

УДК 630.164: 630.17:582.475.4 (252.5)

СОПРЯЖЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ СОСНЫ ДВУХ ОСТРОВНЫХ БОРОВ НА ЮГЕ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

И.В. Тихонова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок; e-mail: selection@forest.akadem.ru

Изучали сопряженную изменчивость количественных и качественных признаков генеративных органов различных половых типов сосны в Минусинском и Ширинском островных борах на юге средней Сибири. Установлено, что изменение половой структуры популяции в условиях сухой степи играет важную роль в адаптации сосны, что связано не только с половым диморфизмом деревьев, но и с необходимостью перестройки репродуктивной стратегии насаждений. Стремление к двудомности у сосен Ширинского бора имеет важное приспособительное значение, поскольку препятствует инбридингу и обеспечивает формирование более качественного потомства. Преобладание сосен мужского и преимущественно мужского типов отражает перестройку таких популяций на более экономичное использование внешних и внутренних ресурсов. Преобладание однодомных деревьев в Минусинском бору по сравнению с Ширинским, а также характер корреляций с индексом формы шишек свидетельствуют не только об экологической, но и о генетической детерминации пола, сопряженной с ростовыми характеристиками деревьев. Вклад генеративной сферы в обобщенную изменчивость деревьев в Ширинском бору заметно выше по сравнению с Минусинским бором, где превалирует дисперсия вегетативной сферы деревьев.

This work is devoted to the studying of variability of quantitative and qualitative features of generative organs of tree sexual types in two insular pine woods of the Middle Siberia south. The changes of sexual structure observed in Shira dry steppe plays impotent role in adaptation of a pine to water stress. It is connected not only with sexual dimorphism of trees, but also with necessity of reproductive strategy reorganization of plantings. The aspirations to dioecious of Shira population trees has adjustment meaning because it prevents to inbreeding and provides better posterities formation. The prevalence of man's pines reflects the change of such population on more economic use of natural resources. The character of correlations with the cone form testifies not only about ecological but also genetic determination of a sex connected with growth of trees. The contribution of generative sphere in the generalized variability of trees in Shire population is higher in comparison with Minusinsk pinery.

ВВЕДЕНИЕ

Согласно ботанической классификации половых типов, *Pinus sylvestris* L. относится к раздельнополю однодомным с отсутствием цитогенетических признаков пола (половых хромосом) растениям [19]. Вместе с тем, в литературе имеются сведения о варьировании этого свойства в связи с экологическими и возрастными изменениями в насаждениях, и о динамичности и относительности пола у сосны [5; 7; 8; 9; 10; 6]. В частности, некоторыми авторами установлено стремление болотной [17], лапландской [16; 9; 17] и сосны ленточных боров Казахстана [12; 13] к двудомности. Усиление половой дифференциации деревьев отмечено нами и в сосновых насаждениях Ширинской сухой степи [15].

Ясно, что репродуктивная функция является одной из наиболее важных функций древостоя, способствующих его длительному существованию на занятой территории. Ее роль еще больше возрастает для насаждений, произрастающих на границе ареала в условиях недостаточного увлажнения. Влияние засухи особенно заметно сказывается на видах хвойных древесных растений с длительным циклом генеративного развития. В связи с выше-

сказанным цель данной работы заключалась в выяснении репродуктивной стратегии лесного насаждения в условиях дефицита влаги.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКИ

Исследования проводили в сосновых насаждениях степной зоны, отличающихся по суровости климата. Для Ширинской сухой степи, по сравнению с Минусинской лесостепью, характерны меньшие суммы эффективных температур в сочетании с большим дефицитом осадков (табл. 1). Кроме того, Ширинская степь характеризуется более высокой интенсивностью испарения влаги с поверхности почвы, что вызвано иссушающим действием ветров.

