

630x181.62: 630*17:582.475.4

ДИНАМИКА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ЯРУСОВ В КРОНАХ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

И.В. Тихонова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: selection@forest.akadem.ru

Рассматриваются индивидуальные особенности размещения мужского и женского генеративных ярусов кроны у сосны обыкновенной в трех популяциях на юге Средней Сибири. Установлены корреляции между степенью смыкания ярусов в кронах деревьев и способностью к самоопылению. Разработана шкала предварительной оценки степени самофертильности деревьев по характеру смыкания ярусов в кроне. Приведены результаты 10-летних наблюдений за динамикой пропорционального соотношения числа самофертильных и самостерильных деревьев в разные годы.

Ключевые слова: самофертильность, строение кроны, половой тип

Specific features of male and female strobiles localization in tree crone in three pine populations are considered. The correlations between a degree of overlapping of stratum in tree crones and their ability to self-pollination are established. The scale of previous estimation of trees self-fertility degree on character of generative stratum overlapping in a crone is developed. The results of ten years' observations over dynamics of a parity of number self-fertile and self-sterile trees in different years are presented.

Key words: self-fertility, structure of crone, a sexual type

ВВЕДЕНИЕ

Согласно ботанической классификации, *Pinus sylvestris* L. относится к раздельнополым однодомным, с отсутствием цитогенетических признаков пола (половых хромосом), растениям (Минина, Ларионова, 1979).

Большинство однодомных растений имеет механизмы, препятствующие самоопылению. Сосна является автофертильным видом – она способна и к перекрестному и к самоопылению. Известно, что в зависимости от погодных условий в популяциях сосны наблюдаются колебания в соотношении процессов перекрестного опыления и самоопыления деревьев в разные годы. Выделяют разные по способности к самоопылению деревья: высокосамостерильные (ВСС), самостерильные (СС), частично самофертильные (ЧСФ), самофертильные (СФ) и высокосамофертильные (ВСФ) деревья (Абатурова и др., 1984; Исаков и др., 2000). Для того, чтобы определить, к какому типу самофертильности относится дерево, необходимы длительные трудоемкие эксперименты.

Их применение ограничивает возможности исследования данного свойства деревьев в больших популяционных выборках. В связи с этим актуальной является задача поиска простых морфологиче-

ских признаков, коррелирующих с индивидуальными особенностями опыления деревьев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Ширинском (Хакасия) и в Минусинском (юг Красноярского края) островных борах с 1996 г, в Балгазынском бору (Тува) – с 2001 года. Популяции расположены между 51⁰ и 55⁰ с. ш. в лесостепях Минусинской и Тувинской котловин. Постоянные пробные площади заложены на участках, близких по густоте насаждений (650 – 900 шт/га) и возрасту деревьев (50 – 96 лет). Последние два условия соблюдены в связи с известными корреляциями пола побегов с характеристиками фитоценоза (Тольский, 1950; Некрасова, 1972; Мамаев, 1973; Минина, Ларионова, 1979), а также типичным для сосны онтогенетическим трендом от женской к мужской сексуализации побегов (Минина, 1975; Минина, Ларионова, 1979). По Г.Л. Кравченко (1971), деревья находятся в четвертой возрастной репродуктивной стадии, которая начинается с 30-45 лет и заканчивается к 80-100 годам. Пол дерева определяли по соотношению числа мужских и женских стробилов в кроне (Мамаев, 1973; Минина, 1975) у 30-60 особей на каждой пробной площади (табл. 1).

Таблица 1- Характеристика половых типов деревьев

Половой тип	Признаки
1 – мужской	преобладают мужские стробилы, женские стробилы встречаются единично либо отсутствуют;
2 – преимущественно мужской	более чем 20-кратное превышение числа мужских стробилов над женскими;
3 – однодомный	отношение числа мужских стробилов к женским варьирует в пределах 5-20;
4 - преимущественно женский	превышение числа мужских стробилов над женскими менее 5-кратного;
5 – женский	преобладают женские стробилы, мужские стробилы встречаются единично либо отсутствуют

Для каждого модельного дерева отмечали особенности размещения мужского и женского генеративных ярусов в кроне (рис. 1), сроки начала вылета пыльцы и раскрытия семенных чешуй шишек.

