

© Е. В. Бажина

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ПОБЕГОВ *ABIES SIBIRICA*, ПОРАЖЕННОЙ РЖАВЧИНЫМ РАКОМ (*MELAMPSORELLA CERASTII*)

E. V. BAZHINA. POLLEN VIABILITY AND SHOOT VARIABILITY
OF *ABIES SIBIRICA* TREES DAMAGED BY *MELAMPSORELLA CERASTII*

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

Факс (3912) 433686

E-mail: genetics@forest.akadem.ru

Поступила 26.04.2004

Окончательный вариант получен 02.11.2004

Исследования жизнеспособности пыльцы и изменчивости побегов и хвои деревьев *Abies sibirica* пихты сибирской, пораженных ржавчинным раком (возбудитель — *Melampsorella cerastii*), показали, что происходит снижение прорастания пыльцы и длины пыльцевых трубок, уменьшение биометрических показателей побегов и хвои. Содержание запасных питательных веществ и физиологически активных соединений в пыльце у больных деревьев было ниже, чем у здоровых.

Ключевые слова: *Melampsorella cerastii*, жизнеспособность пыльцы, морфология побегов и хвои, *Abies sibirica*.

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) крайне неустойчива к воздействию стрессов абиотического и биотического характера (Алексеев, Шабунин, 2000; Бажина, Третьякова, 2001). Одним из факторов, негативно влияющих на нее, является ржавчинный рак, вызываемый грибом *Melampsorella cerastii* Wint. (Купревич, 1947; Фалалеев, 1982; Алексеев, 1999, и др.). Поражение раком приводит к снижению механической устойчивости деревьев, а при наличии опухолей заметно (в среднем на 12 %) снижается прирост по высоте (Фалалеев, 1982). Образование раковых язв способствует заселению деревьев дереворазрушающими грибами — *Phellinus hartigii* (Alb. et Schnab.) Bond и *Fomitopsis pinicola* (Sw. ex Fr.) Karst. (Лебкова, 1970; Фалалеев, 1982, и др.). Одновременно происходит снижение устойчивости к другим стрессам и, в конечном итоге, усиление отпада пихты. Кроме того, у больных деревьев замедляются процессы роста и созревания женских шишек, их размеры и семенная продуктивность, изменяется структура кроны (Бажина, Аминев, Дугарова, 2002; Третьякова, Косинов, 2003). Ранее (Тараканов и др., 1987; Третьякова, Бажина, 1995, 1999) было показано, что габитус деревьев, метамерная изменчивость их органов и жизнеспособность пыльцы отражают влияние экологических условий произрастания и дают первые приближенные оценки эколого-генетических эффектов.

Цель наших исследований заключалась в изучении влияния ржавчинного рака на изменчивость морфологических признаков побегов и жизнеспособность пыльцы пихты сибирской, а также обеспеченности пыльцевых зерен жизненно необходимыми веществами.

Материал и методика

Исследования проводились в 2002 и 2003 гг. в среднегорье Восточного Саяна, на территории заповедника «Столбы». Объектами исследований являлись здоровые и пораженные ржавчинным раком деревья пихты сибирской. Было заложено 4 пробных площади (п/п): № 1 и 2 — на высоте 440—520 м над ур. м. (долины рек Лалетина и Б. Сынжул), № 3 и 4 — на высоте 630—680 м над ур. м. (в верховьях р. Калтат).

Определение состояния деревьев проводилось по визуальным признакам (наличие «ведьминых метел», раковых язв и опухолей). Характеристика деревьев по пробным площадям представлена в табл. 1. Для оценки влияния ржавчинного рака на пихту сибирскую на каждой пробной площади с 30 деревьев в возрасте 90—250 лет собиралось по 25—30 разнополых побегов последних 5 (женских)—10 (мужских и вегетативных) лет, а также пыльца. Анализ морфологических параметров побегов проводился по следующим показателям: длина, диаметр, охвоенность, а также длина, ширина и масса воздушно-сухой хвои. Учет показателей побегов и хвои проводился с каждого дерева (отдельно за каждый год), затем данные усреднялись. Жизнеспособность пыльцы определялась прорастиванием на 15%-м растворе сахарозы при температуре 26 °С. Через 5—7 дней учитывали число проросших пыльцевых зерен (%) и измеряли длину пыльцевых трубок (мкм). Кроме того, определялись размеры пыльцевых зерен и их обеспеченность жизненно необходимыми и физиологически активными веществами, которая оценивалась по гистохимическим реакциям. Определялось содержание жиров, свободных аминокислот, крахмала, пероксидазы (Molish, 1923; Пирс, 1962; Поддубная-Арнольди, 1964). Математическая обработка данных проводилась с использованием пакета анализа EXCEL 2000.