Первая пробная площадь заложена на южной окраине Минусинского бора. Это 45-65-летний одновозрастный послепожарный бруснично-разнотравный древостой, III класса бонитета. Густота - 750 деревьев на 1 га. Вторая пробная площадь заложена в Ширинском островном бору, расположенном в небольшой котловине между сопками. Возраст деревьев колеблется от 20 до 160 лет. Пробная площадь находится на участке с преобладанием деревьев 40-60 лет IV класса бонитета. Густота насаждения - 900 деревьев на 1 га. Для сравнения в насаждениях отобраны деревья одного класса возраста.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Интеграционного проекта №127 СО РАН

Таблица 1 - Характеристика условий произрастания сосны в Минусинской и Ширинской степях [1961]

Метеостанции	Сумма температур >10°C	Продолжительность вегетацион. периода, (T>5°C)	Сумма осадков за год, мм	Гидротермический коэфф. (ГТК)	Агроклиматические районы	Почвенный покров
Минусинск	1800	164	300-350	1.0-1.2	умеренно прохладный; недостаточно влажный	обыкновенные черноземы легкого механического состава на песках и лессовидных суглинках
Шира	1600	150	280-300 *139-462	0.8-1.0 *0.5	прохладный; засушливый	горные лесные темноцветные на бескарбонатных породах

Примечание: * - по Орловскому (1967)

Половой тип дерева определяли исходя из предложенного Е.Г. Мининой (1975) соотношения числа мужских и женских стробилов на выборке не менее 100 деревьев. Выделено 6 половых типов сосны: 1 - женские; 2 - преимущественно женские; 3 - смешанного типа; 4 - преимущественно мужские; 5 - мужские; 6 - деревья, не участвующие в репродукции. Интенсивность плодоношения деревьев учитывали глазомерно по 4-балльной шкале: 0 - отсутствует, 1 - слабое, 2 - среднее, 3 - сильное. Состояние деревьев оценивали по степени нарушения кроны от 0 до 4 баллов [1].

В каждом насаждении у 30-ти сосен измерены параметры женских и мужских стробилов, размеры и качество семян и пыльцы. Образцы отбирали с ветвей восточной и западной экспозиций в средней и нижней частях кроны в 1997-2000 гг. Шишки собирали в декабре-марте до их высыхания и раскрытия. Мужские стробилов собирали в момент массового пыления сосны (первая декада июня). Все измерения проводили в двадцатикратной повторности. Качество пыльцы по способности к прорастанию и длине пыльцевых трубок определяли не позже 2-х недель после сбора (из 100 учтенных пыльцевых зерен) [11]. Качество семян оценивали рентгенографическим методом [18].

Сопряженную изменчивость признаков и характер дифференциации насаждений изучали с помощью метода главных компонент [3; 4]. Кроме приведенных выше, в анализ вовлечены и другие признаки сосны: высота, диаметр, размеры и форма кроны, морфологические и анатомические признаки хвои. Признаки вегетативной сферы были включены для оценки вклада изменчивости генеративных органов в обобщенную дисперсию всего комплекса признаков-элементов кроны дерева.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как известно, на юге сосна вступает в репродуктивную фазу развития уже в возрасте 13-15 лет, в редких случаях в - 7-8 лет. К 30-40 годам все деревья начинают продуцировать стробилов (обычно женские). Половые типы сосны представлены в насаждениях в разном соотношении (рис. 1). Видно, что в Ширинском бору число двудомных растений в 1.4 раза выше, чем в Минусинском. Из них только три дерева несут женские стробилов, остальные - мужские. В минусинской популяции самую

многочисленную группу составляют однодомные деревья (43%). Здесь у сосны в возрасте 40-60 лет преобладает женский тип сексуализации побегов.

