

На правах рукописи

СУРСО Михаил Вольдемарович

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ И ПОЛИМОРФИЗМ ХВОЙНЫХ
ВИДОВ (СЕМЕЙСТВА *PINACEAE* LINDL., *CUPRESSACEAE* RICH. EX
BARTL.) ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ
ОБЛАСТЬ)**

06.03.01 – Лесные культуры, селекция, семеноводство

06.03.02 Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора сельскохозяйственных наук

Архангельск – 2013

Работа выполнена в ФГБУН «Институт экологических проблем Севера Уральского отделения Российской академии наук»

Официальные оппоненты: **СМИРНОВ Александр Петрович**,
доктор сельскохозяйственных наук, профессор,
ФГБОУ ВПО «Санкт-Петербургский
государственный лесотехнический университет
имени С.М. Кирова», профессор кафедры
лесоводства;

ГАВРИЛОВА Ольга Ивановна,
доктор сельскохозяйственных наук, доцент,
ФГБОУ ВПО «Петрозаводский
государственный университет», профессор
кафедры лесного хозяйства;

ЛОВЕЛИУС Николай Владимирович,
доктор биологических наук, профессор,
ФГБОУ ВПО «Российский государственный
педагогический университет имени
А.И. Герцена», профессор кафедры физической
географии и природопользования

Ведущая организация: ФБУ «Северный научно-исследовательский
институт лесного хозяйства»

Защита состоится 22 апреля 2014 года в 11:00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.008.03, созданного на базе ФГАОУ ВПО «Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова» по адресу: 163002, г. Архангельск, наб. Северной Двины, 17, главный корпус, ауд. 1220.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГАОУ ВПО «Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова».

Автореферат разослан « ____ » _____ 2014 года

Учёный секретарь
диссертационного совета

Клевцов Денис Николаевич

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Эмбриональная стадия, включающая также и эвокацию, предшествующую образованию половых клеток, предопределяет последующее развитие индивидуума, поскольку именно на этой стадии осуществляется воспроизводство и передача наследственной информации от родителей потомкам. Последовательная трансформация репродуктивных структур, собственно и являющаяся предметом эмбриологии растений, позволяет, наряду со знанием морфологии и анатомии, судить о филогенетических связях и путях эволюции в *Regnum Vegetabile*. Знание эмбриологии хвойных видов необходимо и для грамотного ведения лесосеменного дела, при интродукции, консервации генома. Многие частные эмбриологические методики используются в других областях знаний, например, в аллергологии, палеогеографии, геохронологии.

Хвойные виды Европейского Севера имеют сложную естественную историю. Многократные разобщения и смешения популяций в ледниковые и межледниковые эпохи, наряду с изначально заложенным генетическим потенциалом, привели к образованию сложных сборных видов, отличающихся исключительным формовым разнообразием. Изучение этого разнообразия важно не только теоретически, но и для практических целей лесного селекционного семеноводства.

Панмиктичные хвойные виды, занимающие обширные двухмерные ареалы, отличаются также исключительно высоким генетическим полиморфизмом. По уровню гетерозиготности современные хвойные виды Европейского Севера намного превосходят большинство из ныне живущих видов растений и животных. Знание генотипического состава и структуры популяций хвойных видов необходимо для последующего изучения пространственной дифференциации этих популяций, для более полного обоснования процессов спонтанной гибридизации и видообразования.

Цели и задачи исследований. Целью настоящего исследования являлось:

- Изучить микрофенологию репродуктивных циклов северотаежных хвойных видов, выявить отклонения от «нормального» типа развития репродуктивных структур;
- Изучить биологические особенности пыльцы этих видов, выявить и описать аномалии развития пыльцы;
- Изучить динамику пыльцевого режима в природных северотаежных популяциях хвойных видов;
- Разработать и апробировать частные эмбриологические методики определения жизнеспособности и фертильности пыльцы;
- Изучить влияние условий опыления на формирование семян хвойных видов, выявить и описать наиболее характерные отклонения от «нормального» типа развития семяпочек при различных типах опыления;

- Изучить индивидуальную внутривидовую изменчивость генетически детерминированных морфологических признаков генеративных органов хвойных видов в природных северотаежных популяциях;
- Изучить полиморфизм хвойных видов в северотаежных популяциях по генам, кодирующим изоферменты. Описать генетическую структуру этих популяций в общепринятых генетико-статистических терминах;
- Изучить морфолого-анатомические изменения вегетативных органов и структур хвойных видов при галлообразовании;
- Изучить эколого-географические особенности роста и развития хвойных видов.

Предмет защиты. На защиту выносятся следующие основные положения:

- Генеративные циклы северотаежных хвойных видов (сосна, ель, лиственница, можжевельник) адаптированы к климату и могут быть описаны в терминах сумм эффективных температур, выраженных в процентах от их среднесуточных значений. Только резкие отклонения метеорологических условий от их среднегодовых значений способны привести к нарушениям нормального хода течения репродукционных процессов. Наиболее уязвимыми к аномальным метеоусловиям являются активные стадии мейоза микроспороцитов, рецептация и опыление.
- Северотаежные хвойные виды в большинстве случаев продуцируют избыточное количество пыльцы, потенциально достаточное для успешного опыления всех рецептивных семязачатков. При сезонной динамике среднесуточных температур, близкой к среднесуточной, количество аномалий в общем пуле пыльцы невелико, и не превышает, у разных видов, 2-5%. Общие закономерности флуктуации пыльцевых масс у всех изученных видов, кроме можжевельника, одни и те же: почасовая динамика концентрации пыльцы в воздухе в период пыления сосны, ели и лиственницы выражается асимметричной синусоидой, динамика среднесуточных концентраций – логнормальной кривой. У можжевельника синусоидальный тип кривой распределения плотности пыльцевого потока нивелируется за счет очень короткого (не более 4-х часов) периода массового пыления. Соотношения категорий семян (выполненные, пустые, череззернистые) в структуре урожая, при прочих равных условиях, обусловлены условиями опыления и качеством (жизнеспособностью и фертильностью) пыльцы.
- Количественные соотношения форм по морфологическим признакам генеративных органов в границах популяций носят случайный характер и во многом обусловлены историей популяции. Географическая изменчивость генеративных органов хвойных видов по морфологическим признакам в большинстве случаев также носит стохастический характер, но в ряде случаев она подчинена закономерностям клинальной изменчивости.
- Северотаежные популяции лесообразующих хвойных видов (сосны, ели и лиственницы) характеризуются высоким уровнем аллозимного полиморфизма. Наиболее полиморфны популяции сосны, наименее полиморфны популяции

лиственницы. Несмотря на высокий уровень генетического полиморфизма и географическую изоляцию северотаежные популяции сосны генетически однородны. Северотаежные популяции ели характеризуются некоторой генетической неоднородностью. Северо- и крайне северотаежные популяции лиственницы генетически неоднородны и кластеризуются в юго-западные, северо-западные и северо-восточные популяции. Общие пулы мужских гамет в границах древостоев в период рецептации различны по плотности и неоднородны по аллельному составу генов.

- Особенности роста и развития хвойных видов адаптированы к местным условиям. Общие закономерности их роста сопряжены с глобальными климатическими процессами.

Научная новизна. Изучена микрофенология репродуктивных циклов хвойных на севере Архангельской области. Исследованы нарушения при гистогенезе женских и мужских репродуктивных структур. Исследованы закономерности флуктуации пыльцевых масс в северотаежных популяциях сосны, ели, лиственницы и можжевельника в период рецептации. Проведены морфолого-биометрические исследования пыльцевых зерен хвойных видов, выявлены и описаны аномалии развития пыльцы. Детализированы механизмы опыления и микрогаметофитогенеза *in vitro* у можжевельника и лиственницы. Поставлена серия экспериментов по изучению биологии прорастания пыльцы *in vitro*. Изучено влияние состава среды на рост пыльцевых трубок хвойных видов, влияние условий и продолжительности хранения на показатели жизнеспособности пыльцы, влияние ионизирующего излучения на жизнеспособность пыльцы и особенности роста пыльцевых трубок. Изучена внутривидовая дифференциация хвойных видов в северотаежных популяциях по ряду морфолого-морфометрических признаков генеративных органов. Изучен аллозимный полиморфизм северотаежных популяций хвойных на основе электрофоретического анализа изоферментов мегагаметофитов, пулы мужских и женских гамет в этих популяциях. Проведено морфолого-анатомическое исследование тератологий вегетативных органов и тканей хвойных видов при галлообразовании. Изучены особенности роста и развития хвойных видов в разных географических частях их ареалов.

Теоретическое и практическое значение результатов исследований. Теоретическое значение работы заключается в изучении и обобщении результатов исследований репродуктивной биологии, формового разнообразия и генетической структуры популяций хвойных видов Европейского Севера России. Ее практическая значимость заключается в возможности использования полученных результатов в практике лесного селекционного семеноводства, при планировании ряда лесохозяйственных мероприятий, при разработке нормативной документации, для подготовки учебно-методических пособий. Полученные новые экспериментальные данные также важны для более глубокого понимания природы леса.

Личный вклад автора. Автором разработаны программа и методика исследований, собран полевой материал, проведены рутинные лабораторные

исследования, проанализированы и обобщены полученные данные, подготовлены публикации по теме диссертации.

Апробация работы. Исследования проводились в рамках бюджетных тематик Архангельского института леса и лесохимии (с 1998 года – Северный научно-исследовательский институт лесного хозяйства) по тематическим планам Федеральной службы лесного хозяйства и Министерства природных ресурсов, где автор в 1991-1999 гг. являлся руководителем ряда НИР. В 1997-2000 гг. автор являлся руководителем заданий в рамках ГНТП (ФЦНТП) «Исследования и разработки по приоритетным направлениям науки и техники гражданского назначения», подпрограмма 06 «Российский лес», проекты №№ 01.001.01.01 и 1.01.01, а также комплексного проекта 01. С 2001 по 2010 гг. исследования проводились в рамках бюджетных тематик Института экологических проблем Севера УрО РАН по программам научных исследований РАН, №№ госрегистрации 01.950.004396 (1995-2000), 01.200.112255 (2001-2005), 01.2.00607687 (2009-2011), 01201256212, 01201256207, где автор был ответственным исполнителем.

Результаты исследований докладывались на региональных, всероссийских и всесоюзных совещаниях, чтениях, конференциях и симпозиумах (Уфа, 1989; Свердловск, 1991; Воронеж, 2000; Сыктывкар, 2001, 2003; Архангельск, 1996, 1997, 2002, 2008, 2010, 2013), а также на международном симпозиуме (Paris, 2003).

Связь работы с научными программами и фондами. Часть исследований поддержана грантами РФФИ (проекты №№ 02-04-97509-север и 09-04-00371-а, где автор являлся научным руководителем) и Администрации Архангельской области (проект №8-61 в рамках программы «Приоритетные направления развития науки в Архангельской области», где автор являлся соруководителем и ответственным исполнителем). Автор также являлся исполнителем в экспедиционных проектах РФФИ №№ 09-04-02100-э_к, 10-04-02104-э_к, 10-04-10125-к, а также в проектах РФФИ №№ 12-04-00594-а и 10-04-00897-а.

Публикации результатов исследований. По теме диссертации опубликовано 60 работ, в том числе две монографии и 17 статей в изданиях из перечня ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 356 страницах машинописи и состоит из введения, семи глав, выводов и заключения и включает два приложения. Список литературы включает 458 первоисточников, в том числе 233 – иностранных. Диссертация проиллюстрирована 105-ю рисунками и включает 71 таблицу.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. РЕПРОДУКТИВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ И ПОЛИМОРФИЗМ ВИДОВ (краткий обзор и общие замечания)

Экспериментальные доказательства наличия полового процесса у растений были представлены Джекобом Бобартом еще в 70-е годы XVII в. Однако, как наука эмбриология растений сформировалась лишь к середине XIX в. (Баранов, 1955). Начало эмбриологических исследований хвойных было положено классическими работами Гофмейстера (Hofmeister, 1848; 1851) и Страсбургера (Strasburger, 1869; 1872; 1878; 1880) и, несколько позже, И.Н. Горожанкина (1880) и В.И. Беляева (1897). В 30-е годы XX столетия по этой тематике выходит ряд монографий: «Эмбриология и анатомия голосеменных» Шнарфа (Schnarf, 1933; 1937), «Голосеменные: структура и эволюция» Чемберлена (Chamberlain, 1935), «Генеративные органы хвойных» Гирмера (Hirmer, 1936). Последней работой такого рода стала монография Сингха (Singh, 1978) «Эмбриология голосеменных». Из отечественных авторов следует упомянуть фундаментальные труды по цитоэмбриологии голосеменных Г.М. Козубова (Козубов, 1974; Козубов и др., 1982) и В.В. Тренина (Тренин, 1988). Обзоры по отдельным проблематикам эмбриологии хвойных видов рассмотрены в ряде фундаментальных сводок: по эмбриогенезу – в работах R.C. Chowdhury (1962) и P.D. Dogra (1978), по кливажной полиэмбрионии – в работах J. Doyle (1971, 1972), по механизмам опыления – в работах J. Doyle (1945) и J.N. Owens с соавт. (1998), по морфологии пыльцевых зерен – в работе J. Ueno (1960), по процессам роста и развития пыльцевых трубок – в работах D.D. Fernando с соавт. (2005, 2010) и J.M. Pettitt (1985).

Отдельным вопросам эмбриологии голосеменных, а также эмбриологии отдельных видов, родов и семейств хвойных посвящена обширная библиография. Так, по исследованиям роли эксудационного секрета в процессах опыления у голосеменных только в зарубежной литературе с 1841 (Vaucher, 1841) по 2009 гг. (Nepi et al., 2009) имеется более 170 первоисточников.