Результаты и обсуждение

Встречаемость ржавчинного рака пихты на обследованной территории довольно высокая. Она составляла от 21.4 (п/п № 1) до 71.4 % (п/п № 2) (табл. 1). При этом «ведьмины метлы» располагались, как правило, в нижней и средней частях кроны и только у 23.3 % обследованных деревьев наблюдалось их образование в верхней части кроны, в женском генеративном ярусе. Как правило, у пораженных деревьев не наблюдается нарушений морфоструктуры кроны (сохраняется узкопирамидальная форма кроны, строгое апикальное доминирование и плагиотропизм ветвей), и только в случае крайне высокой степени поражения (8 и более образований «ведьминых метел» на дерево) плагиотропизм ветвей меняется на положительный геотропизм.

Сведения о встречаемости ржавчинного рака у пихты сибирской довольно противоречивы. Установлено, что в равнинных лесах в различных лесорастительных условиях она не превышает 8 % (Фалалеев, 1982). Отмечено, что в лесах Западного Саяна зараженность раком повышается с увеличением высоты над уровнем моря (Лебкова, 1970). Представленные выше данные свидетельствуют о широкой распространенности заболевания в горах Восточного Саяна. Можно предположить, что крайне высокая встречаемость рака на п/п № 2 обусловлена ослаблением деревьев воздушным загрязнением, так как эта пробная площадь расположена непосредственно на границе заповедника с крупным промышленным центром — г. Красноярск. Ранее показано также, что низкие дозы поллютантов стимулируют рост ржавчинных грибов (Gryzywacz, Wazny, 1973).

Характеристика побегов и хвои.¹ Поражение деревьев пихты ржавчинным раком отрицательно влияет на прирост побегов и хвои (табл. 2). У больных деревьев наблюдалось уменьшение диаметра женских побегов (на 11.9 %), а также охвоенности мужских и вегетативных побегов (11.3 и 13.6% соответственно). Другие морфометрические показатели побегов изменялись менее значительно — от 1.1 до 6.2 % (длина вегетативных и мужских побегов соответственно). В то же время диаметр ве-

¹ Биометрические характеристики побегов и хвои, как и жизнеспособность пыльцы пихты сибирской, зависят от абсолютной высоты произрастания древостоев (Бажина, 2001). Для исключения влияния этого фактора ниже представлены данные, полученные на пробных площадях № 1 и 2.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика деревьев и встречаемость ржавчинного рака пихты сибирской по пробным площадям

Пробные площади	Тип леса	Характеристика деревьев					Встречаемость пораженных заком деревьев, %	
		возраст, лет	высота, м	диаметр на 1,3 м, см	угол прикрепления ветки, град.		с раковыми опухольями	с ведьмины-ми метлами
					нижней	средней		
1. Долина р. Лалетина	Осинник разнотравный с примесью пихты	149 ± 22.6	16 ± 1.1	29 ± 1.9	108 ± 3.1	95 ± 2.2	14.2	7.2
2. Долина р. Б. Сынжур	Пихтарник крупнотравный	147 ± 3.4	19 ± 1.2	30 ± 1.9	112 ± 3.0	96 ± 1.8	21.2	50.2
3. Верховья р. Калтат: юго-западный склон	Пихтарник разнотравно-зелено-мошно-вейниковый	145 ± 2.9	19 ± 1.2	29 ± 1.4	112 ± 2.6	95 ± 2.2	17.3	13.6
4. Верховья р. Калтат: северо-западный склон	Пихтарник разнотравно-вейниковый	149 ± 22.6	16 ± 1.1	29 ± 1.9	112 ± 2.8	98 ± 1.0	16.2	15.2

