

УДК:582.475:581.33:631.529(477.75)

МОРФОЛОГИЯ И ОСОБЕННОСТИ РЕАЛИЗАЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФУНКЦИЙ ПЫЛЬЦЫ *PINUS RADIATA* D.DON В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

Т.М. Сахно

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Ялта

Приведены результаты исследования морфометрических характеристик и жизнеспособности пыльцы *Pinus radiata* D. Don в условиях интродукции на Южном берегу Крыма (ЮБК). Изучены основные аномалии развития пыльцы. Установлено, что размеры отдельных элементов пыльцевого зерна характеризуются незначительной изменчивостью. Отмечены высокие показатели жизнеспособности пыльцы, а также значительная вариация длины пыльцевых трубок. Определена оптимальная концентрация водного раствора сахарозы для проращивания пыльцы *P. radiata* в лабораторных условиях.

Ключевые слова: *Pinus radiata* D. Don, интродукция, морфология, жизнеспособность, пыльца, Южный берег Крыма.

Введение. Изучение особенностей морфологических и биометрических признаков в связи с действием внешних факторов позволяет выявить закономерности и механизмы формирования, сохранения и преобразования конструкции организма и ее элементов, осуществляемых в процессе индивидуального развития (Мамаев, 1973; Глотов, 1983; Коба, 2012). Особый интерес эти исследования представляют для растений, которые находятся за пределами своего естественного ареала – в условиях интродукции. Важными показателями успешной акклиматизации растений являются нормальное развитие репродуктивных структур, успешное прохождение процессов опыления, оплодотворения и в конечном итоге формирование полноценных семян (Ругузова, 2012). Количественные и качественные характеристики пыльцевых зерен, а также их отдельных элементов являются важнейшими показателями в эколого-генетических и селекционных исследованиях (Некрасова, 1983). Репродуктивный потенциал хвойных растений в условиях экологического стресса часто не реализуется, в результате чего продуцируются семена низкого качества. Наиболее чувствительной к воздействию стресса является мужская генеративная сфера, что является причиной развития различных аномалий формирования пыльцы. Спектр и количество аномалий многие авторы рассматривают как показатель состояния биологического объекта в различных экологических условиях

(Тупицын, 2012; Третьякова И.Н., 2004).

Сосна лучистая (*Pinus radiata* D. Don) естественно произрастает на побережье Центральной части Калифорнии на высоте до 300 м н.у.м. В природных условиях этот вид занимает площадь несколько десятков гектаров. В начале прошлого столетия были проведены исследования по испытанию сосны лучистой в Южном полушарии, где она оказалась весьма перспективной и сейчас формирует обширные искусственные насаждения в Новой Зеландии, Австралии, Южной Африке и Чили (Тахтаджян, 1978).

P. radiata культивируется в Европе с 1833 г. В Никитский ботанический сад была интродуцирована в 1844 г. семенами из Мексики. Были предприняты также попытки интродукции из Германии и Англии (1845 г.), Франции, Эрфурта, Иены (1860 г.) и Эдинбурга (1862 г.) (Забелин, 1959).

Сосна лучистая представляет собой дерево высотой 15-30 м, диаметром ствола 30-90 см. Крона широко-коническая, округлая, занимает 10-20% общей высоты дерева. Хвоя длиной 10-15 см, собрана по 3 хвоинки, иногда встречается по 2, держится на побеге 3-4 года. Микростробилы 10-15 мм длиной, эллипсоидно-цилиндрические, оранжево-коричневые. Женские шишки 7-15 см, ассиметричные, желто-коричневые, блестящие, созревают в феврале на второй год после опыления, долго остаются на дереве закрытыми. Семена около 6 мм, темно коричневые, крыло 20-30 мм. Переносит понижения температуры -12,1 °С до -6,7 °С (Kral, 1993).

В отечественной литературе имеется крайне ограниченная информация по описанию морфологических и биометрических признаков пыльцы *Pinus radiata* D. Don. В условиях Южного берега Крыма (ЮБК) изучение данных характеристик проведено впервые

Методика. Посадки сосны лучистой 1963 года находятся в одном из четырех парков Никитского ботанического сада – в парке Монтедор. Территория парка располагается на одноименном мысе до 90 м н.у.м., имеет южную экспозицию. Мыс Монтедор сложен отложениями древнего оползня, подстилаемыми коренными породами – глинистыми сланцами с прослоями песчаников таврической формации. Почвы участка проведения наблюдений – коричневые карбонатные слабо-и среднещелочно-хрящеватые малогумусные на смешанном делювии известняков и глинистых сланцев (Казиминова и др., 2003). По климатическим условиям данный район относится к сухим субтропикам. Жаркое сухое лето, относительно теплая зима (Важов, 1977). Среднегодовая температура в районе расположения парка составляет +12,5°С. Средняя температура зимнего периода +3,2°С, летнего +23,4°С. Абсолютный минимум, зафиксированный в феврале 1930 г., составил -14,6°С, максимум в августе 1998 г. +39°С.

