную роль в эволюции растений (Бобров, 1944, 1961, 1972; Anderson, 1953; Stebbins, 1959; Райт, 1978; Грант, 1984; Abott, 1992; Урусов, 1995; Ellstrand et al., 1996; Rieseberg, Carney, 1998; Arnold et al., 1999).

#### 1.2 Гибридизация в семействе *Pinaceae*

Рассмотрены исследования гибридизации хвойных древесных растений, относящихся к семейству сосновых. Особенно велик масштаб гибридизации в таких родах как *Larix* и *Picea*. (Милютин, 1970; Бобров, 1978, 1983; Коропачинский, Милютин, 1979; Коропачинский, 1992; Carlson, 1994; Коропачинский, Милютин, 2006; Kormutak et al., 2008).

#### 1.3 Гибридизация видов рода *Pinus*

Многочисленные примеры межвидовой гибридизации (Mirov, 1967; Critchfield, 1986; Wagner et al., 1987; Watano et al., 1996; Edwards-Burke et al., 1997; Nikles, 2000; Fernando et al., 2005) и наличие гибридного вида *Pinus densata* Mast. (Wang and Szmidt, 1994; Wang et al., 2001; Song et al., 2001, 2003) говорят о существенной роли генетического обмена для видов этого рода. Согласно современной систематике рода *Pinus*, российские виды пятихвойных сосен относятся к подсекции *Strobis* секции *Quinquefoliae* подрода *Strobis* (Gernandt et al., 2005; Syring et al., 2007; Tsutsui et al., 2009). Рассмотрены описанные в литературе случаи гибридизации пятихвойных сосен, в том числе кедра сибирского и кедрового стланика (Поздняков, 1952; Галазий, 1954; Моложников, 1975; Politov et al., 1999; Горошкевич, 1999, Goroshkevich, 2004).

### 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**2.1 Объекты исследования.** В данной работе исследовались естественные гибриды между кедром сибирским и кедровым стлаником в сравнении с родительскими видами. Гибриды в природе отличали по двум признакам. Во-первых, это промежуточный по отношению к родительским видам габитус. У гибридов не было вертикального ствола, как у кедра сибирского, а в комлевой части ствол часто был изогнут, но не до такой степени, чтобы его можно было назвать стелющимся. Во-вторых, цвет созревающих шишек: у гибридов шишки почти такие же фиолетовые как у кедра, в то время как у стланика шишки зеленые. Гибридная природа исследованных в работе промежуточных по

морфологии особей была подтверждена анализом изоферментных локусов (Петрова и др., 2007; Petrova et al., 2008).

**2.2 Районы исследования.** Исследования проводили в природных популяциях северного Прибайкалья и на научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (юго-восток Томской области). В природе был собран материал для изучения структуры шишек и качества семян у гибридов и их родительских видов, кроме того, в природе проводилось контролируемое опыление кедрового стланика. На стационаре проведены фенологические наблюдения за «цветением» у видов и гибридов, а также поставлена серия контролируемых опылений кедра сибирского и гибридов. Кроме того, на стационаре проводили наблюдения за ростом и развитием семенного потомства кедра сибирского, кедрового стланика и их гибридов.

Шишки для исследований собирали в трех местах. (1) Озерно-болотный район, расположенный недалеко от пос. Нижнеангарск и относящийся к дельте Верхней Ангары. (2) Прилегающие к дельте южные отроги Верхнеангарского хребта. (3) Северо-восточное побережье Байкала, на территории Баргузинского заповедника (рис. 1).

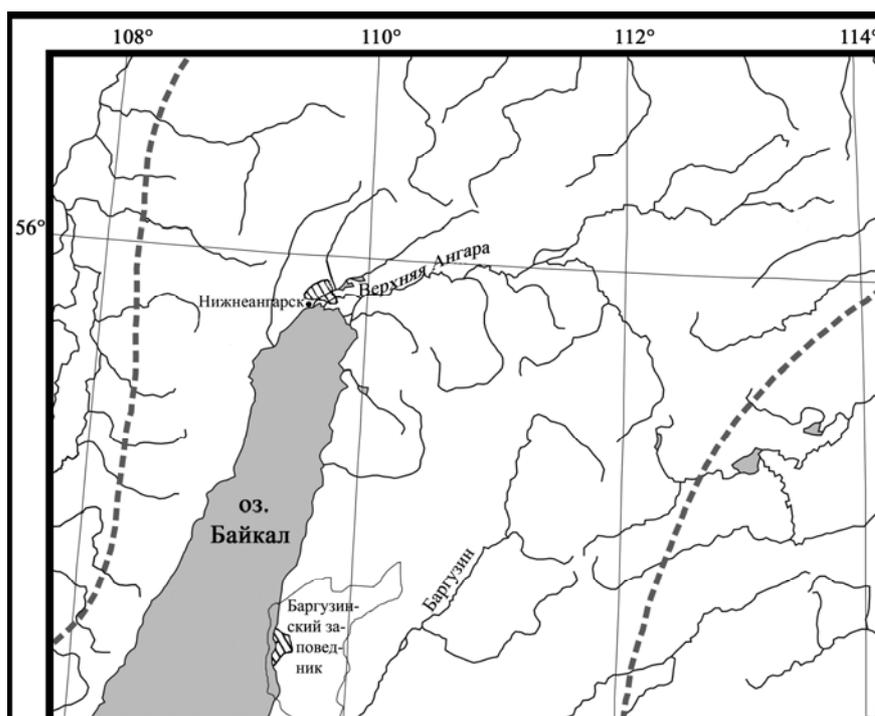


Рисунок 1 – Картограмма районов исследования. Левая штриховая линия показывает западную границу ареала кедрового стланика, правая – восточную границу ареала кедра сибирского.

На исследованном участке в дельте Верхней Ангары ( $55^{\circ}47'$  с.ш.,  $109^{\circ}33'$  в.д., 487 м н. ур. м.), около 15 га, вся древесная растительность в возрасте около 100 лет имеет предположительно послепожарное происхождение. Доминирующим видом являлся кедровый стланик, а кедр сибирский распространен значительно меньше. На один плодоносящий гибрид приходился

один плодоносящий кедр и 60 особей кедрового стланика. Преобладающие виды на южных отрогах Верхнеангарского хребта – сосна обыкновенная, кедр сибирский и лиственница. Кедровый стланик распространен в подлеске по всему лесному поясу и представлен широким поясом под гольцами. Здесь, на высотах от 500 до 1500 м н. ур. м., было обнаружено всего 3 гибридные особи. В Баргузинском заповеднике (55°21' с.ш., 109°30' в.д., 468 м н. ур. м.) исследованный участок (около 10 га) представлял собой прибрежную равнину, примыкающую к заливу Давша (от мыса Черного на севере до мыса Зырянского на юге) и занятую кедрово-лиственничными лесами разного возраста с подлеском из кедрового стланика. Доминирующим видом был кедр сибирский, представленный в основном мощными обильно плодоносящими деревьями. Соотношение плодоносящих особей кедра сибирского, кедрового стланика и естественных гибридов составляло примерно 300:10:1.

