

УДК 575.224:582.475:630.233

КАЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ФОРМОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЛЕСОБОЛОТНЫХ КОМПЛЕКСАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.В. Пименов, Т.С. Седельникова

Учреждение Российской академии наук Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения РАН
660036 Красноярск, Академгородок 50/28; e-mail: pimenov@ksc.krasn.ru

В западносибирских болотных и суходольных популяциях сосны обыкновенной выявлено формовое разнообразие по особенностям генеративной сферы – окраске микростробилов и семян. Получены экспериментальные доказательства существенных различий между внутривидовыми формами сосны по качественным характеристикам семенного потомства. Индивидуальные особенности морфотипов рассматриваются как проявления экологических стратегий, обеспечивающих устойчивую репродукцию вида в контрастных условиях произрастания.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, внутривидовое биоразнообразие, качество семян

In Scots pine populations of Western Siberia bogs and dry valleys the intraspecific biodiversity by the features of generative sphere – coloration of male cones and seeds - has been revealed. Experimental data of the considerable distinctions between Scots pine intraspecific forms by seed germination qualities has been received. Individual features of morphotypes can be regarded as evidence of ecological strategies which ensure the stable species reproduction in contrast growing conditions.

Key words: Scots pine, intraspecific biodiversity, seed germination quality

ВВЕДЕНИЕ

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является экологически эвривалентным видом, играющим в лесоболотных комплексах Западносибирской равнины основную структурообразующую и продукционную роль. Высокие уровни экотопического разнообразия и абиотической экстремальности болотных массивов определяют широкий спектр генетической изменчивости сосны обыкновенной, проявляющейся в виде большого числа интразональных форм и экотипов. Болотные массивы Западной Сибири могут рассматриваться не только в качестве действующих «очагов» формообразования, но также и полигонов по сохранению внутривидового разнообразия вследствие экологической стабильности данных экосистем, характеризующихся высокими уровнями эдафической буферности и ценотической сложенности. В настоящем сообщении представлены материалы сравнительного анализа качественных характеристик семенного потомства деревьев сосны обыкновенной различной формовой принадлежности, произрастающих на болотах и на суходолах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В данной работе использованы материалы многолетних исследований формового разнообразия в популяциях сосны обыкновенной на территории Бакчарского и Тимирязевского лесхозов Томской области в болотных древостоях олиго- и евтрофно-

го типов водно-минерального питания, а также в их монопородных аналогах суходольного ряда. Группа олиготрофных болот включает в себя неосушенные сосняки Va-Vб классов бонитета кустарничково-сфагнового типа, сформированные пушицевыми, осоковыми, черничными, брусничными и лишайниковыми ассоциациями. Евтрофные болота характеризуются формациями осушенных (1961-71 гг.) сосняков III-IV классов бонитета крапивного, крапивно-кипрейного, мелко травяно-зеленомошного типов. На суходолах формации сосняков III класса бонитета представлены лишайниковым и зеленомошным типами, включающими брусничные, черничные и разнотравные ассоциации.

Для лабораторных опытов и полевого эксперимента использовался семенной материал из указанных насаждений сосны обыкновенной, представляющий формовое разнообразие вида на популяционном и индивидуальном уровнях оценки. В каждой из популяций, в зависимости от ее структурной организации, было взято по одной шишке со 120-500 деревьев. Число семян в различных вариантах варьировало от нескольких десятков до нескольких тысяч, в зависимости от урожайности и частоты встречаемости той или иной формы окраски семян. На уровне популяционных выборок каждый из вариантов опыта был выполнен в трех повторностях, а на уровне модельных деревьев – в четырех или пяти.

