

В.П. КОБА

Никитский ботанический сад —
Национальный научный центр УААН, Ялта
E-mail: nbs1812@ukr.net

ИССЛЕДОВАНИЕ КАЧЕСТВА ПЫЛЬЦЫ *PINUS PITHYUSA* STEV. В ЕСТЕСТВЕННЫХ ДРЕВОСТОЯХ ЮЖНОГО КРЫМА



Приведены результаты многолетних исследований энергии прорастания, жизнеспособности и динамики роста пыльцевых трубок *in vitro* пыльцы *P. pithyusa*. Дана характеристика изменений качества пыльцы в связи с действием внешних факторов.

© В.П. КОБА, 2005

Введение. *Pinus pithyusa* Stev. относится к реликтам третичного периода, имеет крайне ограниченный ареал. В настоящее время ее естественные насаждения сохранились на Черноморском побережье Кавказа, от Анапы до Пицунды, в Крыму в западной части в районе урочища Аязьма и Батилиман, в восточной — в урочище Новый Свет вблизи Судака [1—3].

В последние десятилетия в связи с усилением антропогенного прессинга серьезно обострилась проблема сохранения данных реликтовых насаждений. Несмотря на предпринимаемые меры по усилению их охраны, даже на заповедных территориях деструктивные явления полностью исключить не удалось. Негативные тенденции развития сукцессионных процессов на территории горельников и редколесий *P. pithyusa* в Южном Крыму во многом определяются крайне низким уровнем естественного возобновления коренных насаждений. Поэтому одной из главных задач сегодняшнего дня является изучение особенностей развития процессов репродукции с целью разработки комплекса мероприятий охраны и возобновления естественных древостоев *P. pithyusa* в Южном Крыму.

Материалы и методы. Оценку качества развития пыльцы *P. pithyusa* проводили в естественных насаждениях. В восточной части Южного Крыма на территории урочищ Новый Свет и Караул-Оба, в западной — в урочищах Аязьма и Батилиман были заложены пробные площади, на которых после сплошного пересчета и замеров таксационных показателей были подобраны модельные деревья, по 20 на каждой площади [4].

Весною, в первые дни начала пыления, с каждого модельного дерева собирали пыльцу посредством стряхивания из микростробиллов в простерилизованные бюксы. В дальнейшем ее хранили в эксикаторе над хлористым кальцием при температуре +5 °С. На проращивание пыльцу ставили через 5—6 дней после сбора в висячей капле по двум видам питательной среды: 10%-ный раствор сахарозы и дистиллированная вода [5]. Отдельно по каждому образцу, используя микроскоп «Биолам-И», определяли энергию прорастания пыльцы и динамику роста пыльцевых трубок на 2, 4, 6-й день проращивания [6]. В последний день наблюдений оценивали общую жизнеспособность пыльцы. Длину пыльцевых трубок измеряли с помощью микролинейки с точностью до 1 мкм. В оценке влияния климатических факто-

ров использовали данные Никитской метеостанции, которая находится в центральной части Южного берега Крыма примерно на одинаковом расстоянии от изучаемых объектов. Количественные результаты наблюдений обрабатывали, применяя методы вариационной статистики [7].

Результаты исследований и их обсуждение. При проращивании пыльцы *P. pithyusa* на искусственной питательной среде в течение первых суток происходило набухание пыльцевых зерен, признаки прорастания у некоторой их части начинали проявляться по истечении 40—44 ч. Уровень жизнеспособности пыльцы отдельных деревьев в этот период характеризуется высокой вариабельностью. Внутригрупповой коэффициент вариации

после двух дней проращивания на 10%-ном растворе сахарозы изменялся в пределах 45—60 %.