Для фенологических наблюдений использовали вегетативное потомство кедра сибирского, кедрового стланика и гибридов, природные популяции которых произрастали в нижней части лесного пояса темнохвойных горнотаежных лесов в Южном Прибайкалье, северо-западный макросклон хребта Хамар-Дабан (51°47' с.ш., 103°40' в.д., 800–900 м н. ур. м.).

Для контролируемого опыления использовали вегетативное потомство гибридов, обнаруженных на северном макросклоне Хамар-Дабана на высотах от 900 до 1900 м н. ур. м. Кедр сибирский был представлен вегетативным потомством местного экотипа. Кедровый стланик опыляли в естественном насаждении, расположенном в дельте Верхней Ангары.

**2.3 Исследование семенной продуктивности.** Необходимый материал был собран в ходе экспедиций 2005 и 2009 гг. Шишки были собраны с 16 особей кедра сибирского и кедрового стланика в каждом районе исследования. Число гибридных деревьев в дельте Верхней Ангары было 12, на Верхнеангарском хребте – 3, в Баргузинском заповеднике – 24. Экспедиция 2009 г. состоялась только в район дельты Верхней Ангары, где шишки были собраны с 21 кедра, с 31 стланика и с 28 гибридов. У видов с каждого дерева измеряли в среднем по 5 шишек, у гибридов измеряли все собранные шишки, если их было не более 15. Исследование женских шишек и семян проводили по стандартной методике, у шишек измерялись длина и диаметр, подсчитывалось число стерильных и фертильных семенных чешуй, нормально развитых и недоразвитых семян. Качество развитых семян определялось непосредственным наблюдением содержимого семени или с помощью рентгенографии (Щербакова, 1965).

**2.4 Фенологические наблюдения и контролируемое опыление.** Фенологические наблюдения проводили на объектах, имеющих на стационаре «Кедр». Наблюдения за развитием женских и мужских шишек проводились в 2005–2007 гг. Фенологические наблюдения за «цветением» вели в течение всего этого периода ежедневно с использованием методики Е.В. Титова (1982). Контролируемое опыление проводили ежегодно с 2005 по 2008 гг. Женские шишки изолировали бумажными пакетами за 1–2 дня до вылета пыльцы. После изолирования шишек, фазы их развития наблюдали

каждый день, опыление проводили двукратно на фазах рецептивности. Изоляторы снимали после того, как женские шишки закрывались.

**2.5 Наблюдения за ростом и развитием сеянцев.** Наблюдаемые сеянцы были представлены семенным потомством кедрового стланика (дельта Верхней Ангары и Баргузинского заповедника, кедрового стланика (дельта Верхней Ангары) и гибридов из обоих районов, семена которых были собраны в ходе экспедиции 2005 г. С момента появления всходов в течение двух вегетационных сезонов наблюдения велись регулярно, каждые 5–7 дней.

**2.6 Исследование анатомического строения хвои.** Для исследования мезоструктуры листового аппарата сеянцев растительный материал: семядоли, ювенильную и взрослую хвою фиксировали после завершения ростовых процессов 70 % этанолом. Дельта Верхней Ангары была представлена семенным потомством кедрового стланика и одного гибрида (Г10), Баргузинский заповедник – только кедром сибирским и одной гибридной семьей Г36. Данные гибридные семья были выбраны, т.к. имели наибольшее число сеянцев. Поперечные срезы толщиной 30 мкм из средней части листа выполняли на замораживающем микротоме МЗ-2. Срезы помещали в каплю глицерина. Измерения проводили с помощью программно-аппаратного комплекса, включающего световой микроскоп Axiostar plus, видеокамеру Watec LCL 217 HS и программное обеспечение SIAMS<sup>TM</sup> MesoPlant.

**2.7 Статистическая обработка данных.** Полученные данные обрабатывали в программе Statistica 6.0. Если признаки имели распределение, близкое к нормальному, то для сравнения выборок использовали Т-тест, в противном случае использовали критерий Манна-Уитни. Чтобы выявить степень фенотипических различий между разными группами однолетних сеянцев был проведен дискриминантный анализ по следующим признакам: число и длина семядолей, число и длина ювенильной хвои, длина ювенильного побега. В таблицах вместе со средним значением, как правило, приводили стандартное отклонение. В работе использовали уровень значимости равный 0,05. Если между двумя выборками имелись статистически значимые различия, то рядом со средними значениями в таблицах указаны разные латинские буквы, если такие отличия отсутствовали, то буквы ставили одинаковые.

### **3. ПОЛОВАЯ РЕПРОДУКЦИЯ ВИДОВ И ГИБРИДОВ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ СЕВЕРНОГО ПРИБАЙКАЛЬЯ**

В структуре урожая семян у сосен главную роль играют два элемента: число шишек на дереве и число семян в каждой шишке. Связь между ними не всегда однозначна и при хорошем урожае шишек урожай семян может быть плохим (Некрасова, 1986). Глава 3 посвящена детальному описанию структуры урожая семян кедрового стланика и их естественных гибридов.

#### **3.1 Семенная продуктивность гибридов в сравнении с кедром сибирским и кедровым стлаником**

Урожай шишек у кедрового стланика в дельте Верхней Ангары был хорошим в оба года исследования и составлял примерно 30–50 шишек на

дерево; особенно крупные особи имели до 150 шишек. Кедр сибирский отличался слабым плодоношением, чаще всего встречались деревья с 3–5 шишками. Похожая картина наблюдалась на Верхнеангарском хребте. В Баргузинском заповеднике, напротив, кедровый стланик отличался слабым плодоношением, по сравнению с кедром сибирским, в среднем 5 и 200 шишек соответственно. По обилию шишек на отдельном дереве гибриды из дельты Верхней Ангары были промежуточными и имели в среднем 10–11 шт. Гибриды из Баргузинского заповедника, как и обнаруженные на Верхнеангарском хребте, отличались довольно слабым плодоношением, в среднем около 5 шишек на особь.

Размеры шишек, а также число чешуй в шишке и число семяпочек у гибридов были промежуточными относительно родительских видов, что наблюдалось во всех районах исследования (табл. 1).

Таблица 1 – Морфологические признаки шишек кедра сибирского, кедрового стланика и гибридов из разных мест произрастания

Район исследования	Вид/ Гибриды	Длина шишки, см	Диаметр шишки, см	Отношение длины шишки к диаметру	Число чешуй в шишке, шт.
Дельта Верхней Ангары	Кедр	5,2±0,9 а	4,5±0,5 а	1,14±0,16 а	65,7±9,7 а
	Гибриды	4,9±1,0 а	3,4±0,5 b	1,43±0,16 b	48,8±6,6 b
	Стланик	4,1±1,0 b	3,0±0,3 с	1,35±0,17 b	39,7±6,1 с
Верхнеангарский хребет	Кедр	7,4±0,9 а	5,2±0,4 а	1,40±0,11 а	82,0±10,2 а
	Гибриды	5,0±0,9 b	3,7±0,5 b	1,36±0,11 а	54,8±7,2 b
	Стланик	4,2±0,5 с	3,0±0,3 с	1,44±0,13 а	39,4±5,2 с
Баргузинский заповедник	Кедр	6,2±1,2 а	5,2±0,4 а	1,28±0,15 а	85,5±10,8 а
	Гибриды	4,6±1,0 b	3,7±0,5 b	1,51±0,21 b	56,5±8,1 b
	Стланик	3,4±0,8 с	3,0±0,3 с	1,48±0,25 b	41,4±6,6 с
Дельта Верхней Ангары (2009 г.)	Кедр	5,5±0,8 а	4,6±0,4 а	1,14±0,11 а	67,6±7,7 а
	Гибриды	5,0±0,7 b	3,5±0,5 b	1,44±0,15 b	50,0±4,9 b
	Стланик	4,6±0,5 с	3,2±0,3 с	1,45±0,11 b	44,9±6,4 с

