

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА БОЛОТАХ И СУХОДОЛАХ*

© 2004 г. Т. С. Седельщикова, А. В. Пименов, С. П. Ефремов

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 04.03.2004 г.

Сосна обыкновенная, микростробилы, микроспорофиллы, пыльцевые зерна.

Высокая экологическая пластичность и полиморфизм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) обусловили возникновение большого числа форм, рас и разновидностей в пределах видового ареала. В гидроморфных экосистемах популяции сосны представлены болотными формами, адаптированными к пессимальным режимам основных средообразующих факторов - температурного, гидрологического, эдафического [1, 7, 20]. Существенную роль в формировании болотных популяций сосны играет фенологическая изоляция по срокам пыления от суходольных насаждений [4]. Данные об особенностях развития мужских генеративных структур сосны обыкновенной в гидроморфных местообитаниях немногочисленны [16, 18, 19].

В настоящем сообщении представлены материалы сравнительного изучения морфологических особенностей мужских генеративных структур в болотных и суходольных популяциях сосны обыкновенной Западной Сибири. Линейные размеры микростробиллов рассматриваются в связи с их окраской, а также условиями произрастания древостоев. Биометрические параметры пыльцевых зерен оцениваются с учетом экологических различий, а также отдельно для красно- и желтопыльничковой форм.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В 1991-1998 г. проводились маршрутные исследования структуры популяций сосны обыкновенной по окраске микростробиллов. Дифференциация на желто- и краснопыльничковую формы (с различной интенсивностью окраски) осуществлялась по наличию или отсутствию в них антоцианов, согласно рекомендациям Г.М. Козубова [8]. Объем выборки составил приблизительно 2500 деревьев на олиготрофных болотах, 900 - на евтрофных и 1200 - на суходолах.

Объекты исследования общей площадью 40 тыс. га расположены в южной тайге Западной Сибири на территории Бакчарского, Шегарского и Тимирязевского лесхозов Томской обл. Изученные насаждения представляют собой болотные сосняки различных типов водно-минерального питания и сосняки суходольного ряда. Группа олиготрофных болот включает в себя неосушенные сосняки кустарничково-сфагнового типа, с участием пушицевых, осоковых, черничных, брусничных и лишайниковых ассоциаций. Евтрофные болота характеризуются формированиями неосушенных и осушенных (1961-1971 гг.) сосняков. Типологическая структура неосушенных насаждений евтрофного ряда представлена осоково-гипновыми, осоково-вейниковыми, осоково-лабазниковыми ассоциациями и их пространственными вариациями. На осушенных площадях болот эти группировки в

процессе сукцессии постепенно уступали место другим сообществам и в настоящее время представлены сосняками крапивными, крапивно-кипрейными, мелкотравяно-зеленомошными и некоторыми другими. Формация сосняков на суходолах представлена лишайниковым и зеленомошным типами, включающими фрагменты брусничных, черничных и разнотравных ассоциаций.

Отбор микростробиллов для камерального изучения проводился в 1998 г. в трех экотопах: на олиготрофном Киргизном болоте атмосферного типа водно-минерального питания, евтрофном Жуковском болоте грунтово-напорного типа водно-минерального питания и на прилегающих к ним супесчаных суходолах (табл. 1). Древостой на суходоле таксировался вдоль опушек старых вырубок и включали в себя преимущественно световые формы деревьев. Образцы собирались с южной экспозиции в нижней трети крон, характеризовавшейся в подавляющем большинстве случаев доминированием мужского типа сексуализации. Высота отбора варьировала у отдельных деревьев от 3 до 7 м.

Всего в трех изученных экотопах до раскрытия пыльцевых камер было собрано 300 микростробиллов среднего размера (по одному со 100 деревьев в каждой популяции). В качестве фиксатора использовалась спиртово-уксусная смесь (3 : 1), в которой хранился собранный материал. В лабораторных условиях измерялись длина и диаметр микростробиллов и подсчитывалось число микроспорофиллов в них. Для измерения параметров в болотных популяциях формировалась общая выборка микростробиллов без дифференциации их по окраске. В суходольной популяции микростробиллы разделялись на две группы. Первая была сформирована без учета окраски микростробиллов. Вторая включала две выборки: микростробиллы с красной и желтой окраской.