За период наблюдений наиболее высокие показатели энергии прорастания и жизнеспособности пыльцы наблюдались в насаждениях урочища Аязьма. Среднегрупповой показатель жизнеспособности пыльцы здесь в 1997 г. после двух дней проращивания на 10%-ном растворе сахарозы составил $81,6 \pm 1,6$, общий уровень жизнеспособности — $90,4 \pm 0,8$ (табл. 1). В целом по пробным площадям в 1997—1998 гг. пыльца *P. pithyusa* характеризовалась повышенным качеством. Однако если в древостоях урочища Аязьма и Батилиман показатели жизнеспособности пыльцы имели достаточно близкие

Таблица 1

Жизнеспособность и энергия прорастания пыльцы *P. pithyusa*, %

Год	Сахароза (10 %)						Дистиллированная вода					
	Продолжительность периода прорастания, дни											
	2		4		6		2		4		6	
	M ± m	V	M ± m	V	M ± m	V	M ± m	V	M ± m	V	M ± m	V
Аязьма												
1996	57,3 ± 1,9	46,8	85,3 ± 1,6	27,3	86,0 ± 1,0	14,8	62,5 ± 1,9	42,9	67,5 ± 1,9	40,3	70,3 ± 1,8	36,3
1997	81,6 ± 1,9	32,3	82,2 ± 1,3	23,1	90,4 ± 0,8	13,0	47,6 ± 1,3	39,6	62,2 ± 1,5	33,5	68,2 ± 1,4	28,7
1998	76,5 ± 1,7	30,7	79,5 ± 1,3	22,6	88,8 ± 0,7	13,4	23,3 ± 0,8	47,5	31,2 ± 0,9	41,2	48,6 ± 1,3	37,5
1999	66,9 ± 1,9	40,2	68,0 ± 1,6	34,1	75,6 ± 1,1	20,0	24,1 ± 0,8	44,8	37,2 ± 1,1	40,5	47,3 ± 1,2	36,2
2000	51,1 ± 1,6	45,3	79,5 ± 1,7	30,2	81,0 ± 1,1	18,5	27,7 ± 0,9	46,3	39,7 ± 1,2	42,3	53,7 ± 1,3	35,4
2001	47,5 ± 1,6	48,2	60,8 ± 1,7	39,8	75,5 ± 1,5	27,6	20,9 ± 0,7	48,2	34,7 ± 1,1	44,8	45,6 ± 1,2	38,2
Батилиман												
1996	46,6 ± 1,4	42,3	66,7 ± 1,4	30,4	88,8 ± 1,1	17,9	57,0 ± 2,0	49,7	70,3 ± 1,6	32,2	72,4 ± 1,8	36,1
1997	78,6 ± 1,9	33,4	85,4 ± 1,6	27,1	89,1 ± 0,8	12,2	42,6 ± 1,3	40,6	59,3 ± 1,5	35,4	64,8 ± 1,4	31,3
1998	80,6 ± 1,7	30,2	83,9 ± 1,6	26,4	89,4 ± 0,9	13,8	49,1 ± 1,5	43,6	58,3 ± 1,7	41,4	60,7 ± 1,6	37,1
1999	52,8 ± 1,7	44,7	56,6 ± 1,4	35,6	67,2 ± 1,2	25,7	40,8 ± 1,2	42,5	44,0 ± 1,1	34,2	52,6 ± 1,4	36,4
2000	67,5 ± 1,6	34,4	82,6 ± 1,5	25,3	85,6 ± 0,8	13,1	37,2 ± 1,1	43,5	68,3 ± 2,0	40,7	77,5 ± 1,6	29,0
2001	38,8 ± 1,2	44,6	47,5 ± 1,3	37,6	64,5 ± 1,3	28,2	28,8 ± 1,0	47,9	45,1 ± 1,4	42,5	46,9 ± 1,3	39,7
Караул-Оба												
1996	57,3 ± 1,7	41,7	73,2 ± 2,0	38,9	78,0 ± 1,6	28,7	53,2 ± 1,7	46,5	59,2 ± 1,9	44,2	61,7 ± 1,6	37,6
1997	64,8 ± 2,0	43,2	80,0 ± 2,0	35,5	83,4 ± 1,2	20,1	24,5 ± 0,8	47,4	40,6 ± 1,2	42,3	47,3 ± 1,3	39,5
1998	57,6 ± 1,8	43,5	81,1 ± 1,9	32,4	85,0 ± 1,0	17,2	13,6 ± 0,5	50,3	19,0 ± 0,7	48,7	62,3 ± 1,8	40,9
1999	35,7 ± 1,3	51,0	49,6 ± 1,5	42,0	61,2 ± 1,3	30,5	17,8 ± 0,7	54,3	26,1 ± 0,9	49,5	47,0 ± 1,4	41,8
2000	33,3 ± 1,3	53,7	63,2 ± 1,8	40,3	67,0 ± 1,6	32,4	12,8 ± 0,5	58,7	14,9 ± 0,6	50,8	31,3 ± 1,0	43,7
2001	37,9 ± 1,3	49,7	58,5 ± 1,6	37,6	79,9 ± 1,3	22,3	22,5 ± 0,8	49,4	47,2 ± 1,1	41,3	63,0 ± 1,7	38,9
Новый Свет												
1999	37,2 ± 1,2	45,8	69,8 ± 1,8	36,5	72,5 ± 1,4	26,4	12,1 ± 0,5	54,3	38,5 ± 1,0	42,1	41,3 ± 1,2	42,3
2000	47,8 ± 1,7	50,8	58,2 ± 1,8	44,5	74,6 ± 1,1	20,5	14,2 ± 0,5	51,2	31,2 ± 0,9	43,2	42,6 ± 1,2	40,2
2001	26,4 ± 1,0	52,3	39,7 ± 1,3	46,1	61,8 ± 1,2	28,3	23,0 ± 0,8	47,3	28,3 ± 1,4	44,7	38,3 ± 1,1	43,9