Развитие семяпочки в полноценное семя представляет собой сложный и длительный процесс, в ходе которого есть несколько критических моментов (Sarvas, 1962; Brown, 1971; Некрасова, 1972; Третьякова, 1990; Owens 2004; Owens et al., 2008). Все потери репродуктивных структур в процессе развития семяпочки мы разделили на четыре категории в зависимости от времени прерывания развития: (1) потери семяпочек на ранних стадиях развития (семена отсутствуют); (2) потери семян в период между опылением и оплодотворением (недоразвитые семена); (3) потери семян в период оплодотворения (пустые семена); (4) потери после оплодотворения (семена с недоразвитым эндоспермом, с пустым каналом и семена с недифференцированным зародышем). Проведенный анализ позволил установить, что доля семян с дифференцированным зародышем от числа семяпочек, у гибридов была всегда ниже, чем у родительских видов и варьировала от 3 до 27 %, тогда как у кедра сибирского эта величина составляла от 42 до 74 %, у кедрового стланика – от 15 до 80 % (табл. 2). Особенно большие репродуктивные потери гибридов приходились на недоразвитые и пустые семена.

Таблица 2 – Семенная продуктивность кедра сибирского (К), гибридов (Г) и кедрового стланика (С) в разных районах исследования

	ИЧС	Репродуктивные потери в ходе развития семяпочки в полноценное семя (% , от их исходного числа)	Семена с дифференцированным зародышем (шт. / %)
К Г С	65,1 52,7 42,3	Дельта Верхней Ангары	28,5 / 43,8 13,2 / 25,1 29,1 / 68,8
		Верхнеангарский хребет	
		Баргузинский заповедник	
К Г С	100,8 68,7 46,5	Дельта Верхней Ангары – 2009	41,4 / 58,5 15,1 / 27,1 28,9 / 58,4
		Верхнеангарский хребет	
		Баргузинский заповедник	
Примечание – ИЧС – исходное число семяпочек, шт.,  – отсутствие семян,  – недоразвитые семена,  – пустые семена,  – семена с эндоспермом, но без дифференцированного зародыша,  – семена с дифференцированным зародышем, % от числа семяпочек.			

Гибриды характеризовались промежуточными размерами и массой семян и ядра, выход ядра у гибридов либо существенно не отличался от видовых значений либо был близок к выходу ядра стланика (табл. 3). Семена видов по размеру представляют две дискретные группы: крупные (развитые) и мелкие (недоразвитые). У гибридов такая закономерность нарушается и наблюдается плавный переход от крупных семян к мелким, т.е. от недоразвитых к развитым. Такое непрерывное распределение гибридных семян по размеру, вероятно, связано с их гибелью на нехарактерных для видов этапах развития.

Таблица 3 – Масса семян у гибридов и родительских видов в разных районах исследования

Район исследования	Вид/Гибриды	Масса семени, мг	Масса ядра, мг	Выход ядра, %
Дельта Верхней Ангары	Кедр	230,0±26,8 a	110,3±18,3 a	47,8±2,6 a
	Гибриды	159,1±24,7 b	83,2±12,6 b	52,5±5,1 b
	Стланик	97,5±18,0 c	50,5±8,2 c	52,5±4,0 b
Верхнеангарский хребет	Кедр	225,5±37,4 a	110,2±18,6 a	47,9±1,5 a
	Гибриды	130,5±33,0 b	69,1±9,7 b	49,6±3,4 ab
	Стланик	82,7±10,7 c	43,3±6,3 c	51,8±2,5 b
Баргузинский заповедник	Кедр	233,6±38,8 a	103,9±20,3 a	44,4±3,9 a
	Гибриды	148,1±38,2 b	67,0±19,7 b	44,7±4,3 a
	Стланик	79,1±19,5 c	34,9±9,9 c	43,8±3,8 a

Гибриды обычно отличались повышенной долей многозародышевых семян по сравнению с родительскими видами (табл. 4). Среди полиэмбриональных семян чаще всего встречались такие, которые имели один хорошо развитый зародыш и один или несколько мелких недифференцированных зародышей.

Таблица 4 – Встречаемость многозародышевых семян (% от семян с зародышем) у кедрового стланика, гибридов и кедрового стланика в разных районах исследования

Район исследования	Кедр	Гибриды	Стланик
Дельта Верхней Ангары	1,0 а	11,1 b	3,1 а
Верхнеангарский хребет	2,5 а	13,5 b	3,8 а
Баргузинский заповедник	17,3 а	26,8 b	18,2 а
Дельта Верхней Ангары (2009 г.)	1,4 а	4,1 b	4,0 b

### 3.2. Некоторые причины снижения фертильности у гибридов

В основе снижения фертильности у гибридов лежат разные генетические механизмы (Ока, 1974; Liu et al., 1996; Abbo, Ladizinsky, 1994; Zhao et al., 2006). Кроме того, повышенные потери семян у гибридов могли быть вызваны неблагоприятным взаимодействием женских репродуктивных структур гибридов и пыльцой родительского вида, т.е. несовместимостью, которая проявляется на всех этапах формирования семени (Банникова, 1986). В разных районах исследования было разное соотношение плодоносящих особей родительских видов и гибридов. В дельте Верхней Ангары соотношение кедрового стланика и гибридов было 3:60:1, в Баргузинском заповеднике оно было обратным – 300:10:1. Изоферментный анализ показал, что в дельте Верхней Ангары кедровый стланик опыляется исключительно пыльцой своего вида, среди зародышей кедрового стланика их доля (1,4 %) была гибридной, т.е. отцовским растением был кедровый стланик. В Баргузинском заповеднике ситуация иная. Здесь кедр сибирский опыляется своей пыльцой, а кедровый стланик образует разные классы зародышей, в том числе от опыления кедром сибирским образуется 27 % зародышей, от опыления гибридами 8 %, остальные зародыши – результат опыления стланиковой пыльцой (Петрова и др., 2007). Более трети зародышей у кедрового стланика из Баргузинского заповедника образуется от опыления чужой пыльцой, это обстоятельство может отчасти объяснить повышенные потери семян, происходящие на период роста и развития зародыша.

Основную роль в опылении гибридов играл тот вид, который доминировал в насаждении. Кроме того, в обоих районах выявлены гибридные зародыши, возникшие от опыления гибридов другими гибридами, причем доля таких зародышей в дельте Верхней Ангары более чем в три раза выше, чем в Баргузинском заповеднике, 11,8 и 3,3 %, соответственно (Петрова и др., 2007).