Для учета комбинаций пространственного размещения мегастробиллов и микроспорофилловых колосков была составлена шкала вероятности самоопыления дерева по степени перекрытия мужского и женского генеративных ярусов с присвоением категорий от условно высокостерильной (ВСС), когда мегастробиллы расположены в верхней части, а микроспорофиллы – в нижней, до высокосамофертильной (ВСФ), когда оба яруса охватывают всю крону (табл. 2). Для выявления корреляций морфологического строения генеративных ярусов в кронах деревьев с их способностью к самоопылению в 2002 и 2005 годах с помощью метода искусственного самоопыления определяли степень самофертильности четырех половых типов деревьев в ширинской популяции.

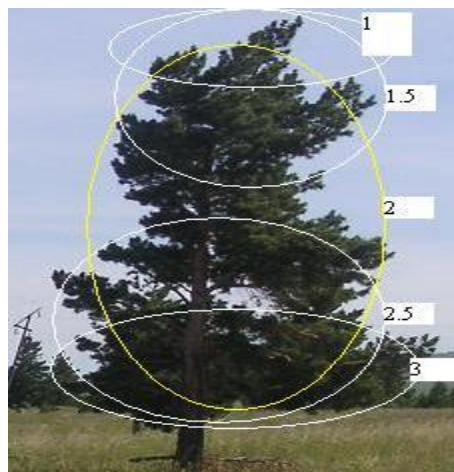


Рисунок 1- Варианты размещения генеративных ярусов в кронах деревьев (от 1 – сверху кроны, до 3 – внизу кроны; 2 – совмещение ярусов по всей кроне, 1.5 и 2.5 – соответствующие промежуточные варианты)

Таблица 2- Шкала определения вероятности самоопыления дерева по степени перекрытия мужского и женского генеративных ярусов (обозначения см. рис. 1)

Женский ярус	Мужской ярус		
	2	2,5	3
1	ЧСФ	СС	ВСС
1,5	СФ	ЧСФ	СС
2	ВСФ	СФ	ЧСФ
2,5	ВСФ	ВСФ	СФ
3	ВСФ	ВСФ	ВСФ

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как известно, у сосны слабо развиты механизмы, препятствующие инбридингу (Sarvas, 1962; Kosky, 1971; Кузнецова, Исаков, 1991; Романовский, Хромова, 1992). В разные годы и у разных деревьев этот признак сильно варьирует (Исаков, Семериков, 1997). Известно также, что для сосны характерно ярусное размещение репродуктивных органов в кроне: женские шишки, как правило, располагаются в верхней части кроны, мужские – на нижних ветвях. В то же время, осмотр деревьев в 1996 и 1997 гг. показал, что имеются отклонения от этого правила: женские шишки у отдельных деревьев располагались не только сверху, но и по всей кроне, как и мужские. Поэтому регулярно, наряду с определением пола дерева, мы отмечали и характер размещения мужских и женских стробиллов в кронах. Наблюдения велись в связи с предположением о возможной связи признака со способностью деревьев к самоопылению и данными некоторых авторов, свидетельствующих о более высоком уровне перекрестного опыления в верхней части кроны деревьев (Духарев, 1985; Петрова, 2002) и о меньшей гетерозиготности потомства мужского полового типа (Vorobyeva, Petrova, 2000).

Надо отметить, что кроме приведенных на рисунке 1 вариантов размещения мужских и женских стробиллов в кронах встречается еще один вариант генеративного строения кроны, который мы отнесли к ВСФ типу. У этих деревьев каждая крупная ветвь несет на себе сверху женские стробиллы, а снизу – мужские. Они отличаются достаточной ста-

бильностью данного признака, обильным плодоношением, а также высокой густотой (ветвистостью) кроны. Последний признак придает им некоторое сходство с «ведьмиными метлами».