Рис. 1. Многолетние средние показатели энергии прорастания и жизнеспособности пыльцы *P. pithyusa*, %

значения, то в урочище Караул-Оба они были заметно ниже, особенно в первые дни проращивания.

В 1999 и 2001 гг. в большинстве случаев наблюдалось снижение качества пыльцы. Самый низкий среднегрупповой показатель жизнеспособности пыльцы (на 10%-ном растворе сахарозы) был в урочище Караул-Оба в 1999 г. ($61,2 \pm 1,3$). Следует также отметить, что в данных древостоях коэффициент вариации жизнеспособности пыльцы имел повышенные значения.

Из климатических факторов на жизнеспособность пыльцы изучаемых древостоев *P. pithyusa* наиболее заметное влияние оказывает количество осадков предыдущего года, причем в большей степени это проявляется на четвертый день проращивания.

В урочище Батилиман коэффициент корреляции (на 5%-ном уровне значимости) составил $0,887 \pm 0,231$, в урочищах Аязьма и Караул-Оба эта связь просматривается на уровне тенденции — соответственно 0,761 и 0,652. Уменьшение влияния осадков на процесс развития мужской генеративной сферы *P. pithyusa* в древостоях урочища Аязьма и Караул-Оба, очевидно, определяется спецификой эдафо-орографических условий произрастания (более крутые эродированные склоны, что в целом снижает возможность накопления влаги).

На дистиллированной воде пыльца *P. pithyusa* проявляла пониженную энергию прорастания и жизнеспособность. Заметно увеличились индивидуальные и межгрупповые различия данных

характеристик. Общей тенденцией было более интенсивное снижение жизнеспособности у пыльцы, которая на 10%-ном растворе сахарозы также имела невысокие показатели. В большей степени это проявлялось в древостоях урочища Караул-Оба и Новый Свет, особенно в годы неблагоприятных погодных условий. В засушливый период (2000 г.), когда годовое количество осадков составило 67 % от нормы, энергия прорастания пыльцы древостоев урочища Караул-Оба на дистиллированной воде была в 3—4 раза, а жизнеспособность более чем в два раза ниже в сравнении с 10%-ным раствором сахарозы.

Уровень различия жизнеспособности пыльцы при проращивании на контрастных средах характеризует ее толерантность и в той или иной степени отражает жизненный потенциал древостоев. Поэтому определенный интерес представляет дифференцированный анализ многолетних средних показателей энергии прорастания и жизнеспособности пыльцы в связи с различием среды проращивания.