Общим вопросам эмбриологии видов рода *Juniperus* посвящены работы А. Оттли (Ottley, 1909), А. Мэтью (Matthews, 1939), В.Г. Рубаник и Т.А. Жеронкиной (1969), Е.С. Александровского (1971). Морфология пыльцы видов рода *Juniperus* рассматривается в работах многих авторов (Chaturvedi, 1981; Stuchlick, Moncada, 1983; Southworth, 1986; Bortenschlager, 1990; Caramiello et al., 1990; и др.). Описание морфологии женских генеративных органов видов рода *Juniperus* приводится в работах Farjon, Garcia (2002), Schulz et al. (2003), Zhang et al. (2004). Механизм сбрасывания экзины при прорастании пыльцы, особенности роста и развития пыльцевых трубок и микрогаметогенез у можжевельника рассматриваются в работах К. Диаваншира и Дж. Фешнера (Diavanshir, Fechner, 1975), Е. Дьюо (1972, a, b; 1974; 1982) и М.В. Сурсо (2012). Процессы (механизмы) опыления у *Cupressaceae*, в т.ч. у видов рода *Juniperus*

рассматриваются в работах И.А. Ругузова с соавт. (Ругузов и др., 1982; Ругузов и др., 1992), А.И. Ругузовой (2004), Дж. Оуэнса с соавт. (Owens et al., 1998) и ряда других авторов.

Репродуктивные структуры у *Larix* описаны в работах М.В. Круклис (1973), Г.М. Козубова (1974), Г.М. Козубова с соавт. (1982), В.В. Тренина (1986), Ж. Косински (Kosiński, 1986), Б. Слободника (Slobodnik, 2000), И.Н. Третьяковой с соавт. (2006) и других авторов. Отдельные статьи посвящены развитию мужских репродуктивных структур, микроспорогенезу, формированию пыльцы и механизмам опыления у лиственницы (Манжос, 1957; Varner, 1960; Eriksson et al., 1970; Korinekova, 1988; Said et al., 1991; Takaso, Owens, 1997; von Aderkas, Leary, 1999; Slobodnik, 2002, a, b; Slobodnik, Guttenger, 2003; Романова, Третьякова, 2005). Проращивание пыльцы лиственницы *in vitro* представляет значительные экспериментальные трудности. В литературе описаны лишь единичные относительно успешные опыты по искусственному проращиванию пыльцы лиственницы (Ho, Rouse, 1970; Said et al., 1991; Dumont-BeVoux et al., 2000; Сурсо и др., 2012). Процессы формирования пыльцевых трубок у *Larix* все еще не вполне понятны (Owens, Morris, 1990).

Различным аспектам эмбриологии видов рр. *Picea* и *Pinus* посвящены многочисленные труды как зарубежных, так и отечественных авторов. Кроме перечисленных выше фундаментальных обзоров и оригинальных монографических изданий, следует упомянуть труды Дж. Бухгольца (Buchholz, 1918; 1946) по эмбриогенезу видов р. *Pinus*, Т. Никканен (Nikkanen, 2001) по микрофенологии репродуктивного цикла у *Picea*, В.А. Артемова (1976) по морфогенезу побегов *Pinus* и *Picea*, Х. Христиансена (Christiansen, 1972) по развитию пыльцы и механизмам оплодотворения у *Picea*. Результаты цитоэмбриологических исследований при различных условиях и типах опыления у сосен изложены в работах Н.М. Ковешниковой и И.В. Седельниковой (1980; 1981; 1984), Н.В. Котеловой и Л.В. Хромовой (1974), З.П. Коц (1978), В.С. Свинцовой (1980, а), R. Bingham (1955), P. Forshell (1953), A. Kormuták (1975; 1976; 1983; 1984), у елей – в работах J. King с соавт. (1970), F. Mergen (1965). Цитоэмбриологические исследования при межвидовых скрещиваниях в р. *Pinus* проводились С.Х. Белостоцкой (1979), S. Hyun с соавт. (1963; 1964), H. Kriebel (1972), J. McWilliam (1959). Различные аспекты микроспорогенеза и формирования пыльцы у сосны изучали З.П. Коц (1985), Е.Н. Муратова (1995); А.В. Сунцов (1980), Л.В. Хромова (1972), А.В. Яковлев (1978), M. Greenwood (1977). Механизмы опыления у сосны изучали J. McWilliam (1958), V. Lill и G. Sweet (1977), J. Owens и S. Simpson (1981), у ели – J. Owens с соавт. (1987). Тщательные исследования микрогаметофитогенеза ели при культивировании пыльцевых трубок *in vitro* выполнили А.М. Мошкович (1986; 1988; 1991), А.М. Мошкович, А.А. Чеботарь (1986, а, б).

Теоретические основы микрофенологии репродуктивных циклов хвойных были заложены Р. Сарвасом (Sarvas, 1955; 1962; 1967; 1970; 1973). Эти

исследования были продолжены трудами отечественных и зарубежных авторов (Некрасова, 1976; 1983; Рождественский, 1981; Артемов, 1985; Nikkanen, 2001).

Исследованию пыльцевого режима в природных популяциях и на искусственно созданных объектах постоянной лесосеменной базы хвойных видов посвящен ряд фундаментальных трудов (Некрасова, 1983; Nikkanen, 2001; Nikkanen et al., 2002). В последнее время эти исследования все более ассоциируются с проблемами аллергологии (Belmonte et al., 1999; Altıntaş et al., 2004; Diaz de la Guardia et al., 2006; Ianovici, 2007), трансграничным переносом пыльцевых масс (Rogers, Levetin, 1998; Šauliene et al., 2007; Williams, 2008) и эволюцией опыления (Friedman, Barrett, 2009).

Современные тренды в эмбриологии и репродуктивной биологии хвойных связаны, прежде всего, с развитием и совершенствованием цитологических и биохимических методов исследований: лазерной сканирующей (конфокальной) микроскопии, микрометрии, микронзондирования, 2D электрофореза, иммунофлуоресценции, иммуноблоттинга, масс-спектрометрии. В последние годы особенно активно развиваются направления, связанные с ко-локализацией микрофиламентов актинового цитоскелета и ядерных структур в пыльцевых трубках (Pierson et al., 1996; Taylor, Hepler, 1997; Gibbon et al., 1999; Cai et al., 2000; Geitmann, Emons, 2000; Fu et al., 2001; Vidali et al., 2001; Wang et al., 2004; Cai et al., 2005; Smith, Oppenheimer, 2005; Chen et al., 2006; Chebli, Geitmann, 2007; Gossot, Geitmann, 2007; Zhang et al., 2007; Cardenas et al., 2008; Cai, Cresti, 2009; Chen et al., 2009; Poulter, 2009; Szumlanski, 2009; Воронков, 2010; Deng et al., 2010; Cao et al., 2012), транспортом ионов и полярным ростом пыльцевых трубок (Feijó et al., 1999; Robinson, Messerli, 2002; Messerli, Robinson, 2003; Parton et al., 2003; Hepler et al., 2006; Lovy-Wheeler et al., 2006; Zhang et al., 2008), протеомикой (Chen et al., 2009; и др.). Развиваются и традиционные цитоэмбриологические методики (Rodriguez-Riano, Dafni, 2000; Vižintin, Bohanec, 2004; и др.).

Под генетическим полиморфизмом понимаются индивидуальные вариации белковых молекул, наследуемые в строгом соответствии с менделевскими закономерностями (Алтухов, 1983). Наиболее простым и доступным методом выявления генетического полиморфизма является электрофоретический анализ изоферментов. Впервые на высокий уровень генетического полиморфизма хвойных обратил внимание Хэмрик (Hamrick, 1979). Изучению аллозимного полиморфизма хвойных видов посвящена обширная библиография (Алтухов и др., 1986; Гончаренко, Падутов, Потенко, 1989; Гончаренко, Силин, Падутов, 1993; Гончаренко и др., 1996; Крутовский, Политов, Алтухов, 1987; 1988; 1990; Ларионова, 1990; Ларионова, Экарт, 2005; Петрова, 2002; Потенко, Разумов, 1996; Санников, Петрова, 2003; Семериков и др., 1991; Семериков, Матвеев, 1995; Старова и др., 1990; Тимерьянов, Шигапов, Янбаев, 1994; Шурхал и др., 1988; Adams, Joly, 1980; Alden, Loopstra, 1987; Cheliak et al., 1988; Fins, Seeb, 1986; Fowler, Morris, 1977; Hertel, Kohlstock, 1994; Kinloch, Westfall, 1986; Lewandowski, 1997; Loucas et al., 1983; Mater, 1992; Moran, Bell, 1987; Neet-Sarqueda, 1994; O'Malley et al., 1979; Park,

Fowler, 1982; Park, Gerhold, 1986; Plessas, Strauss, 1986; Scaltsoyiannes et al., 1994; Semerikov, Lascoux, 1999; Steinhoff et al., 1983; Wang et al., 1991; Wheeler, Guries, 1982; Yeh et al., 1986; и др.). Современные тренды в популяционной генетике хвойных связаны с использованием ДНК-маркеров (Семериков, Ирошников, Ласко, 2007; Kisaniki, 2000; Muona, Yazdani, Lindquist, 1987; Qian et al., 1995 и др.). Особо следует отметить серию публикаций Р.П. Адамса, посвященных фундаментальной ревизии р. *Juniperus* (Adams, 2000; 2003; Adams, Turuspekov, 1998; Adams et al., 2002; Adams, Pandey, 2003; Adams et al., 2003).

Все хвойные виды являются многолетними поликарпическими растениями, поэтому из года в год повторяющиеся вариации морфологических признаков генеративных органов позволяют судить об их наследственной обусловленности. Большинство северотаежных хвойных видов характеризуются исключительно высоким уровнем внутривидовой дифференциации этих признаков. Хотя таксономическая ценность многих этих признаков и целесообразность выделения ряда внутривидовых таксонов вызывает определенные сомнения у систематиков (Голубец, 1968; и др.), выделенные и описанные многочисленными формами (подвиды, вариации, географические разновидности, расы, климатические экотипы) используются многими авторами в исследованиях закономерностей внутривидовой дифференциации и репродуктивной биологии хвойных видов (Абатурова, 1978; Авров, 1990; Бакшаева, 1966; Видякин, Тараканов, 2009; Грибанов, 1959; Дылис, 1961; Егоров, 2004; Ирошников, 1978; Исаков, Пугач, 1975; Козубов, 1962; Кузьмина, 1978; Мамаев, 1972; Мамаев, Попов, 1989; Некрасова, 1959; Новикова, 2007; Петрова, 2002; Попов, 1991; 1996; Правдин, 1964; 1975; Пугач, 1976; Стрельцова, Санников, Петрова, Янбаев, 1991; Тренин, 1998; Черепнин., 1980; и др.).

2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор исходного материала для изучения популяционной структуры по морфологическим признакам и аллозимному составу осуществлялся преимущественно в коренных северотаежных лесных сообществах. Район сбора основного полевого материала относится к зоне восточно-европейской умеренно-континентальной тайги (по Ю.П. Пармузину, 1985), к северной подзоне тайги Чудско-Двинской (Северо-Западной) и Мезенско-Двинской провинций. Геоботаническое описание фитоценозов проводили в соответствии с общепринятыми методами исследований (Вальтер, 1982; Нешатаев, 1987). Геоботанический профиль был заложен в северо-западной части Беломорско-Кулойского плато, в районе т.н. «бассейна малых рек».

Исходный материал для изучения микрофенологии женских репродуктивных циклов сосны, ели, лиственницы и можжевельника собран в северотаежных популяциях этих видов с 1986 по 2012 гг. Образцы женских шишек и семяпочек сосны, ели, лиственницы и можжевельника темпорально

фиксируются по Навашину, Карнуа или в уксусном алкоголе. Периодичность фиксаций определялась стадией развития генеративных органов и их структур и составляла от 1-2 до 10-15 дней в течение всего периода вегетации. При изготовлении постоянных микротомных препаратов осуществлялась общепринятая последовательность процедур (Паушева, 1970; Абрамова и др., 1982). Микротомные срезы толщиной 8-12 мкм окрашивались гематоксилином по Гейденгайну, метиловым зеленым – пиронином G или галлоцианином (Дженсен, 1965). Просмотр и фотографирование изображений выполняли при помощи лабораторного микроскопа AxioScope A1 в комплекте с цифровой фотокамерой Canon G10. Редактирование изображений производили при помощи лицензионной программы AxioVision LE Release 4.8.1.

Исходный материал для изучения микрофенологии мужских репродуктивных циклов сосны, лиственницы и можжевельника собран в северотаежных популяциях этих видов с 1986 по 2012 гг. Для изучения микроспорогенеза микростробилы сосны, лиственницы и можжевельника фиксировались с момента начала (лиственницы – с начала возобновления) мейоза до раскрытия микроспорангиев в уксусном алкоголе или растворе Карнуа. Периодичность фиксаций – 1-3 дня, в активной фазе мейоза (MI-AII) – ежедневно. Временные давленные препараты микростробилов окрашивали ацето-железным гематоксилином – хлоралгидратом (Wittman, 1965) или ацетокармином (Паушева, 1970). При просмотре мейоцитов определялась фаза мейоза, и визуализировались отклонения от нормы. Для каждой фиксации просматривалось по 1000 микроспороцитов. Морфогенез мужских репродуктивных органов и структур изучали на постоянных микротомных препаратах.