Опыт по определению грунтовой всхожести собранных семян сосны обыкновенной проводили на территории Тимирязевского лесхоза Томской области. Участок был оборудован на суходоле на вырубке молодого березово-соснового древостоя вейниково-разнотравного, возникшего на месте лесопромышленных разработок сосняков бруснично-зеленомошных в период 1945-1955 гг. Посев семян проводили в строки на глубину до 1,5 см, мульчированные торфяной крошкой. В рамках экспери-

Работа выполнена при финансовой поддержке МНТЦ (проект № 4079) и программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект СО РАН № 27.2)

мента определялись следующие показатели: грунтовая всхожесть семян, высота сеянцев, характер и степень их зоогенной поврежденности, текущая и итоговая сохранность по состоянию на первую декаду октября. Энергия прорастания семян оценивалась по показателю всхожести на 30-й день опыта. Высота сеянцев замерялась от поверхности почвы до верхушечной почки или конца поврежденного стволика. Наблюдения проводили в течение 3-х лет с июня по октябрь.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В болотных и суходольных популяциях сосны обыкновенной установлено формовое разнообразие по окраске мужских и женских генеративных структур. По окраске микростробиллов выявлены желтопыльниковая (f. *sulfuranthera* Kozubow) и краснопыльниковая (f. *erythranthera* Sanio) формы, по окраске семенной кожуры – светлосемянная (f. *leucosperma* Kurdiani), темноссемянная (f. *melanosperma* Kurdiani) и пестросемянная (f. *baliosperma* Kurdiani) вариации. Процент участия различных форм сосны в насаждениях болот и суходолов неодинаков. Например, болотные популяции сосны характеризуются высокой встречаемостью деревьев краснопыльниковой формы (до 50 %), по сравнению с суходольными насаждениями, где доля таких особей не превышает 10 %. Наибольшее количество деревьев со светлоокрашенными семенами (до 50 %) наблюдается на олиготрофных болотах, отличаясь от числа таких деревьев на евтрофных болотах и суходолах, где оно составляет 30 %. Вероятно, индивидуальные особенности форм могут рассматриваться как проявления различных экологических стратегий, обеспечивающих устойчивую репродукцию вида как в болотных, так и в суходольных условиях произрастания (Седельникова и др., 2007).

С краснопыльниковой формой сосны связываются некоторые селекционные и лесоводственные признаки – состав и свойства пигментов, особенности прорастания пыльцевых зерен, строение апофизов шишек, своеобразная форма кроны и густота охвоения побегов, более низкая масса семян (Некрасова, 1960; Козубов, 1962; Правдин, 1964; Мамаев, 1965; Черепнин, 1980; Гришина, 1985; Кузьмина, 1990). Показано, что краснопыльниковая форма сосны слабоустойчива к условиям промышленного загрязнения (Бабушкина и др., 1997). К биологическим особенностям краснопыльниковой формы сосны относится значительное количество антоциана в ее микростробилах, в то время как в желтых микростробилах содержатся хлорофилл и каротиноиды (Козубов, 1962). Предполагается, что антоцианы имеют большое адаптивное значение, появляясь в тканях растений в условиях засухи и при заморозках. Т.П. Некрасова (1960) выявила, что оптимальная температура прорастания «краснопыльниковой» пыльцы ниже, чем пыльцы из желтых микростробиллов. Согласно экспериментальным данным, красноокрашенные микростробилы сосны

поглощают большее количество зеленых лучей солнечного спектра и нагреваются на 1-2°C сильнее, чем микростробилы желтой окраски (Козубов, 1962).

Многие исследователи пытались установить взаимосвязь между окраской семенной кожуры и другими биологическими особенностями деревьев. Получены данные, что темноокрашенные семена имеют большую массу и повышенную всхожесть, для них отмечены более глубокий физиологический покой и повышенная устойчивость к инфекциям, а сеянцы из таких семян отличаются лучшим ростом и устойчивостью (Кобранов, 1914; Некрасова, 1960; Горшков, 1966). Анализ потомства цветосеменных форм сосны показал, что сеянцы, выращенные из светлых семян, характеризуются низкими показателями сохранности и устойчивости (Новикова, 2007). В некоторых работах, напротив, подчеркивается преимущество сеянцев из светлых семян (Коновалов, Пугач, 1978). По результатам рентгенографического анализа, до 80 % светлых семян имеют недоразвитый зародыш (Кузьмина, 1990). Однако другие авторы не обнаружили различий между цветосеменными формами сосны по размерам шишек, форме апофизов, а также по весу семян, их всхожести, энергии прорастания и росту сеянцев (Козубов, 1962; Мишуков, 1974; Мамаев, 1972). Представляют интерес данные изоферментного анализа, свидетельствующие о том, что у форм сосны со светлой и темной окраской семян наблюдается различный уровень гетерозиготности, обусловливающий закономерности их роста и связанный с неодинаковой адаптивной и конкурентной способностью в контрастных экологических условиях (Голиков, 2011).