В оптимальных условиях (10%-ный раствор сахарозы) наиболее высокие средние показатели энергии прорастания и жизнеспособности отмечались в древостоях урочища Аязьма, наиболее низкие — в урочище Караул-Оба и Новый Свет. Однако в ситуации, когда реализация мужского гаметофита определяется его внутренними возможностями (проращивание на дистиллированной воде), повышенный уровень энергии прорастания и жизнеспособности проявляла пыльца из древостоев урочища Батилиман. Многолет-

ние средние показатели жизнеспособности на 2, 4, 6-й день проращивания здесь были соответственно 35,6; 52,5; 59 %, что на 11,4; 15,3; 10,1 % выше аналогичных показателей для урочища Аязьма (рис. 1). В восточной части Южного Крыма в целом более низкие характеристики жизнеспособности пыльцы при ее проращивании на дистилляте наблюдались в древостоях Нового Света.

Не исключая, что данные различия в той или иной степени могут быть связаны с популяционной дифференциацией по признаку соответствия мужского гаметофита химизму среды проращивания, можно предположить, что потенциальные возможности реализации процессов репродукции в древостоях урочища Аязьма и Новый Свет

имеют скрытую тенденцию к снижению. Уровень этой тенденции, на наш взгляд, может характеризовать показатель, учитывающий абсолютные величины жизнеспособности пыльцы в жестких и благоприятных условиях проращивания (в нашем случае дистиллированная вода и 10%-ный раствор сахарозы), а также их соотношение. С использованием символов этот показатель можно выразить следующим образом: $D/C \cdot (D + C)/2$, где D — жизнеспособность пыльцы при проращивании на дистиллированной воде, C — на 10%-ном растворе сахарозы. В данном выражении соотношение D/C характеризует относительную величину различия жизнеспособности пыльцы в контрастных условиях проращивания. Поэтому его можно определить как