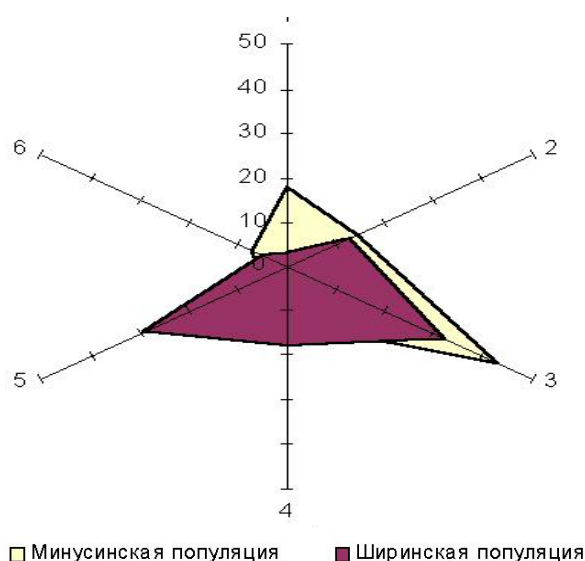


Рисунок 1 – Половая структура насаждений Минусинского и Ширинского боров

Известно, что женские побеги отличаются лучшим ростом, несут большее число и больших размеров хвою. Вместе с тем, сведения о корреляции пола с другими органами растений отсутствуют. Для выявления закономерностей сопряженной изменчивости пола с комплексом характеристик деревьев, в первую очередь со строением генеративных органов, степенью участия в репродукции, состоянием и др. использовали многофакторный анализ.

Результаты анализа показывают, что 4-5 главных факторов описывают 69-75% сопряженной изменчивости всех учтенных признаков сосны. При этом каждое насаждение имеет свои особенности. В минусинской популяции первый главный фактор может быть интерпретирован как фактор роста и габитуса деревьев, вобравший 21,3% изменчивости признаков. В нем наибольшим весом отличаются признаки состояния деревьев, размеров и формы ствола, кроны деревьев и хвои. Наряду с увеличением значений указанных признаков снижаются интенсивность семеношения дерева, а также абсолютный и относительный диаметры женских шишек.

Второй главный фактор включает 18,5% дисперсии и характеризуется репродуктивной доминантой. Он отражает зависимость качественных и количественных характеристик семеношения сосны от условий произрастания и особенностей организации листового аппарата. В нем отражены следующие корреляции: наряду с увеличением длины хвои и размеров устьиц, а также уменьшением их числа на единицу площади поверхности листа улучшается состояние, повышается интенсивность семеношения растений, качество пыльцы и семян, увеличиваются размеры женских и мужских шишек, частота встречаемости женских шишек с большим числом чешуй *f. reflexa* и общим числом чешуй в шишке, размеры крылатки семени.

С 3-его по 7-ой факторы отмечаются следующие тенденции в сопряженной изменчивости: от форм с ярко выраженными признаками ксерофитизации к формам с высокой скоростью роста в высоту и отсутствием признаков зависимости от условий увлажнения. Например, в третьем факторе, вклад которого в общую дисперсию составляет 17,2%, наибольшие веса имеют размеры и форма хвои - она становится короче и шире, уменьшаются размеры проводящего пучка. Вместе с тем снижается балл семеношения, уменьшаются размеры семян и длина мужских стробилов, наблюдается увеличение относительного диаметра женских шишек. Подчеркнем, что при этом увеличиваются размеры и качество пыльцы.

Вклад четвертого фактора составляет 11,5% обобщенной дисперсии. Наиболее весомыми в нем оказались формы кроны и женских шишек, более узкие у женских и вегетативных (с единичными шишками) особей. Положительный вес в этом факторе имеют число смоляных каналов и устьиц в хвое, частота встречаемости шишек с большим числом чешуй *f. plana* и *f. gibba*.

Пятый фактор отражает увеличение размеров кроны тех деревьев, у которых в хвое содержится меньшее число устьиц большего размера. Отмечено также уменьшение размеров семян, увеличение их относительной длины и количества в шишке. Он аккумулирует 8,8% дисперсии.