По нашим оценкам одна гибридная особь дает от нескольких штук до 1500 полноценных семян в год. Такая семенная продуктивность представляется нам достаточно высокой для более или менее успешного размножения гибридов. Конечно, необходим целый ряд благоприятных факторов, чтобы

семена дали всходы, чтобы эти всходы выжили и достигли репродуктивного возраста. Тем не менее, гибриды имеют потенциальную возможность оставить потомство, следовательно, они имеют и определенные эволюционные перспективы.

#### **4. КОНТРОЛИРУЕМОЕ ОПЫЛЕНИЕ КЕДРА СИБИРСКОГО, КЕДРОВОГО СТЛАНИКА И ИХ ЕСТЕСТВЕННЫХ ГИБРИДОВ**

Контролируемое скрещивание является одним из способов, который позволяет, во-первых, оценить степень совместимости видов в разных комбинациях опыления и, во-вторых, получить потомство с известным генотипом, которое может использоваться в дальнейшем для решения ряда научных задач.

##### **4.1 Фенология «цветения» видов и гибридов**

В условиях клонового архива период «цветения» видов и гибридов занимал около 10–15 дней. Сроки прохождения фенофаз существенно различались у видов, а гибриды занимали промежуточное положение. Все фенофазы от «бутона» до закрытой шишки у кедра сибирского наблюдались в среднем на 5 дней позже, чем у кедрового стланика. Почти на всем протяжении периода «цветения» сроки прохождения фенофаз гибридов и кедрового стланика частично перекрывались. Временной разрыв между фазами рецептивности у кедра сибирского и гибридов составлял в среднем 4 дня, т.е. гибриды по срокам развития женских шишек оказались ближе к стланику. Кедровый стланик в условиях клонового архива очень редко имел развитые микростробилы. Временной интервал между пиками пыления кедра сибирского и гибридов составлял 2–3 дня. Проведенное фенологическое исследование показало, что в однородных условиях клонового архива сроки цветения создают возможность образования бэккроссов, у которых гибриды и кедр сибирский будут являться материнским и отцовским растениями, соответственно, кроме того, у гибридов есть возможность переопыляться между собой. Различия между гибридами и видами в природе благодаря более изменчивым условиям по сравнению с клоновым архивом значительно меньше, и, скорее всего, сроки прохождения фенофаз у гибридов полностью перекрываются со стланиковыми и частично с кедровыми. Действительно, наблюдения в природе выявили отсутствие фенологической изоляции между гибридами и видами (Горошкевич, Попов, 2006; Горошкевич и др., 2010).

##### **4.2 Генетическая совместимость и семенная продуктивность гибридов и родительских видов по результатам контролируемого опыления**

Проведенные контролируемые скрещивания показали, что у гибридов всегда наблюдалась низкая семенная продуктивность независимо от варианта опыления, и доля полных семян не превышала 29 % (рис. 2). Как правило, в тех вариантах опыления, где гибриды выступали материнскими растениями, наблюдалось большое число недоразвитых и пустых семян.

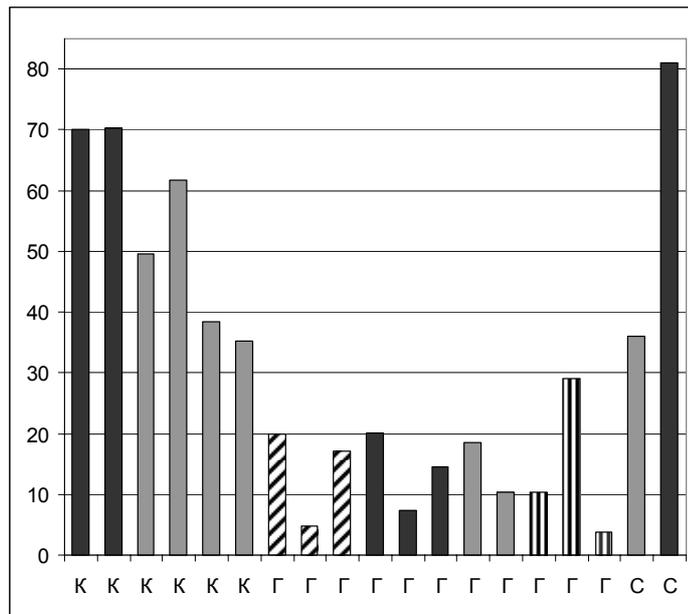


Рисунок 2 – Доля полных семян (% от развитых семян) у кедра (К), гибридов (Г) и стланика (С) при разных вариантах опыления за 4 года эксперимента. Черные столбики – свободное опыление, серые – опыление гибридной пыльцой, диагональная штриховка – кедровой пыльцой, вертикальная штриховка – стланиковой пыльцой.

Репродуктивные способности гибридов по сравнению с родительскими видами оказались существенно сниженными, что хорошо согласуется с нашими данными, полученными в природе. Причина такого снижения отчасти может быть обусловлена низким «качеством» семян гибридов. Пыльца, использованных в опыте гибридов, характеризовалась довольно высокой жизнеспособностью, которая определялась путем ее проращивания в однопроцентном растворе сахарозы (Храмова, 1974). Число проросших пыльцевых зерен колебалось от 61,9 до 76,2 %. Деформированные пыльцевые зерна встречались довольно редко 1,4–3,0 %. Для сравнения, у кедра сибирского в условиях Западной Сибири жизнеспособность достигает 86,2 % (Храмова, 1974).

## 5. РОСТ И РАЗВИТИЕ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА ГИБРИДОВ В СРАВНЕНИИ С РОДИТЕЛЬСКИМИ ВИДАМИ

Жизнеспособно ли потомство гибридов, как оно будет развиваться, и насколько существенны отличия гибридов от видов на ранних этапах онтогенеза? Чтобы ответить на эти вопросы, мы изучили особенности роста и развития семенного потомства гибридов в сравнении с потомством кедра сибирского и кедрового стланика.

### 5.1 Ювенильный этап онтогенеза видов и гибридов

Сеянцы видов и гибридов в однолетнем возрасте легко отличить друг от друга. Кедр сибирский имеет более крупные семядольные листья, но короткий ювенильный побег и небольшое число ювенильной хвои по сравнению с кедровым стлаником (табл. 5). Гибриды из дельты Верхней Ангары

морфологически более близки к кедровому стланику, что проявилось в длине ювенильного побега, ювенильного листа и длине междоузлия. Гибриды из Баргузинского заповедника оказались похожи на кедр сибирский, отличаясь от него только длиной семядольных листьев и их долей от общего числа листьев. Гибриды отличались повышенным разнообразием по сравнению с видами. Например, сеянцы кедра сибирского имели 10–13 семядолей, кедровый стланник – 7–11, а гибриды – от 7 до 13. Интересно отметить, что отдельные гибриды (дельта Верхней Ангары) имеют очень большую длину междоузлия, которое достигает 1,04 мм, тогда как у кедра сибирского и кедрового стланика верхний предел значений составляет 0,71 мм и 0,72 мм, соответственно.

Наиболее важное отличие между видами в этом возрасте состоит в том, что у кедра сибирского листовой аппарат состоит в основном из семядолей, у кедрового стланика – из ювенильных листьев, которые представляют разные этапы онтогенеза данных видов. Гибриды, в целом, по этому признаку занимают промежуточное положение между видами.

