

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ПЫЛЬЦЫ В СВЯЗИ С СОСТОЯНИЕМ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ В СУХОЙ СТЕПИ

©2005г. И.В.Тихонова

*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок*

Поступила в редакцию 12.03.2003 г.

На основе исследований, проведенных в естественных популяциях и культурах сосны обыкновенной в Минусинской и Ширинской степях, установлено, что пыльца является одним из наиболее стабильных и коррелированных органов. С ужесточением условий произрастания в естественных насаждениях сохраняется независимость корреляционной плеяды пыльцы, усиливаются ее связи. Повышается индивидуальная и эндогенная изменчивость признаков. Об ухудшении состояния деревьев свидетельствуют высокие значения эндогенной изменчивости размеров воздушных мешков пыльцы. Нарушение корреляционной структуры пыльцы может служить индикатором угнетенного состояния деревьев задолго до появления явных признаков усыхания и гибели растений.

Адаптация, изменчивость пыльцы, корреляционная структура признаков пыльцы.

Необходимость ранней диагностики состояния древесных растений особенно остро возникает в тех районах, где складываются экстремальные для видов условия произрастания. Считается, что физиолого-биохимические методы позволяют отслеживать самые ранние этапы деградации организмов еще при отсутствии видимых морфологических нарушений [5, 17]. Однако определенный интерес представляет поиск простых и информативных признаков, маркирующих устойчивость и состояние деревьев.

Известно [6, 10, 15], что в экстремальных местообитаниях органы половой репродукции у видов семейства *Pinaceae* могут развиваться аномально. Так как влияние стресса на мужскую генеративную сферу сосны учитывать менее сложно, чем на семяпочку, исследованию количественных и качественных характеристик пыльцы уделяется большое внимание [3, 6, 7, 9, 21]. В ряде случаев для особей с аномалиями в строении пыльцы установлены и отклонения от нормы развития (даже на уровне габитуса) [10, 21].

Цель работы заключалась в поиске простых и надежных признаков пыльцы, указывающих на состояние деревьев.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в островных популяциях сосны в Минусинской и Ширинской степях, расположенных на территории Минусинской впадины. Климатические условия отдельных районов Минусинской впадины варьируют от прохладных до умеренно теплых и от недостаточно

увлажненных до засушливых [1, 2]. Особенно засушливой является левобережная часть впадины, где располагаются основные степные массивы, включая Ширинскую степь (Хакасия). Ширинская степь отличается большой суровостью климата. Для нее характерны постоянные и довольно сильные ветры, приводящие к пыльным бурям в зимне-весенний период, неустойчивое атмосферное увлажнение и неравномерное по сезонам распределение осадков. Воздействие засухи весной усугубляется резким переходом от низких температур воздуха к высоким при еще замерзшей почве. Это отрицательно сказывается на состоянии сосны, ранняя транспирация которой нередко приводит к ее массовому весеннему усыханию [4, 11]. Минусинская степь, условия которой в целом считаются достаточно благоприятными для роста сосны, находится в правобережной части впадины (табл. 1).

Обследованы природные популяции сосны обыкновенной - минусинская (М) и ширинская (Ш) и искусственное насаждение Р1 в Ширинской степи. Минусинская популяция послужила контролем. Культуры в Ширинской степи созданы из семян, собранных в Минусинском бору. Густота посадки составляет 3300 шт. га⁻¹, размещение деревьев равномерное 3-рядное (расстояние в рядах - 1.5 м, между рядами - 2.0 м).

Для сравнительного анализа в природных популяциях и культурах отобраны деревья одного возраста (30-40 лет). Исследования проводили в 1995-2000 гг. Микростробилы (по 20 шт. с каждого дерева) собраны в период массового опыления сосны - в конце мая-начале июня в Минусинском

Таблица 1. Характеристика условий произрастания сосны в Минусинской и Ширинской степях

Метеостанция	Сумма температур >10°C	Продолжительность вегетационного периода, Г>5°C	Сумма осадков за год, мм	Гидротермический коэффициент (ГТК)	Агроклиматический район	Почвенный покров
Минусинск	1800	164	318-410	1.0-1.2	Умеренно прохладный, недостаточно влажный	Обыкновенные черноземы легкого механического состава на песках и лесовидных суглинках
Шира	1600	150	280-300	0.8-1.0	Прохладный, засушливый	Чернозем южный переветренный супесчаный (P1); горные лесные темноцветные на бескарбонатных породах (III)