При микроморфометрии пыльцы сосны и ели измеряли длину тела зерна (A), высоту тела (B) и длину тела зерна с воздушными мешками (Σ). У пыльцы лиственницы и можжевельника измеряли минимальный и максимальный диаметры зерна. Измерения производили при помощи окуляр-микрометра МОВ-1-16^x на окрашенных ацетокармином, ацетоорсеином или неокрашенных временных водно-глицериновых препаратах. У каждого дерева по указанным параметрам измеряли 50 пыльцевых зерен. Параллельно описывали выявленные аномалии развития пыльцевых зерен и оценивали количество аномальной пыльцы по 1000 пыльцевым зернам в каждом исследуемом образце. Электронномикроскопическое изучение пыльцы проводили при помощи сканирующего микроскопа фирмы Тесла (пыльцу приклеивали к объектодержателю посредством испаряющейся капли этанола и, после напыления технического золота сканировали при различных режимах увеличения) или Sigma-Zeiss (гидратированную пыльцу лиофильно высушивали, наклеивали на липкую основу объектодержателя и, после напыления технического золота сканировали при различных режимах увеличения).

Для определения показателей жизнеспособности пыльцы ее проращивали *in vitro* во влажных камерах в термостате при +27°C на 1,0 %-ном агаре с

добавлением 5 или 10%-ной сахарозы в течение 96 часов. Процент проросшей пыльцы в каждом исследуемом образце определялся путем подсчета 500 пыльцевых зерен (5 повторностей по 100 зерен в каждой). Средняя длина пыльцевой трубки определялась по 100 случайно взятым проросшим пыльцевым зернам. Для наблюдений за перемещением и делением ядерных структур в растущих пыльцевых трубках проращивание пыльцы осуществлялось на дистиллированной воде или в модифицированной среде Нигаарда (Nygaard, 1970) по методу «висячей капли», с последующим окрашиванием временных препаратов сафранином, галлоцианином, суданом-3, раствором йода в йодистом калии и др. красителями (Пирс, 1962).

Для изучения динамики пыльцевого режима в хвойных насаждениях использовали пыльцеуловители конструкции Р. Сарваса (1962), которые устанавливались в верхней части женского генеративного яруса за несколько дней до начала пыления единичных деревьев. При изучении пыльцевого режима в природных популяциях можжевельника пыльцеуловители устанавливались на высоте 1,3 м вблизи модуляторов пыльцы. Одновременно с установкой пыльцеуловителей в женском генеративном ярусе устанавливались недельные термографы, работавшие синхронно с пыльцеуловителями. После съемки регистрирующей пленки концентрация пыльцы в воздухе на каждом временном отрезке определялась светомикроскопически при помощи пленки-подложки со стороной квадрата учета 1 мм.

Состав и содержание свободных протеиногенных аминокислот в пыльце видов сем. *Pinaceae* изучали методом одномерной восходящей бумажной хроматографии (Андреева, Осипова, 1962; Щербина и др., 1971; Плешков, 1976; Крищенко, 1978).

Исследование пыльцевых трубок сосны, ели и лиственницы методами ИК-Фурье-спектроскопии производили на ИК-Фурье-спектрометре Vertex 70v (Bruker, Germany) с помощью ИК-микроскопа HYPERION 3000 (Bruker, Germany). Использовался точечный МСТ детектор, позволяющий снимать ИК-спектры в точке размером 1 мкм². Условия записи спектров: фон – позолоченная зеркальная поверхность, режим записи спектров – отражение, объектив – 36x-IR. Число сканирований – 512, разрешение – 32 см⁻¹.

Объем выборки для морфолого-морфометрического изучения шишек и семян в каждой популяции составлял 30-40 деревьев. Количество шишек в образце составляло не менее 20 шт. для сосны, 5 – для ели, 50 – для лиственницы и 20-50 для можжевельника. До раскрытия шишек сосны, ели и лиственницы с помощью штангенциркуля у каждой из них измерялись длина и максимальный диаметр. У можжевельника определялись минимальный и максимальный диаметры «шишкоягод». Определялась воздушно-сухая масса шишек. Определялась форма апофиза семенных чешуй сосны. Для ели и лиственницы производилась морфометрия семенных чешуй (Попов, 1991; 1996), при этом документально фиксировались контуры всех измеренных семенных чешуй.

После высушивания из шишек с помощью пинцета извлекались все семена, при необходимости шишки для этого разрушались. Семена можжевельника извлекались путем перетирания «шишкоягод». У внешне нормально развитых семян по шкале цветов А.С. Бондарцева (1954) определялась окраска их наружных покровов и цвет крылаток (сосна, ель, лиственница) по методу «черной рамки». У 10 семян в каждом образце (кроме можжевельника) измерялась длина семени с крылаткой и ширина крылатки. После обескрыливания семена сортировались по следующим категориям: выполненные, пустые, механически поврежденные, череззернистые. У сосны и ели разделение выполненных и пустых семян производили механическим путем, у лиственницы и можжевельника – путем взрезывания каждого семени или после рентгенографического изучения. Определяли процентное соотношение разных категорий семян, их средний количественный выход из одной шишки, массу 1000 шт. выполненных семян.

Для оценки степени сходства популяций по альтернативным признакам использовались критерии сходства (r) и идентичности (I) (Животовский, 1982). Для оценки информационной меры внутривидового разнообразия использовался показатель К. Шеннона (Петров, 1984).

Опыты по искусственному опылению проводились в посадках плантационного типа. Искусственное опыление проводили по методике ЛенНИИЛХа (Долголиков, Осьминина, 1976). В опытах по искусственному опылению сосны производили периодические учеты сохранности макростробилов и темпорально фиксировали женские шишки первого года развития и семяпочки в шишках второго года для последующего светомикроскопического изучения. После сбора созревших опытных шишек делали их морфометрию и из них извлекали все семена. Анализ опытных семян производили путем взрезывания каждого семени, или рентгенографически. Относительную автостерильность (R) определяли как отношение процента выполненных семян при самоопылении к проценту выполненных семян при ксеногамии (Fowler, Park, 1983). Число летальных эквивалентов на зиготу ($2B$) рассчитывали по упрощенной эмпирической формуле, предложенной Н. Мортонем с соавт. (Morton et al., 1956).

Рентгенографию семян производили с учетом общепринятых методик (ОСТ..., 1988; Смирнова, 1978; Щербакова, 1965; Klachn, Wheller, 1961; Simak, 1970) при помощи малогабаритного микрофокусного рентгеновского аппарата «Электроника-25». Для получения более контрастных негативов перед экспозиционированием семена замачивались в 20 %-ном растворе хлористого бария.

Объем выборки при изучении генофондов природных популяций хвойных составлял не менее 30-40 деревьев в каждой популяции. Использовались преимущественно гаплоидные (эндоспермы) ткани. Для анализа одной ген-ферментной системы каждого дерева по мегагаметофитам бралось не менее чем по 7 семян с развитыми зародышами и эндоспермами. В этом случае вероятность правильной диагностики генотипа дерева по любому

локусу была не ниже 0,99 при условии, что в большинстве случаев у гетерозиготных деревьев отсутствовали существенные нарушения в сегрегации аллелей (Крутовский и др., 1987). Структура генофонда популяции описывалась в частотах встречаемости аллелей. Уровень полиморфизма популяций оценивался в показателях среднего числа аллелей на locus, доли полиморфных локусов, значениях наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности (Животовский, 1983). Подразделенность и гетерогенность популяций оценивалась в терминах F -статистик (Wright, 1965). Сходство и различие популяций оценивалось в терминах генетических дистанций D_N (Nei, 1972). По рассчитанным коэффициентам генетических дистанций М. Нея методом кластерного анализа строились графические изображения их матриц.

Динамику радиальных приростов хвойных видов в разных географических частях ареалов изучали на поперечных спилах и кернах, взятых вблизи шейки корня. Ширину годовичных колец измеряли при помощи масштабных линеек бинокляров МБС-1 и МБС-10. Анализ хронологий производили общепринятыми методами (Барзут, 1985; Битвинскас, 1974; Мазепа, 1998; Матвеев, 2001; Феклистов, 1978; Шиятов, 1967).

3. ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ХВОЙНЫХ ВИДОВ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА

Микрофенология женских репродуктивных циклов северотаежных хвойных видов адаптирована к климату и может быть описана в терминах сумм эффективных температур, выраженных в процентах от их среднемноголетних значений (таблица 1). У северотаежных видов *Pinaceae* к моменту опыления лишь несколько десятых долей процента от общего количества семязачатков в фертильной зоне макростробилов подвергаются некрозам. Дифференциация будущего урожая по качеству семян у сосны и ели начинается вскоре после опыления. Основными причинами, приводящими к некрозу семязачатков, являются отсутствие опыления, низкая жизнеспособность или стерильность мужского и (или) женского гаметофитов, гейтоногамный тип опыления. В случае гибели семязачатка вскоре после опыления, до начала формирования нуклеарного гаметофита, на кончике крылатки остается лишь едва заметное пикнотическое образование. Если некроз семязачатка произошел на стадии формирования нуклеарного гаметофита, или на начальной стадии формирования клеточного гаметофита – развивается череззерница – очень мелкие семена, по сути, засохшие семязачатки, с полностью некротизированным внутренним содержимым и недоразвитой семенной кожурой. В северной тайге особенно высока доля череззернистых семян у ели. В годы со слабым «цветением» количество таких семян в шишках у отдельных деревьев может достигать 90% и более. Гибель семязачатков на более поздних стадиях эмбрионального развития приводит к образованию т.н. пустых («глухих») семян, по размерам близких к нормально развитым (выполненным), но с полностью деструктурированными мягкими тканями (рисунок 1). Соотношение

этих категорий семян в структуре общего урожая в популяции, у отдельного дерева и в каждом отдельном стробиле сильно варьирует (таблица 2).

Таблица 1 – Феноритмика развития женских репродуктивных структур и эмбриогенеза хвойных видов (*Pinaceae*, *Cupressaceae*) в северной тайге (по результатам 25-летних наблюдений)

| Фаза (стадия) | Сумма эффективных температур, % от среднеголетних значений (год развития) | | | |
|---|--|------------------|------------------|-------------------|
| | сосна | ель | листвен- ница | можже- вельник |
| Мейоз материнской клетки макроспор и образование тетрады (триады) макроспор (комплексов тетрад-триад) | 22,4-24,0 (2) | 5,4 (2) | 3,0-5,9 (2) | 18,0 (2) |
| Начало формирования нуклеарного гаметофита | 24,9 (2) | 6,7 (2) | 6,4 (2) | 19,0 (2) |
| Начало формирования клеточного гаметофита и появление инициалей архегониев | 16,1 (3) | 15,4 (2) | 11,4-18,4 (2) | 36,0-43,0 (2) |
| Оогенез, образование ядра яйцеклетки и шейковых клеток, формирование обкладки архегониев (архегониальных комплексов), вакуолизация архегониев, перемещение ядра яйцеклетки в центр архегония, оплодотворение и проэмбриогенез | 24,9-47,5 (3) | 24,0-45,6 (2) | 19,1-40,7 (2) | 45,0-60,0 (2) |
| Ранний эмбриогенез – недифференцированные эмбрионы шаровидной формы | 51,4-59,1 (3) | 48,5 (2) | 41,7 (2) | 60,0-80,0 (2) |
| Ранний эмбриогенез – недифференцированные эмбрионы булабовидной формы | 60,1-67,5 (3) | 50,4 (2) | 50,4 (2) | 18,0-22,0 (3) |
| Поздний эмбриогенез – начало морфологической дифференциации эмбриона | 69,3 (3) | 51,4-59,1 (2) | 51,4-69,3 (2) | 24,0 (3) |
| Полная морфологическая дифференциация зародыша | 85,9 (3) | 70,2 (2) | 70,2 (2) | 36,0 (3) |

Интеракция мужского и женского гаметофитов у лиственницы иная, чем у сосны и ели. Некроз тканей мегagamетофита и мегаспорангия в неопыленных семязачатках у лиственницы совпадает с началом образования архегониев, когда семенная кожура уже сформировалась. Поэтому, ко времени созревания шишек такие семязачатки перерождаются в пустые семена, внешне не отличимые от выполненных. Таким образом, причиной формирования пустых семян в шишках лиственницы являются как стерильность пыльцы, так и отсутствие опыления. Доля пустых семян в структуре урожаев у лиственницы в северотаежных популяциях составляет, в среднем, от 40 до 80% (таблица 2). У отдельных деревьев она может достигать 98-99%.