1. На первом уровне экспериментальной оценки нами были проведены лабораторные опыты по проращиванию семян внутривидовых форм сосны обыкновенной, наиболее часто встречающихся в болотных и суходольных популяциях вида. Их результаты представлены в табл. 1.

При анализе качества семян в первой из сравниваемых формовых групп – «цветопыльниковой» – установлено, что как на суходолах, так и на олиготрофных болотах достоверно более высокими значениями энергии прорастания и всхожести семян характеризуется желтопыльниковая форма сосны. При этом наиболее велики различия между формами в оптимальных для вида условиях суходола. Вместе с тем, обращает на себя внимание тот факт, что если у желтопыльниковой формы абсолютные значения энергии прорастания и всхожести семян на олиготрофных болотах примерно в 2 раза ниже по сравнению с суходолами, то у краснопыльниковой формы, наоборот, на олиготрофных болотах показатели качества семян заметно выше по сравнению с суходолами, хотя и уступают по сравнению с желтопыльниковой форме.

Принимая во внимание полученные экспериментальные данные, а также результаты экспедиционных исследований, свидетельствующие о ежегодно более высокой урожайности желтопыльнико-

вых деревьев по сравнению с краснопыльничковыми в одних и тех же экотопах, можно сделать определенные биологические обобщения. В частности, полагаем, что выявленная дифференциация в качестве семян между красно- и желтопыльничковой формами сосны обыкновенной позволяет рассматривать последнюю в качестве доминантного генотипа оптимальных условий произрастания, имеющего выраженное уклонение в женскую сферу сек-

суализации и обеспечивающего таким образом семенную репродукцию вида.

Краснопыльничковая форма представляет собой, скорее всего, сопутствующий генотип пессимальных условий, имеющий уклонение в мужскую генеративную сферу и обеспечивающий стабильную репродукцию пыльцы в условиях более холодного и короткого вегетационного периода гидроморфных экотопов.

Таблица 1 - Результаты лабораторных анализов качества семян внутривидовых форм сосны обыкновенной

Формовая выборка семян	Показатели качества семян	
	энергия прорастания, %	лабораторная всхожесть, %
	Суходолы	
Желтопыльничковая	52,0±2,76	62,2±2,26
Краснопыльничковая	12,5±0,78	23,8±1,86
	Олиготрофные болота	
Желтопыльничковая	27,9±2,76	34,4±1,57
Краснопыльничковая	20,2±1,15	28,9±3,30
Светлосемянная	27,0±14,3	65,7±10,9
Темносемянная	31,0±5,77	76,7±1,45
Пестросемянная	42,0±10,8	74,3±9,3
	Осушенные евтрофные болота	
Светлосемянная	55,0±24,0	69,3±19,72
Темносемянная	42,7±3,93	71,7±5,84
Пестросемянная	39,3±6,12	61,7±8,1

Во второй группе форм – «цветосеменной», представленной насаждениями олиготрофных и осушенных евтрофных болот, различия между формами оказались менее выраженными. В качестве тенденций можно выделить лишь следующие. Во-первых, в целом более высокой энергией прорастания характеризуются семена сосны, собранные на осушенных евтрофных болотах, итоговая же всхожесть оказалась несколько выше у семян с олиготрофных болот. Это может свидетельствовать о большей глубине покоя семян, продуцируемых в более экстремальных условиях произрастания. Во-вторых, в обоих анализируемых типах болотных экотопов наиболее высокой лабораторной всхожестью обладают темноокрашенные семена, их отличает также менее выраженная внутривидовая изменчивость качественных показателей по сравнению со светло- и пестроокрашенными. Это подтверждает вышеобозначенную точку зрения ряда авторов на темноокрашенные семена сосны обыкновенной как наиболее полноценные и экологически резистентные.