Анализ характера сопряженной изменчивости признаков сосны ширинской популяции показал иное значение их весов в координатах главных факторов. Вес первого фактора составляет 26,1% обобщенной дисперсии признаков и характеризует сопряженность размеров и формы большего, чем в аналогичном факторе минусинской популяции, числа вегетативных и генеративных признаков сосны. Увеличение размеров хвои (ширины и толщины) и ее проводящего пучка сопровождается увеличением относительного диаметра шишек. Увеличение числа чешуй *f. reflexa* и уменьшение числа чешуй *f. plana* связано с увеличением общего числа чешуй. Кроме того, увеличиваются ширина семени и крылышка, снижается качество пыльцы. Наибольший вклад в этот фактор вносят деревья, характеризующиеся смешанным и преимущественно мужским типом сексуализации.

Второй фактор отражает 19,8% обобщенной

дисперсии признаков. В нем наиболее значимыми оказались все характеристики форм: дерева, хвои, шишек и семян. Наряду с увеличением размеров кроны дерева, диаметра и сбежистости ствола, угла отхождения скелетных ветвей, происходит синхронное увеличение относительного диаметра шишки и относительной ширины семени и крылышка. В этом факторе проявляется обратная связь признаков мужской и женской репродукции, состоящая в повышении качества пыльцы и снижении качества семян.

Все следующие за двумя первыми факторы отражают сопряженную изменчивость гораздо меньшего числа признаков, уменьшаются также их вклады в каждый из факторов. Третий фактор охватывает только 12,7% дисперсии, четвертый – 11,1%, пятый – 7,6%, шестой – 4,8%. В третьем факторе наибольшее значение приобретают признаки пыльцы (увеличиваются длина и высота пыльцевого зерна, размеры воздушного мешка). Наряду с этим увеличивается число устьиц хвои и толщина коры деревьев, улучшается их состояние, что отражает ксерофитизацию растений и большую их устойчивость и приспособленность к сухостепным условиям. Вместе с тем, отмечается некоторое снижение балла семеношения и снижение как числа чешуй *f. gibba*, так и общего числа чешуй в женской шишке. Таким образом, третий фактор отражает высокую сопряженность признаков пыльцы и строения хвои у мужских и части преимущественно мужских особей популяции, а также большую устойчивость таких деревьев.

Четвертый фактор определяет более активный рост сосны в высоту, который сопровождается увеличением протяженности кроны, уменьшением угла прикрепления скелетных ветвей, увеличением диаметра ствола, большей его прямизной и толщиной коры, а также улучшением состояния деревьев. Увеличивается отношение ширины к толщине хвои, увеличиваются размеры женской шишки и качество пыльцы и семян, но деревья продуцируют меньшее число шишек меньшего относительного диаметра. Как видим, способностью к одновременному формированию высококачественных пыльцы и семян характеризуются лишь отдельные, доминирующие в насаждении особи. Но они отличаются уменьшением числа стробилов в кроне.

Пятый фактор дополняет характеристику четвертого и подтверждает сделанное ранее заключение о том, что увеличение размеров воздушных мешков сопровождается повышением качественных характеристик пыльцы. При этом происходит пропорциональное уменьшение длины, ширины и толщины хвои и, как следствие, числа смоляных каналов и ширины проводящего пучка.

Обращает на себя внимание разделение качественных характеристик семян и пыльцы между первыми двумя факторами. Эти различия сопровождаются изменениями в размерах листа: более короткого и широкого в первом случае и более длинного и узкого - во втором. Таким образом, стремление к двудомности у сосен Ширинского бора имеет важное приспособительное значение, поскольку обес-

печивает формирование более качественного потомства, но на разных деревьях.