Оценка биометрических параметров пыльцевых зерен проводилась с использованием стандартной методики М.Х. Монозон-Смолиной [12]. Для каждого происхождения у 100 пыльцевых зерен рассматривались их общая длина, длина и высота тела, длина и высота воздушного мешка. Изучение изменчивости признаков проводилось согласно методическим разработкам С.А. Мамаева [11]. Полученные данные обрабатывались с использованием общепринятых статистических методов [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У сосны обыкновенной описаны две формы по окраске микростробиллов - *Pinus sylvestris* L.: f. (var.) *sulfuranthera* Kozubow (желтопыльничковая) и *Pinus sylvestris* L.: f. (var.) *erythranthera* Sanio (краснопыльничковая). Форма сосны с красноокрашенными микростробилами широко распространена по всему ареалу наряду с желтопыльничковой формой, но процент ее участия в популяциях из различных природных зон неодинаков [17]. Установлено, что доля краснопыльничковых

* Работа выполнена при финансовой поддержке INTAS (99-01718 "CIRCA") и Красноярского краевого фонда науки (12F0006С).

Таблица 1. Таксационные показатели древостоев

Пр. пл.	Условия местопроизрастания	Тип почвы и глубина торфяной залежи, м	Состав древостоя	Число стволов на 1 га	I	Р. Запас стp. древеснй га ⁻¹	Характеристика основной породы - сосны обыкновенной						Кл.
							высота, м		диаметр, см		возраст, лет		
							$\bar{x} \pm s_x$	lim	$\bar{X} \pm S_x$	lim	$\bar{X} \pm S_x$	lim	
1	Олиготрофное Киргизное болото	Торфяная верховая (4.5)	10С	2020	0.90	101	7.1 ± 0.41	4-9	11.6 ± 1.05	8-14	75 ± 8	60-140	Va
2	Евтрофное Жуковское болото	Торфяная низинная (8.5)	9С1Б	796	0.56	127	14.210.92	11-16	16.7 ± 1.50	12-26	38 ± 4	26-58	П
3	Суходол	Песчаная олиготрофная	10С	498	0.84	196	16.1 ± 1.36	13-18	26.4 ± 2.13	22-34	55 ± 4	48-94	Ш

Примечание, $\bar{x} \pm s_x$ - среднее значение и его ошибка; lim - пределы.

форм в сосновых древостоях возрастает с ухудшением экологических условий и достигает максимума на пределе распространения стланиковых форм сосны, составляя 60-65%. При этом отмечено, что обилие цветения у краснопыльниковых форм в предгорьях Хибин значительно выше, чем у желтопыльниковых [9]. С нарастанием континентальное™ климата процент участия краснопыльниковой формы также возрастает: в Южном Забайкалье доля краснопыльниковых деревьев составляет приблизительно 60%, а на севере Иркутской обл. встречаются сосновые древостой, состоящие исключительно из особей с красной окраской микростробиллов [24]. Увеличение числа краснопыльниковых деревьев отмечено также в болотных популяциях сосны Тверской обл., где число деревьев с красноокрашенными микростробилами составляет 23-28%, тогда как в суходольных популяциях их доля не превышает 4% [15]. Вместе с тем в суходольных сосняках Зауралья доля краснопыльниковой формы выше, чем в болотных насаждениях [16].

С краснопыльниковой формой связываются некоторые селекционные и лесоводственные признаки - строение апофизов, форма кроны, низкая масса семян [4, 10]. Показано, что краснопыльниковые формы слабоустойчивы к условиям промышленного загрязнения [2, 3]. Биологической особенностью краснопыльниковой формы сосны является наличие антоцианов в микростробилах. Установлено, что формы, синтезирующие эти пигменты, более устойчивы к низким температурам [8]. Микростробилы краснопыльниковых деревьев поглощают большее количество зеленых лучей солнечного спектра и нагреваются на 1-2°C выше. Поэтому процесс пыления у краснопыльниковой формы сосны начинается раньше, а оптимальная температура прорастания ее пыльцы ниже, чем у желтопыльниковой [13].