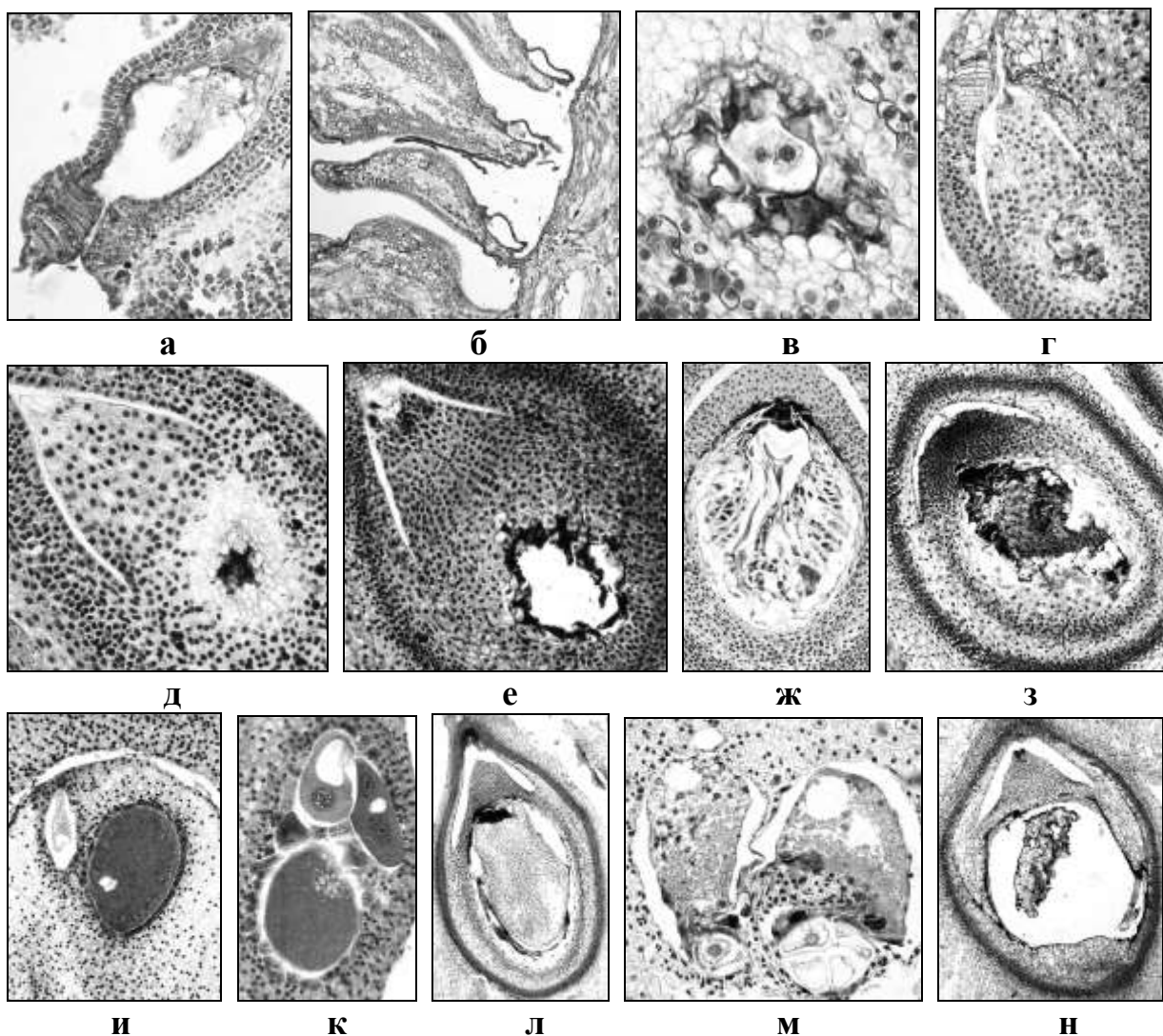


Рисунок 1 – Нарушения при гистогенезе женских репродуктивных структур и эмбриогенезе у сосны обыкновенной в северной подзоне тайги
 а – деградированные ткани мегаспорангия и гаметофита; б – участок стробила с семязачатками, деградировавшими на ранних стадиях развития; в – деградация клеток зоны, прилегающей к гаметофиту в начале свободной ядерных делений; г – начало деградации халазальной части семязачатка; д, е – некрозы мегагаметофита; ж, з – некрозы архегониальной зоны и начало деградации и некрозы формирующегося клеточного гаметофита; и – дегенерация одного из архегониев; к – полиархегония, формирование архегониев из клеток обкладки; л – деградация архегониев, сохранился клеточный гаметофит с постепенно затухающими митозами; м – деградационные процессы в проэмбриогенезе; н – деградация тканей семязачатка в позднем эмбриогенезе
 (а-е – семязачатки второго, ж-и – третьего года развития)

У можжевельника более половины нарушений в гистогенезе женских репродуктивных структур происходит еще до опыления, на ранних стадиях развития семязачатков, что приводит к уменьшению общего числа семян в «шишкоягодах». Нарушения в развитии клеточных гаметофитов и формировании архегониальных комплексов совпадают по времени с началом дифференциации спермодермы, и приводят к образованию т.н. «пустых» семян. Нарушения в эмбриогенезе (особенно в проэмбриогенезе и раннем

эмбриогенезе) могут приводить к гибели эмбриональных инициалей и эмбрионов на ранних стадиях развития. В этих случаях формирование мегаспорофитов (эндоспермов) протекает деструктивно и также приводит к образованию «пустых» семян, внешне не отличимых от нормально развитых – семян, имеющих хорошо развитую семенную кожуру, но с полностью деградировавшими мягкими тканями. Число пустых семян в общей структуре урожая у можжевельника в границах популяции имеет средний уровень индивидуальной изменчивости (коэффициент вариации обычно не превышает 20-30%). По результатам рентгенографического анализа семян в северотаежных популяциях можжевельника наблюдается довольно высокий уровень полиэмбрионии. В среднем, число семян с двумя (крайне редко – более) зародышами у можжевельника здесь составляет 3,9%, тогда как уровень полиэмбрионии в северотаежных популяциях сосны составляет, в среднем, 1,4%, ели – 1,6%, лиственницы – 0,7%. Все выявленные случаи полиэмбрионии у можжевельника относятся к случаям простой (полизиготической) полиэмбрионии.

Таблица 2 – Потенциальная семенная продуктивность и доля пустых семян в структуре урожаев видов сем. *Pinaceae* в северотаежных популяциях (в числителе – среднееарифметическое значение, М; в знаменателе – коэффициент вариации, CV, %)

| Показатель | сосна | ель | лиственница |
|--|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| Количество фертильных мегаспорофиллов | $\frac{20,1 \pm 1,6}{19,3}$ | $\frac{81,8 \pm 4,4}{16,0}$ | $\frac{30,1 \pm 1,19}{13,3}$ |
| Количество рецептивных семязачатков | $\frac{40,1 \pm 3,2}{19,3}$ | $\frac{163,0 \pm 9,0}{16,6}$ | $\frac{60,2 \pm 2,37}{13,4}$ |
| Относительное количество пустых семян, % (от – до) | $\frac{10,5 - 30,0}{28,3 - 75,3}$ | $\frac{12,3 - 57,0}{6,2 - 66,4}$ | $\frac{43,8 - 80,8}{26,3 - 64,7}$ |
| Количество череззерницы, % | не определялось | $\frac{4,8 - 41,5}{32,8 - 115,3}$ | не определялось |

В развитии мужских репродуктивных структур северотаежных хвойных видов наиболее критичным периодом является мейоз микроспороцитов. В условиях северной подзоны тайги мейоз у сосны начинается при сумме накопленных эффективных температур 5,5-5,8 %, у можжевельника – 7,9-11,4% от среднегодовалого значения общей суммы эффективных температур. Мейоз в микроспороцитах у лиственницы начинается осенью, в октябре. К зимнему покою микроспороциты переходят на стадии профазы I, в диплотене. В условиях северной подзоны тайги при просмотре препаратов микростробилов, зафиксированных в середине февраля, единичные микроспороциты находились на стадии метафазы первого деления, что говорит о возможности зимнего возобновления мейоза у лиственницы. Весеннее развитие пыльцы у лиственницы в северной подзоне тайги начинается в конце марта – начале апреля при достижении среднесуточных температур воздуха порогового значения -4°C.

Из всех фаз мейоза наиболее продолжительна профазы первого деления. Активная стадия мейоза (диакинез – А-II) довольно скоротечна. Продолжительность ее у разных видов и в зависимости от погодных условий может быть различной (от 2-3 дней у можжевельника до 4-8 дней у лиственницы). Деления ядер в микроспороцитах протекают асинхронно, и в препарате одного микростробила можно иногда наблюдать почти все стадии мейоза, от MI до AII, и даже начало образования тетрад. Распад тетрад происходит примерно спустя 3-4 дня после их формирования. После распада тетрад наблюдается довольно продолжительная пауза («интерфаза микроспоры»), длящаяся, в зависимости от погодных условий, у сосны 5-10, у лиственницы 10-14 дней.

Начало микрогаметофитогенеза у сосны, ели и лиственницы протекает эндогенно, внутри микроспорангия, и приводит к образованию 5-клеточного пыльцевого зерна. Клеточные деления при эндогенном микрогаметофитогенезе следуют непрерывно одно за другим в течение 7-10 дней. После их завершения следует небольшая (4-5 дней) пауза. У можжевельника пыльца одноклеточная, т.е. является, по сути, не проросшей в микрогаметофит микроспорой. Пыление у сосны в условиях северной подзоны тайги начинается при сумме накопленных эффективных температур 21,5-22,5 % от среднегодовалого значения общей суммы эффективных температур. Пыление у лиственницы наблюдается обычно в середине мая, у можжевельника чаще всего во второй – начале третьей декады июня.

В процессе микроспорогенеза, особенно в «активной стадии» мейоза микроспороцитов (MI-AII), можно наблюдать многочисленные нарушения нормального течения этих процессов. В условиях северной подзоны тайги к наиболее частым нарушениям при микроспорогенезе у лиственницы относятся выбросы хромосом за пределы веретена деления в MI и AI, фрагментация хромосом и выбросы фрагментов, нарушения в расхождении хромосом (простые и сложные мосты, отстаивания и неравномерное расхождение) в AI и AII, агглютинация хромосом, дефекты веретена деления, образование линейных триад и тетрад микроспор, образование пентад, гексад (рисунок 2).

Кроме того, для лиственницы характерны такие морфологические дефекты, как образование неразделившихся диад микроспор вследствие выпадения второго деления мейоза, разрыв экзины микроспоры и плазмолиз. Следует отметить, что, за редким исключением, невозможно точно установить, какие нарушения в мейозе и каким именно образом приводят к тем или иным тератологическим изменениям пыльцевых зерен и к стерильности пыльцы. Нарушения в мейозе у можжевельника в северной тайге немногочисленны (< 0,1 % от всего количества микроспороцитов).

Эффективность опыления определяется объемами продуцируемой пыльцы и близостью реципиента к модулятору, аэродинамическими свойствами пыльцы, продолжительностью периода рассеивания пыльцы, эффективностью механизмов улавливания пыльцы, а также метеоусловиями в период пыления деревьев. Индивидуальная изменчивость показателей выхода

пыльцы по массе или объему из микростробила в границах популяции имеет вид нормального распределения. Однако в древостое встречается небольшое число индивидуумов, чей мужской генеративный потенциал на 2-3 порядка выше остальных, поэтому индивидуальная изменчивость особей по общей пыльцевой продуктивности выражается логнормальной кривой. Северотаежные хвойные виды в зрелом возрасте продуцируют избыточное количество пыльцы. Один гектар соснового древостоя, достигшего максимума репродуктивного потенциала, ежегодно продуцирует здесь от 150 кг до 1 т пыльцы и, как показывают расчеты, на одну рецептивную семяпочку приходится, в среднем, 10^{11} - 10^{12} пыльцевых зерен. В северной тайге в урожайный 2012 год объем пыльцы, произведенной одним деревом ели, составил 600,6 г, или $0,326 \cdot 10^{10}$ пыльцевых зерен, что в пересчете на 1 га составляет около 120 кг, или $0,652 \cdot 10^{12}$ пыльцевых зерен ($0,665 \cdot 10^5$ пыльцевых зерен на каждый рецептивный семязачаток).

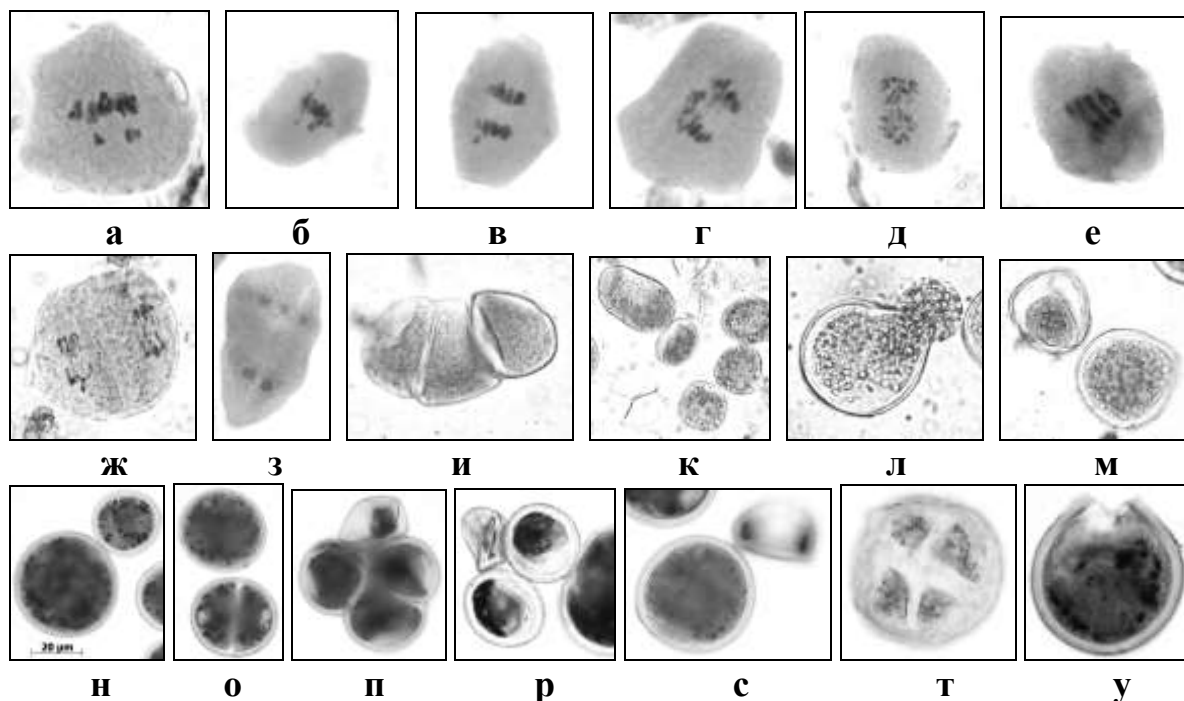


Рисунок 2 – Нарушения при микроспорогенезе (а-м) и аномалии развития пыльцевых зерен (н-у) у лиственницы в северной подзоне тайги

а – выбросы в MI; б – фрагментация и выбросы фрагментов в MI; в – выбросы в AI; г – отставания в расхождении и агглютинация в AI; д – неравномерное расхождение в AI; е – мультипликативное веретено деления в AI; ж – отставания и мосты в AII; з – формирование пентады; и – линейные триады и тетрады; к – образование диады микроспор (вверху слева) в результате выпадения второго деления; л – разрыв стенки микроспоры; м – плазмолиз; н – гигантское пыльцевое зерно (слева); о – двойной микрогаметофит (внизу); п – полиспория; р – недоразвитые и деформированные пыльцевые зерна; с, т – микроспоры с прерванным циклом развития (с – на стадии анафазы I, справа, вверху; т – на стадии поздней анафазы II); у – пыльцевое зерно с разрывом экзины

Аэродинамические свойства пыльцы хвойных видов определялись эмпирически по средней скорости свободного падения и по скорости

осаждения в этиловом эфире. Полученные данные близки к результатам, полученным авторами, использовавшими в своих исследованиях методы стробоскопического микрофотографирования (Niklas, Paw, 1983). Наиболее высокими аэродинамическими свойствами пыльцы наделены те виды, пыльцевые зерна которых имеют полые боковые расслоения экзины («воздушные мешки») – сосна и, особенно, ель. Пыльцевые зерна можжевельника, несмотря на свою высокую относительную массу, благодаря малым размерам и многочисленным орбикулам, по своим аэродинамическим характеристикам приближаются к сосне и ели. Самыми низкими из изученных видов аэродинамическими качествами пыльцы обладает пыльца лиственницы.