Было установлено, что наряду с изменением половой структуры в исследуемых популяциях изменяется вероятность самоопыления, как отдельных деревьев, так и численное соотношение выделенных по шкале условно самофертильных и самостерильных сосен. Общих для всех трех популяций однонаправленных тенденций не обнаружено. В минусинской и балгазынской популяциях отмечено постепенное увеличение степени перекрытия мужского и женского ярусов с 2001 по 2005 гг. В отличие от них, в ширинской популяции наблюдался обратный процесс: от постепенного разделения репродуктивных ярусов к восстановлению прежней высокой степени смыкания ярусов в кронах (рис. 2 а-в).

Было установлено, что популяции различаются по строению генеративных ярусов кроны у отдельных половых типов. Так, например, в ширинской популяции довольно четко видна большая вероятность самоопыления мегастробиллов у преимущественно мужских и однодомных сосен по сравнению с преимущественно женскими в течение всего периода наблюдений (рис. 3 а-в). В минусинской популяции такая связь отмечена только в 2001 и 2005 гг., на момент начала исследований для нее была характерна высокая потенциальная самостерильность деревьев. В балгазынской популяции существенных различий между тремя половыми типами по данному признаку не выявлено.

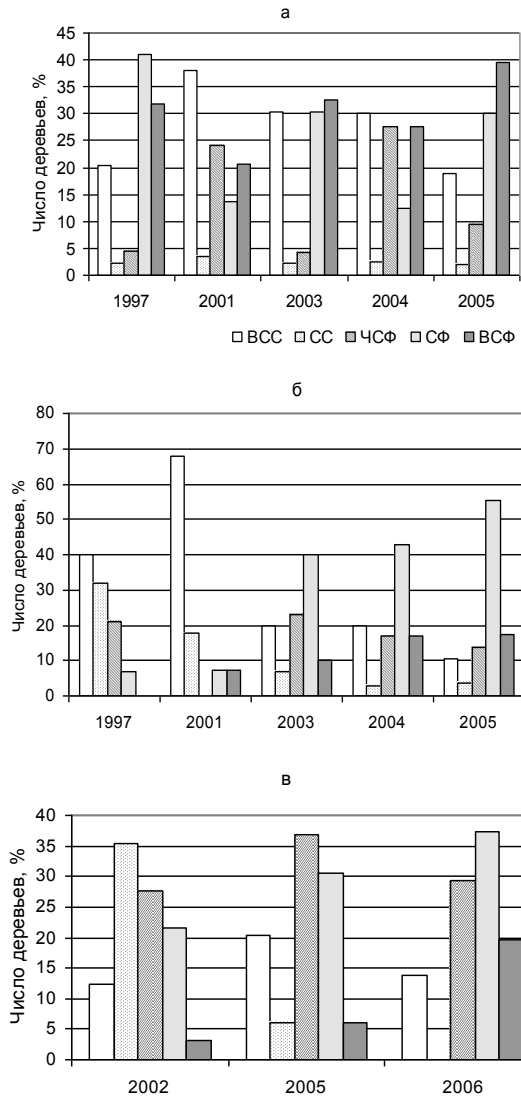


Рисунок 2 - Динамика соотношения числа деревьев с разной степенью потенциальной самофертильности в ширинской (а), минусинской (б) и балгазынской (в) популяциях

Для проверки значимости признака были привлечены результаты опытов по искусственному самоопылению половых типов деревьев ширинской популяции. Корреляционный анализ показал, что между степенью потенциальной самофертильности дерева и результативностью самоопыления его мегастробилов существует прямая связь, которая, однако, не постоянна. В 2005 году (урожай 2006 года) коэффициент корреляции был равен 0,698, $P < 0,05$, в 2002 году (урожай 2003 года) связь оказалась несущественной ($r = 0,34$). На опыление и развитие шишек и семян урожая этого года повлияли другие, не связанные с полом и относительным размещением генеративных ярусов, факторы, так как и в опыте и в контроле было отмечено низкое содержание и качество семян и большой опад шишек. Это подтверждает высокий коэффициент корреляции между сохранностью шишек в контроле и опыте в обобщенной выборке, равный 0,89.

