

Е.П. Сулова

ГЕНЕРАТИВНОЕ РАЗВИТИЕ ВИДОВ РОДА *PINUS* L., ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ДОНЕЦКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ НАН УКРАИНЫ

флористические области, интродукция, генеративное развитие, жизнеспособность пыльцы, аномальные пыльцевые зерна

Одним из важнейших этапов в онтогенезе растений является генеративное развитие, так как половое размножение есть высшая форма воспроизводства потомства [1, 11, 12]. Благодаря семенному размножению поддерживается разнообразие в популяциях, происходит приспособление организмов к условиям среды и осуществляется быстрое распространение комбинаций генов, возникающих в результате естественного отбора [5].

Виды, проходящие интродукционное испытание попадают в экстремальные условия, которые приводят к различным нарушениям в ходе цикла репродукции. В результате этого влияния могут формироваться аномальные репродуктивные органы и структуры, а как следствие этого – стерильные семена [15, 16].

Знание механизмов влияния различных факторов на прохождение цикла репродукции, раскрытие причин стерильности семян и повышение их качества необходимы для разработки теоретических положений интродукции растений, лесного семеноводства, для практических исследований в области генетики и селекции. Исходя из этого, целью нашей работы было изучение генеративного развития видов рода сосна (*Pinus* L.), произрастающих на юго-востоке Украины для выяснения успешности их интродукции.

Исследования проводили в период с 1992 по 2002 гг. в дендрарии Донецкого ботанического сада НАН Украины (ДБС). Объектом исследований были виды и формы рода *Pinus*, проходящие интродукционное испытание в ДБС. Уровень генеративного развития устанавливали в соответствии со шкалой, разработанной Г.М. Козубовым [6], фенологические наблюдения проводили по методике Г.Д. Ярославцева, Н.Е. Булыгина, С.И. Кузнецова [14], качество пыльцы определяли по методике Паушевой [8].

Род *Pinus* является самым многочисленным в семействе *Pinaceae* L. В нем насчитывается 80 (100) видов [3, 4]. В ДБС интродукционное испытание проходят 26 видов и форм сосен из различных флористических областей [10]. Известно, что у сосны цикл репродукции растянут во времени (длится 3 года). Это усиливает зависимость его от экологических факторов. При этом нарушение какого-нибудь из звеньев генеративного развития может свести к нулю биологическое значение всех предшествующих этапов, даже при самом успешном их прохождении [7]. Поэтому при интродукции видов *Pinus* важно, чтобы ритмы роста и развития их могли сдвигаться в сторону наибольшего соответствия с ходом факторов внешней среды для нормального прохождения онтогенеза.

В результате изучения генеративного развития видов рода *Pinus* в условиях ДБС установлено, что из 26 видов и форм 3 вида и 1 форма не вступили в фазу репродукции (15 % от общего их количества) (табл. 1). У 12 видов и 1 формы (50 %) первое появление стробиллов наступило раньше кульминации текущего прироста в высоту, 3 вида (12 %) начали формировать генеративные почки с наступлением кульминации текущего прироста в высоту, а 6 видов (23 %) – вступили в фазу репродукции после ее наступления. Таким образом, у 35 % интродуцированных видов *Pinus* переход от прегенеративного развития к генеративному происходит при снижении интенсивности ростовых процессов, что соответствует закономерностям развития растений в условиях естественного произрастания [2, 9, 13]. Это свидетельствует о соответствии условий района интродукции условиям естественного местопроизрастания видов.