II. На втором уровне экспериментальной оценки были проанализированы результаты полевого опыта по определению грунтовой всхожести семян и анализу ювенильного этапа развития сеянцев только для «цветосеменных» форм сосны обыкновенной. Эксперимент показал, что по окраске хвои сеянцы первого года роста разделились на 2 цветовые категории: 1) зеленой и темно-зеленой и 2) фиолетовой или фиолетово-зеленой (главным образом у сеянцев темных семян). Сеянцы первого года развития подвергались повреждениям птицами (рябчики, глухари, сойки), мышевидными грызунами, зайцами и насекомыми. У некоторых растений было полностью уничтожено до 10-12 мм стволика. Однако чаще повреждалась лишь верхушечная

почка, и рост сеянцев в большинстве случаев восстанавливался за счет пазушных почек.

Анализ среднеэкотопических значений показателей качества семян различной окраски (табл. 2) показал, что в пределах каждой из трех форм окраски семян показатели их посевных качеств и состояния сеянцев у сосны с осушенных евтрофных болот выглядят предпочтительнее. Наиболее значительные различия зафиксированы по высоте и сохранности однолетних сеянцев светлых семян и сохранности трехлетних сеянцев темных семян. По всем трем вариантам окраски семян наиболее высокий уровень изменчивости большинства оцениваемых показателей характерен для суходольного экотипа. При рассмотрении посевных качеств семян различной окраски на формовом уровне также можно выделить ряд особенностей, касающихся, прежде всего светлосемянной формы. Отличаясь минимальной энергией прорастания, светлые семена, вместе с тем, по итоговой всхожести не уступают, а в суходольной выборке даже превосходят семена темной и пестрой окраски. Для сеянцев светлосемянной формы свойственна более высокая сохранность, как на первом, так и на третьем годах развития. Вместе с тем, они уступают по высоте на первом году развития сеянцам пестро- и темносемянной форм, а также более подвержены зоогенной повреждаемости. При сравнении формовой специфики достоверный уровень различий наблюдается лишь по зоогенной поврежденности сеянцев семян суходольного происхождения: минимальное ее значение у темносемянной формы достоверно отличалось от пестро- и светлосемянной форм.

Анализ посевных качеств семян модельных деревьев с осушенного евтрофного болота, проведенный с целью селекционной оценки «плюсовых» генотипов сосны обыкновенной, показал следую-

щие результаты. Энергия прорастания была значительно ниже у темно-серых и черных семян по сравнению семенами иной окраски. Итоговая же

всхожесть была достоверно выше у светло-коричневых семян, а минимальна – у темно-серых семян (табл. 3).

Таблица 2 - Среднеэкологические значения грунтовой всхожести семян и характеристики сеянцев *Pinus sylvestris* на суходольных участках

Экотоп отбора семян	Грунтовая всхожесть, %	Сохранность сеянцев, %		Высота сеянцев, мм	
		однолетних	трех-летних	одно-летних	трех-летних
		Темные семена			
I	55,7±16,5	48,9±17,4 / 1,5±1,0		23,1±6,9	283±22
II	60,7±2,0	73,4±13,1 / 16,4±7,7		58,8±15,2	265±10
		Пестрые семена			
I	53,5±10,9	65,4±10,6 / 5,8±0,9		33,4±5,0	220±21
II	59,3±2,1	75,2±12,2 / 9,0±3,4		51,2±9,5	256±8
		Светлые семена			
I	62,0±10,1	67,7±14,5 / 19,5±8,6		43,3±14,7	253±7
II	60,6±8,2	96,8±1,3 / 40,1±15,5		59,3±10,9	240±20

Примечание. I – суходолы; II – осушенные евтрофные болота.