Среднегодовое количество осадков для данного района – 589 мм, большая их часть выпадает в осенне-зимний период (Плугатарь, 2015). Полив территории не проводится. На участках проведения исследования произрастают автохтонные виды: *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, *Arbutus andrachne* L. и интродуцированные: *Pinus greggii* Engelmann ex Parlatores, *Vupleurum fruticosum* L. – в качестве инвазионного вида.

Объект исследования – свежесобранная пыльца сосны лучистой. Материал для изучения отбирали в период массового пыления с нижней трети кроны модельных деревьев в сухую, безветренную погоду. С использованием временных ацетокарминовых препаратов (Паушева, 1980) изучали морфометрические параметры пыльцевых зерен, спектр и количество аномалий пыльцевых зерен, а также их жизнеспособность. Размеры пыльцы определяли по методике М.Х. Монозон-Смолиной (1949). По образцам пыльцы модельных деревьев измеряли общую длину, длину и высоту тела пыльцевого зерна, длину и высоту летательного мешка 150 пыльцевых зерен. Подсчитывали количество нормальных и аномальных пыльцевых зерен в 10 полях зрения с фиксацией количества нарушений развития пыльцевого зерна. Жизнеспособность пыльцы определяли прорастиванием по методу «висячей капли» (Пятницкий, 1961) с использованием водных растворов сахарозы 2%, 5%, 10%, 15%, 20%, 25% и дистиллированной воды. Оценивали жизнеспособность пыльцы, измеряли длину пыльцевых трубок. Анализировали особенности формирования пыльцевых трубок. Исследование проводили с использованием микроскопа ЛОМО Микмед-5 и компьютерной программы MCview. Статистическую обработку экспериментальных данных проводили с помощью программы Excel по общепринятым методикам в биометрии (Лакин, 1990).

Результаты и обсуждение. Дендрометрические характеристики исследуемых экземпляров приведены в табл. 1. Высота деревьев изменяется от 5 до 12 м, окружность ствола – от 41 до 106 см. Параметры кроны значительно отличаются: максимальные – 6×7 м, минимальные – 3×2 м.

Размеры высоты и диаметра ствола растений на участке проведения исследования уступают параметрам, которые приводятся для этого вида в условиях естественного ареала. У всех экземпляров наблюдалось плодоношение. Количество микростробилов в одном колоске значительно варьирует – от нескольких штук до 34. Жизненное состояние модельных деревьев можно оценить как удовлетворительное и хорошее.

Полинаяция *P. radiata* на ЮБК начинается раньше других интродуцированных и аборигенных видов сосны (рис. 1).

Т а б л и ц а 1

Дендрометрические характеристики модельных деревьев
P. radiata в условиях интродукции на ЮБК

№	Высота, м	Окружность ствола, см	Параметры кроны, м	Жизненное состояние	Плодоношение	Высота крепления живой ветки, м	Среднее количество микростробилов в колоске, шт.
1	7	48	2×5	Уд.	+	2,2	15
2	8,5	69,5	4×8	Хор.	+	1,8	21
3	10	106	7×5	Хор.	+	1,7	13
4	5	41	3×2	Уд.	+	0,5	13
5	12	84	6×7	Хор.	+	1,7	10

Месяц Декада		Апрель			Май			Июнь
		I	II	III	I	II	III	I
<i>P. radiata</i> D. Don (Родина Сев. Америка)	2016		■	■				
	2017		■	■				
<i>P. sabiniana</i> Douglas in Lamb. (Родина Сев. Америка)	2016			■	■	■		
	2017			■	■	■		
<i>P. nigra</i> subsp. <i>pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe (Родина Крым)	2016			■	■	■		
	2017			■	■	■		
<i>P. bungeana</i> Zucc. ex Endl. (Родина Китай)	2016				■	■		
	2017				■	■		
<i>P. pinea</i> L. (Родина Средиземноморье)	2016						■	■
	2017						■	■

Р и с. 1. Фенологический спектр полинации некоторых видов сосен произрастающих в условиях ЮБК