Таблица 1. Показатели генеративного развития видов рода *Pinus* L., интродуцированных в Донецком ботаническом саду НАН Украины

| Вид, форма | Возраст деревьев, лет | Первое появление стробил | Кульминация текущего прироста | Уровень генеративного развития, балл |
|---|-----------------------|--------------------------|-------------------------------|--------------------------------------|
| | | возраст дерева, лет | | |
| <i>Pinus banksiana</i> Lamb. | 27 | 15 | 17 | 4 |
| <i>P. densiflora</i> Siebold & Zucc. | 13 | 10 | - | 4 |
| <i>P. flexilis</i> James. | 24 | - | 18 | 2 |
| <i>P. × funebris</i> Kom. | 24 | 18 | 15 | 4 |
| <i>P. heldreichii</i> Christ. | 26 | 16 | 16 | 3 |
| <i>P. kochiana</i> Klotzsch ex C. Koch | 27 | 14 | 19 | 3 |
| <i>P. koraiensis</i> Siebold & Zucc. | 27 | 15 | 20 | 4 |
| <i>P. laricio</i> Poir. | 27 | 19 | 19 | 4 |
| <i>P. massoniana</i> Lamb. | 23 | 15 | 18 | 3 |
| <i>P. mugo</i> Mill. | 28 | 18 | 21 | 4 |
| <i>P. mugo</i> var. <i>pumilio</i> Willk. | 26 | - | 13 | 2 |
| <i>P. monticola</i> Lamb. | 24 | 12 | 17 | 4 |
| <i>P. murrayana</i> Balf. | 28 | 14 | 19 | 3 |
| <i>P. nigra</i> Arnold | 29 | 15 | 19 | 4 |
| <i>P. pallasiana</i> D. Don | 33 | 18 | 15 | 4 |
| <i>P. peuce</i> Griseb. | 32 | 20 | 20 | 3 |
| <i>P. ponderosa</i> Laws. | 23 | - | 18 | 2 |
| <i>P. scopulorum</i> Lemm. | 27 | - | 20 | 2 |
| <i>P. serotina</i> Michx. | 26 | 15 | 15 | 4 |
| <i>P. sinensis</i> Lamb. | 26 | 14 | 15 | 4 |
| <i>P. sosnowskyi</i> Nakai | 23 | 18 | 14 | 3 |
| <i>P. strobus</i> L. | 32 | 15 | 18 | 4 |
| <i>P. sylvestris</i> L. | 34 | 18 | 22 | 4 |
| <i>P. s. var. cretacea</i> Kalenicz ex Kom. | 27 | 11 | 23 | 4 |
| <i>P. thunbergiana</i> Parl. | 15 | 13 | - | 3 |
| <i>P. virginiana</i> Mill. | 23 | 12 | 17 | 3 |

При изучении морфогенеза генеративных почек видов рода *Pinus* установлено, что в условиях юго-востока Украины развитие почечных чешуй смешанных почек с элементами генеративных и вегетативных органов у всех интродуцированных видов, вступивших в фазу репродукции, начинается в мае и продолжается до первой декады июля. В этот период начинается деятельность меристемы конуса нарастания. Вокруг него закладываются первичные бугорки, из которых формируются покровные чешуи будущей почки. К окончанию этой фазы почки заканчивают свой рост. Первыми в пазухах нижних катафиллов закладываются примордии мужских стробил в первой - второй декадах июля. В это время в нижней части оси зачаточного стробила образуются витки примордиев микроспорофиллов одинаковых

размеров. Процесс обособления микроспорангиев на микроспорофиллах происходит в августе – октябре и начинается с появления бугорков будущих микроспорангиев. Окончание этой фазы характеризуется обособлением микроспорангиев на всех микроспорофиллах и приобретением ими специфической окраски с желтоватым оттенком.

Примордии женских шишек у видов рода *Pinus* закладываются в пазухах верхних катафиллов почки удлиненного побега в июле. Начало формирования кроющих чешуй отмечено во второй – третьей декадах августа. К наступлению зимнего периода весь конус нарастания реализован в кроющие чешуи. На этой стадии дифференциации почки с зачатками женских шишек входят в период зимнего покоя. Дальнейший этап развития шишек у видов рода *Pinus* начинается с первой – второй декады апреля. В пазухах кроющих чешуй образуются бугорки будущих зачаточных семенных чешуй. Следующий этап в формировании мегастробиллов – заложение и формирование семяпочек. Начинается этот процесс с момента образования бугорков на семенных чешуях. В условиях юго-востока Украины полное завершение формирования семяпочек у разных видов происходит во второй – третьей декадах мая. Таким образом, при изучении сроков прохождения основных фаз морфогенеза генеративных почек у видов рода *Pinus* выявлено, что генеративные структуры у них закладываются в год, предшествующий цветению. Формирование микростробиллов заканчивается осенью ко времени возможного понижения температуры, а полное формирование мегастробиллов завершается весной следующего года.