Таблица 2. Рост и состояние сосны в насаждениях Минусинской и Ширинской степей

Признак	Минусинская популяция		Ширинская популяция		Культуры P1	
	$\bar{X} \pm S_x$	<i>Hm</i>	$\bar{X} \pm S_x$	<i>Hm</i>	$\bar{X} \pm S_x$	<i>lim</i>
Высота дерева, м	9.7 ± 0.2	6.0-12.8	7.2 ± 0.2	3.4-13.2	7.6 ± 0.2	4.7-9.6
Диаметр ствола, см	27.7 ± 0.7	10.5-43.5	18.4 ± 0.5	8.5-27.5	14.5 ± 0.7	6.0-23.6
кроны, м	5.7 ± 0.4	2.3-11.1	3.9 ± 0.2	0.7-6.1	3.1 ± 0.2	0.9-5.7
Состояние, балл	1.3 ± 0.1	1.0-2.0	1.6 ± 0.1	1.0-3.0	2.4 ± 0.1	2.0-4.0

Примечание. $\bar{X} \pm S_x$ - средняя величина с ошибкой.

бору и в первой декаде июня в Хакасии. После подсушивания пыльцу хранили в эксикаторе с КС1 в холодильнике. Качество пыльцы по способности к прорастанию (по жизнеспособности) и длине пыльцевых трубок определяли не позже двух недель после сбора. Пыльцу проращивали в искусственной среде [12]. У 30 деревьев выборки измеряли следующие характеристики пыльцы: длину пыльцевого зерна, мкм (1); высоту пыльцевого зерна, мкм (2); длину воздушных мешков, мкм (3); число пыльцевых зерен с асимметричными воздушными мешками, % (4); число деформированных и нарушенных пыльцевых зерен, % (5); жизнеспособность пыльцы, % (6); длину пыльцевых трубок, мкм (7); отношение высоты пыльцевого зерна к его длине (8), соотношение длин воздушного мешка и пыльцевого зерна (9), а также число воздушных мешков, шт. (10), так как имелись отклонения по этому признаку.

Состояние деревьев оценивали с учетом степени травмированности кроны визуальнo для каждого дерева по пятибалльной шкале: здоровое дерево - 5, дерево без признаков усыхания, но с частично пожелтевшей хвоей (до 20% кроны) и разреженной до 40% кроной - 4; дерево с отдельными сухими ветвями - 3; усыхающее, суховер-

шинное - 2; погибшее дерево - 1. Учитывали также все отклонения от прямого роста ствола.

Анализ данных базировался на изучении изменчивости признаков (по шкале С.А. Мамаева [8]) и морфоструктуры насаждений, рассматриваемой с помощью метода корреляционных плеяд [18, 22].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Среди обследованных насаждений лучший рост и состояние сосны, а также меньшая изменчивость таксационных признаков отмечены в минусинской популяции (табл. 2, рис. 1). Ширинская популяция отличалась большим варьированием признаков. У 14 деревьев выборки наблюдались искривления ствола, в кроне восьми деревьев обнаружена пожелтевшая хвоя. Более всего от недостатка влаги в Ширинской степи страдают деревья в культурах в связи с высокой густотой (3.3 тыс. шт. на 1 га) и продуваемостью насаждения. Оптимальной для искусственных насаждений в Ширинской степи считается густота 1.0-1.5 тыс. шт. га⁻¹ [14]. У 12 сосен выборки имеются отклонения от вертикального роста основного побега, третью часть выборки составляют деревья с усыхающими ветвями.

На основе имеющихся оценок сложно определить, является ли ухудшение состояния дерева, оцененное в 2 и 3 балла, временным явлением или отражает постепенную деградацию организма. В этой связи основное внимание было уделено поиску таких критериев, которые одновременно проявлялись бы у всех или большей части деревьев с признаками длительного угнетения (усыхания скелетных ветвей и верхушечного побега), чтобы в дальнейшем проследить их проявление у особей с менее выраженными признаками ухудшения состояния. Для этого изучали морфологию и качество пыльцы, изменчивость и корреляцию признаков пыльцы как у отдельных деревьев, так и в насаждениях.