По литературным данным, пыление сосны лучистой в условиях интродукции в Южном полушарии (Новая Зеландия) проходит в начале сентября, примерно на 2 недели раньше других видов сосны. На ЮБК в климатических условиях 2016 г. начало пыления отмечалось в конце первой декады апреля, при среднесуточной температуре воздуха +15°C и сумме положительных температур >5°C – 489°C. В 2017 г. эта фенофаза наблюдалась в начале второй декады апреля при среднесуточной температуре +7,7°C и сумме положительных температур >5°C 455°C. Несмотря на существенные различия температурных режимов (33°C) 2016-2017 гг., период лета пыльцы продолжался 10-11 дней.

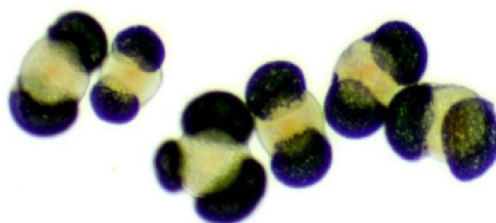
В условиях ЮБК общая длина пыльцевого зерна сосны лучистой колеблется от 90,7 до 125,9 мкм, среднее значение – 107,2±0,2 мкм, при коэффициенте вариации – 5,1%. Эти показатели превышают размеры, которые приводят ряд исследователей для аборигенного вида – *P. pallasiana* D. Don. (Коба, 2005; Коршиков и др., 2014) Длина тела зерна – от 47,7 до 81,8 мкм, среднее 64,7 мкм (С.В. – 9,4%). Высота тела пыльцевого зерна изменяется в пределах 46,3–68,2 мкм, среднее значение – 58,2±0,2 мкм, коэффициент вариации – 6,9%. Длина

воздушных мешков варьирует от 23,8 до 53,5 мкм, средний показатель составил $36,9 \pm 0,1$ мкм (С.В. – 14,0%). Высота воздушных мешков имеет размеры 35,7–73,3 мкм, средняя – $55,1 \pm 0,3$ мкм, (С.В. – 11,3%).



а) нормально развитые пыльцевые зерна (увеличение 40x10, масштабная линейка 50 мкм)

б) пыльцевые зерна с одним летательным мешком

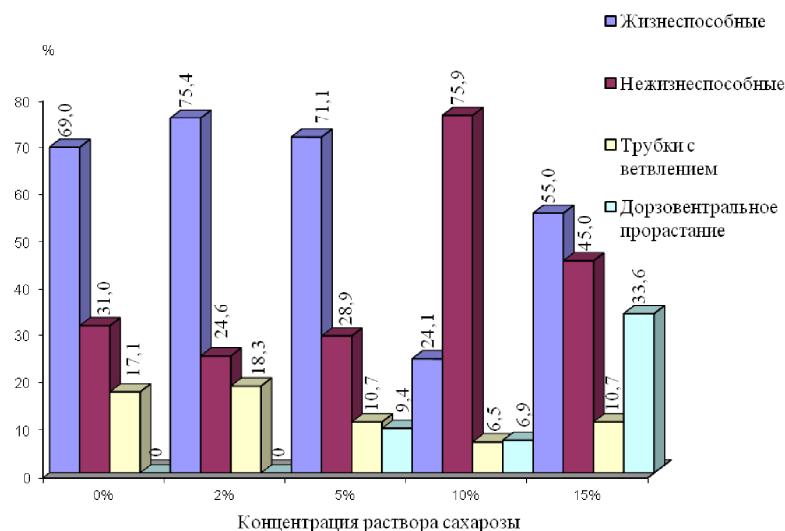


в) аномально-мелкое и пыльцевое зерно с тремя летательными мешками
Р и с. 2. Пыльцевые зерна *P. radiata*

Анализ качества пыльцы показал, что 89,8% пыльцевых зерен нормально развиты, 10,2 % имеют аномалии. Были выявлены следующие отклонения в развитии пыльцы: аномально мелкие пыльцевые зерна – 0,5% от общего количества; с аномалиями формирования воздушных мешков – 3,4%; аномалии тела пыльцевого зерна – 6,3%. Артефакты развития воздушных мешков имеют следующие характеристики: пыльцевые зерна с 1, 3, 4 воздушными мешками – 1,2 % (рис. 2: а, б, в), а также недоразвитыми и видоизмененными – 2,2%. Аномалии тела пыльцевого зерна – линзовидные (5,2%) и истощенные зерна (1,1%).