ТАБЛИЦА 2

Морфометрическая характеристика побегов и хвои здоровых и пораженных раком деревьев пихты сибирской

Состояние деревьев	Побеги	Побеги			Хвоя		
		длина, мм	ширина, мм	число хвоинок на 10 см побега, шт.	длина, мм	ширина, мм	масса 100 штук хвоинок, г
Здоровые	Женские	46.5 ± 2.00	4.2 ± 0.40	206 ± 21.8	20.6 ± 0.80	1.7 ± 0.18	412.5 ± 21.50
	Мужские	40.6 ± 1.53	3.0 ± 0.31	248 ± 21.5	23.0 ± 0.35	1.8 ± 0.15	596.3 ± 81.30
	Вегетативные	44.4 ± 2.30	2.2 ± 0.08	220 ± 6.6	22.0 ± 0.95	1.2 ± 0.02	431.0 ± 25.80
Больные	Женские	43.7 ± 3.63	3.7 ± 0.43	201 ± 12.6	18.5 ± 1.35	1.2 ± 0.06	463.5 ± 26.23
	Мужские	38.1 ± 2.30	2.9 ± 0.21	220 ± 6.6	19.3 ± 0.81	1.1 ± 0.06	532.3 ± 31.07
	Вегетативные	44.9 ± 2.14	2.4 ± 0.22	190 ± 12.5	22.4 ± 1.04	1.2 ± 0.06	479.1 ± 26.03

генеративных побегов у пораженных деревьев, напротив, увеличился — на 8.3 %. Побег собственно «ведьминой метлы» в среднем на 25.2 % короче и на 52.0 % больше по диаметру, чем вегетативные, что свидетельствует о нарушении процессов их* морфогенеза. Биометрические показатели хвои, формирующейся на генеративных побегах у пораженных деревьев пихты сибирской, также уменьшаются: длина — на 12.9 %, ширина — на 34.2 %, масса — на 10.9 %. Вместе с тем показатели хвои вегетативных побегов (за исключением охвоенности) практически не изменяется, а иногда и имеют тенденцию к увеличению. Хвоя побегов «ведьминых метел» значительно короче и толще, а также имеет меньшую массу, чем хвоя обычных побегов.

Жизнеспособность пыльцы. Пыльца пихты сибирской 4-клеточная. По мнению Т. П. Некрасовой и А. П. Рябинкова (1978), в годы с благоприятными погодными условиями в пыльцевых зернах пихты сибирской успевает пройти четвертое деление с образованием стебельковой и базальной клеток. Однако за многолетний период наших исследований (1992—2003 гг.) 4 делений не наблюдалось. Сведений о влиянии ржавчинного рака на качество пыльцы пораженных деревьев практически нет. Известно, что поражение ржавчинными грибами затрудняет рассеивание пыльцы у *Abies balsamea* (L.) Mill. (Duke, 1983).

Для исследованных нами деревьев пихты сибирской характерна высокая вариабельность показателей жизнеспособности пыльцевых зерен. Ржавчинный рак оказывает негативное влияние на качество пыльцы. При этом у деревьев различного состояния наиболее значительно варьируют показатели жизнеспособности пыльцы, тогда как размеры пыльцевых зерен достоверно не различаются (табл. 3). Показатели прорастания и длины пыльцевых трубок у пыльцы здоровых деревьев были стабильно высокими. У пораженных раком деревьев прорастание пыльцы в разные годы уменьшилось у отдельных деревьев на 5.1—18.0 %, средняя длина пыльцевых трубок — на 25.8—29.4 %. Такое уменьшение длины пыльцевых трубок близко к критическому. Ранее установлено, что пробы пыльцы пихты сибирской, у которых при прорастивании на искусственных средах длина пыльцевой трубки не превышает 60—80 мкм, т. е. длины тела пыльцевого зерна, следует считать нежизнеспособными (Третьякова, Бажина, 1994).