Как показывают исследования [8, 12, 19], морфометрические признаки пыльцы сосны - одни из самых стабильных среди генеративных и вегетативных. Очень низкой индивидуальной изменчивостью характеризуется пыльца в насаждениях М и Р1. Ширинская популяция достоверно ($p > 0.05$) отличается большими размерами пыльцы и в 1.5-3 раза большими значениями коэффициента вариации признаков, которые варьируют по [8] на среднем уровне (табл. 3). В два раза по сравнению с контролем возрастает вариабельность размеров воздушных мешков пыльцы в насаждении Р1. Это важно в связи с коррелированностью признака с качественными характеристиками пыльцы и обнаруженными аномалиями в строении пыльцевых зерен у некоторых деревьев ширинской популяции. Микростробилы четырех деревьев популяции несут пыльцу с одним воздушным мешком (в норме их два), из них два дерева содержат пыльцу с тремя воздушными мешками. Подоб-

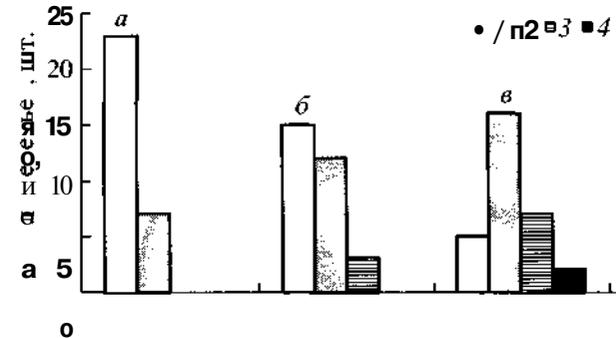


Рис. 1. Распределение деревьев в минусинской (а) и ширинской (б) популяциях, а также культурах сосны (в) по их состоянию: 1 - здоровое, 2 - пожелтение хвои 20% кроны или разрежено 40% кроны. 3-е отдельными сухими ветвями, 4 - усыхающее, суховершинное.

ные отклонения от типичного строения пыльцы у сосны обыкновенной известны [3].

В связи с этим остановимся на качественной характеристике такой пыльцы. Вся пыльца прорастает на 10%-м растворе сахарозы, но зерна с одним воздушным мешком отличаются очень короткими пыльцевыми трубками, которые едва достигают половины длины ее тела. Пыльцевые зерна с тремя воздушными мешками имеют достаточно длинные (45.0-120.3 мкм) и широкие пыльцевые трубки. Располагаются три воздушных мешка наподобие трех осей прямоугольной системы координат: x , y , z , начало которых лежит в центре пыльцевого зерна. Предполагается, что выявленные аномалии в строении пыльцы отдельных деревьев могут быть следствием полиплоидии или каких-либо мутаций. Указанием на

Таблица 3. Изменчивость пыльцы

Признак	Минусинская популяция	Ширинская популяция	Насаждение Р1
Длина пыльцевого зерна, мкм	43.3 ± 0.6	47.0 ± 1.1	44.3 ± 1.0
	5.7	12.2	6.9
Высота пыльцевого зерна, мкм	38.1 ± 0.6	39.9 ± 1.2	36.1 ± 0.7
	6.9	16.8	6.4
Длина воздушного мешка, мкм	20.7 ± 2.0	23.1 ± 0.6	21.6 ± 0.6
	4.1	13.04	8.3
Число деформированных пыльцевых зерен, %	3.9 ± 0.3	2.6 ± 0.3	6.2 ± 0.6
	33.1	62.4	48.1
Жизнеспособность пыльцы, %	85.9 ± 4.8	63.3 ± 5.3	79.2 ± 1.9
	20.5	65.7	23.8
Длина пыльцевых трубок, мкм	74.9 ± 2.4	61.0 ± 4.4	66.1 ± 7.9
	21.6	46.7	51.3

Примечание. В числителе - $\bar{X} \pm 5\bar{x}$ - средняя величина с ошибкой; в знаменателе - коэффициент вариации $C.V.$, %.

Таблица 4. Число статистически достоверных связей ($P = 0.95$; $R_x > 0.50$) в корреляционных плеядах признаков пыльцы в сосновых насаждениях

Насаждение	Средние $R_x > 0.50$	Сильные $R_x > 0.70$	Всего
М	4	3	7
Ш	3	3	6
Р1	5	15	20

полиплоидию являются большие размеры и округление форм пыльцевых зерен, большая ширина пыльцевых трубок.

Для насаждения в целом жизнеспособность пыльцы и длина пыльцевых трубок варьируют от очень низкого до очень высокого уровней изменчивости. В минусинской природной популяции и насаждении Р1 жизнеспособность пыльцы составила соответственно 86 и 79%, в ширинской природной популяции - 63%. В насаждениях Ширинской степи Ш и Р1 пыльца отличалась более медленным ростом пыльцевых трубок и гораздо более высокой изменчивостью характеристик по сравнению с контролем (табл. 3).