Таблица 5 – Морфологические признаки однолетних сеянцев кедра сибирского, кедрового стланика и гибридов из разных мест происхождения

Признак	Дельта Верхней Ангары			Баргузинский заповедник	
	Кедр	Гибриды	Стланник	Кедр	Гибриды
Число семядолей, шт.	11,4±0,1 а	10,1±1,1 b	8,7±1,0 c	10,3±1,2 а	9,8±1,0 а
Длина семядолей, мм	30,5±3,5 а	27,0±4,9 b	24,0±2,4 c	32,3±5,1 а	29,3±5,1 b
Длина ювенильного побега, мм	3,3±1,7 а	13,7±6,4 b	14,9±5,0 b	5,3±2,9 а	6,3±2,1 а
Число ювенильных листьев, шт.	8,7±2,9 а	24,8±6,1 b	33,2±6,1 c	11,6±3,2 а	15,9±7,7 а
Длина ювенильного листа, мм	9,5±2,8 а	18,3±6,0 b	20,1±2,4 b	11,9±2,1 а	13,7±3,1 а
Длина междоузлия, мм	0,37±0,16 а	0,54±0,21 b	0,45±0,14 ab	0,46±0,21 а	0,44±0,2 а
Доля семядолей, % от общего числа листьев	57,4±7,6 а	30,5±6,4 b	21,6±4,1 c	48,7±6,4 а	40,4±9,1 b
Длина терминальной почки, мм	4,7±0,9 а	4,2±1,3 а	3,5±0,6 b	4,7±0,6 а	4,5±0,9 а
Доля сеянцев с вторичным приростом, %	93,3 а	5,6 b	0,0 b	82,4 а	58,8 а

Проведенный дисриминантный анализ наглядно показал, что гибриды отличаются повышенным разнообразием по целому комплексу морфологических признаков (рис. 3), при этом гибриды из дельты Верхней Ангары расположились ближе к кедровому стланику, а гибриды из Баргузинского заповедника – к кедру сибирскому.

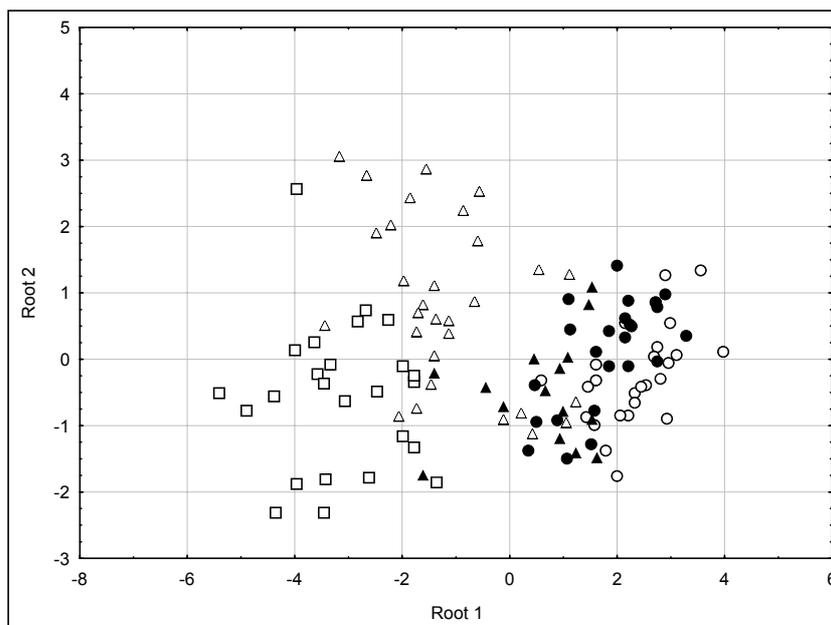


Рисунок 3 – Диаграмма рассеяния однолетних семян кедров сибирского (круги), кедрового стланика (квадраты) и гибридов (треугольники) из дельты Верхней Ангары (белые маркеры) и Баргузинского заповедника (черные маркеры) в плоскости канонических корней

Кроме измерения морфологических признаков мы наблюдали за сезонной динамикой роста и развития однолетних семян видов и гибридов, которые в этом отношении тоже были различны (рис. 4).

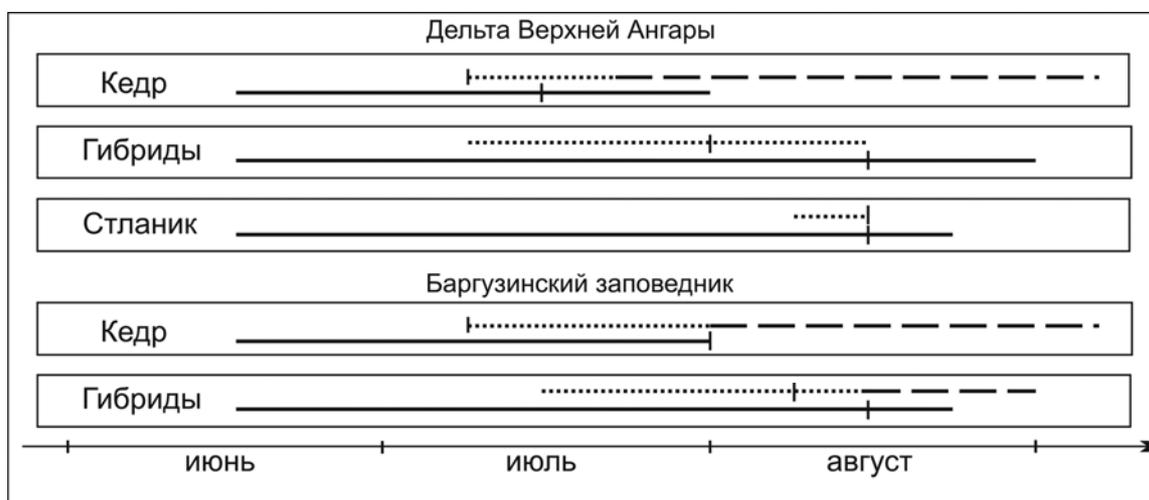


Рисунок 4 – Динамика роста однолетних семян кедров сибирского, кедрового стланика и гибридов из разных мест происхождения с момента появления массовых всходов. Сплошной линией показан рост ювенильного побега, пунктирной – заложение терминальной почки, штриховой – формирование вторичного прироста, вертикальными отрезками – завершение соответствующего процесса у большинства семян.

Анализ динамики развития однолетних семян показал большее разнообразие гибридов в сравнении с родительскими видами, что проявилось

как в продолжительности роста ювенильного побега, так и в сроках заложения терминальной почки. В целом, исследованное семенное потомство гибридов из дельты Верхней Ангары по своим морфологическим признакам ближе к кедровому стланику, а семенное потомство гибридов из Баргузинского заповедника – к кедру сибирскому.

Двухлетние сеянцы видов также имеют ряд отличий, важнейшим из которых является структура побега. Среди количественных признаков явно выделяется длина побега у гибридов, которая больше, чем у видов (табл. 6). Данное превосходство гибридов возникло в результате проявления гетерозиса у отдельных гибридных особей.