В изученных нами болотных и суходольных популяциях сосны обыкновенной преобладают желтопыльниковые особи (рис. 1). Наибольшее участие краснопыльниковой формы свойственно популяциям сосны на олиготрофных болотах. Несколько меньше оно на осушенных евтрофных болотах и минимально на суходолах. Если различия между болотными и суходольными популяциями по этому показателю достоверны, то между насаждениями сосны на олиготрофных и евтрофных болотах они в большинстве случаев не достигают статистически достоверного уровня. Выявленные различия по встречаемости краснопыльниковой формы в болотных и суходольных насаждениях сосны определяются, вероятно, особенностями температурного режима почвы. Так, ежесуточные различия в температуре почвы между болота-

ми и суходолами в течение четырех сезонов пыления сосны в Зауралье составили 8-15°C [16].

В некоторых изученных популяциях доля краснопыльниковых особей заметно увеличивается по сравнению со средним для данного экотопа уровнем (рис. 1). Максимальное участие краснопыльниковой формы отмечено в популяциях олиготрофного Бакчаро-Иксинского и евтрофного Сухо-вского болот. Расположены они в наиболее северном из исследованных Бакчарском районе и являются частью единого Васюганского лесоболотного комплекса. Сезонная сумма температур выше +5°C в Бакчарском р-не и составляет в среднем 1950-1953°C, а в Томском р-не, где расположена основная группа исследованных популяций, - 2018°C и выше [6]. На суходолах максимальное участие краснопыльнико-вой формы отмечается в пирогенно травмированных насаждениях (суходольная популяция вокруг Цыганова болота).

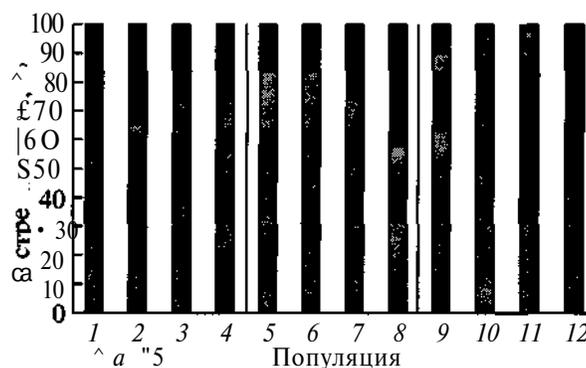


Рис. 1. Структура популяций сосны обыкновенной по окраске микростробиллов: 1-4 — популяции олиготрофных болот (7 - Бакчаро-Иксинское, 2 - Круглое, 3 - Киргизное, 4 - Цыганово); 5-7 - популяции осушенных евтрофных болот (5 - Таган, 6 - Ключевенное, 7 - Большое Жуковское); 8 - популяция неосушенного евтрофного Сухо-вского болота; 9-12 - популяции суходолов (9 - вокруг Ключевенного болота, 10 - вокруг болота Таган, 11 - вокруг Киргизного болота, 12 - вокруг Цыганова болота), а - желтопыльни-ковая форма; б - краснопыльниковая форма.

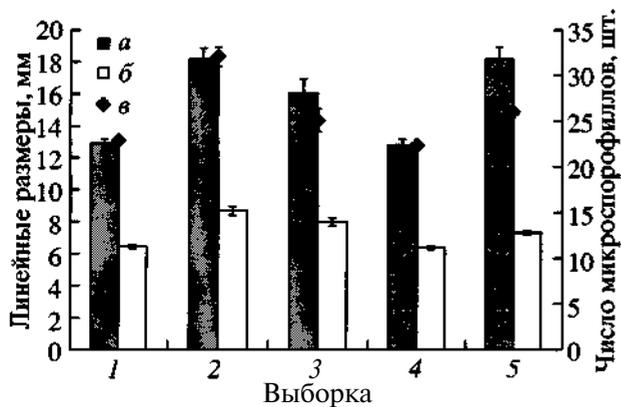


Рис. 2. Линейные размеры микростробилов и число микроспорофиллов в одном микростробиле у сосны обыкновенной: 1 - популяция олиготрофного Киргизного болота; 2 - популяция осушенного евтрофного Большого Жуковского болота; 3 - популяция суходола вокруг Киргизного болота; 4 - краснопыльничковая форма (суходол); 5 - желтопыльничковая форма (суходол), а - длина микростробилов; б - диаметр микростробилов; в - число микроспорофиллов.