Изучение пыльцевого режима в природных северотаежных популяциях хвойных видов проводили в 2002-2010 гг. Выявленные закономерности временного распределения плотности пыльцевых потоков каждого из изученных видов принципиально сохраняются из года в год (рисунок 3). Почасовая динамика концентрации пыльцы в воздухе в период пыления сосны, ели и лиственницы выражается асимметричной синусоидой. Аналогичные картины распределения наблюдали и другие авторы, изучавшие пыльцевой режим в природных и искусственных популяциях хвойных видов (Некрасова, 1983; Nikkanen, 2001; Nikkanen et al., 2002 и др.). Динамика среднесуточных значений плотности пыльцевых потоков у этих видов аппроксимируется логнормальной кривой. Синусоидальный тип кривой распределения плотности пыльцевого потока у можжевельника нивелируется за счет очень короткого (не более 4-х часов) периода массового пыления, при котором почти вся масса производимой пыльцы оседает вблизи от модулятора.

Опыты по искусственному опылению сосны были проведены в 1986-1987 гг. на Залесской лесосеменной плантации семенного происхождения (Устюженский лесхоз Вологодской области). В 1986 году на 20 деревьях по 20 вариантам было проведено искусственное опыление более 12 тыс. женских шишечек, в 1987 году – на 12 деревьях по 17 вариантам – около 11 тыс. женских шишечек. Испытывались варианты по срокам хранения пыльцы – от 2 до 15 лет (8 вариантов опыления) и по режимам хранения пыльцы – от -196°C до $+4^{\circ}\text{C}$ и от 0 до 40% относительной влажности (8 вариантов опыления в 1986 и 9 – в 1987 гг.). В качестве контроля использовались изолированные, но не опыленные стробилы, свободное опыление, опыление свежесобранной пыльцой (ксено- и гейтоногамное), опыление некротированной пыльцой.

В неопыленных стробилах дегенерация тканей семязачатков наблюдалась уже через 5-7 дней после окончания периода рецептации, а уже через 2 недели в неопыленных стробилах не было ни одной нормально функционирующей семяпочки. Через 30 дней почти все неопыленные семяпочки погибли. Массовый отпад неопыленных стробилов, начавшийся в конце первой декады июля почти одновременно у всех деревьев, примерно через 70 дней после «цветения» сосны завершился практически полной гибелью всех шишек (рисунок 4).

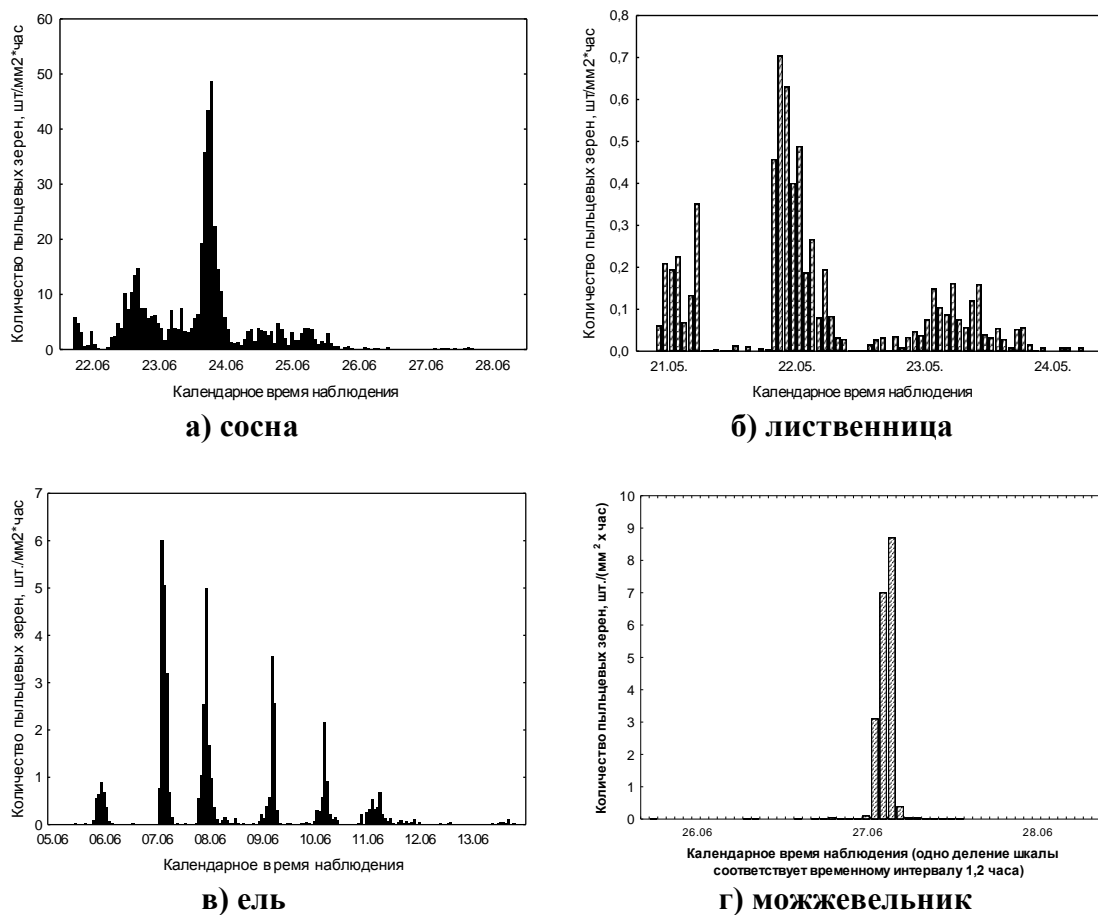


Рисунок 3 – Динамика пыления северотаежных хвойных видов (Архангельский лесхоз; а – 2004, б – 2006, в – 2005, г – 2010)

Дегенерация тканей семячатков, опыленных некротированной пылью, протекала медленнее, в ряде случаев у небольшого числа семяпочек в сохранившихся к концу вегетации стробилах наблюдались нормально функционирующие ядерные гаметофиты. При гейтоногамии число семяпочек, погибших на ранних этапах развития значительно превышало аналогичные показатели при ксеногамии, что выражалось и в большем отпаде стробилов. В дальнейшем все структуры семяпочки развивались нормально до момента оплодотворения. При гейтоногамии снижается средняя масса зрелых шишек, среднее количество и общая масса семян в одной шишке, а также жизнеспособность семян, их техническая всхожесть и энергия прорастания, возрастает череззернистость. При этом линейные размеры шишек, масса 1000 шт. выполненных семян, абсолютная всхожесть семян, средний семенной покой и длина гипокотилия не изменяются по сравнению с ксеногамным типом опыления. Совершенно иные способы взаимной интеракции наблюдались при опылении ослабленной пылью. Опыление такой пылью приводит к различным отклонениям от нормального развития семячатков. Во всех вариантах опытов тесная положительная корреляция между процентом дегенерировавших семячатков и процентом погибших стробилов наблюдалась только в год опыления.

Опыты по искусственному опылению лиственницы проводились в 1999 и 2000 гг. на базе дендрологического сада Северного НИИ лесного хозяйства по следующим вариантам: изоляция без опыления, ксеногамия, гейтоногамия, опыление пылью, некротированной термическим шоком. Существенных различий в сохранности стробиллов и средних размеров зрелых шишек в разных вариантах опытов не наблюдалось. Статистически недостоверны различия среднего количества семян в одной шишке. Отсутствие опыления не препятствовало формированию тканей спермодермы. Семена, полученные из неопыленных стробиллов ни по своим размерам, ни по окраске не отличались от семян, сформировавшихся после ксено- или гейтоногамного опыления. Самоопыление существенно (в 10-25 раз по сравнению с перекрестным опылением) снижает вероятность формирования семян с полноценными зародышами, однако не всегда ксеногамия дает лучшие результаты. Средние значения относительной автофертильности и числа летальных эквивалентов на зиготу составили: в опыте 1999 года – 0,04 и 12,9, в опыте 2000 года – 0,10 и 9,2 соответственно.

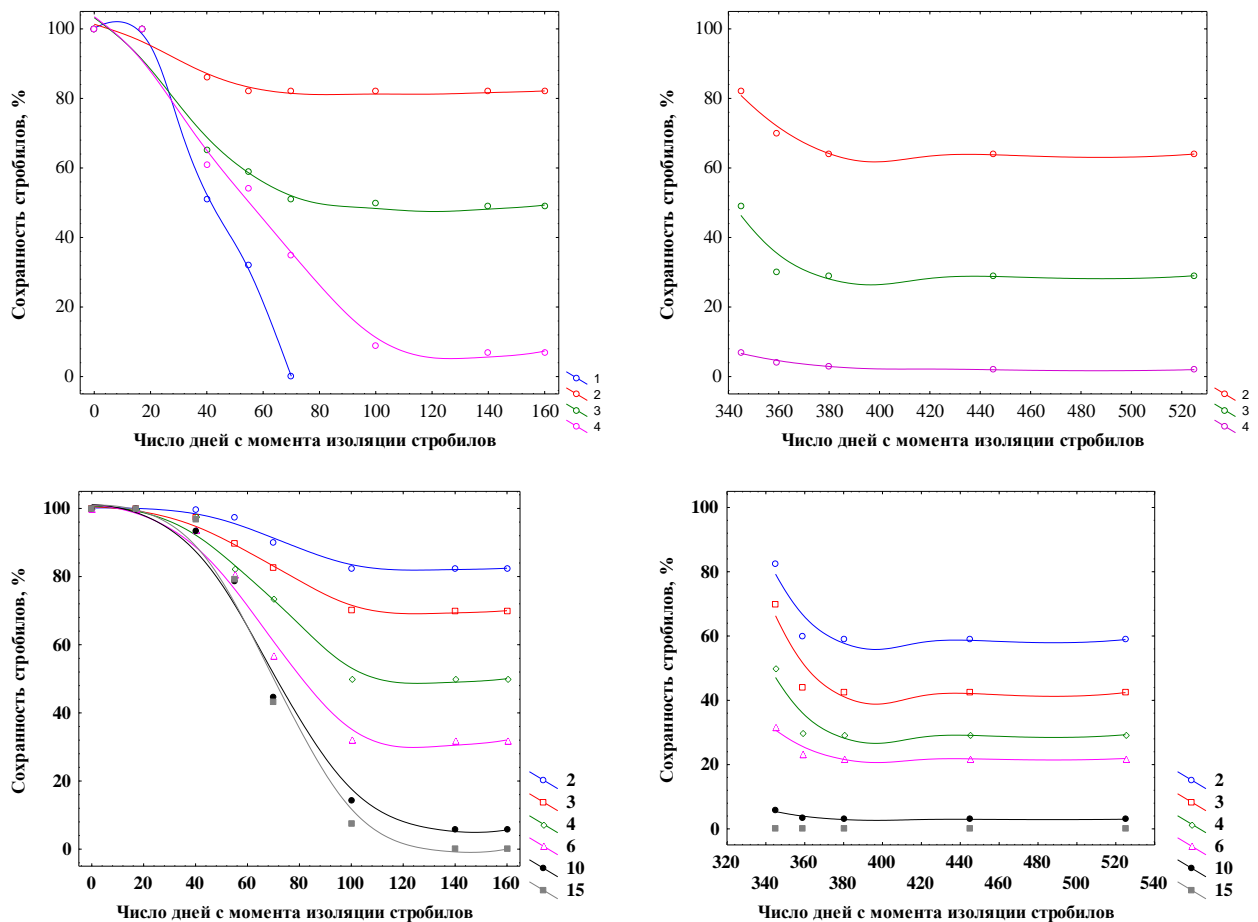


Рисунок 4 – Динамика отпада женских стробиллов сосны в опыте по контролируемому опылению 1986 года: сверху – контрольные варианты: 1 – изоляция без опыления, 2 – ксеногамия, 3 – гейтоногамия, 4 – опыление некротированной пылью; внизу – опыление пылью, хранившейся, соответственно, в течение 2, 3, 4, 6, 10 и 15 лет в эксикаторах над хлористым кальцием при температуре 0...+1°C (усредненные данные по всем опытным деревьям)

Методами световой и сканирующей электронной микроскопии проведено изучение морфологии пыльцевых зерен северотаежных видов *Pinaceae* и *Cupressaceae*. Размеры пыльцевых зерен у всех изученных видов характеризуются очень низкой (по С.А. Мамаеву, 1970) вариабельностью. Так, у сосны индивидуальная изменчивость размеров пыльцевых зерен 2,56-5,77%, популяционная – 3,2-5,6%. Однако у отдельных деревьев отклонения средних значений размеров пыльцевых зерен от среднепопуляционных достигают 17-35%. Размеры пыльцы не связаны с ее жизнеспособностью (для сосны коэффициенты корреляции от +0,072 до +0,167). Распределение пыльцевых зерен по размерам в природных популяциях у всех изученных видов приближается к нормальному.