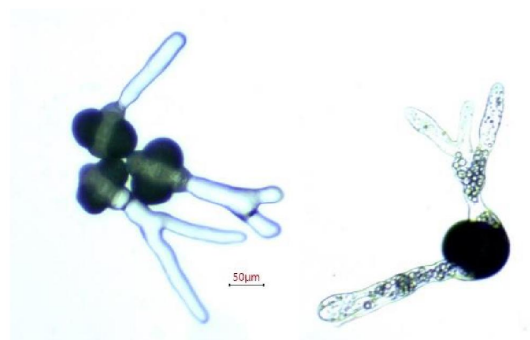
Уровень жизнеспособности пыльцы при проращивании на контрастных средах характеризует ее толерантность и в той или иной степени отражает жизненный потенциал растений (Коба, 2005).

Изучение особенностей формирования пыльцевых трубок на водных растворах сахарозы различной концентрации свидетельствует о высоком уровне динамики показателей жизнеспособности пыльцы (рис. 3).



Р и с. 3. Показатели жизнеспособности пыльцы *P. radiata* в условиях интродукции на ЮБК.

При использовании дистиллированной воды жизнеспособность составила 69%, при этом у 17% пыльцевых зерен наблюдалось разветвление пыльцевых трубок (рис. 4). На 2% растворе сахарозы жизнеспособность составила 75,4%, количество трубок с разветвлением также увеличилось – 18,3%.



Р и с. 4. Аномалии развития пыльцевых трубок *P. radiata* (увеличение 10x10, масштабная линейка 50 мкм)

При использовании 5% раствора жизнеспособность снизилась 71,1%, в этих условиях помимо пыльцевых зерен с разветвлением

(10,7%), в 9,4 % случаев наблюдалось дорзовентральное формирование пыльцевых трубок. Наиболее низкая жизнеспособность пыльцы (24,1%) зафиксирована на 10% растворе сахарозы, практически в равном количестве представлены аномалии: 6,5% – разветвления, 6,9% – формирование пыльцевой трубки с вентральной и дорзальной сторон. На 15% растворе сахарозы показатели жизнеспособной пыльцы *P. radiata* составили всего 55%, в то время как данная концентрация является оптимальной для прорастивания пыльцы *P. nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe и ряда других сосен (Некрасова, 1983; Коба, 2005). Отмечено увеличение количества пыльцевых зерен с 2 трубками до 33,6%, с разветвлением – наоборот, уменьшилось до 10,7%. В условиях 20 и 25% раствора сахарозы наблюдалось набухание пыльцы и формирование коротких пыльцевых трубок, которые быстро лизировали.

Подводя итог, можно сделать вывод, что с увеличением концентрации сахарозы до 10% наблюдалось значительное снижение жизнеспособности пыльцы, а также повышается количество аномалий прорастания пыльцевых трубок.

Размеры пыльцевых трубок также варьировали в связи с изменением концентрации раствора сахарозы. На 6 день опыта самые длинные пыльцевые трубки $167,6 \pm 4,6$ мкм формировались на 5% и на 15% растворе – $159,1 \pm 3,4$ мкм. Наиболее короткие на 10% и 2% – $127,2 \pm 3,8$ мкм и $128,5 \pm 4,0$ мкм, соответственно. Средний показатель длины отмечен в опыте с дистиллированной водой – $136,8 \pm 3,1$ мкм. Длина пыльцевых трубок значительно варьирует (С.В. от 21,3 до 30,9%) в зависимости от концентрации раствора сахарозы.

По итогам проведенных наблюдений, 2% концентрация сахарозы является наиболее оптимальной для успешного прорастивания пыльцы *P. radiata*, однако на 5% формируются благоприятные условия для более интенсивного роста пыльцевых трубок.

Заключение. Пыление *P. radiata* в условиях интродукции на Южном берегу Крыма начинается раньше других интродуцированных и аборигенных видов сосны – в первой половине апреля. Сроки поллинии практически не изменяются в зависимости от перепадов суммы положительных температур выше 5°C.

Пыльцевые зерна исследуемого вида характеризуются более крупными размерами по сравнению с данными, которые приводятся для аборигенного вида – *P. nigra* subsp. *pallasiana*. Исследуемые параметры характеризуются незначительной изменчивостью, за исключением длины и высоты воздушных мешков.

Анализ качества пыльцы показал, что достаточно высокий процент (89,8%) пыльцевых зерен нормально развиты, аномалии представлены в наибольшей степени изменениями тела пыльцевого

зерна, что вероятно связано с отрицательным воздействием неблагоприятных климатических факторов в период формирования микроспор.