Известно, что качество пыльцы сильно меняется в зависимости от многих факторов: погодных условий, состояния и генотипических особенностей дерева [10, 12,13], а также от сроков сбора пыльцы [20]. Наши исследования показали, что связь между качеством пыльцы (признаки 6, 7) и состоянием деревьев в обследованных насаждениях М и Ш незначительна ($-0.16 < R_x < 0.38$). В культурах Р1 сопряженность качества пыльцы (способности к прорастанию, размеров пыльцевых трубок и числа деформированных пыльцевых зерен) с состоянием и искривленностью ствола деревьев варьирует по [8] от средней до сильной, теснота связи $R_x = \pm 0.48-0.75$. По-видимому, качественные характеристики пыльцы могут отражать состояние сосны только в условиях крайнего стресса, в других случаях на них в большей степени влияют погодные условия года.

В связи с высокой индивидуальной изменчивостью деревьев ширинской популяции по размерам и формам пыльцы изучена эндогенная изменчивость признаков. Размах варьирования длины и высоты пыльцевых зерен у деревьев Минусинского бора составил 6.3-16.2%, длины воздушных мешков - 7.7-15.9%. В Ширинском бору соответственно 5.0-18.7% и 8.4-37.3%, в культурах - 7.6-17.5 и 9.4-24.1%. В группе сосен с более стабильными морфологическими показателями пыльцы доля деревьев, состояние которых оценено в 1 балл ("хорошее"), гораздо выше, чем у растений с высокими значениями эндогенной изменчивости признаков. Это особенно характерно для минусинской популяции. С состоянием деревьев

сильнее связан показатель изменчивости длины воздушных мешков пыльцы. Варьирование признака на среднем и высоком уровне наблюдается только у сосен, состояние которых оценено в 2-4 балла.

В поиске более стабильных признаков, маркирующих состояние и устойчивость деревьев, был предпринят анализ корреляционных плеяд, построенных по всему комплексу учтенных признаков пыльцы (1-9) и основных морфологических характеристик: габитуса, хвои, семян, мужских и женских шишек деревьев. По мнению исследователей [16,18,22], большее значение имеет не прямое, а опосредованное влияние фактора на организм через систему ростовых корреляций, поэтому большой интерес представляло изучение сопряженной изменчивости признаков пыльцы. Анализ корреляционных матриц показывает, что пыльца - один из самых коррелированных по пропорциям органов сосны. Близкая к функциональной связь и устойчивость сочетания основных метрических параметров пыльцы во всех насаждениях свидетельствуют о важности и диагностической ценности этого признака. В отличие от естественных насаждений, в которых корреляционные плеяды параметров пыльцы включают небольшое число признаков, в культурах все девять признаков коррелируют на среднем и высоком уровнях (табл. 4).

Несмотря на различия по числу, мощности, крепости плеяд и признакам их составляющим, в обеих природных популяциях из семи (М) и пяти (Ш) плеяд четко выделяются только две плеяды: габитуса деревьев и пыльцы. Плеяду пыльцы составляют четыре признака (1-3 и индекс женской шишки ШЗ) в природной популяции М и три признака (1-3) в ширинской популяции. В насаждениях Ширинской степи размеры пыльцы наиболее сильно связаны ($R_x = 0.91-0.95$). В минусинской популяции они сопряжены на уровне $R_x = 0.56-0.82$.

Необходимо отметить, что с ухудшением условий для роста сосны (от насаждения М к Ш) число плеяд сокращается. В лесной полосе Р1, где режим влажности и температуры воздуха и почвы мало отличается от условий открытой степи, выделено только две плеяды. Здесь отсутствует наблюдаемое в других насаждениях обособление признаков пыльцы в отдельную плеяду. Одна из плеяд включает 53 признака (из 62) и характеризуется отсутствием единого признака-индикатора. В ней в качестве нескольких наиболее связанных центров (индикаторов пяти из семи выделенных подплеяд) выступают признаки размеров и качества пыльцы (рис. 2). Они тесно взаимосвязаны с размерами женских шишек и структурой их поверхности, а также с размерами и качеством семян. Следовательно, можно думать, что именно