Таблица 2

Динамика длины пыльцевых трубок *P. pithyusa*, мкм

Год	Сахароза (10 %)						Дистиллированная вода					
	Продолжительность периода проращивания, дни											
	2		4		6		2		4		6	
	M ± m	V	M ± m	V	M ± m	V	M ± m	V	M ± m	V	M ± m	V
Аязьма												
1996	43,1 ± 0,5	30,1	140,0 ± 1,2	26,3	222,5 ± 1,2	18,3	54,5 ± 0,7	32,3	104,5 ± 1,6	29,1	118,2 ± 1,6	25,3
1997	82,7 ± 0,9	28,5	138,3 ± 1,1	25,1	167,6 ± 1,1	18,0	40,4 ± 0,7	34,1	84,6 ± 1,3	30,3	98,0 ± 1,1	27,1
1998	68,0 ± 0,7	32,8	127,8 ± 1,0	26,6	190,9 ± 1,3	19,2	37,5 ± 0,6	35,5	56,9 ± 1,0	33,6	123,8 ± 1,3	28,1
1999	60,8 ± 0,6	28,9	81,5 ± 0,9	27,1	139,3 ± 1,1	20,1	39,0 ± 0,6	33,5	65,0 ± 1,1	29,9	84,8 ± 1,0	26,4
2000	56,9 ± 0,6	31,2	149,8 ± 1,3	27,3	152,6 ± 1,2	21,5	55,0 ± 0,8	33,6	80,1 ± 1,2	30,0	98,2 ± 1,3	25,2
2001	62,7 ± 0,7	30,5	101,8 ± 1,0	27,6	144,7 ± 1,2	23,3	46,8 ± 0,7	32,7	67,2 ± 1,0	29,4	73,3 ± 0,9	27,1
Батилиман												
1996	43,5 ± 0,6	32,7	93,0 ± 1,0	30,5	156,0 ± 1,1	22,8	48,0 ± 1,1	38,3	107,5 ± 1,8	34,7	136,7 ± 2,0	34,5
1997	64,3 ± 0,5	36,3	136,4 ± 1,1	30,4	169,1 ± 1,2	23,5	43,8 ± 1,1	40,5	100,6 ± 1,7	34,3	120,9 ± 1,9	30,9
1998	75,1 ± 1,1	37,5	131,3 ± 1,0	27,8	178,1 ± 1,2	21,3	61,4 ± 1,3	36,5	91,5 ± 1,4	35,7	120,7 ± 2,0	31,6
1999	56,0 ± 0,7	36,5	84,1 ± 0,9	31,3	119,5 ± 0,9	23,0	40,8 ± 0,8	35,6	80,6 ± 1,2	33,1	104,4 ± 1,4	27,8
2000	87,4 ± 1,0	35,3	128,9 ± 1,0	34,7	153,4 ± 1,2	26,1	68,4 ± 1,0	32,1	90,7 ± 1,3	32,0	107,7 ± 1,6	30,0
2001	43,9 ± 0,6	38,6	82,3 ± 0,9	33,7	115,6 ± 0,9	26,5	54,7 ± 0,9	34,9	64,6 ± 0,9	33,5	95,1 ± 1,2	29,7
Караул-Оба												
1996	54,5 ± 0,8	35,7	122,5 ± 1,1	28,5	170,0 ± 0,9	23,8	36,8 ± 0,7	38,2	99,0 ± 1,4	33,4	102,5 ± 1,3	26,6
1997	55,0 ± 0,7	34,3	125,6 ± 1,0	27,3	186,5 ± 1,2	24,1	26,5 ± 0,4	36,5	63,2 ± 1,2	32,1	97,0 ± 1,1	25,3
1998	68,0 ± 0,8	32,9	127,8 ± 1,0	26,9	190,1 ± 1,1	23,7	35,4 ± 0,6	37,6	56,9 ± 1,0	32,6	123,8 ± 1,7	27,0
1999	42,8 ± 0,5	37,5	64,6 ± 0,9	33,8	106,5 ± 0,8	24,5	44,2 ± 0,8	39,1	55,7 ± 1,0	35,2	71,2 ± 1,1	28,3
2000	82,1 ± 0,9	32,6	115,1 ± 1,0	30,0	122,1 ± 0,9	24,6	48,9 ± 0,9	38,5	58,9 ± 1,3	34,3	77,8 ± 1,0	26,8
2001	59,9 ± 0,7	33,7	119,7 ± 1,1	28,9	178,9 ± 1,0	24,6	34,1 ± 0,6	38,3	88,6 ± 1,3	33,9	132,3 ± 1,5	24,9
Новый Свет												
1999	58,7 ± 0,7	34,8	101,2 ± 1,0	31,2	125,8 ± 0,9	23,9	31,8 ± 0,5	38,8	65,4 ± 1,2	33,5	74,8 ± 0,9	26,6
2000	74,4 ± 1,0	37,1	104,9 ± 1,1	32,7	132,8 ± 1,1	24,7	48,9 ± 0,9	39,5	85,7 ± 1,4	34,2	88,4 ± 1,1	27,1
2001	44,8 ± 0,6	35,2	89,7 ± 0,9	30,9	120,5 ± 0,9	24,3	42,1 ± 0,7	37,3	80,9 ± 1,3	32,1	98,2 ± 1,2	26,3



Рис. 2. Многолетние средние показатели динамики длины пыльцевых трубок *P. pithyusa*, мкм

коэффициент толерантности пыльцы, который равен единице, когда ее жизнеспособность в оптимальных и пессимальных условиях проращивания имеет одинаковые значения. Общий показатель, полученный с использованием приведенной формулы, позволяет оценить уровень жизненного потенциала пыльцы (или «индекс жизненного потенциала»), который имеет максимальное значение (100 %), когда жизнеспособность пыльцы на различных средах проращивания равна 100 %.

Анализ результатов вычисления индекса жизненного потенциала пыльцы позволил установить, что изучаемые древостои *P. pithyusa* по уровню снижения его многолетних средних значений распределяются следующим образом: Батилиман (65 %), Аязьма (59,9 %), Караул-Оба (56,1 %), Новый Свет (51,4 %), в то время как с использованием традиционных методов оценки жизнеспособности пыльцы при проращивании на искусственной питательной среде (10%-ный раствор сахарозы) эта последовательность имеет следующий вид: Аязьма (77,4 %), Батилиман (72,4 %), Новый Свет (69,6 %), Караул-Оба (69,4 %).