Весьма показательны данные по зоогенной поврежденности: оказалось, что она минимальна у сеянцев из черных семян, а максимальна - у сеянцев из светлых семян. При этом достоверность различий увеличивается по мере усиления интенсивности окрашивания семенной кожуры. Уровень сохранности сеянцев первого года развития у всех вариантов окраски семян находился примерно на одном уровне, и лишь у черносемянного он был существенно выше по сравнению со светлосемянным и коричневосемянным вариантами. К концу третьего года эта тенденция даже усилилась: сохранность сеянцев светлых и коричневых семян

оказалась в 2-3 раза ниже по сравнению, соответственно, с сеянцами семян пестрой, темно-серой и черной окраски.

В конце первого года роста максимальная высота зафиксирована у сеянцев светло-коричневых семян, а минимальная – у сеянцев черных и темно-серых семян. При этом достоверность различий увеличивается прямо пропорционально интенсивности окраски семян. У трехлетних сеянцев различия по высоте у сеянцев семян разной окраски уже не столь заметны. Лишь сеянцы черных семян отличаются существенно меньшей высотой стволиков.

Таблица 3 - Грунтовая всхожесть семян и характеристика сеянцев *Pinus sylvestris* на уровне модельных деревьев

Грунтовая всхожесть, %	Сохранность сеянцев, %		Высота сеянцев, мм	
	однолетних	трехлетних	однолетних	трехлетних
	Дерево № 1 (светлые семена)			
50,0±3,5	56,3±6,8 / 31,3±6,8		26,1±6,8	185±10
	Дерево № 2 (светло-коричневые семена)			
69,8±4,5	62,1±6,9 / 14,7±2,2		45,9±7,7	212±13
	Дерево № 3 (коричневые семена)			
64,1±7,3	62,2±2,4 / 10,1±1,4		15,2±7,2	нет данных
	Дерево № 4 (пестрые семена)			
51,9±6,8	64,8±4,4 / 5,1±0,6		47,7±4,2	222±12
	Дерево № 5 (темно-серые семена)			
34,2±0,7	65,3±13,4 / 5,9±1,7		55,6±9,9	215±6
	Дерево № 6 (черные семена)			
54,2±4,2	79,4±4,2 / 2,7±1,2		54,2±4,5	155±15

В целом анализ посевных качеств семян сосны обыкновенной с различной окраской семенной кожуры, собранных в древостоях евтрофных болот и суходолов южно-таежной подзоны Томской области, выявил следующую тенденцию. Во-первых, самые низкие показатели качества семян и состояния сеянцев характерны для всех вариантов окраски семенной кожуры из древостоев на неосушенном участке евтрофного болота. Во-вторых, среди трех суходольных выборок наиболее высокие значения оцениваемых показателей свойственны семенам из редкостойного насаждения, с преобладанием де-

ревьев световых форм кроны. В-третьих, в пределах каждой из трех форм окраски семян показатели их посевных качеств и состояние сеянцев у сосны с осушенных евтрофных болот выглядят предпочтительнее по сравнению с суходольными происхождениями. Уровень изменчивости большинства оцениваемых показателей для семян всех вариантов окраски значительно выше у суходольного экотипа сосны.

На популяционном уровне анализа среди семян трех типов окраски заметно выделяются значения посевных качеств семян и состояния сеянцев свет-

лосемянной формы. По сравнению с темно- и пестросемянной формами для нее характерны более низкая энергия прорастания семян при относительно одинаковой их итоговой всхожести, а также более высокая сохранность сеянцев. Вместе с тем, сеянцы светлых семян отстают в росте и более подвержены зоогенным повреждениям.