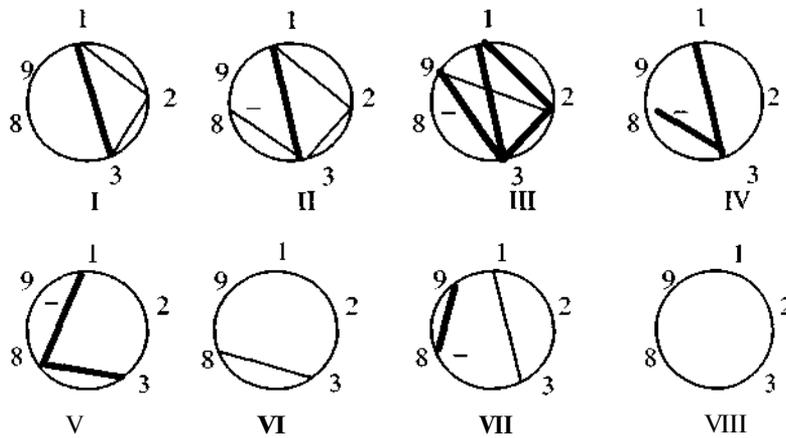


Рис. 3. Типы сопряженной изменчивости морфологических признаков пыльцы (I—VIII) у отдельных деревьев сосны (обозначения тесноты связи на рис. 2): 1 - длина пыльцевого зерна, мкм; 2 - высота пыльцевого зерна; 3 - длина воздушных мешков; 8 - отношение высоты зерна к его длине; 9 - соотношение длин воздушного мешка и пыльцевого зерна.

признаков пыльцы. Об ухудшении состояния деревьев свидетельствуют высокая изменчивость размеров воздушных мешков и нарушение структуры пыльцы.

Заключение. В условиях сильного и длительного стресса в культурах первого поколения "разваливается" плеяда пыльцы и выстраивается очень жесткая корреляционная структура организмов, что, по-видимому, обеспечивает быстрый отклик всех систем органов сосны на изменение условий среды. Общая картина дендрита насаждения Р1, на наш взгляд, достаточно показательна и информативна для понимания стратегии адаптации сосны к экстремальным условиям роста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматические ресурсы Красноярского края и Тувинской АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 210 с.
2. Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской автономной области. Л.: Гидрометеиздат, 1961. 287 с.
3. Будорагин В.А., Бреусова А.И. Типы аномальных пыльцевых зерен сосны обыкновенной // Половая репродукция хвойных. Новосибирск: Наука, 1973. С. 100-103.
4. Гире Г.И. Физиология ослабленного дерева. Новосибирск: Наука, 1982. 253 с.
5. Григорьев Ю.С., Пахарькова Н.В., Бучельников М.А. Замедленная флуоресценция хлорофилла как основа экспрессной оценки состояния растений в условиях техногенного стресса // Биологическое разнообразие лесных экосистем. М.: Изд-во МГУ, 1995. С. 212.
6. Козубов Г.М., Тренин В.В. Аномалия в микроспорогенезе у лиственницы Сукачева на Крайнем Севере // Половая репродукция хвойных. Новосибирск: Наука, 1973. С. 107-109.
7. Луцкевич Н.П. Физиологические различия в качестве пыльцы сосны обыкновенной в связи с различными экологическими условиями // Половая репродукция хвойных. Новосибирск: Наука, 1973. С. 219-221.
8. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1973. 282 с.
9. Мамаев С.А., Рождественский Ю.Ф. Особенности микроспорогенеза сосны обыкновенной в заболоченных насаждениях // Половая репродукция хвойных. Новосибирск: Наука, 1973. С. 103-106.
10. Минина Е.Г., Третьякова И.М. Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск: Наука, 1983. 197 с.
11. Орловский Н.В. Формирование и свойства переувлажненных почв. М.: Наука, 1967. 202 с.
12. Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М.: Наука, 1976. 508 с.
13. Романовский М.Г. Полиморфизм древесных растений по количественным признакам. М.: Наука, 1994. 94 с.
14. Савин Е.Н. Основы выращивания защитных насаждений с редкой первоначальной посадкой // Выращивание защитных лесных насаждений в Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1970. С. 118-136.
15. Скупченко В.В. Влияние высотной зональности на развитие генеративных меристем ели Шренка // Половая репродукция хвойных. Новосибирск: Наука, 1973. С. 124-127.
16. Старова Н.В. Генетическое разнообразие, адаптивность и надежность популяционных систем хвойных // Биологическое разнообразие лесных экосистем. М.: Изд-во МГУ, 1995. С. 112.
17. Судачкова Н.Е., Шейн И.В., Романова Л.И., Милотина И.Л., Кудашева Ф.Н., Вараксина Т.Н., Степень Р.А. Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений. Новосибирск: Наука, 1997. 176 с.