Хотя пыльца древостоев урочища Аязьма проявляет самый высокий показатель жизнеспособности на 10%-ном растворе сахарозы, однако по уровню индекса жизненного потенциала она приближается к пыльце древостоев урочища Караул-Оба, которые произрастают в наиболее жестких условиях и в прошлом в большей степе-

ни подверглись негативному антропогенному воздействию [2]. В настоящее время среди изучаемых объектов они находятся в наиболее худшем состоянии.

Одна из причин данного явления состоит в том, что в урочище Аязьма, несмотря на его заповедование (в 1973 г. здесь был организован заказник), состояние древостоев в последние десятилетия существенно ухудшилось в связи с усилением антропогенного прессинга. В 1989 г. пожар уничтожил более половины лесного массива *P. pithyusa*. Дальнейшее развитие негативных явлений было связано с проведением нерациональных лесохозяйственных мероприятий. Сплошная вырубка погибших деревьев и использование тракторной трелевки на крутых склонах значительно усилили деструктивные процессы. В настоящее время древостои *P. pithyusa* в урочище Аязьма в основном представлены краевыми участками некогда самого крупного массива ее лесов в Южном Крыму.

Близкая по сути складывается ситуация и в древостоях урочища Новый Свет. Здесь сравнительно небольшой участок леса в недавнем прошлом произрастал в наиболее благоприятных условиях, о чем свидетельствуют его таксационные характеристики. Однако строительство во второй половине XX в. на этих территориях базы отдыха, летние домики которой с соответствующими коммуникациями были расположены непосредственно в роше, оказало крайне отрицательное влияние на состояние древостоя. В

настоящее время, несмотря на то, что уровень жизнеспособности пыльцы на 10%-ном растворе сахарозы здесь несколько выше, чем в урочище Караул-Оба, показатель среднего значения индекса жизненного потенциала пыльцы здесь самый низкий.

Интенсивность формирования и роста пыльцевых трубок являются важнейшими характеристиками, которые во многом определяют успех оплодотворения [8, 9].

В первый год роста глубина проникновения пыльцевых трубок в нуцеллус у *Pinus sylvestris* L. достигает 150–200 мкм [10].

В древостоях Южного Крыма более длинные пыльцевые трубки на 10%-ном растворе сахарозы формирует пыльца из урочища Аязьма (табл. 2). Здесь среднегрупповые значения за период наблюдений изменялись от 139,3 до 222,5 мкм (хотя у отдельных деревьев длина пыльцевых трубок достигала $380,6 \pm 5,7$ мкм), многолетняя средняя величина составила $169,6 \pm 0,5$ мкм. Самая низкая среднегрупповая длина пыльцевых трубок наблюдалась в урочище Караул-Оба в 1999 г. ($106,5 \pm 0,8$ мкм).

У пыльцы в древостоях Нового Света в целом отмечалась тенденция формирования более коротких пыльцевых трубок, многолетний средний показатель их длины был самым низким как на 10%-ном растворе сахарозы ($126,4 \pm 0,4$ мкм), так и на дистиллированной воде ($87,1 \pm 0,6$ мкм) (рис. 2).

В древостоях урочища Батилиман пыльца при проращивании на дистиллированной воде формировала повышенной длины пыльцевые трубки, среднее значение которых за период наблюдений составило $114,3 \pm 0,8$ мкм, хотя на 10%-ном растворе сахарозы длина пыльцевых трубок была несколько ниже, чем у пыльцы из древостоев Аязьма и Караул-Оба.

Анализ скорости роста пыльцевых трубок позволяет более детально характеризовать индивидуальные и популяционные различия качества пыльцы. *P. pithyusa* в западной части Южного Крыма проявляет повышенную скорость роста пыльцевых трубок. Однако в целом ее многолетние средние значения в первые дни проращивания имеют сравнительно небольшие различия: максимум в древостоях Аязьмы — $31,4 \pm 0,4$ мкм/сут, минимум в древостоях Нового Света — $29,6 \pm 0,3$ мкм/сут. В условиях дистиллирован-

ной воды скорость роста пыльцевых трубок была существенно ниже: максимум в Батилимане — $26,5 \pm 0,4$ мкм/сут, минимум в урочище Караул-Оба — $18,9$ мкм/сут.