В исследованных популяциях сосны выявлены существенные различия по длине и диаметру микростробилов (рис. 2). Минимальные значения этих параметров отмечены у деревьев на олиготрофном Киргизном болоте, достоверно выше они у растений в популяциях евтрофного Жуковского болота и суходола. Максимальные значения линейных размеров микростробилов свойственны особям с евтрофного болота. Вместе с тем, различия по этим признакам между насаждениями евтрофного болота и суходола не достоверны. При сравнении линейных размеров микростробилов у желто- и краснопыльничковой формы сосны установлено, что у последней они достоверно ниже.

Число микроспорофиллов, формирующихся в одном микростробиле, максимально у растений в популяции евтрофного Жуковского болота и существенно отличается от двух других насаждений, различия между которыми не достигают достоверного уровня значимости (рис. 2). В микростробилах деревьев краснопыльничковой формы образуется достоверно меньшее число микроспорофиллов. Для болотных популяций сосны на Урале также отмечено уменьшение количества микростробилов на дереве и числа микроспорофиллов в микростробиле [10, 19, 21]. Вероятно, уменьшение размеров микростробилов и числа микроспорофиллов в них на олиготрофных болотах по сравнению с суходолами, и особенно с евтрофными болотами, связано с дефицитом элементов минерального питания.

Дифференциация изученных популяций сосны обыкновенной сопровождается не только изменением размеров и окраски микростробилов, но также устойчивым смещением фенофаза пыления. Так, в 1991-1998 гг. пыление суходольных насаждений сосны начиналось 2-6 июня, вылет пыльцы у болотных форм происходил с опозданием на 4-5 дней. Сходные данные получены для болотных и суходольных популяций Зауралья, где сдвиг фенофаза пыления составлял 3-11 дней [16]. Данная особенность определяется прежде всего тем, что пыление у сосны наступает при накоплении суммы эффективных температур свыше 200 град.-дней [22]. Достижение этого физиологического порога на болотах происходит позднее. В целом болотные популяции сосны характеризуются высокой степенью варьирования деревьев по срокам прохождения отдельных этапов микроспорогенеза [14]. Кроме того, в популяциях сосны обыкновенной, произ-

растающих на болоте, наблюдается протогиния - ускоренное развитие женских стробилов по отношению к мужским [4,15].

Продукционно-физиологические и морфологические параметры пыльцы сосны обыкновенной изучались в различных частях видового ареала [14, 22, 23, 25-29]. В целом для вида изменчивость параметров пыльцы остается низкой как на эндогенном, так и на внутривидовом уровне [11]. Данные по особенностям строения и размерам пыльцы в болотных популяциях сосны немногочисленны и охватывают лишь европейскую часть ее ареала. При этом достоверных различий в размерах пыльцы между болотными и суходольными популяциями сосны не было выявлено. Вместе с тем отмечается более высокая жизнеспособность пыльцы у сосны на болоте по сравнению с суходолами [15].

Морфометрические параметры пыльцевых зерен в исследованных болотных и суходольных популяциях рассматривались на стадии митотических делений в микроспорах за несколько дней до начала пыления. Согласно полученным данным, значения коэффициента вариации биометрических параметров пыльцевого зерна болотных и суходольных форм сосны соответствуют низкому и среднему уровням изменчивости (табл. 2). При этом болотные популяции сосны отличаются достоверно более высокими значениями параметров пыльцы по сравнению с суходольными. Различия проявляются не только по длине и высоте тела пыльцевого зерна, но и по размерам его воздушных мешков. Значения размеров тела пыльцевого зерна у сосны на евтрофных болотах достоверно выше, чем на олиготрофных болотах, что может быть связано с благоприятным трофическим режимом первого типа местопроисрастаний. Различия по параметрам воздушного мешка в рассмотренных болотных экотопах не достоверны.

Выявленная тенденция к увеличению размеров пыльцы на болотах по сравнению с суходолами согласуется с представлением о том, что в Западной Сибири формирование более крупных пыльцевых зерен связано с возрастанием влажности воздуха и почвы [14]. Можно также предположить, что увеличение размеров пыльцы у сосны в гидроморфных условиях является следствием оптимизации метаболизма в условиях анаэробнозиса.