Спорогенная ткань в микроспорофиллах у видов рода *Pinus* к периоду похолодания развивается до археспория, поэтому основная часть микроспорогенеза приурочена к весеннему периоду, когда возможны заморозки и возвращение низких температур. У видов, интродуцированных на юго-востоке Украины, отмечены безъядерные пыльцевые зерна, диады, триады, пыльца с отошедшей от оболочки цитоплазмой, а также с четырьмя воздушными мешками и с воротничковыми воздушными мешками (табл. 2). Установлено, что у разных видов процент тех или иных аномальных пыльцевых зерен различен. Кроме того, у *Pinus kochiana*, *P. koraiensis*, *P. murrayana* и *P. sinensis* определенная часть зерен с воротничковыми воздушными мешками образует пыльцевые трубки, поэтому они отнесены к жизнеспособной пыльце. У *Pinus densiflora*, *P. laricio*, *P. massoniana*, *P. mugo*, *P. monticola*, *P. peuce*, *P. sosnowskyi* и *P. thunbergiana* наоборот – жизнеспособных пыльцевых зерен меньше обнаруженного их количества. Жизнеспособность пыльцы колеблется от 28 % у *Pinus massoniana* до 98 % у *Pinus pallasiana*. Анализ полученных данных показал, что наименьший процент жизнеспособной пыльцы формируется у интродуцированных видов из Восточноазиатской области (Сикано-Юньнаньская, Японо-Корейская и Маньчжурская провинции: *Pinus massoniana*, *P. thunbergiana* и *P. koraiensis* – 28, 30 и 35% соответственно). Низкий процент качественной пыльцы формируется у видов из Циркумбореальной области (Эвксинская и Кавказская провинции: *P. kochiana* – 33% и из Балканской провинции *P. peuce* – 30%) У *P. virginiana* из Атлантическо-Северо-Американской области (Аппалачская провинция) жизнеспособность пыльцы составляет 31%. Высокий процент жизнеспособной пыльцы формируется у видов, природные ареалы которых находятся в Канадской, Центрально-Европейской, Восточно-Европейской провинциях Циркумбореальной флористической области; провинции Атлантической низменности из Атлантическо-Северо-Американской области; провинции Скалистых гор из области Скалистых гор и Крымско-Новороссийской провинции Средиземноморской флористической области.

Таким образом, 21 вид и 1 форма рода *Pinus*, или 85% от общего количества *Pinus* и их форм, интродуцированных в ДБС вступили в генеративную фазу онтогенеза и формируют семена. В условиях интродукции у исследуемых видов происходят нарушения в ходе микроспорогенеза, следствием которого является формирование аномальных пыльцевых зерен.

Таблица 2. Жизнеспособность пыльцы и встречаемость аномальных пыльцевых зерен у видов рода *Pinus* L., интродуцированных в Донецком ботаническом саду НАН Украины (среднее за 1992 – 2002 гг.)