Надо отметить, что из четырех половых типов наиболее низкой самофертильностью как по числу

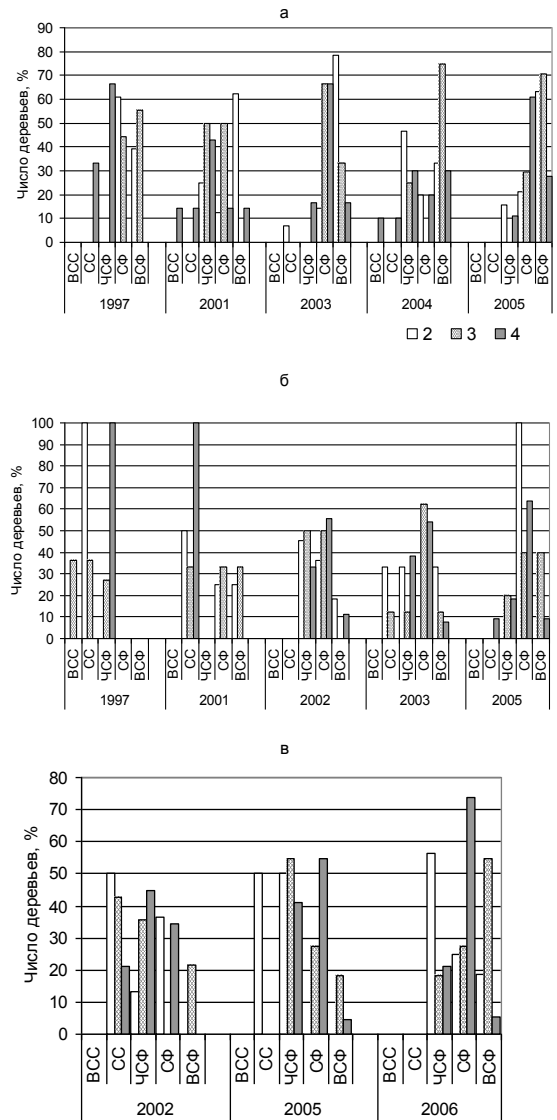


Рисунок 3 – Динамика потенциальной самофертильности трех половых типов деревьев (2- преимущественно мужских, 3 – однодомных, 4 – преимущественно женских)

шишек, так и по выходу семян отличались женские деревья. Деревья 2-4-го типов показали большую результативность самоопыления. Однако доля участия этих типов в разные годы меняется (рис. 4).