Для зрелой пыльцы хвойных характерно наличие разнообразных питательных веществ, окислительно-восстановительных ферментов, физиологически активных соединений (Размологов, Цингер, 1972; Минина, Ларионова, 1979). Пыльцевые зерна пихты сибирской содержат гиббереллины, ауксины, фенольные соединения, сво-

ТАБЛИЦА 3

Характеристика жизнеспособности пыльцы здоровых и пораженных раком деревьев

Средние показатели	Здоровые деревья		Больные деревья	
	Годы		Годы	
	2002	2003	2002	2003
Размеры тела пыльцевых зерен, мкм:				
длина	72 ± 1.1	68 ± 1.0	63 ± 1.4	39 ± 0.9
высота	75 ± 2.1	77 ± 3.5	67 ± 1.5	55 ± 0.6
Размеры пыльцевых мешков, мкм:				
длина	47 ± 0.8	43 ± 1.0	76 ± 2.7	46 ± 0.9
высота	62 ± 0.7	60 ± 1.0	77 ± 1.2	62 ± 0.9
Число проросших пыльцевых зерен, %	70.5	82.4	66.9	67.6
Длина пыльцевых трубок, мкм	115.8 ± 4.93	125.2 ± 2.08	81.8 ± 3.80	92.9 ± 5.75

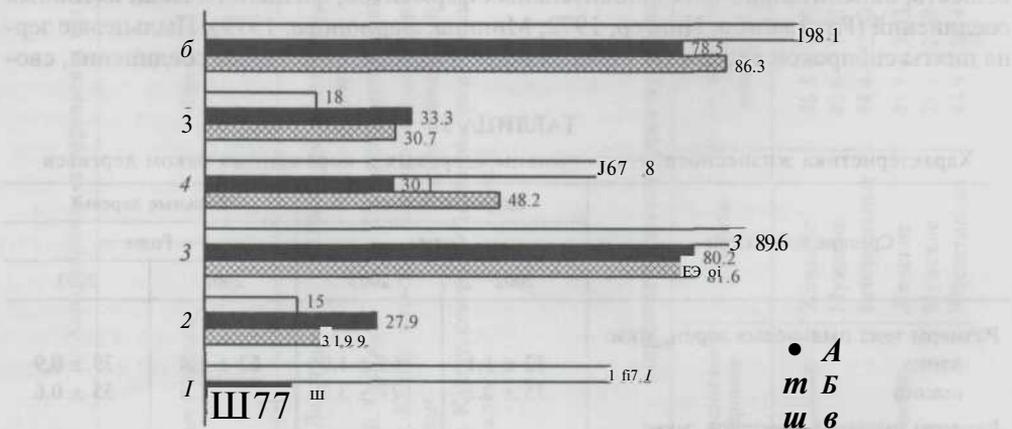
бодные аминокислоты, растворимые углеводы (Бажина, Кудашова, 2003; Третьякова и др., 2003). На первых этапах развития прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок происходят за счет питательных веществ пыльцевого зерна, и, следовательно, способность пыльцевых зерен к прорастанию у большинства деревьев находится в тесной зависимости от их физиологического и биохимического состава.

Исследования показали наличие в пыльцевых зернах пихты сибирской углеводов, однако реакция на крахмал была отрицательной как у пораженных, так и у здоровых деревьев. При окрашивании пыльцевых зерен на другие соединения наблюдалась значительная гетерогенность их состава (см. рисунок).

Реакция на пероксидазу как в 2002 г., так и в 2003 г., была более высокая у здоровых деревьев. В то же время у пораженных деревьев более 50 % пыльцевых зерен вообще не окрашивались. Содержание жиров в пыльце относительно низкое как у здоровых, так и у больных деревьев, что свидетельствует об их способности к прорастанию. При этом у пораженных деревьев окрашивалось почти в 2 раза больше пыльцевых зерен, т. е. потенциальная возможность прорасти у них ниже, чем у здоровых. Реакция на свободные аминокислоты у пыльцы рассматриваемых деревьев в целом довольно высокая. Необходимо отметить, что у морфологически здоровых деревьев в среднем 83.4 (в 2002 г.) и 95.7 % (в 2003 г.) пыльцевых зерен имели интенсивное окрашивание. У пораженных деревьев количество интенсивно окрашенных зерен резко, в 4–6 раз, уменьшалось. При этом амплитуда колебаний по наличию свободных аминокислот у больных деревьев была чрезвычайно высокой (у отдельных деревьев положительную реакцию давали от 2.0 до 84.3 % пыльцевых зерен).