Проведенный сравнительный анализ биометрических характеристик пыльцевых зерен, формирующихся в желто- и красноокрашенных микростробилах *Pinus sylvestris*, не выявил между ними статистически достоверных различий (табл. 2). Сходные результаты были получены для отдельных популяций сосны в Западной Сибири [14]. Вероятно, содержание антоцианов в микростробилах влияет лишь на сроки и скорость прохождения микроспорогенеза, не оказывая заметного влияния на размеры формирующихся пыльцевых зерен.

Заключение. Особенностью мужской генеративной сферы сосны обыкновенной в низкотемпературных условиях болотных экотопов является достоверно более высокое участие краснопыльничковой формы по сравнению с суходолами. Уменьшение линейных размеров микростробилов и числа микроспорофиллов у сосны на олиготрофных болотах, вероятно, обеспечивает ускоренное и "экономичное" развитие мужских генеративных структур в условиях трофического лимитирования. У сосны на болотах по сравнению с деревьями на суходоле отмечается увеличение размеров пыльцевых зерен.

Размеры микростробилов и число микроспорофиллов у краснопыльничковой формы сосны достоверно ниже, чем у желтопыльничковой. Вместе с тем данная особенность не оказывает заметного влияния на размеры формирующихся пыльцевых зерен. Очевидно, что формовая дифференциация сосны обыкновенной по окраске микростробилов, оптимизирующая процесс микроспорогенеза в условиях низких температур, не распространяется на такие видоспецифичные параметры, как размеры пыльцевых зерен.

Таблица 2. Биометрическая характеристика пыльцевых зерен сосны обыкновенной

Общая длина			Длина тела			Длина воздушного мешка			Высота тела			Высота воздушного мешка		
$X \pm s$, МКМ	lim, МКМ	C.V., %	$\bar{x} \pm s_x$, МКМ	lim, МКМ	C.V., %	$\bar{x} \pm s_x$, МКМ	lim, МКМ	CV, %	$\bar{x} \pm s_x$, МКМ	lim, МКМ	C.V., %	$\bar{x} \pm s_x$, МКМ	lim, МКМ	CV, %
Олиготрофное Киргизское болото														
30.9 ± 0.27	22.1-36.3	8.9	17.1 ± 0.27	13.2-26.4	15.9	13.6 ± 0.18	13.2-26.4	13.7	15.2 ± 0.25	13.2-22.1	16.1	13.3 ± 0.20	9.9-22.1	15.9
Евтрофное Жуковское болото														
31.7 ± 0.17	26.4-36.3	5.5	18.0 ± 0.20	13.2-22.1	11.3	13.7 ± 0.19	9.9-16.5	14.3	14.2 ± 0.21	9.9-19.8	15.0	13.8 ± 0.17	6.6-19.8	13.2
Суходол														
24.8 ± 0.32	19.8-29.7	12.8	14.5 ± 0.19	9.9-19.8	12.9	10.7 ± 0.18	6.6-13.2	17.2	13.3 ± 0.06	13.2-16.5	4.9	11.1 ± 0.16	6.6-13.2	15.0
Желтопыльниковая форма (суходол)														
24.7 ± 0.23	22.1-29.7	11.5	14.6 ± 0.15	9.9-19.8	12.6	10.7 ± 0.12	6.6-13.2	14.7	12.8 ± 0.10	9.9-16.5	10.1	11.6 ± 0.13	3.2-19.9	14.2
Краснопыльниковая форма (суходол)														
24.4 ± 0.18	19.8-29.7	9.2	14.3 ± 0.13	9.9-19.8	11.6	10.7 ± 0.14	6.6-13.2	15.9	13.2 ± 0.04	9.9-16.5	4.4	11.6 ± 0.13	6.6-13.2	14.6