В эксперименте с семенами модельных деревьев получены результаты в ряде случаев обратные тем, которые были выявлены на популяционном уровне. Так, по энергии прорастания семян и сохранности сеянцев первого года роста преимущество имеет черносемянный генотип, а максимальная высота сеянцев первого года роста характерна для светлосемянного генотипа. Вместе с тем, по показателю зоогенной повреждаемости результаты двух вариантов опыта совпадают: она остается минимальной у сеянцев черных семян. При этом достоверность различий увеличивается прямо пропорционально усилению интенсивности окрашивания семенной кожуры.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В изученных западносибирских болотных и суходольных популяциях сосны обыкновенной выявлено формовое разнообразие по особенностям генеративной сферы – окраске микростробилов и семян. Получены экспериментальные доказательства существенных различий между внутривидовыми формами сосны по качественным характеристикам семенного потомства. Поскольку в насаждениях сосны болотных и суходольных экотопов процент участия различных форм неодинаков, их индивидуальные особенности могут рассматриваться как проявления экологических стратегий, обеспечивающих устойчивую репродукцию вида в контрастных условиях произрастания. Полученные материалы расширяют и дополняют ранее известные данные о биологической специфике внутривидовых форм сосны обыкновенной, позволяя осуществлять функционально-динамическую и селекционную оценку роли той или иной формы на популяционном и ценоотическом уровнях.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Бабушкина, Л.Г. Изменчивость окраски микростробилов сосны обыкновенной в условиях промышленного за-

- грязнения / Л.Г. Бабушкина и др. // Лесоведение. – 1997. – № 4. – С. 80-85.
- Голиков, А.М. Эколого-диссимметрический и изоферментный анализ структуры модельных популяций сосны обыкновенной / А.М. Голиков // Лесоведение. – 2011. – № 5. – С. 46-53.
- Горшков, А.К. Сортирование семян сосны по цвету и устойчивости всхожести по отношению к инфекционному полеганию / А.К. Горшков // Лесоэксплуатация и лесное хозяйство. – 1966. – № 32. – С. 41-50.
- Гришина, И.В. Изоляция и фенологические различия смежных болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной / И.В. Гришина // Экология. – 1985. – № 5. – С. 14-20.
- Кобранов, Н.П. О цветосеменных расах обыкновенной сосны (*Pinus silvestris* L.) / Н.П. Кобранов // Лесо-промышленный вестник. – 1914. – Вып. 28. – № 30. – С. 385.
- Козубов, Г.М. О краснопыльничковой форме сосны обыкновенной / Козубов Г.М. // Ботан. журн. – 1962. – № 2. – С. 276-280.
- Коновалов, Н.А. Основы лесной селекции и сортосеменоводства / Н.А. Коновалов, Е.А. Пугач. – М.: Лесн. пром-ть, 1978. – 37 с.
- Кузьмина, Н.А. Изменчивость сосны обыкновенной в Нижнем Приангарье / Н.А. Кузьмина. Автореф. дисс... канд. биол. наук: 06.03.01. – Красноярск, 1990. – 15 с.
- Мамаев, С.А. Вариации сосны обыкновенной по окраске генеративных органов и их коррелятивной связи с морфологическими признаками деревьев / С.А. Мамаев // Внутривидовая изменчивость древесных растений. – Свердловск, 1965. – Вып. 47. – С. 3-40.
- Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале) / С.А. Мамаев. – М.: Наука, 1972. – 283 с.
- Мишуков, Н.П. Изменчивость семян сосны обыкновенной в Западной Сибири / Н.П. Мишуков // Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1974. – С. 75-87.
- Некрасова, Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири / Некрасова Т.П. – Новосибирск: Наука, 1960. – 132 с.
- Новикова, Т.Н. Анализ потомства цветосеменных форм сосны обыкновенной / Т.Н. Новикова // Лесоведение. – 2007. – № 1. – С. 36-41.
- Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная / Л.Ф. Правдин. – М.: Наука, 1964. – 190 с.
- Седельникова, Т.С. Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций / Т.С. Седельникова и др. // Лесоведение. – 2007. – № 4. – С. 44-50.
- Черепнин, В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной / В.Л. Черепнин. – Новосибирск: Наука, 1980. – 183 с.

Поступила в редакцию 19 января 2012 г.
Принята к печати 01 марта 2012 г.