| Вид | Жизнеспособность пыльцы, % | Аномальные пыльцевые зерна, % | | | |
|---|----------------------------|-------------------------------|---------------|-------------------------------------|--|
| | | безъядерные | диады, триады | с отошедшей от оболочки цитоплазмой | пыльца с 4-мя воздушными мешками, с воротничковым воздушным мешком |
| | | | | | |
| <i>Pinus banksiana</i> Lamb. | 75 ± 4,05 | 10 ± 0,91 | 4 ± 0,83 | 7 ± 1,09 | 2 ± 0,07 |
| <i>P. densiflora</i> Siebold & Zucc. | 70 ± 5,13 | 15 ± 2,04 | 10 ± 1,02 | - | 5 ± 0,33 |
| <i>P. × funebris</i> Kom. | 78 ± 2,98 | 2 ± 0,15 | 7 ± 1,06 | 11 ± 1,61 | 2 ± 0,50 |
| <i>P. heldreichii</i> Christ. | 65 ± 2,60 | - | 25 ± 2,41 | 6 ± 1,07 | 4 ± 0,62 |
| <i>P. kochiana</i> Klotzsch ex C. Koch | 33 ± 2,09 | 10 ± 0,95 | 35 ± 3,84 | 7 ± 1,03 | 16 ± 2,38 |
| <i>P. koraiensis</i> Siebold & Zucc. | 35 ± 1,59 | - | 37 ± 4,50 | 10 ± 1,12 | 20 ± 3,70 |
| <i>P. laricio</i> Poir. | 45 ± 2,01 | 20 ± 3,07 | 18 ± 3,01 | - | 15 ± 1,10 |
| <i>P. massoniana</i> Lamb. | 28 ± 1,34 | 10 ± 0,90 | 30 ± 2,89 | 10 ± 1,04 | 20 ± 2,54 |
| <i>P. mugo</i> Mill. | 80 ± 6,00 | - | 12 ± 1,74 | 6 ± 0,17 | - |
| <i>P. monticola</i> Lamb. | 40 ± 2,71 | 20 ± 3,17 | 15 ± 2,01 | 7 ± 0,13 | 15 ± 1,44 |
| <i>P. murrayana</i> Balf. | 79 ± 3,67 | 11 ± 0,67 | 5 ± 0,51 | 3 ± 0,71 | 5 ± 0,08 |
| <i>P. nigra</i> Arnold | 92 ± 3,20 | - | 5 ± 0,54 | 1 ± 0,07 | 2 ± 0,46 |
| <i>P. pallasiana</i> D. Don | 98 ± 4,41 | - | 1 ± 0,73 | - | 1 ± 0,06 |
| <i>P. peuce</i> Griseb. | 30 ± 3,80 | 12 ± 1,15 | 40 ± 7,05 | 7 ± 1,31 | 10 ± 1,28 |
| <i>P. serotina</i> Michx. | 85 ± 5,09 | 2 ± 0,12 | 5 ± 0,61 | - | 8 ± 0,85 |
| <i>P. sinensis</i> Lamb. | 60 ± 2,44 | 7 ± 1,80 | 22 ± 3,04 | 5 ± 0,29 | 8 ± 1,36 |
| <i>P. sosnowskyi</i> Nakai | 63 ± 1,49 | - | 20 ± 2,07 | - | 15 ± 1,80 |
| <i>P. strobus</i> L. | 80 ± 2,06 | 7 ± 0,43 | - | 13 ± 0,61 | - |
| <i>P. sylvestris</i> L. | 95 ± 2,33 | 2 ± 0,06 | - | 3 ± 0,14 | - |
| <i>P. s. var. cretacea</i> Kalenicz ex Kom. | 82 ± 4,02 | 7 ± 0,35 | 7 ± 13 | 2 ± 0,09 | 2 ± 0,21 |
| <i>P. thunbergiana</i> Parl. | 30 ± 1,19 | 3 ± 0,16 | 25 ± 1,90 | 20 ± 2,05 | 20 ± 1,16 |
| <i>P. virginiana</i> Mill. | 31 ± 2,07 | 4 ± 0,30 | 15 ± 1,81 | 40 ± 4,03 | 10 ± 1,19 |

¹ Примечание. M ± m – среднее арифметическое ± погрешность

У *Pinus banksiana*, *P. densiflora*, *P. mugo*, *P. murrayana*, *P. nigra*, *P. pallasiana*, *P. serotina*, *P. strobus*, *P. sylvestris*, *P. s. var. cretacea* формируется высокий процент жизнеспособной пыльцы, что свидетельствует о нормальном прохождении у них микроспорогенеза и высокой степени адаптации к новым условиям. Исходя из этого, эти виды можно отнести к перспективным интродуцированным растениям для широкого применения в зеленом строительстве и лесном хозяйстве юго-востока Украины.