Примечание, $\bar{x} \pm s_x$ - среднее значение и его ошибка; lim - пределы; CV - коэффициент вариации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аболин Р.И.* Болотные формы *Pinus silvestris* L. // Тр. Бот. музея АН. 1915. Вып. 14. С. 62-84.
2. *Аникеев Д.Р.* Характеристика красно- и желтопыльниковых форм сосны обыкновенной по темпу пыления // Биологическая рекультивация нарушенных земель. Тез. докл. Междунар. совещ. Екатеринбург, 1996. С. 5-6.
3. *Бабушкина Л.Г., Зуева Г.В., Аникеев Д.Р.* Изменчивость окраски микростробиллов сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 1997. № 4. С. 80-85.
4. *Гришина И.В.* Изоляция и фенотипические различия смежных болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной // Экология. 1985. № 5. С. 14-20.
5. *Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
6. *Иоганзен Б.Г.* Природа Томской области. Томск: Кн. изд-во, 1963. 236 с.
7. *Кобранов Н.П.* К вопросу о происхождении болотной сосны // Изв. Императорского лесн. ин-та. СПб. 1912. Вып. 23. С. 79-156.
8. *Козубов Г.М.* О краснопыльниковой форме сосны обыкновенной // Ботан. журн. 1962. Т. 47. № 2. С. 276-283.
9. *Козубов Г.М.* Биология плодоношения хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 136 с.
10. *Мамаев С.А.* Вариации сосны обыкновенной по окраске генеративных органов и их коррелятивные связи с морфологическими признаками деревьев // Внутривидовая изменчивость древесных растений. Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. Свердловск, 1965. Вып. 47. С. 3^Ю.
11. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1972. 283 с.
12. *Монозон-Смолина М.Х.* К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus* // Ботан. журн. 1949. Т. 34. № 4. С. 352-380.
13. *Некрасова Т.П.* О значении желтой и розовой окраски мужских шишек у видов *Pinus* // Ботан. журн. 1959. Т. 44. № 7. С. 975-978.
14. *Некрасова Т.П.* Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 169 с.
15. Особенности формирования популяций сосны обыкновенной / Под ред. Некрасова В.И. М.: Наука, 1984. 128 с.
16. *Петрова И.В., Санников С.Н.* Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 1996. 160 с.
17. *Правдин Л.Ф.* Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 190 с.
18. *Рождественский Ю.Ф.* Особенности микроспорогенеза сосны обыкновенной на Урале и его зависимость от экологических факторов // Экология. 1974. № 1. С. 49-53.
19. *Рождественский Ю.Ф.* Особенности развития тапетума в микроспорофиллах сосны обыкновенной, произрастающей на болоте // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1974. С. 125-130.
20. *Сукачев В.Н.* О болотной сосне // Лесн. журн. СПб. 1905. Т. 35. Вып. 3. С. 354-372.
21. *Третьякова И.Н.* О способности пыльцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) прорастать до пыления // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1987. Вып. 2. № 14. С. 11-17.
22. *Третьякова И.Н.* Эмбриология хвойных. Новосибирск: Наука, 1990. 143 с.
23. *Хромова Л.В.* Ритм развития пыльцы *Pinus sylvestris* L. в условиях Московской области // Лесоведение. 1972. № 1. С. 73-76.
24. *Черепнин В.Л.* Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука, 1980. 183 с.
25. *Eriksson U., Yazdani R., Wilhelmsson L., Danell O.* Success rate of supplemental mass pollination in a seed orchard of *Pinus sylvestris* L. // Scand. J. For. Res. 1994. V. 9. № 1. P. 60-67.
26. *Muona O., Harju A.* Effective population sizes, genetic variability, and mating system in natural stands and seed orchards of *Pinus sylvestris* // Silvae Genet. 1989. V. 38. P. 221-228.
27. *Pulkkinen P., Rantio-Lehtimäki A.* Viability and seasonal distribution patterns of Scots pine pollen in Finland. // Tree Physiology. 1995. V. 15. № 7/8. P. 515-518.
28. *Savolainen O., Karkkainen K., Harju A., Nikkanen T., Rusanen M.* Fertility variation in *Pinus sylvestris*: a test of sexual allocation theory // Amer. J. Bot. 1993. V. 80. № 9. P. 1016-1020.
29. *Yazdani R., Lindgren D.* Variation of pollen contamination in a Scots pine seed orchard // Silvae Genet. 1991. V. 40. P. 243-246.

Morphology of Pollen in Scots Pine Trees Growing in Bogs and Dry Valleys

T. S. Sedel'nikova, A. V. Pimenov, and S. P. Efremov

Morphological features of male generative structures in *Pinus sylvestris* L. populations growing on bogs and in dry valleys in the southern taiga of Western Siberia were studied. The form differentiation of pine by color of male cones is shown not to be dependent on the size of pollen grains. The reduction in the linear sizes of microstrobiles and the number of microsporophylls in pine trees in oligotrophic bogs is considered as an adaptations, which provide the development of male generative structures in conditions of trophic limitation.