В последующие дни среднегрупповые показатели скорости роста в большинстве случаев снижались. Менее интенсивно это происходило в древостоях урочища Аязьма, где многолетние средние ее величины на 4-й и 6-й дни проращивания на 10%-ном растворе сахарозы соответственно были $30,4 \pm 0,3$ и $23,2 \pm 0,2$ мкм/сут. В древостоях урочища Новый Свет скорость роста пыльцевых трубок снижалась наиболее сильно. На 4-й день проращивания она составила $19,7 \pm 0,2$ мкм/сут, на 6-й — $13,9 \pm 0,1$ мкм/сут. В условиях дистиллированной воды ситуация выглядела несколько иначе. На 4-й день проращивания наиболее заметное уменьшение прироста пыльцевых трубок наблюдалось у пыльцы древостоев урочища Аязьма, многолетний средний показатель их скорости роста здесь составил $15,5 \pm 0,2$ мкм/сут, в то время как по другим пробным площадям он имел примерно одинаковые значения, изменяясь в пределах $18,2$ – $18,6$ мкм/сут. В конце периода проращивания наиболее интенсивное снижение скорости роста пыльцевых трубок на дистиллированной воде отмечалось у пыльцы древостоев Нового Света,

Таблица 3
Дисперсионный анализ жизнеспособности пыльцы и динамики роста пыльцевых трубок *P. pithyusa*

Показатель	Критерии Фишера			Сила влияния фактора, %		
	F _a	F _b	F _{ab}	H _a	H _b	H _{ab}
Жизнеспособность пыльцы						
С	45,7	26,1	43,9	3,2	0,9	9,3
D	10,7	99,6	100,5	0,6	3,0	18,2
Длина пыльцевых трубок						
С	432,6	37,3	680,4	4,7	2,0	22,1
D	174,1	121,2	273,5	4,4	1,5	20,6

Примечание. Фактор *a* — климатические факторы, *b* — условия местопрорастания; среда проращивания: С — 10%-ный раствор сахарозы, D — дистиллированная вода; число степеней свободы *k_a* — 2, *k_b* — 3, *k_{ab}* — 6, *k_c* > 200.

многолетний средний показатель прироста пыльцевых трубок составил $4,9 \pm 0,1$ мкм/сут. В древостоях Аязьмы, Батилимана и Караул-Оба он был соответственно $11,5 \pm 0,1$; $12,5 \pm 0,1$; $13,0 \pm 0,1$ мкм/сут.

Таким образом, в древостоях урочища Новый Свет наблюдается наиболее низкая скорость роста пыльцевых трубок и высокий уровень ее снижения в связи с ухудшением условий среды проращивания, что, очевидно, отражает общее снижение репродуктивного потенциала мужской генеративной сферы *P. pithyusa* на данной территории.

В урочище Батилиман, несмотря на некоторое уменьшение величины пыльцевых трубок в оптимальных условиях проращивания (10%-ный раствор сахарозы), повышенная их длина в пессимальных условиях (дистиллированная вода) свидетельствует о том, что данные древостои еще сохраняют определенный «запас прочности» в развитии мужских репродуктивных структур.

В урочище Аязьма, несмотря на высокую скорость роста пыльцевых трубок на 10%-ном растворе сахарозы, значительное ее уменьшение на дистиллированной воде (весьма близкая ситуация наблюдается в древостоях урочища Караул-Оба) определяет снижение вероятности реализации мужского гаметофита в связи с дифференциацией условий проращивания по содержанию питательных веществ. В данном случае это может быть связано с инбредной депрессией, когда уменьшение генотипического разнообразия снижает адаптивные возможности и уровень соответствия пыльцевого зерна условиям среды проращивания.