Таблица 6 – Морфологические признаки двухлетних сеянцев кедра сибирского, кедрового стланика и гибридов из разных мест происхождения

Место происхождения	Вид/ Гибриды	Длина побега, мм	Число брахибластов, шт.	Длина хвои, мм	Длина вторичного прироста, мм
Дельта Верхней Ангары	Кедр	14,0±4,2 а	11,9±2,4 а	44,1±8,2 а	8,9±4,4 а
	Гибриды	18,9±6,9 b	10,1±4,3 b	39,2±13,6 а	5,5±3,5 b
	Стланик	15,4±3,8 а	9,8±3,0 b	41,3±11,0 а	8,1±5,2 ab
Баргузинский заповедник	Кедр	16,0±5,9 а	11,8±2,7 а	48,1±12,6 а	7,7±3,9 а
	Гибриды	13,1±4,8 а	10,1±4,3 а	37,1±10,3 b	5,2±2,5 а

В ходе проведенного анализа морфогенеза сеянцев видов были выявлены некоторые особенности. Во-первых, большая часть однолетних сеянцев кедра сибирского имеет вторичные приросты, формирующиеся из терминальной почки, тогда как у стланика такие структуры не наблюдались. Во-вторых, на побеге двухлетних сеянцев кедра сибирского брахибласты, как правило, располагались в пазухах катафиллов, у стланика они всегда имелись в пазухах и ювенильной хвои и катафиллов. Следовательно, побег стланика в двухлетнем возрасте имеет структуру не зрелого побега, но и не ювенильного, поэтому мы предлагаем называть его побегом переходного типа. В связи с этими особенностями граница между годичными побегами у кедра сибирского четкая, а у кедрового стланика совершенно не выраженная (рис. 5).

Ювенильная часть переходного побега может быть довольно существенной, у кедрового стланика она достигала 60,5 %, а у некоторых гибридов из дельты Верхней Ангары – 51,1 %. Итак, способ формирования побега у видов свидетельствует о том, что у кедра сибирского ювенильный этап завершился уже у однолетних сеянцев, тогда как у кедрового стланика он еще продолжался и в двухлетнем возрасте. Потомство гибридов по продолжительности ювенильного этапа развития разделились на две группы: с однолетним (как у кедра сибирского) и с двухлетним (как у кедрового стланика) ювенильным этапом. К первой группе относились все гибриды из Баргузинского заповедника и небольшая часть (около 15 %) гибридов из дельты Верхней Ангары, остальная часть гибридных сеянцев из этого района относилась ко второй группе.

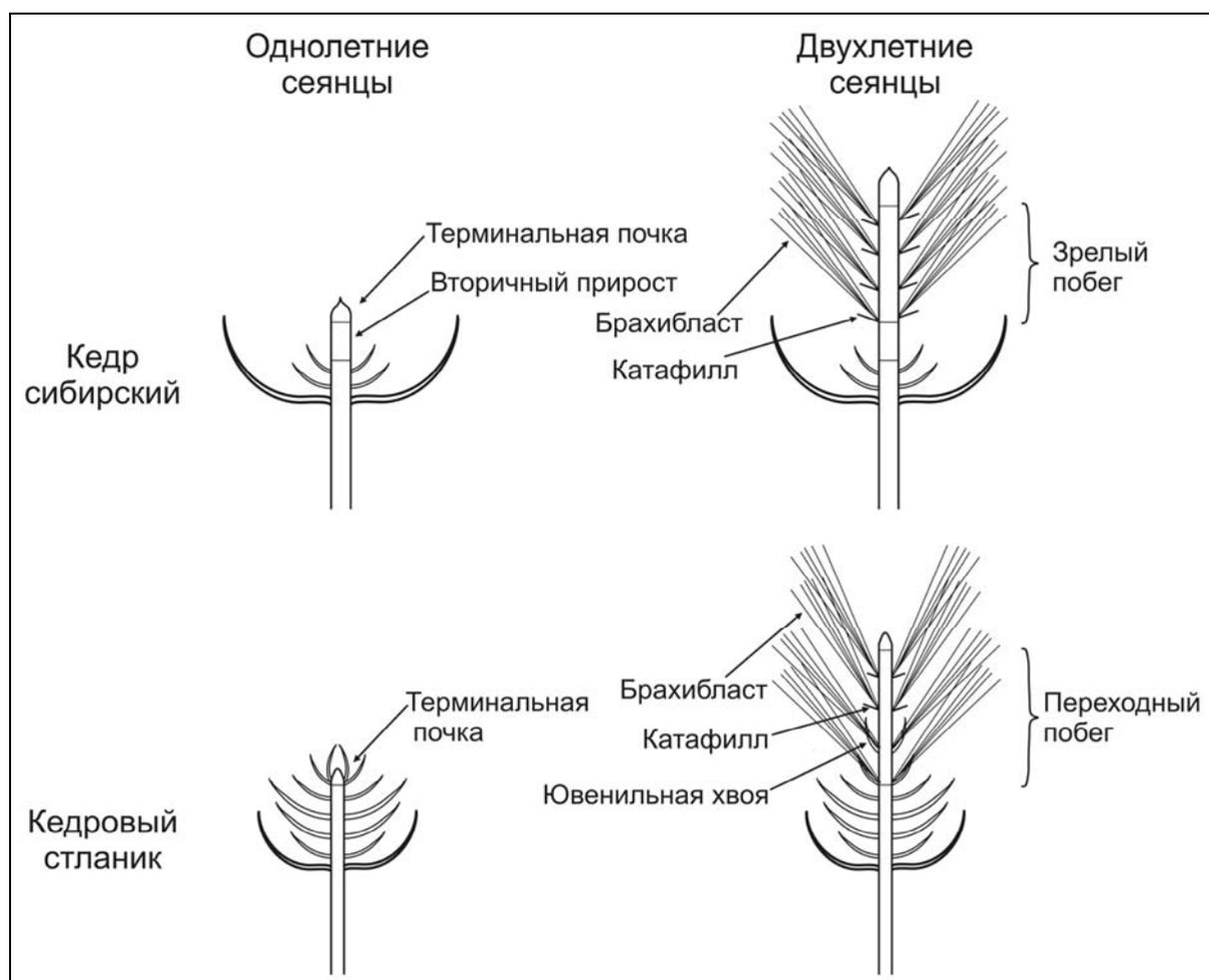


Рисунок 5 – Схема сеянцев кедра сибирского и кедрового стланика

### 5.2 Рост сеянцев после ювенильного этапа

Дальнейший рост сеянцев после завершения ювенильного этапа аналогичен росту побега взрослых деревьев. У кедрового стланика закладывается больше латеральных ауксибластов и выше доля сеянцев с низким апикальным доминированием по сравнению с кедром сибирским. Кедр сибирский к четвертому году жизни начинает обгонять стланик по высоте и диаметру стволика.

### 5.3 Сравнение анатомического строения листового аппарата сеянцев кедра сибирского, кедрового стланика и гибридов

В нашем исследовании была проанализирована структура разных типов листьев, которые сменяют друг друга в ходе онтогенетического развития особи – семядольные, первичные (ювенильная хвоя) и взрослые (хвоя). В строении взрослой хвои можно выделить три качественных признака, разделяющих кедр сибирский и кедровый стланик. Первый – это число смоляных каналов, у кедра сибирского их 3, у кедрового стланика – 2. Второй – их расположение, паренхиматические у кедра сибирского и периферические у кедрового стланика. Третий – складчатость клеток мезофилла, невыраженная у кедра сибирского и выраженная у кедрового стланика (Нестерович и др. 1986; Imazu, 1993; Бендер, 2003).