Все северотаежные хвойные виды ежегодно стабильно продуцируют некоторое количество аномальных пыльцевых зерен из-за нарушений в мейозе микроспороцитов и эндогенном микрогаметофитогенезе (у *Pinaceae*). У тех видов сем. *Pinaceae*, пыльцевые зерна которых снабжены воздушными мешками, к наиболее распространенным аномалиям относятся: редукция воздушных мешков, увеличение их числа до 3-4, срастание мешков, гигантские пыльцевые зерна, имеющие размеры в 1,5-2,5 раза больше обычного, зерна-карлики и некоторые другие. У лиственницы диады и триады микроспор иногда развиваются в гигантские пыльцевые зерна, размеры которых превышают размеры среднестатистического зерна более чем в два раза. Кроме того, для лиственницы характерна полиспория, случаи которой у отдельных деревьев могут быть весьма многочисленными. Обычно суммарное количество аномальных пыльцевых зерен в общем пуле пыльцы невелико, и не превышает 2-5%. Однако число таких аномалий может быть более существенным при наследственных тератологиях, а также при неблагоприятных погодных условиях в период микроспорогенеза, при радиационном воздействии на мейоциты, и в ряде других случаев. У можжевельника обыкновенного, произрастающего в северной тайге, из аномалий отмечены только карликовые и деформированные пыльцевые зерна и, крайне редко, встречаются гигантские полиплоидные зерна. Число аномалий в общем пуле пыльцы у можжевельника не превышает 2-3%.

Методом одномерной восходящей бумажной хроматографии определено содержание свободных протеиногенных аминокислот в пыльце сосны обыкновенной, сосны Банкса, сосны скрученной, интрогрессивного гибрида ели сибирской и европейской и пихты сибирской. Наибольшее количество протеиногенных аминокислот присутствует в пыльце пихты сибирской – 1975 мг/100 г, в пыльце ели – 1459 мг/100 г, меньше всего аминокислот содержится в пыльце сосны Банкса – 657 мг/100 г. В составе протеиногенных аминокислот в пыльце всех изученных видов преобладают аргинин и глутаминовая кислота.

Проращивание пыльцы сосны и ели *in vitro* любым из известных способов не представляет экспериментальных трудностей. При культивировании *in vitro* средняя длина пыльцевых трубок у сосны редко превышает 250-300 мкм, и в них происходят те же метаморфозы клеточных и ядерных структур мужского

гаметофита, которые конституционно закреплены в развитии их *in vivo* в год опыления. При проращивании пыльцы ели на сахаросодержащих гелеобразных средах формируются длинные массивные трубки с большим количеством крахмальных зерен, часто с булавовидным утолщением кончика трубки, длина пыльцевых трубок составляет, в среднем, 430-480 мкм, у отдельных деревьев она может достигать 1000-1200 мкм. Ветвление пыльцевых трубок для ели в целом не свойственно, однако случаи простого дихотомического ветвления пыльцевых трубок у ели все же встречаются довольно часто.

Проращивание пыльцы лиственницы *in vitro* представляет значительные экспериментальные трудности. Процессы формирования пыльцевых трубок у *Larix* все еще не вполне понятны (Owens, Morris, 1990). По результатам экспериментов предложена методика определения жизнеспособности пыльцы лиственницы (рисунок 5).

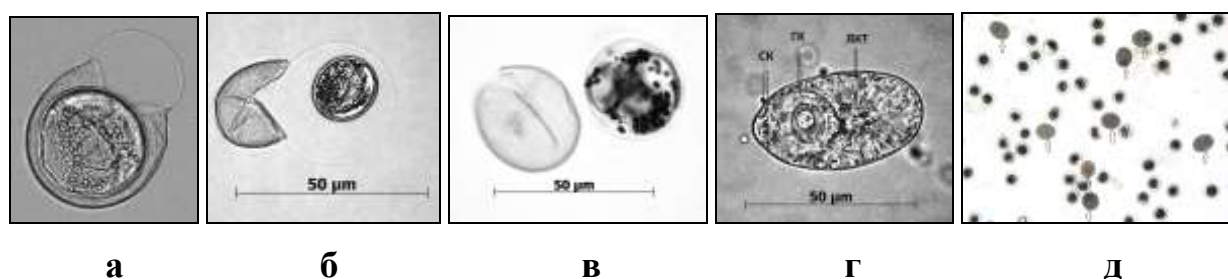


Рисунок 5 – Проращивание пыльцы лиственницы сибирской *in vitro*

а – образование гидрофильной капсулы (справа вверху видны ее контуры) и разрыв экзины пыльцевого зерна; б – экзина (слева) медленно «сползает» с гидрофильной капсулы (справа), внутри которой находится пыльцевое зерно; в – пыльцевое зерно (справа) со сброшенной экзиной (слева); г – начало формирования пыльцевой трубки (ск – стерильная клетка; гк – генеративная клетка; якт – ядро клетки трубки). Пыльца проращивалась в dH_2O методом «висячей капли»; д – методика оценки жизнеспособности пыльцы лиственницы сибирской (потенциально жизнеспособные пыльцевые зерна указаны стрелками)

По результатам сканирования поверхности гидратированных пыльцевых зерен и проращивания пыльцы *in vitro* дано уточненное описание процесса формирования пыльцевых трубок у можжевельника обыкновенного. Интересно отметить, что гидрофильная капсула, участвующая в механизме сбрасывания экзины, при культивировании пыльцевых трубок *in vitro* лизирует, тогда как при проращивании пыльцы *in vivo* она сохраняется до момента оплодотворения.

Для изучения динамики роста пыльцевых трубок *in vitro* была поставлена серия экспериментов по проращиванию пыльцы 4 видов сосен (*Pinus sylvestris* L., *P. banksiana* Lamb., *P. strobus* L., *P. sibirica* Du Tour.) и 1 – ели (*Picea abies* (L.) Karst. x *P. obovata* Ledeb.). Показатель жизнеспособности пыльцы (процент проросших пыльцевых зерен) коррелирует с интенсивностью роста пыльцевых трубок. У особей, продуцирующих пыльцу с высокой жизнеспособностью энергия прорастания и длина пыльцевых трубок также выше. Эта взаимосвязь выражается прямой зависимостью. Для сосны $r = +0,766$ ($p < 0,05$), для ели $r = +0,610$ ($p < 0,05$).

Для изучения влияния сахаров на прорастание пыльцы в состав агаровой среды вводились добавки моно- (глюкоза и фруктоза) и дисахаридов (сахароза). Опыты проводились на двух видах сосен: обыкновенной и скрученной. Лучшие результаты были получены на средах, содержащих только сахарозу. Изучение влияния концентрации сахарозы в составе среды на рост пыльцевых трубок выполнено для 5 хвойных видов сем. *Pinaceae*: сосен обыкновенной, Банкаса, веймутовой, кедровой сибирской и ели (сибирская х европейская). Для проращивания пыльцы большинства изученных видов оптимальны невысокие концентрации сахарозы – 5-10%. В опытах по стимуляции прорастания пыльцы достоверное увеличение длины пыльцевых трубок у сосны и ели наблюдалось только при введении в состав среды небольшого количества борной кислоты, и особенно сочетания малого количества аскорбиновой и борной кислот. Эксперименты по изучению влияния *pH* среды на прорастание *in vitro* пыльцы сосны обыкновенной и ели показали, что для прорастания пыльцы сосны оптимальны кислые и слабокислые среды ($3,6 < pH < 5,6$), резкое снижение (до 0%) прорастаемости пыльцы отмечено в диапазоне $3,3 > pH > 8,3$. Для прорастания пыльцы ели оптимальны нейтральные и слабокислые среды (pH 6,0-7,0). Удовлетворительное прорастание пыльцы ели отмечалось в диапазоне *pH* среды 4,5-8,0. Резкое снижение (до 0%) прорастаемости пыльцы ели отмечено в диапазоне $3,5 > pH > 9,0$.

Эксперименты по изучению влияния условий и продолжительности хранения на жизнеспособность пыльцы сосны обыкновенной показали, что в лабораторных условиях наиболее быстрое снижение показателей жизнеспособности пыльцы происходит в течение первых 45 дней с момента извлечения ее из стробиллов, а через 75-100 дней наступает практически полная утрата ею жизнеспособности. Хранение пыльцы сосны при 0...+2°C в эксикаторах над хлористым кальцием гарантирует ее высокую жизнеспособность в течение 2-3 лет. Пыльца *Pinus sylvestris* и *P. mugo*, хранившаяся в эксикаторах над хлористым кальцием при 0...+2°C, может сохранять низкую жизнеспособность в течение 17 лет. Эксперименты по криоконсервации пыльцы сосны обыкновенной показали ее высокую (70-80%) резистентность к воздействию низких температур при длительном хранении в жидком азоте.

Исследование пыльцевых трубок сосны, ели и лиственницы методами ИК-Фурье-спектроскопии (рисунок 6) показало наибольшее содержание гидроксильных групп в дистальной части пыльцевых трубок. Во всех зонах пыльцевых трубок наблюдались следующие полосы: 3350 см^{-1} – O–H-валентное колебание; 2710 см^{-1} – колебания C–H связи; 1760 см^{-1} – колебания карбоксильных групп; 1048 см^{-1} – колебания C–O связи. Во всех случаях в проксимальных кончиках пыльцевых трубок отмечено наименьшее содержание C–H и C–O связей.

С целью изучения влияния острого гамма облучения на жизнеспособность пыльцы сосны свежесобранную пыльцу облучали на гамма-облучательной установке «Исследователь» с источником Cs^{137} и мощностью

дозы 520 Р/мин. Минимальная поглощенная доза составила 10 Гр, максимальная – 4000 Гр. Зависимость всех показателей жизнеспособности пыльцы (процент проросших пыльцевых зерен, средняя длина пыльцевой трубки, энергия прорастания) от поглощенной дозы аппроксимируется уравнением логарифмической функции. При увеличении поглощенной дозы на 350-400 Гр все показатели жизнеспособности пыльцы снижаются в 2 раза. ЛД₉₉ составляет 2000 Гр.

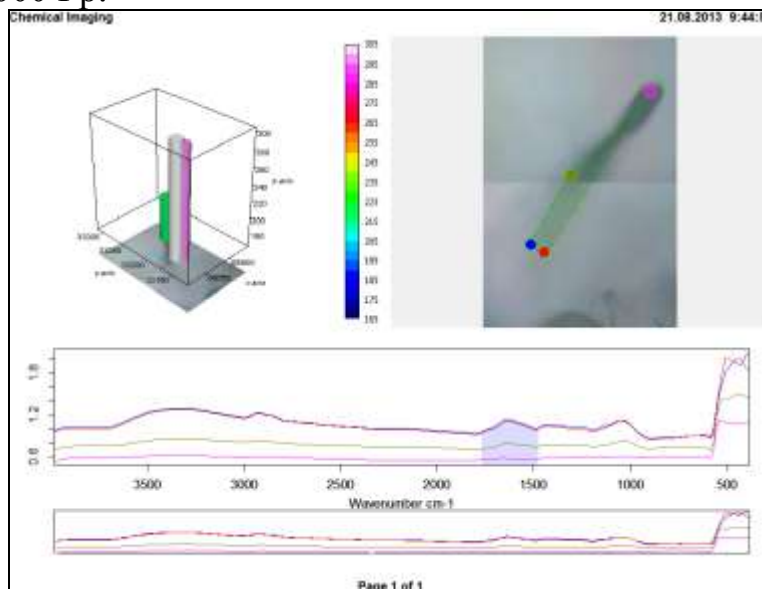


Рисунок 6 – ИК-спектр пыльцевой трубки сосны

Влияние хронического облучения на мужскую репродуктивную сферу сосны обыкновенной изучали в 1990-1991 гг. в 30-км зоне аварии на ЧАЭС. Между показателями жизнеспособности пыльцы и средней мощностью экспозиционной дозы по гамма-излучению установлена очень тесная отрицательная связь, достоверная во всех случаях при высоких уровнях значимости (таблица 3).