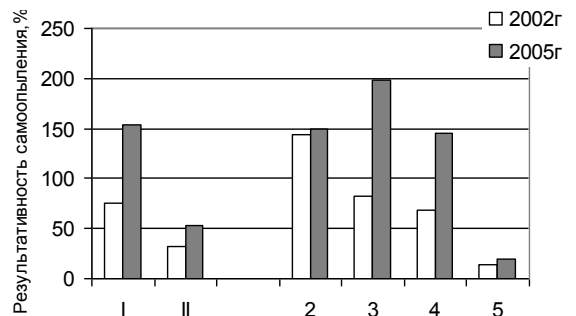


Рисунок 4 - Результаты искусственного самоопыления разных половых типов деревьев (2-5) в ширинской популяции в 2002 и 2005 гг.: I- сохранность шишек, II – с учетом выхода полных семян в % по отношению к контролю (свободному опылению)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом наблюдения за динамикой пола, строением крон деревьев и опыты по их искусственному самоопылению согласуются с результатами других исследователей (Минина, Ларионова, 1979; Park, Fowles, 1984; Кузнецова, 1991; Романовский, 1997; Исаков и др., 2000; Vorobyeva, Petrova, 2000) и показывают, что тип семенного размножения дерева в значительной степени связан с его полом и степенью совмещения в кронах мужского и женского генеративных ярусов. Это позволяет в первом приближении использовать признаки пола и морфологического строения генеративных ярусов кроны в качестве критериев способности дерева к самоопылению в разные годы.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Абатурова, М.П. Особенности формирования популяций сосны обыкновенной / Абатурова М.П., Духарев В.А., Козубов Г.М., Некрасов В.И., Чайлахян М.Х.- М.: Наука, 1984.- 128 с.
- Духарев, В.А. Частота самоопыления и отбор в популяциях сосны обыкновенной / Духарев В.А. // Лесоведение.- 1985.- № 3.- С. 35-40.
- Исаков, Ю.Н. Разнообразие по уровню самофертильности и его генотипическая обусловленность у сосны обыкновенной / Исаков Ю.Н., Кузнецова Н.Ф., Машкина О.С. // Лесоведение.- 2000.- №2.- С. 44-50.
- Исаков, Ю.Н. Связь генотипа по некоторым аллозимным локусам и способности к самоопылению у сосны обыкновенной / Исакова Ю.Н., Семерилов В.Л. // Генетика.- 1997.- Т. 33.- № 2.- С. 274-276.
- Кравченко, Г.Л. Этапы онтогенеза сосны обыкновенной / Кравченко Г.Л. // Лесоведение.- 1971.- № 6.- С. 44-54.
- Кузнецова, Н.Ф. Развитие мужского гаметофита сосны обыкновенной при самоопылении и свободном опылении / Кузнецова Н.Ф., Исаков Ю.Н. // Лесоведение.- 1991.- №3.- С. 27-33.
- Мамаев, С.А., Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae на Урале) / Мамаев С.А.- М.: Наука, 1973.- 282 с.
- Минина, Е.Г. Морфогенез и проявление пола у хвойных / Минина Е.Г., Ларионова Н.А.- М.: Наука, 1979.- 215 с.
- Минина, Е.Г. Пол у сосны обыкновенной / Минина Е.Г. // Вопросы физиологии половой репродукции хвойных.- Красноярск: ИЛиД, 1975.- С. 68-89.
- Некрасова, Т.П. Рост и плодоношение сосны обыкновенной / Некрасова Т.П. // Изв. СО АН СССР.- Сер. биол. наук.- 1972.- Вып. 3.- С. 45-52.
- Петрова, Е.А. Полиморфизм и изменчивость кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour): автореф. дисс. к.б.н / Петрова Е.А.- Красноярск, 2002.- 23 с.
- Романовский, М.Г. Образование семян при самоопылении сосны обыкновенной / Романовский М.Г., Хромова Л.В. // Лесоведение.- 1992.- № 5.- С. 3-9.
- Романовский, М.Г. Формирование урожая семян сосны обыкновенной / Романовский М.Г. - М.: Наука, 1997.- 94 с.
- Тольский, А.П. Лесное семеноводство / Тольский А.П.- М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950.- 168 с.
- Kosky, V. Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* / Kosky V. // Commun. Institute For Fenn.- 1971.- Vol. 75.- N3.- P.130.
- Park, Y.S. Inbreeding in black spruce (*Picea mariana* (Mill) B.S.P.): Self-fertility, Genetic load and Performance / Park Y.S., Fowles D.P. // Canad. J. For. Res.- 1984.- N 14.- P. 17-21
- Sarvas, R. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris* / Sarvas R. // Comm. Inst. For. Finniae.- 1962.- V 53.- P. 1-198.
- Vorobyeva, N.A Genetic aspects of sexual differentiation and polymorphism of reproductive structure in Siberian stone pine / Vorobyeva N.A., Petrova E.A. // Thesis of conference «Biodiversity and dynamics of ecosystems in north Eurasia».- Novosib.- 2000.- P. 127-129.

Поступила в редакцию 24 октября 2009 г.
Принята к печати 25 февраля 2010 г.