Поперечные срезы семядольных листьев как у видов, так и у гибридов имеют форму близкую к равнобедренному треугольнику, у которого высота почти в два раза больше основания (рис. 6). Клетки мезофилла округлые, не складчатые, смоляные каналы мелкие, их число непостоянно от 2 до 5, т.е. отличий по качественным признакам между видами, а также между видами и гибридами не наблюдалось.

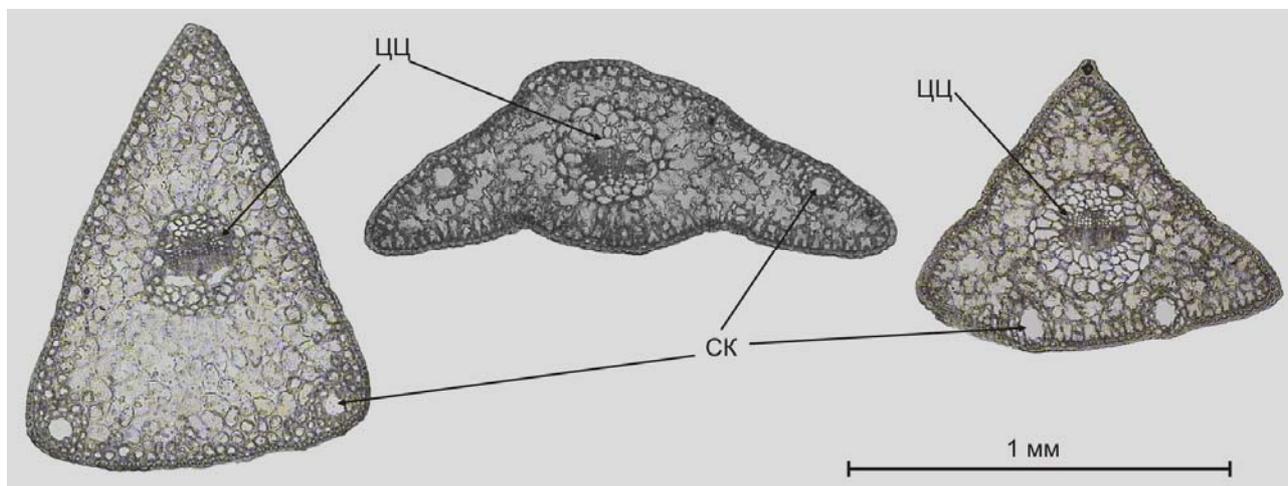


Рисунок 6 – Поперечные срезы разных листьев, сменяющиеся в ходе онтогенеза на примере кедрового стланика (слева направо: семядоли. ювенильная хвоя, взрослая хвоя). ЦЦ – центральный цилиндр, СК – смоляные каналы.

Ювенильные листья у исследованных видов, а также у гибридов, плоские их ширина в 2–3 раза превышает толщину, в них имеется по два периферических смоляных канала, хотя у кедрового стланика примерно в половине случаев, по крайней мере, один смоляной канал являлся паренхиматическим. У кедрового стланика клетки мезофилла округлые, у кедрового стланика они складчатые, т.е. на ювенильном этапе начинают проявляться видоспецифические признаки. У гибридов также было по два смоляных канала, а степень складчатости мезофилла выражена в разной степени и наблюдалась в обеих гибридных семьях: у Г10 складки хорошо выражены, а Г36 отличался слабовыраженной складчатостью. Этот признак сближал первую гибридную семью с кедровым стлаником, а вторую – с кедром сибирским.

Взрослая хвоя двухлетних сеянцев имеет такое же строение, как и хвоя взрослых деревьев, за исключением одной особенности. Примерно около половины (47 %) срезов хвои кедрового стланика имели три смоляных канала, у остальных их было два (адаксиальный отсутствовал). У кедрового стланика большинство срезов хвои (90 %) содержали два смоляных канала, у остальных был всего один смоляной канал. Вероятно, такая нестабильность в числе смоляных каналов связана с тем, что хвоя, в частности, площадь поперечного сечения, у сеянцев гораздо меньше, чем у взрослых деревьев. Гибриды по этому признаку разделились на три группы: с одним, с двумя и с тремя смоляными каналами. Большинство сеянцев Г10 (85 %) имели два смоляных канала, а

остальная их часть – один. Среди сеянцев Г36 – 40 % имели три смоляных канала и 60 % – два. У сеянцев Г10 складчатость выражена довольно сильно, лишь четвертую часть срезов можно отнести к кедровому типу, а сеянцы Г36 отличались отсутствием складчатости или слабой ее выраженностью, что сближало эти гибриды с кедром сибирским. По размерам хвоя кедр сибирского должна быть крупнее, чем стланиковая, но у сеянцев это различие еще не выражено, а хвоя гибридов по своим размерам не выходит за пределы таковых у хвои родительских видов.

В ходе смены типов листьев наблюдалось статистически значимое уменьшение относительной площади мезофилла и увеличение площади центрального цилиндра и смоляных каналов. Такие изменения в равной степени наблюдались и у видов, и у гибридов, и скорее всего, связаны с необходимостью развития проводящей системы в связи с увеличением размеров самого сеянца.

По анатомическим признакам хвои семенное потомство Г10 было ближе к кедровому стланику, а семенное потомство Г36 – к кедру сибирскому. Сами материнские растения Г10 и Г36 были промежуточными по анатомическому строению своей хвои. Хвоя Г10 характеризовалась двумя смоляными каналами, один из которых был периферическим, а другой – паренхиматическим, а также средней складчатостью клеток мезофилла. Хвоя Г36 отличалась наличием трех смоляных каналов, но только адаксиальный был паренхиматическим, а абаксиальные – периферическими, складчатость клеток мезофилла была промежуточной между кедром сибирским и кедровым стлаником (Васильева, Бендер, 2010). Поэтому у нас есть основания полагать, что материнское растение Г10 было опылено, в основном, кедровым стлаником, а материнское растение Г36 – кедром сибирским. Полученные в ходе морфолого-анатомического исследования результаты согласуются как с обилием репродуктивных особей в соответствующем районе исследования, так и с данными изоферментного анализа (Петрова и др., 2007).

#### **5.4 Некоторые особенности развития сеянцев, полученных в результате контролируемого опыления**

В результате проведения опытов с контролируемым опылением в наибольшем числе нами было получено семенное потомство от реципрокных скрещиваний кедр сибирского и гибридов. Данные группы сеянцев морфологически были плохо различимы. В ряде случаев наблюдались некоторые аномалии в развитии, например, наличие двух реже трех равнозначных побега, вместо одного лидирующего; нарушение порядка заложения пазушных структур на побеге.

### **ВЫВОДЫ**

1. Гибриды между кедром сибирским и кедровым стлаником фертильны и способны размножаться половым путем, однако их семенная продуктивность снижена в сравнении с родительскими видами; в полноценные семена с дифференцированным зародышем развиваются не более четверти семян.

2. Снижение семенной продуктивности гибридов обусловлено абортивностью семяпочек на всех этапах их развития в семена. Особенно много у гибридов образуется недоразвитых и пустых семян. Это означает, что критическими этапами репродуктивного цикла являются период между опылением и оплодотворением, а также собственно оплодотворение.