Заметное участие индекса формы женской шишки – признака, часто используемого в качестве генетического маркера, в первых трех главных факторах свидетельствует о связи выявленных закономерностей в сопряженной изменчивости признаков деревьев, относящихся к различным половым типам сосны, с генетическим полиморфизмом популяций. Общими для обеих популяций являются тенденции к уменьшению относительного диаметра шишек у интенсивно растущих в высоту деревьев, а также увеличение относительного диаметра шишек у преимущественно мужских деревьев. Наиболее показательна в этом отношении группа сосен ширинской популяции, выделившаяся на плоскости I-II главных факторов (рис. 2). В ней отмечена высокая прямая связь показателей формы кроны, ствола, хвои, шишек и семян. Не смотря на то, что в обеих популяциях преобладают сосны с шишками конусовидной формы, вклад крайних форм (узкоконусовидной – УК и ширококонусовидной – ШК) в них разный. В насаждениях Минусинского бора чаще встречаются сосны с УК шишками, а в Ширинском бору – с ШК формами.

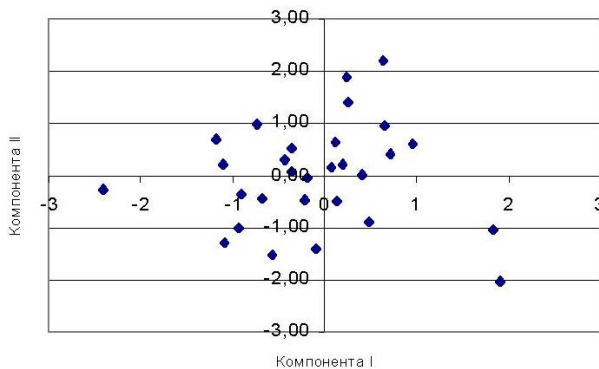


Рисунок 2 – Распределение деревьев Ширинской популяции на плоскости I-II главных факторов

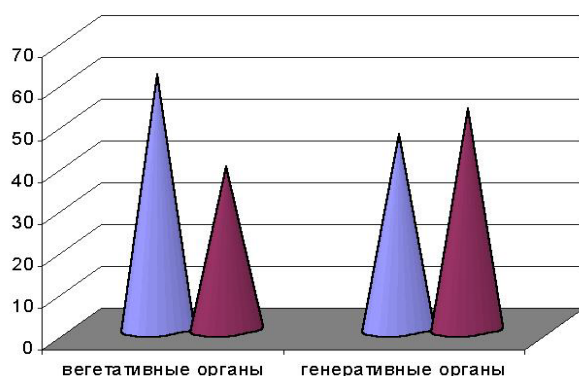


Рисунок 3 – Вклад морфологических и анатомических признаков (%), характеризующих отдельные органы растений в обобщенную дисперсию признаков вегетативных и генеративных органов сосны минусинской (А) и ширинской (Б) популяции

Таким образом, генеративная стратегия сосны в условиях сухой степи характеризуется «разделени-

ем» репродуктивных функций между деревьями и изменением в соотношении «крайних» типов сексуализации в пользу «мужского», а также размеров и формы шишек и семян. Эти изменения сопровождаются появлением некоторых особенностей в строении кроны и хвои. В связи с высокой наследуемостью признаков шишек и семян, а также типов сексуализации [14; 2], обосновано предположение о том, что наблюдаемые изменения обусловлены преобразованием генетической структуры популяции.

В экстремальных местопроизрастаниях изменение половой структуры популяции играет важную роль в адаптации сосны, что связано не только с половым диморфизмом деревьев, но и с необходимостью перестройки репродуктивной стратегии насаждений. С ужесточением условий среды усиливается половая дифференциация насаждений, что, вероятно, обусловлено меньшей энергоемкостью генеративных процессов при раздельном протекании женского и мужского гаметогенезов. Таким образом, стремление к двудомности у сосен Ширинского бора может иметь важное приспособительное значение, поскольку обеспечивает формирование более качественного потомства. Преобладание сосен мужского и преимущественно мужского типов отражает перестройку таких популяций на более экономичное использование внешних и внутренних ресурсов. В последней связи большой интерес представляет изучение физиолого-биохимических и биогеохимических особенностей деревьев «мужского» и других половых типов.