С использованием дисперсионного анализа была проведена оценка влияния климатических факторов, условий местопроизрастания, а также среды проращивания на жизнеспособность и рост пыльцевых трубок *P. pithyusa* (табл. 3). На высоком уровне значимости ($\alpha = 1\%$) установлено, что при проращивании в оптимальной среде (10%-ный раствор сахарозы) влияние климатических факторов на жизнеспособность пыльцы составляет 3,2 %, условий местопроизрастания — 0,9 %, их совместное действие — 9,3 %. С ухудшением среды проращивания по содержанию питательных веществ влияние климатических факторов заметно снижается (на дистиллированной воде — 0,6 %), в то время как значение условий местопроизрастания повышается (3,0 %).

При этом заметно усиливается их совместное действие (18,2 %). Таким образом, можно предположить, что в естественных условиях на фоне увеличения несоответствия среды проращивания (это может быть связано с уменьшением генотипического разнообразия или изменением химического состава секрета нуцеллуса, как результат техногенного загрязнения) совместное действие негативных внешних факторов на уровень жизнеспособности пыльцы значительно усиливается.

Длина пыльцевых трубок в большей степени зависит от климатических факторов и условий местопроизрастания. На 10%-ном растворе сахарозы доля этих факторов в общем объеме вариантов составила 4,7 и 2,0 %, совместное действие — 22,1 %. Наиболее заметно возросло по сравнению с характеристикой жизнеспособности влияние условий произрастания. Ухудшение среды проращивания определяет незначительное снижение действия анализируемых факторов, на дистилляте соответствующие варианты имели значения 4,4; 1,5; 20,6 %. Таким образом, формирование и интенсивность роста пыльцевых трубок как в оптимальных, так и в пессимальных условиях среды проращивания более чувствительны к действию лимитирующих факторов по сравнению с показателем жизнеспособности пыльцы.

Выводы. По уровню жизнеспособности и скорости роста пыльцевых трубок при проращивании на 10%-ном растворе сахарозы более высокого качества пыльцу продуцируют древостои *P. pithyusa* западной части Южного Крыма. Однако в урочище Аязьма отмечаются негативные тенденции в развитии пыльцы: снижение индекса жизненного потенциала; формирование коротких пыльцевых трубок при проращивании на дистиллированной воде. В целом наиболее критическая ситуация в развитии мужских репродуктивных структур в настоящее время наблюдается в древостоях урочища Новый Свет. Несоответствие пыльцы среде проращивания усиливает влияние условий местопроизрастания на ее способность прорасти. Интенсивность роста пыльцевых трубок *P. pithyusa* и их длина в большей степени зависят от действия лимитирующих факторов внешней среды, чем показатель жизнеспособности пыльцы.

SUMMARY. Results of long-term research of germination rate, vitality and dynamics of in vitro growth of *P. pithyusa*

pollen are shown. Dynamics of pollen quality under the action of external factors has been defined.

РЕЗЮМЕ. Наведено результати багаторічних досліджень енергії проростання, життєздатності і динаміки росту пилкових трубок *in vitro* пилку *P. pithyusa*. Дано характеристику змін якості пилку в зв'язку з дією зовнішніх факторів.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дидух Я.П. Растительность Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). — Киев : Наук. думка, 1992. — 256 с.
2. Колесников А.И. Сосна пицундская. — М.: Гослесбумиздат, 1963. — 174 с.
3. Харитонович Ф.И. Биология и экология древесных пород. — М.: Лесн. промышленность, 1968. — 304 с.
4. Анучин Н.П. Лесная таксация. — М.: Лесн. промышленность, 1982. — 512 с.
5. Паушева З.П. Практикум по цитозембриологии растений. — М.: Колос, 1980. — 304 с.
6. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. — М.: Наука, 1973. — 284 с.
7. Лакин Г.Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
8. Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных : Физиологические аспекты. — Новосибирск : Наука, 1990. — 157 с.
9. Третьякова И.Н., Носкова Н.Е. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология. — 2004. — № 1. — С. 26—33.
10. Белостоцкая С.Х. Особенности развития мужского и женского гаметофитов сосны обыкновенной при внутри- и межвидовой гибридизации // Лесоведение. — 1979. — № 5. — С. 61—72.

Поступила 02.11.04