В целом можно отметить, что в пробах пыльцы деревьев, пораженных ржавчинным раком и имеющих пониженную жизнеспособность пыльцевых зерен, меньше запасных питательных веществ и физиологически активных соединений, а варьирование их состава больше, чем у здоровых деревьев.

Паразитные грибы влияют на все жизненные функции пораженного растения, приводят к потерям древесины и снижению продуктивности (Купревич, 1947; Epgesser et al., 2000; Wood et al., 2000). Ухудшение жизненного состояния деревьев пихты сибирской, пораженных ржавчинным раком, несомненно, ведет к ухудшению качества пыльцы, продуцируемой такими деревьями.



Содержание веществ в пыльце пихты сибирской

2002 г.: / — пероксидаза, 2 — жиры, 3 — свободные аминокислоты; 2003 г.: 4 — пероксидаза, 5 — жиры, 6 — свободные аминокислоты. А — здоровые деревья, Б — деревья, пораженные ржавчинным раком в долине р. Лалетина, В — деревья, пораженные ржавчинным раком в долине р. Б. Сынжур. Цифрами показано число пыльцевых зерен, давших положительную реакцию на данное соединение (доля от общего числа проанализированных, %).

Выводы

Встречаемость ржавчинного рака пихты сибирской в среднегорье Восточного Саяна очень высокая. Поражение деревьев этой болезнью приводит к уменьшению биометрических показателей побегов и хвои. Жизнеспособность пыльцы падает, запасных питательных веществ и физиологически активных соединений содержится меньше.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность А. В. Кнорре за возможность проведения исследований на территории заповедника «Столбы», сотрудникам заповедника В. В. Кожечкину и А. Т. Дутбаевой за помощь в сборе образцов. Особую признательность хотелось бы выразить П. И. Аминеву за всестороннюю помощь в работе и обсуждение результатов исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект №03-04-49719) и Красноярского краевого фонда науки (грант № 10F0023С), а также СО РАН (интеграционный проект № 145, программа РАН 12.1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А. Ржавчинный рак пихты сибирской. Описание заболевания и методические рекомендации по его полевой диагностике и учету. СПб., 1999. 31 с.
- Алексеев В. А., Шабунин Д. А. Побеговый рак пихты сибирской. Описание заболевания и методические рекомендации по его полевой диагностике. СПб., 2000. 29 с.
- Бажина Е. В. Изменения морфоструктуры кроны деревьев пихты сибирской под влиянием стресса // Химико-лесной комплекс — проблемы и решения: Сб. по матер. Всерос. науч.-практич. конф. Красноярск, 2001 С. 15—18.
- Бажина Е. В., Третьякова И. Н. К проблеме усыхания пихтовых лесов // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. №6. С. 626—631.
- Бажина Е. В., Аминева П. И., Дугарова И. Ю. Особенности семеношения деревьев пихты сибирской, пораженных ржавчинным раком // Химико-лесной комплекс — проблемы и решения: Сб. по матер. конф. Красноярск, 2002. Т. 1. С. 279—282.
- Бажина Е. В., Кудашова Ф. Н. Содержание свободных аминокислот, углеводов и фенольных соединений в пыльце пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в среднегорье Восточного Саяна // Тез. докл. V съезда Об-ва физиологов растений России (Пенза, 15—21 сентября 2003 г.) Пенза, 2003. С. 244.
- Купревич В. Ф. Физиология большого растения. Л., 1947. 300 с.
- Лебкова Г. Н. *Melampsorella cerastii* Winter на пихте сибирской в Западном Саяне // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1970. Ч. 1. С. 175—178.
- Минина Е. Г., Ларионова П. А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М., 1979. 169 с.
- Некрасова Т. П., Рябинков А. П. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск, 1978. 150 с.
- Пирс Э. Гистохимия (теоретическая и прикладная). М., 1962. 365 с.
- Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., 1964. 482 с.
- Размологов В. П., Цингер Н. В. Гистохимическая характеристика физиологической эволюции пыльцы *Gymnospermae* // Биохимия и филогения растений. М., 1972. С. 198—212.
- Тараканов В. В., Агафонов Г. М., Максимов В. В., Ситников Л. Г. Количественная характеристика степени охвоения ветвей у пихты сибирской в зоне промышленного загрязнения (Южное Прибайкалье) // Охрана и воспроизводство животных в Прибайкалье. Иркутск, 1987. С. 3—8.
- Третьякова И. Н., Бажина Е. В. Жизнеспособность пыльцы пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор Южной Сибири // Экология. 1994. № 6. С. 20—28.
- Третьякова И. Н., Бажина Е. В. Морфоструктура кроны и состояние генеративной сферы у пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах близ озера Байкал // Известия РАН. Сер. биол. 1995. № 6. С. 685—692.
- Третьякова И. Н., Бажина Е. В. Качество пыльцы пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах озера Байкал // Лесоведение. 1999. № 4. С. 30—38.