Сравнительно высокие показатели жизнеспособности пыльцы сосны лучистой – 75,4%, отмечены при проращивании на 2% растворе сахарозы, наиболее длинные пыльцевые трубки формировались на 5%. Оптимальная концентрация водного раствора сахарозы для проращивания пыльцы составила 2-5%, что существенно ниже от оптимальной концентрации для *P. pallasiana* (15%). Длина пыльцевых трубок *P. radiata* характеризуется значительной вариацией.

Список литературы

- Важов В.И. 1977. Агроклиматическое районирование Крыма // Труды Никит. ботан. сада. Т. 70. С. 92-120.
- Глотов Н.В. 1983. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. № 1. С. 3-10.
- Забелин И.А. 1959. Итоги и перспективы интродукции шишконосных на Южном берегу Крыма // Труды Никит. ботан. сада. Т. 29. С. 95-113.
- Казимирова Р.Н., Опанасенко Н.Е., Костенко И.В., Зотов А.И., Швец С.В. 2003. Почвы парка Монтедор. Ялта. 48 с.
- Коба В.П. 2012. Динамика биометрических показателей пыльцы *P. pallasiana* D. Don в природных популяциях Горного Крыма // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Т. 25 (64). № 2. С. 77-83.
- Коба В.П. 2005. Исследование качества пыльцы *Pinus pithyusa* Stev. в естественных древостоях Южного Крыма // Цитология и генетика. № 2. С. 34-41.
- Коришиков И.И., Лантева Е.В., Лисничук А.Н., Литвиненко Ю.С. 2014. Качество пыльцы сосны крымской и с. обыкновенной из насаждений техногенно загрязненных территорий Криворожья // Интродукция растений. № 3. С. 38-45.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.
- Мамаев С.А. 1973. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М. 284 с.
- Моносзон-Смолина М.Х. 1949. К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus* // Ботан. журн. Т. 34. № 4. С. 352-380.
- Некрасова Т.П. 1983. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 169 с.
- Паушева З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. М.: Колос. 304 с.
- Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. 2015. Экологический мониторинг Южного берега Крыма. Симферополь: ИТ "Ариал". 164 с.
- Пятницкий С.С. 1961. Практикум по лесной селекции. М.: Сельхозиздат. 271 с.

- Ругузова А.И. 2012. Особенности формирования мужских репродуктивных структур у некоторых видов голосеменных растений интродуцированных на южный берег Крыма // Тезисы II международной конф. «Биоразнообразие и устойчивое развитие». Симферополь. С. 113-115.
- Тахтаджян А.Л. 1978. Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 4. 447 с.
- Третьякова И.Н., Носкова Н.Е. 2004. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология. №1. С. 1-8.
- Тупицын И.Н., Рябогина Н.Е., Тупицына Л.С. 2012. Уровень тератогенеза как показатель биообъекта в разных экологических условиях // Известия Самарского научного центра РАН Т. 14. № 1(3). С. 822-828.
- Kral R. 1993. Pinus. Flora of North America Editorial Committee // Flora of North America North of Mexico. V. 2. P. 372-398.

**MORPHOLOGY AND POLLEN VITAL FUNCTIONS
REALIZATION OF *PINUS RADIATA* D.DON
IN THE INTRODUCTIVE CONDITIONS IN THE SOUTHERN
COAST OF THE CRIMEA**

T.M. Sakhno

Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center RAS, Yalta

We provide the results of a morphometric characteristics investigation and a pollen vitality of *Pinus radiata* D. Don in the introductive conditions in the Southern Coast of the Crimea (SCC). The main anomalies of pollen development have been studied. It is established that the dimensions of individual elements of the pollen grain are characterized by a slight variability. High viability of pollen, as well as a significant variation in the length of the pollen tubes, were noted. The optimum concentration of an aqueous solution of sucrose was determined in laboratory conditions for the germination of pollen of *P. radiata*.

Keywords: *Pinus radiata* D. Don, introduction, morphology, viability, pollen, Southern coast of the Crimea.

Об авторе

САХНО Татьяна Михайловна – младший научный сотрудник лаборатории дендрологии, ФГБУН «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН», 298648, Республика Крым, Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, д. 52, e-mail: sahno_tanya@mail.ru

Сахно Т.М. Морфология и особенности реализации жизненных функций пыльцы *Pinus radiata* D. Доп в условиях интродукции на южном берегу Крыма / Т.М. Сахно // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. 2017. № 4. С. 124-133.