Таблица 3 – Коэффициенты корреляции между средней мощностью экспозиционной дозы (МЭД) и показателями жизнеспособности пыльцы в зоне антропогенной радионуклидной аномалии

| Год сбора пыльцы | Концентрация сахарозы, % | Коэффициенты корреляции между жизнеспособностью пыльцы и МЭД | | Коэффициенты корреляции между энергией прорастания пыльцы и МЭД | |
|------------------|--------------------------|--|--------------------|---|--------------------|
| | | $r \pm m_r$ | F _{факт.} | $r \pm m_r$ | F _{факт.} |
| 1990 | 10 | - 0,916 ± 0,072 | 12,7 | - 0,960 ± 0,035 | 20,1 |
| | 20 | - 0,812 ± 0,152 | 5,3 | - 0,806 ± 0,157 | 5,1 |
| 1991 | 10 | - 0,935 ± 0,056 | 16,6 | - 0,963 ± 0,032 | 30,0 |
| | 20 | - 0,965 ± 0,030 | 31,7 | - 0,964 ± 0,032 | 30,3 |

Частота хромосомных aberrаций на загрязненных участках во всех случаях была выше, чем на контроле. С увеличением дозовой возросло количество ветвящихся пыльцевых трубок и появлялись трубки со сложным

ветвлением. Наиболее высокие значения содержания Cs^{137} на «грязных» участках наблюдались в пыльце и очищенных микростробилах (соответственно, 110,0 и 150,0 Бк/г), т.е. в условиях радиоактивного загрязнения территории наиболее значительное количество радионуклидов поступает в генеративные органы сосны в растворенном виде с восходящим током воды из почвы.

4. ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЕ

У сосны обыкновенной по окраске микростробилов выделено две основные формы: «краснопыльниковая», f. *erythranthera* Sanio (var. *rubriflora* Bouchenau), и «желтопыльниковая», f. *sulfuranthera* Kozubov. В северотаежных популяциях сосны доля «краснопыльниковых» форм в составе насаждений составляет, в среднем, 28,6%, «желтопыльниковых» – 51,2%, промежуточных (f. *rosea*) – 20,2%. Между «желто»- и «краснопыльниковыми» формами сосны обыкновенной достоверных различий ни по качеству продуцируемой пыльцы, ни по ее размерам, ни по другим морфологическим признакам не выявлено.

По окраске молодых женских шишек у ели различают «красношишечную» (f. *erythrocarpa* Purk.), «зеленошишечную» (f. *chlorocarpa* Purk.) и промежуточную (f. *dichroa* Domin.) формы. В северной и крайнесеверной тайге доля «красношишечных» форм составляет 95-100%.

Для лиственницы указывают на три формы по окраске молодых женских шишек: «красноцветную», f. *rubriflora* Szafer, «зеленоцветную», f. *viridiflora* Szafer (f. *viridis* Schröd.) и «розовоцветную» (переходную), f. *rosea* Szafer. Количественное соотношение разных форм в североевропейских популяциях *Larix sibirica* (L. *sukaczewii*) составляет, в среднем: зеленошишечные – 52%, красношишечные – 33%, промежуточные формы – 15%. В северотаежных популяциях *L. sibirica* наблюдается незначительное увеличение числа семян в макростробилах у «зеленошишечных» форм. Для них также характерны более крупные шишки с относительно более крупными семенами. Достоверных различий по соотношению различных категорий семян в шишках у разных форм не выявлено.

В составе северотаежных популяций сосны преобладают особи с темным цветом семенной кожуры: черным (47,8-80,0%), бурым (9,7-25,0%), реже коричневым (0-29,5%), доля деревьев со светлоокрашенными семенами не превышает 10% (белые – 0-2,3%, бежевые – 0-9,4%). Оценка степени сходства северотаежных популяций сосны по признаку «цвет семенной кожуры» на основе парных корреляционных статистик по *r*-критерию и *I*-критерию показала, что все доказанные различия обусловлены стохастическими закономерностями и носят случайный характер. Все разнообразие крылаток семян сосны сводится к желто-бурым, ореховым, бурым, красновато-бурым. Прямая корреляция между окраской семян и крылаток отсутствует.

Цвет семенной кожуры у ели в северотаежных популяциях представлен монотонными бурыми, крылаток – буровато-желтыми тонами. Исключение составляют довольно частые здесь случаи мозаицизма семян, когда в одной шишке, наряду с пигментированными, встречаются семена с развитыми эндоспермом и зародышем, но со светлой, чаще бежевой или бледно-бурой окраской семенной кожуры. Показатели качества светлоокрашенных семян, в среднем, ниже по сравнению с нормой, однако результаты проращивания таких семян неоднозначны. Для проведения сравнительного анализа показателей качества светло- и темноокрашенных семян ели использовались семена урожаев 2000 (Архангельский лесхоз, Беломорское лесничество) и 2012 гг. (Архангельский лесхоз, Лодемское лесничество). В опыте 2000 года абсолютная всхожесть светлоокрашенных семян была ниже примерно на 25% и составила, в среднем, 53,8%, всхожесть темноокрашенных – 78,6%. В одном случае абсолютная всхожесть «светлых» семян была выше. По энергии прорастания и по относительному количеству аномальных проростков (соответственно, 0,9 и 0,5%) эти семена практически не отличались. В опыте 2012 года абсолютная всхожесть темноокрашенных семян составила, в среднем, 85,0%. Средняя абсолютная всхожесть светлоокрашенных семян составила всего 3,9%.

По форме апофиза семенных чешуй у сосны обыкновенной выделяют три основные вариации: с плоским щитком – *f. plana* Engler, с бугорчатым – *f. gibba* Engler, с крючковатым щитком – *f. reflexa* Engler. В северотаежных популяциях сосны доля участия деревьев с вдавленным, гладким, бугорчатым и крючковатым апофизом составляет, в среднем, 1,8, 17,5, 65,0 и 15,7 %, соответственно. Оценка степени сходства северотаежных популяций сосны по признаку «форма апофиза семенной чешуи» на основе парных корреляционных статистик по *r*-критерию и *I*-критерию показала, что все доказанные различия носят случайный характер.

Форма и очертания контуров семенной чешуи у ели являются чрезвычайно изменчивыми морфологическими признаками (Голубец, 1968; Мамаев, 1972; Правдин, 1975). Полученные данные согласуются с данными других авторов (Правдин, 1975; Ильинов, Раевский, 2003). В северотаежных ельниках доминируют особи с формой семенной чешуи типичной ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. и гибридной с признаками сибирской, другие группы отсутствуют. Изменчивость морфометрических характеристик семенных чешуй низкая или средняя. Различия между популяциями, рассчитанные по критерию внутривидового разнообразия (показателю Шеннона) и по среднеарифметическим значениям признаков не доказаны.

Форма семенных чешуй у лиственницы отличается исключительным разнообразием, но у отдельного индивидуума в течение всей жизни она постоянна. Коэффициент вытянутости семенных чешуй (C_p) лиственницы в северо-европейских популяциях варьирует от 50 до 65%. По этому признаку доказаны достоверные различия между северо-восточными популяциями на территории обширного Беломорско-Кулойское плато и Приполярного Урала

($C_p = 60-65\%$), и юго-западными (Шелековская дача и р-н ст.Обозерская ($C_p = 50\%$)).

Взаимосвязь морфометрических параметров генеративных органов у *Pinaceae* обусловлена их пропорциональным сложением (соразмерностью) и функциональностью. Размер шишек является генетически детерминированным количественным признаком. Вместе с тем, на него слишком большое влияние оказывают другие факторы: широта (в меньшей степени долгота) местопроизрастания, условия местообитания, погодные условия в период формирования макростробилов, обилие урожая, возраст дерева, освещенность, месторасположение в кроне. В большинстве случаев коэффициенты изменчивости линейных размеров шишек в границах популяции (выдела) имеют низкие или средние значения.

Взаимосвязь размерных признаков шишек (длины, максимального диаметра и воздушно-сухой массы) аппроксимируется уравнениями прямой. Изменчивость размеров крылаток в северотаежных популяциях сосны, ели и лиственницы низкая или средняя. Форма и размеры крылаток опосредованно связаны с формой и размерами шишек, поскольку последние коррелируют с формой и размерами семенных чешуй. Между размерами (длиной) шишек и размерами (длиной) семян с крылатками выявлена высокая положительная корреляция. Между формой шишек и формой крылаток также наблюдается положительная корреляция. Связь между ними более опосредованная, поэтому коэффициенты корреляции между показателями формы шишек и крылаток имеют более низкие значения (таблица 4).

Таблица 4 – Взаимосвязь между морфометрическими показателями шишек и семян видов сем. *Pinaceae* в северотаежных популяциях

| Вид | Коэффициенты корреляции | | |
|-------------|-------------------------|---------------------|---------------------|
| | $l : l'$ | $l/d : l'/h'$ | $l : W_{f.s.}$ |
| сосна | $+ 0,788 \pm 0,026$ | $+ 0,496 \pm 0,038$ | $+ 0,518 \pm 0,093$ |
| ель | $+ 0,508 \pm 0,058$ | $+ 0,244 \pm 0,059$ | $+ 0,553 \pm 0,086$ |
| лиственница | $+ 0,521 \pm 0,032$ | $+ 0,268 \pm 0,051$ | $+ 0,256 \pm 0,122$ |

Где l – длина шишек, см; d – диаметр шишек, см; l' – длина семени с крылаткой, мм; h' – ширина крылатки, мм; $W_{f.s.}$ – масса 1000 шт. выполненных семян, г

У всех хвойных видов сем. *Pinaceae* наблюдается высокая индивидуальная изменчивость по выходу семян из шишек. Общее количество семян в одной шишке в северотаежных популяциях у отдельных индивидуумов варьирует: у ели – от 25,0 до 160,9, у сосны от 4,3 до 42,8, у лиственницы – от 11,1 до 52,5. Количество выполненных семян в шишках отдельных индивидуумов составляет: у ели – от 8,1 до 84,1%, у сосны – от 11,3 до 89,9%, у лиственницы – от 1,7 до 71,5%. Масса 1000 шт. выполненных семян в популяции сильно варьирует, что обусловлено как индивидуальной изменчивостью, так и географическими и эдафическими факторами. Связь размеров шишек с массой 1000 шт. выполненных семян в популяции чаще

высокая, но нестабильная (для сосны $r = +0,058 \div +0,709$, для ели $r = +0,120 \div +0,595$). Для популяций ели выявлена достаточно тесная связь между размерами (длиной и воздушно-сухой массой) шишек и общей массой выполненных семян в каждой из них. У сосны между массой 1000 шт. выполненных семян и количеством их в шишках наблюдается слабая или средняя отрицательная зависимость, аппроксимируемая прямолинейной функцией, или же такая корреляция отсутствует. Прямая связь между абсолютной всхожестью семян и массой 1000 шт. выполненных семян, их абсолютным и относительным количеством в шишках и размерами шишек в северотаежных популяциях сосны, ели и лиственницы отсутствует ($r = -0,326 \div +0,199$), либо носит опосредованный характер.

У можжевельника каких либо строгих закономерностей географической изменчивости количественных признаков генеративных органов не выявлено. Для него более характерна индивидуальная внутривидовая изменчивость размеров генеративных органов. Однако, и в этом случае, уровни изменчивости варьируют от низких (линейные размеры шишкочагод и семян, общее количество семян в зрелых шишкочагодах) до средних (масса шишкочагод и семян, доля выполненных семян). Следует отметить, что по мере продвижения на север качество семян у можжевельника, в целом, повышается.

5. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ХВОЙНЫХ ВИДОВ

По результатам электрофоретического фракционирования изоферментов мегагаметофитов изучен аллозимный полиморфизм природных северо- и крайне северотаежных популяций лесобразующих хвойных видов: сосны (*Pinus sylvestris* L.), ели (*Picea abies* (L.) Karst. x *P. obovata* Ledeb.) и лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb. = (?) *L. sukaczewii* Dyl.).

Частоты аллелей в 7 природных северотаежных популяциях сосны получены на основе изучения электрофоретических спектров 10 ген-ферментных систем гаплоидных тканей: аспаратаминотрансферазы (AAT, 2.6.1.1), алкогольдегидрогеназы (ADH, 1.1.1.1), диафоразы (DIA, 2.6.1.1), эстеразы (EST, 3.1.1.1), глутаматдегидрогеназы (GDH, 1.4.1.2), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (G-6-PD, 1.1.1.49), лейцинаминопептидазы (LAP, 3.4.1.1), малатдегидрогеназы (MDH, 1.1.1.37), малик-энзима (ME, 1.1.1.40) и шикиматдегидрогеназы (SkDH, 1.1.1.25). В анализ включено 14 полиморфных локусов с 40 аллельными вариантами. Частоты аллелей в 8-ми коренных северо- и крайнесеверотаежных популяциях ели получены на основе изучения электрофоретических спектров 8-ми ген-ферментных систем гаплоидных тканей: ADH, EST, GDH, G-6-PD, LAP, MDH, ME, SkDH. В анализ включено 10 полиморфных локусов с 38 аллельными вариантами. Частоты аллелей в 5-ти коренных северо- и крайнесеверотаежных популяциях лиственницы получены на основе электрофоретического анализа 8 ген-ферментных систем гаплоидных

тканей: AAT, GDH, G-6-PD, EST, LAP, MDH, ME, SkDH. Частота встречаемости аллелей оценивалась по 10 полиморфным локусам, несущих 24 аллельных варианта. Результаты этого исследования в обобщенном виде приведены в таблице 5.