Третьякова И. Н., Косишов Д. Л. Морфоструктура кроны и урожайность пихты сибирской, поврежденной трутовиком Гартига и «ведьминой метлой» // Лесоведение. 2003. № 5. С. 65—68.

Третьякова И. П., Ларионова Н. А., Бажина Е. В. Жизнеспособность и содержание фитогормонов в пыльце пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор Южной Сибири // Лесоведение. 2003. № 4. С. 36—41.

Фалалеев Э. Н. Пихта. М., 1982. 85 с.

Duke J. A. Handbook of energy crops. 1983. Unpublished, see in Phillips D. H., Buderkin D. A. Diseases of forest and ornamental trees. Hong Kong, 1985. 345 p.

Engesser R., Forster B., Odematt O. // Wald und Holz. 2000. Vol. 81. N 4. P. 51—54.

Gryzwacz A., Wazny J. The impact of industrial air pollutants on the occurrence of several important pathogenic fungi of forest trees in Poland // Eur. J. For. Path. 1973. Vol. 3. P. 129—141.

Molish H. Microchemie der Pflanze. Jena, 1923. 163 S.

Wood A. J. et al. Predicted impacts of hard pine stem rusts on longepine dominated stands in central British Columbia // Can. J. Forest Res. 2000. N 3. P. 476—481.

SUMMARY

The rust canker (the pathogen *Melampsorella cerastii* Wint.) was studied in fir (*Abies sibirica* Ledeb.) stands in the East Sayan middle mountains. The rust canker occurrence varies from 21.4 to 71.4 % in different forest conditions. There exists a tendency for growth of male and female shoots and needles to be decreased. The viability of pollen in damaged trees is reduced. The accumulation of reserve nutritious and bioactive substances decreases in damaged trees. The expansion of canker of fir on background of stress conditions in the Southern Siberia mountains (Bazhina, Tretyakova, 2001) may result in difficulties with fir reforestation.

УДК 581.524 : 581.55

Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 5

© Е. Н. Журавлева, В. С. Ипатов

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЗАБОЛОЧЕННЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ. 1. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ, ФОРМИРУЕМЫХ ДРЕВОСТОЕМ, НА ВИДЫ МОХОВОГО И ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСОВ

E. N. ZHURAVLEVA, V. S. IPATOV. INTERRELATIONS BETWEEN PLANT SPECIES
IN BOGGY PINE FORESTS IN THE NORTH-WESTERN RUSSIA.

1. INFLUENCE OF ECOLOGICAL FACTORS FORMED BY TREE STAND ON MOSS
AND HERB-DWARF-SHRUB LAYERS

Санкт-Петербургский государственный университет

199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9

Тел./факс (812)328-14-72

E-mail: ipatov@gs.bio.pu.ru

Поступила 15.12.2004

Исследовано влияние факторов среды, формируемых древостоем, на распределение видов мохового и травяно-кустарничкового ярусов в заболоченных сосновых лесах. Выявлено, что около 50 % варьирования проективного покрытия видов определяется экологическими факторами. Для большинства видов растений наиболее важным влияющим фактором является увлажнение.

Ключевые слова: взаимоотношения, экологические факторы, заболоченные сосняки.

В лесных экосистемах основные абиотические факторы, влияющие на растительность травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, в значительной степени формируются древостоем. Исследуя влияние этих факторов на различ-