1. Бессчетнова М.В. Некоторые генетические теории интродукции растений // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1971. – Вып. 82. – С. 3 – 7.
2. Веретенников А.В. // Физиология растений. – 1992. – Т. 39. – № 2. – С. 410–411.
3. Деревья и кустарники СССР /Под ред. Соколова С.Я., Шишкина Б.К. – В 6 т. – М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1949. – Т. 1 – 463 с.
4. Жизнь растений /Под ред. Федорова А.А. – В 6 т. – М.: Просвещение, 1978. – Т. 1. – 448 с.
5. Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений: теория и практика // С.-х. биология. Сер. Биол. растений. – 1995. – № 3. – С. 5–29.
6. Козубов Г.М. Биология плодоношения хвойных на Севере. – М.: Наука, 1974. – 133 с.
7. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. – М.: Наука, 1981. – 95 с.
8. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
9. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. – М.: Наука, 1963. – 195 с.
10. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
11. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1969. – 408 с.
12. Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных. – Новосибирск: Наука, 1990. – 155 с.
13. Чайлахян М.Х., Хрянин В.Н. Пол растений и его гормональная регуляция. – М.: Наука, 1982. – 173 с.
14. Ярославцев Г.Д., Булыгин Н.Е., Кузнецов С.И. Фенологические наблюдения над хвойными. – Ялта: Б.и., 1973. – 48 с.
15. Allen G.S., Owens J.N. The life history of Douglas Fir. – Ottawa: Information Canada, 1972. – 139 p.
16. Erikson G. Temperature response of pollen mother cells in *Larix* and its importance for pollen formation // Studia Forest Suec. – 1968. – № 63. – P. 269–275.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 18. 03. 2003

УДК 634.942:581.14:581.522.4:582.475(477.60)

Генеративное развитие видов рода *Pinus* L., интродуцированных в Донецком ботаническом саду НАН Украины / Е.П. Сулова // Промышленная ботаника. – 2003. – Вып. 3. – С. 99–103.

Приведены результаты десятилетнего изучения 26 видов и форм рода *Pinus* L., интродуцированных в Донецком ботаническом саду НАН Украины. Установлен уровень генеративного развития видов; особенности морфогенеза генеративных почек; обнаружены аномальные пыльцевые зерна, определена жизнеспособность пыльцы исследованных видов. Отмечено, что высокий процент жизнеспособной пыльцы формируется у видов, происходящих из Канадской, Центрально-Европейской, Восточно-Европейской провинции Циркумбореальной флористической области; провинции Атлантической низменности из Атлантическо-Северо-Американской области; провинции Скалистых гор из области Скалистых гор и Крымско-Новороссийской провинции Средиземноморской флористической области. Сделан вывод о том, что 11 видов рода *Pinus* являются перспективными для широкого применения их в зеленом строительстве и лесном хозяйстве.

UDC 634.942:581.14:581.522.4:582.475 (477.60)

Generative development of *Pinus* L. species introduced into the Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. Sci. of Ukraine / E.P. Suslova // Industrial botany. – 2003. – V. 3. – P. 99–103.

The results of the ten-year studies of 26 *Pinus* L. species and forms, introduced in the Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. Sci. of Ukraine are presented. The level of generative development of the species, the specific features of morphogenesis in generative buds, anomalous pollen grains, the viability of the pollen of the species under investigation were determined. It was noted that the high percentage of viable pollen is characteristic of the species originating from the Canadian, Central European, Eastern European provinces of the Circumboreal floristic region, province of the Atlantic Lowlands of the Atlantic-North American region, province of the Rocky Mountains of the Rocky Mountain region, and the Crimean-and-Novorossyisk province of the Mediterranean floristic region. The conclusion was made that 11 *Pinus* species have good prospects for their seed propagation in the south-east of Ukraine with view of their wide use in the urban greening and forestry.