3. В условиях клонового архива сроки «цветения» кедрового стланика сибирского и гибридов создают предпосылки для их переопыления и образования бэккроссов на кедр, а также гибридов второго поколения.

4. Гибриды как материнские растения опыляются примерно с одинаковым успехом гибридной пыльцой и пыльцой родительских видов. При этом лимитирующим фактором в образовании семян у гибридов является «качество» их семяпочек.

5. Семенное потомство гибридов между кедром сибирским и кедровым стлаником отличается повышенным разнообразием по морфологическим признакам в сравнении с родительскими видами. Семенное потомство гибридов сочетает в себе признаки обоих родительских видов, а морфологическое сходство с одним из них, по-видимому, определяется видовой принадлежностью пыльцы, опылившей шишку естественного гибрида.

6. Структура семядолей одинакова у видов и гибридов, у ювенильной хвои она отличается лишь благодаря видоспецифическому строению мезофилла. Видовые морфолого-анатомические признаки листа в полном объеме проявляются только в строении взрослой хвои и позволяют безошибочно идентифицировать гибридную особь.

7. Гибридизация между кедром сибирским и кедровым стлаником не ограничивается образованием гибридов первого поколения. Направленность опыления гибридов существенно различается в разных частях гибридной зоны и определяется соотношением пыльцы родительских видов в общем пыльцевом пуле.

### **Список работ, опубликованных по теме диссертации:**

#### **Статьи в журналах, рекомендованных ВАК:**

**Васильева Г.В., Жук Е.А., Попов А.Г.** Фенология цветения кедрового стланика 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.

#### **Публикации в других научных изданиях:**

**Васильева Г.В., Горошкевич С.Н., Попов А.Г.** Естественная гибридизация кедрового стланика сибирского и кедрового стланика в северном Прибайкалье (дельта Верхней Ангары): встречаемость гибридов и их плодоношение // Лесные экосистемы северо-восточной Азии и их динамика. Материалы международной конференции, 22-26 августа 2006. Владивосток: Дальнаука, 2006. – С. 195–199.

**Васильева Г.В.**, Попов А.Г. Морфогенез гибридных семян в сравнении с родительскими видами *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* // Рациональное использование природных ресурсов и комплексный экологический мониторинг окружающей среды. Материалы международной школы-семинара (г. Томск, Томский государственный ун-т, 14-16 декабря 2006 г.) / Под ред. С.Н. Кирпотина. – Томск: Изд-во ТПУ, 2006 г. – С. 93–96.

Попов А.Г., Горошкевич С.Н., **Васильева Г.В.** Семенная продуктивность кедра сибирского, кедрового стланика и их гибридов в Северном Прибайкалье // Контроль и реабилитация окружающей среды. Материалы симпозиума. / Под общ. ред. М.В. Кабанова, А.А. Тихомирова. V международный симпозиум, Томск, 6-8 июля 2006 г. – Томск, 2006. – С. 90–91.

**Васильева Г.В.**, Попов А.Г. Рост и развитие однолетних семян кедра сибирского, кедрового стланика и гибридов между ними // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Материалы четвертой международной научной конференции, 5-8 июня 2007 г., Санкт-Петербург. – Сп-б, 2007. – С. 436–437.

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 четвертой международной конференции (Владивосток, 10-13 октября 2006 г.) / Ред. С.Б. Гончарова. – Владивосток, 2007. – С. 199–204.

Горошкевич С.Н., Петрова Е.А., Политов Д.В., Зотикова А.П., Хуторной О.В., Бендер О.Г., Велисевич С.Н., Белоконь М.М., Попов А.Г., Кузнецова Е.А., **Васильева Г.В.** Эколого-географическая дифференциация и интеграционные процессы в группе близкородственных видов с трансконтинентальным ареалом (на примере 5-хвойных сосен северной и восточной Азии) // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. 24, № 2–3. – С. 167–173.

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

**Васильева Г.В.**, Попов А.Г., Горошкевич С.Н. Генетическая совместимость *P.sibirica*, *P.pumila* и их естественных гибридов по результатам контролируемого опыления // Контроль и реабилитация окружающей среды. Материалы симпозиума. / Под общ. ред. М.В. Кабанова, А.А. Тихомирова. VI международный симпозиум, Томск, 3-5 июля 2008 г. – Томск: Аграф-Пресс, 2008. – С. 195–197.

Горошкевич С.Н., **Васильева Г.В.**, Попов А.Г. О гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика в западной части Станового нагорья // Лесное хозяйство. – 2008. – №6. – С. 25–27.

Goroshkevich S.N., Popov A.G., **Vasilieva G.V.** Ecological and morphological studies in the hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* // Ann. For. Res. – 2008. – V. 51. – P. 43–52.

**Васильева Г.В.**, Кузнецова Е.А., Попов А.Г. Особенности цветения гибридов между кедром сибирским (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедровым

стлаником (*P. pumila* (Pall.) Regel) // Эколого-географические аспекты лесообразовательного процесса: Материалы всероссийской конференции с участием иностранных ученых. Красноярск, 23-25 сентября 2009 г. – Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2009. – С. 290–293.

**Васильева Г.В.** Морфогенез семенного потомства гибридов между *Pinus sibirica* и *Pinus pumila*, полученного в результате контролируемого опыления // Материаловедение, технологии и экология в 3-м тысячелетии: Материалы IV всероссийская конференция молодых ученых (19-21 октября 2009г., Томск, Россия). – Томск: Изд-во Института оптики атмосферы СО РАН, 2009. – С. 402–405.

**Васильева Г.В.**, Попов А.Г. О перспективах возникновения нового вида через гибридизацию кедрового сибирского и кедрового стланика [Электронный ресурс] : Тезисы докладов 2-ого международного совещания по сохранению лесных генетических ресурсов Сибири. 3-9 августа 2009 г. Новосибирск. – Электрон. дан. – 1 CD-ROM.

Goroshkevich S.N., Petrova E.A., Politov D.V., Bender O.G., Popov A.G., **Vasilieva G.V.**, Khutornoy O.V., Belokon Y. S. Interspecific hybridization as a factor of reticulate evolution in 5-needle pines of Northern and Eastern Asia // Proceedings Breeding and genetic resources of five-needle pines: Ecophysiology, disease resistance and developmental biology. Yanguang, Republic of Korea, 22-26 September 2008. – Yanguang, 2009. – P. 50–55.

**Васильева Г.В.**, Бендер О.Г. Исследование анатомического строения листьев у семенного потомства кедрового стланика и гибридов между ними // Контроль окружающей среды и климата: Материалы симпозиума. / Под общ. ред. М.В. Кабанова, А.А. Тихомирова. VII Всероссийский симпозиум (с привлечением иностранных ученых), Томск, 5-7 июля 2010 г. – Томск: Аграф-Пресс, 2010. – С. 115–117.

**Васильева Г.В.** Ювенильный этап развития кедрового сибирского и кедрового стланика // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы II (IV) Всероссийской молодежной научно-практической конференции (5–8 октября 2010 г., г. Новосибирск) / Отв. ред. Ю.С. Отмахов. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. – С. 22–24.

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.