Что касается генетической детерминации обсуждаемых различий, то в их пользу свидетельствуют также корреляции половых особенностей деревьев с индексом формы шишек и ростовыми характеристиками деревьев. Отмечено, что у интенсивно растущих в высоту деревьев с низким баллом плодородия уменьшается относительный диаметр шишек. Для части преимущественно мужских сосен свойственно увеличение относительного диаметра шишек.

В заключение отметим, что вклад генеративной сферы в обобщенную изменчивость деревьев в Ширинском бору заметно выше по сравнению с Минусинским бором, где превалирует вегетативная сфера деревьев. Из трех форм деревьев, несущих относительно узкие (УК), широкие (ШК) и конусовидные шишки наиболее весомый вклад в обобщенную изменчивость признаков вносят: деревья с шишками ширококонусовидной формы – в ширинской популяции, интенсивно растущие деревья с шишками узкоконусовидной формы – в минусинской популяции.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Алексеев, В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев / В.А. Алексеев // Лесоведение. - 1989. - №4. - С. 51.
2. Видякин, А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) / А.И. Видякин // Экология. - 2001. - №

3. - С. 197-202.
3. Дубров, А.М. Обработка статистических данных методом главных компонент / А.М. Дубров. - М.: Статистика, 1978. - 135 с.
4. Животовский, Л.А. Популяционная биометрия / Л.А. Животовский. - М.: Наука, 1991. - 271 с.
5. Курдиани, С.З. Из биологии сосны обыкновенной / С.З. Курдиани // Сельское хозяйство и лесоводство. - 1910. - Т.233. - С. 54
6. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале) / С.А. Мамаев. - М.: Наука, 1973. - 282 с.
7. Минина, Е.Г. Определение пола у лесных древесных растений / Е.Г. Минина // Тр. Ин-та леса АН СССР. - 1960. - Т.47. - С. 76-163.
8. Минина, Е.Г. Пол у сосны обыкновенной / Е.Г. Минина // Вопросы физиологии половой репродукции хвойных. - Красноярск: ИЛИД СО РАН, 1975. - С. 68-89.
9. Некрасова, Т.Н. О двудомности лапландской сосны / Т.Н. Некрасова // Ботанический журнал. - 1954. - Т. 39. - №4. - С. 575-583.
10. Некрасова, Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского / Т.П. Некрасова. - Новосибирск: Наука, 1972. - 274 с.
11. Поддубная-Арнольди, В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы / В.А. Поддубная-Арнольди. - М.: Наука, 1976. - 508 с.
12. Правдин, Л.Ф. Половой диморфизм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / Л.Ф. Правдин // Тр. ин-та леса АН СССР. - 1950. - Т.3. - С. 190-201.
13. Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная / Л.Ф. Правдин. - М.: Наука, 1964. - 190 с.
14. Тараканов, В.В. Селекционное семеноводство сосны обыкновенной в Сибири / В.В. Тараканов [и др.]. - Новосибирск: Наука, 2001. - 230 с.
15. Тихонова, И.В. Адаптация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к условиям Ширинской степи: автореф. дисс. ...к.б.н. 03. 00. 16. Экология / И.В. Тихонова. - Красноярск, 2000. - 16 с.
16. Тольский, А.П. Лесное семеноводство / А.П. Тольский. - М.-Л.: Гослесбумиздат, 1950. 1- 68 с.
17. Чайлахян, М.Х. Особенности формирования популяций сосны обыкновенной / М.Х. Чайлахян, Г.М. Козубов, В.И. Некрасов. - М.: Наука, 1984. - 126 с.
18. Щербакова, М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом / М.А. Щербакова. - Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1965. - 35 с.
19. Correns, C. Bestimmung, Verbund und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen / C. Correns // Handb. D. Vererbungswissenschaft.. - Berlin, 1928. - Bd 11. - S. 1-129.

Поступила в редакцию 13 февраля 2007 г.
Принята к печати 26 ноября 2007 г.