Таблица 5

Показатели генетической изменчивости, подразделенность и гетерогенность северотаежных популяций хвойных видов сем. *Pinaceae*

| Порода | Гетерозиготность | | Коэффициент инбридинга, F | Среднее число аллелей на локус, μ | Доля полиморфных локусов, % | | F -статистики | | |
|-------------|------------------|-------|-----------------------------|---------------------------------------|-----------------------------|----------|-----------------|----------|----------|
| | H_o | H_e | | | P_{95} | P_{99} | F_{IS} | F_{IT} | F_{ST} |
| сосна | 0,197 | 0,234 | 0,154 | 2,12 | 74,5 | 85,7 | 0,168 | 0,195 | 0,032 |
| ель | 0,171 | 0,209 | 0,183 | 2,20 | 63,8 | 80,0 | 0,123 | 0,178 | 0,062 |
| лиственница | 0,101 | 0,126 | 0,188 | 1,54 | 40,0 | 48,0 | 0,095 | 0,123 | 0,033 |

Высоко полиморфными у сосны обыкновенной являются локусы Aat-2 (наблюдаемая гетерозиготность H_o в среднем равняется 0,454), Adh-1 ($H_o=0,394$), Adh-2 ($H_o=0,387$), Gdh ($H_o=0,364$). Слабо полиморфные: Dia-4 ($H_o=0,052$), G6pd ($H_o=0,011$), Lap-1 ($H_o=0,028$), Lap-2 ($H_o=0,042$). Остальные локусы – средне полиморфные (H_o от 0,115 до 0,229). Существенных различий в значениях показателей среднего количества аллелей на локус и относительного количества полиморфных локусов между северотаежными популяциями сосны, независимо от стадии сукцессии и условий произрастания (типа леса) не выявлено. Различия между уровнями гетерозиготности в изученных популяциях не существенны. Разброс среднепопуляционных значений наблюдаемой гетерозиготности (H_o) составляет -2,8...+2,6%, ожидаемой (H_e) -4,8...+3,6%. Следовательно, изученные выборки характеризуются близкими по значению уровнями генетического полиморфизма. В целом в северотаежных популяциях сосны этот уровень достаточно высок: каждое дерево сосны здесь, в среднем, гетерозиготно по 20% генов.

В северотаежных популяциях сосны наблюдается дефицит гетерозигот: индекс фиксации Райта (F) имеет довольно высокие положительные значения: от +0,079 до +0,259. Среднее значение показателя F_{ST} , определяющего подразделенность, относительно невелико и равняется 0,032. Следовательно, внутрипопуляционная составляющая генетической изменчивости сосны равна 96,8%, тогда как ее межпопуляционная составляющая – всего 3,2%. Таким образом, несмотря на довольно высокий уровень генетического полиморфизма и географическую удаленность друг от друга (т.н. генетическую изоляцию расстоянием) северотаежные популяции сосны в целом генетически однородны.

Среднее значение величины генного потока $N_e m$ равно 7,57, т.е. интенсивность обмена генами в северотаежных популяциях сосны составляет, в среднем, 8 мигрантов за поколение. Коэффициенты генетических дистанций между географически изолированными северотаежными популяциями сосны не превышают 0,015, в среднем они составляют 0,010. Это говорит о том, что все изученные популяции генетически близки между собой.

У ели относительно более высоким полиморфизмом отличаются локусы Gdh (H_o в среднем равна 0,331), Gbpd ($H_o=0,264$), Lap-1 ($H_o=0,213$), Lap-2 ($H_o=0,212$), Skdh-2 ($H_o=0,221$). Слабо полиморфными являются локусы Mdh-1 ($H_o=0,023$) и Me ($H_o=0,062$). Средне полиморфные: Adh-1 ($H_o=0,079$), Adh-2 ($H_o=0,164$), Est-2 ($H_o=0,142$). Несмотря на относительно более высокое аллельное разнообразие (в среднем 2,20 аллельных варианта на locus) ель в северотаежных популяциях, по сравнению с сосной, отличается несколько меньшим уровнем генетического полиморфизма ($P_{95}=0,638$, $P_{99}=0,800$, $H_o=0,171$). Различия между уровнями гетерозиготности в изученных популяциях ели более существенны по сравнению с сосной. Отклонения среднепопуляционных значений наблюдаемой гетерозиготности (H_o) от среднего значения для всех популяций составляет -4,5...+11,0%, теоретически ожидаемой гетерозиготности (H_e) -6,0...+8,5%. Вероятно популяции ели генетически более обособлены, поскольку обмен мужскими гаметами между ними менее эффективен. В целом уровень генетического полиморфизма в северотаежных популяциях ели, так же как и в популяциях сосны, довольно высокий: в среднем каждое дерево ели гетерозиготно по 17% генов.

Во всех изученных популяциях ели средние значения наблюдаемой гетерозиготности ниже теоретически ожидаемых. Дефицит гетерозигот в популяциях ели в большинстве случаев довольно существенный и, в целом, выше по сравнению с популяциями сосны. Среднее значение показателя F_{ST} равно 0,062, т.е. на долю внутрипопуляционной изменчивости у ели приходится 93,8%, на долю межпопуляционной изменчивости – 6,2%. Средняя величина генного потока $N_e m$ в северотаежных популяциях ели составляет 3,78. Таким образом, интенсивность обмена генетической информацией здесь не превышает 4-х мигрантов за поколение.

Значения коэффициентов генетических дистанций М. Nei (1972) между северотаежными популяциями ели составляют, в среднем, 0,022. Это говорит о том, что генетические различия между ними могут быть значительно более существенными, чем между популяциями сосны. Следовательно, северотаежные популяции ели характеризуются некоторой генетической неоднородностью.

Все популяции ели в западной части обширного Беломорско-Кулойского плато (пробные площади №№ 31-35 и 38) можно объединить в один «большой» кластер. Зимнебережная популяция (пробная площадь №37) существенно отличается от этих популяций по аллельному составу генов и кластеризуется отдельно от них. Наиболее значимые генетические различия выявлены между географическими изолированными популяциями ели на севере Архангельской

области (пробные площади №№ 31-35, 37 и 38) и на севере республики Коми (пробная площадь №36) (рисунок 7).

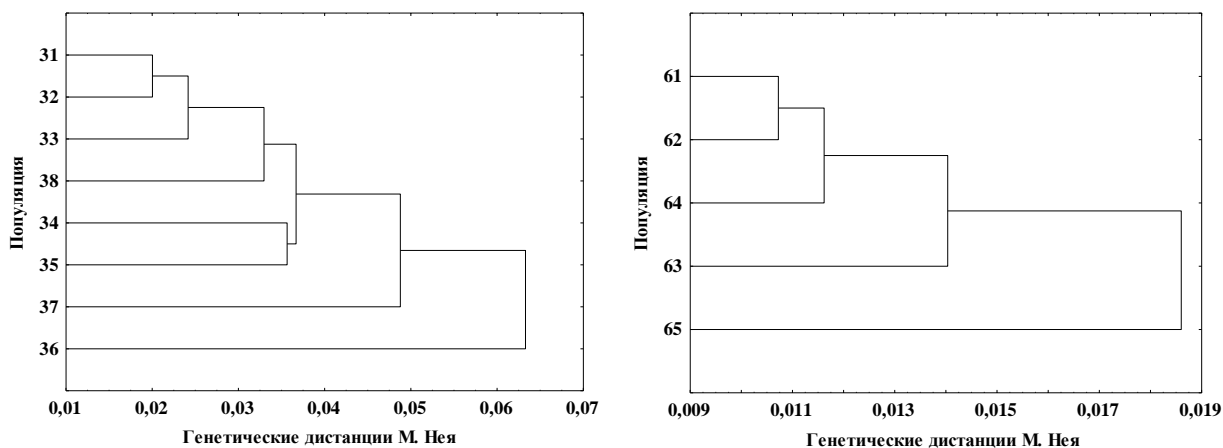


Рисунок 7 – Дендрограмма генетических дистанций М. Нея между северотаежными популяциями ели (слева) и лиственницы (справа). Ель: 31-35, 38 – Архангельская область (Архангельский и Холмогорский лесхозы), 37 – Зимний берег Белого моря; 36 – Коми республика (Усинский лесхоз), лиственница: 61 – Плесецкая, 62 – Обозерская, 63 – Пинежская, 64 – Кепинская, 65 – Приполярный Урал

У лиственницы идентифицировано всего 2 высоко полиморфных локуса: Aat-1 (средняя наблюдаемая гетерозиготность $H_o=0,360$) и Skdh-2 ($H_o=0,301$). 2 локуса: Est-3 ($H_o=0,154$) и Lap-2 ($H_o=0,098$) являются средне полиморфными. Остальные локусы – средне- и слабо полиморфные (значения H_o составляют от 0,004 до 0,037). Все исследованные северо- и крайнесеверотаежные популяции лиственницы имеют низкий уровень генетического полиморфизма. Среднее число аллелей на локус варьирует от 1,40 до 1,80. Средние значения относительного количества полиморфных локусов $P_{95}=0,400$, $P_{99}=0,480$. Значения фактической гетерозиготности (H_o) самые низкие среди трех изученных видов сем. *Pinaceae*, и составляют, в среднем, 0,101. Различия между средними значениями гетерозиготности разных популяций лиственницы также самые низкие среди этих видов. Отклонения среднепопуляционных значений наблюдаемой гетерозиготности (H_o) от ее среднего значения для всех популяций составляют -1,4...+2,1%, теоретически ожидаемой гетерозиготности (H_e) -3,0...+1,1%. Столь незначительные отклонения объясняются общим низким уровнем полиморфизма вида: в среднем каждая особь лиственницы гетерозиготна по 10% генов.

Во всех изученных популяциях лиственницы отмечен дефицит гетерозигот. Среднее значение коэффициента инбридинга F по всем популяциям равно +0,188. Этот показатель сильно варьирует по градиенту географической широты и особенно долготы. В южных и юго-западных популяциях инбредная депрессия, судя по всему, выражена сильнее, чем в северных и северо-восточных. Полученные значения коэффициентов F_{IS} и F_{IT} также подтверждают дефицит гетерозигот в природных популяциях лиственницы. Среднее значение показателя F_{ST} равно 0,033, т.е.

внутрипопуляционная изменчивость у лиственницы составляет 96,7%, тогда как на долю межпопуляционной изменчивости приходится лишь 3,3%.

Среднее значение величины генного потока N_m составляет 7,33, т.е. число мигрантов равняется примерно 7 на поколение. Среднее значение всех комбинаций генетических дистанций М. Nei (1972) между популяциями лиственницы равно 0,010. Малые генетические различия между этими популяциями отчасти объясняются общим низким уровнем генетического полиморфизма вида. По этому показателю популяции лиственницы можно сгруппировать в 3 кластера: юго-западные (Плесецкая, Обозерская), северо-западные (Пинежская, Кепинская) и северо-восточные (Приполярный Урал) популяции (рисунок 7).

Оценку однородности пулов гамет в древостоях проводили двумя методами: параллельной идентификацией аллоферментов мегагаметофитов и эмбрионов (лиственница) и путем анализа аллоферментного состава полусибсовых линий с известным материнским генотипом (сосна). В лиственничниках в пулах мужских гамет, оплодотворивших яйцеклетки деревьев, гомозиготных по исследуемым локусам, доминировали те же аллели, которые несли матери. Установлено, что в редкостойных лиственничниках вероятность перекрестного опыления не превышает 0,3-2,9%, а с учетом равновероятного смешения пыльцы соседних деревьев с теми же или иными гаплотипами – 0,6-5,8%. В общем пуле мужских гамет, оплодотворивших яйцеклетки гетерозигот, происходит смещение частот аллелей в пользу последних, что также свидетельствует о преобладании гейтоногамного типа опыления и у них. Пыльцевое облачко в границах древостоя крайне неоднородно по аллельному составу генов и, вероятно, по плотности.

В сосняках пул пыльцы, участвовавшей в оплодотворении яйцеклеток у деревьев, гомозиготных по тестируемым генам в границах древостоя неоднороден. Общий пул пыльцы, учитывающий оплодотворенные яйцеклетки гетерозигот, ближе к аллельному составу генов материнского древостоя. Неоднородность пула мужских гамет в сосняках выше, чем в семенном потомстве материнского древостоя, выше она и по сравнению с пулом женских гамет этого древостоя. Однако эта неоднородность здесь на порядок ниже по сравнению с лиственничными древостоями.

На Европейском Севере России основными факторами воздействия на лесные экосистемы являются рубки главного пользования и лесные пожары. Объективным критерием различия коренных и производных популяций может служить достоверность различия их генофондов. Для изучения соотношения частот аллелей в коренных и производных северотаежных популяциях ели использовали метод электрофоретического фракционирования изоферментов в параллельных пластинах ПААГ. В исследованиях использовали супернатанты гомогенатов соматических тканей (хвои). Степень генетических различий между популяциями количественно оценивали путем сравнения аллельных частот случайного набора генов в терминах генетических дистанций М. Nei.

Успешно возобновившаяся после пожара основной породой еловая гарь может потерять до 15% от ожидаемого количества гетерозигот. Среднее значение ожидаемой гетерозиготности (H_e) сохранившегося после рубки подроста меньше H_e материнского древостоя на 20%. Однако, средние значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности последующего возобновления несколько выше, чем предварительного. Таким образом, резко изменившаяся вследствие элиминации материнского полога структура популяции, скорее всего, имеет тенденцию восстановления исходного статуса.

6. МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ И СТРУКТУР ХВОЙНЫХ ВИДОВ ПРИ ГАЛЛООБРАЗОВАНИИ

Морфолого-анатомическое изучение тератологических изменений побегов можжевельника обыкновенного выполнено на примере галлов (тератоморф), возникающих в результате заселения его почек двухмутовчатой можжевельниковой галлицей *Olygotrophus panteli* Kieffer (Diptera: Cecidomyiidae). Наиболее заметные изменения анатомической структуры происходят в хвое внутренней мутовки галла (рисунок 8). Клетки паренхимы трансформируются в мелкие, относительно толстостенные клетки округлой формы. Вместе с клетками механической ткани общее число таких клеток на поперечных срезах хвоинок в центральной части галла достигает 720-880. Смоляной канал в значительной степени сдавливается и деформируется и, по-видимому, перестает функционировать. Проводящий пучок сохраняется.

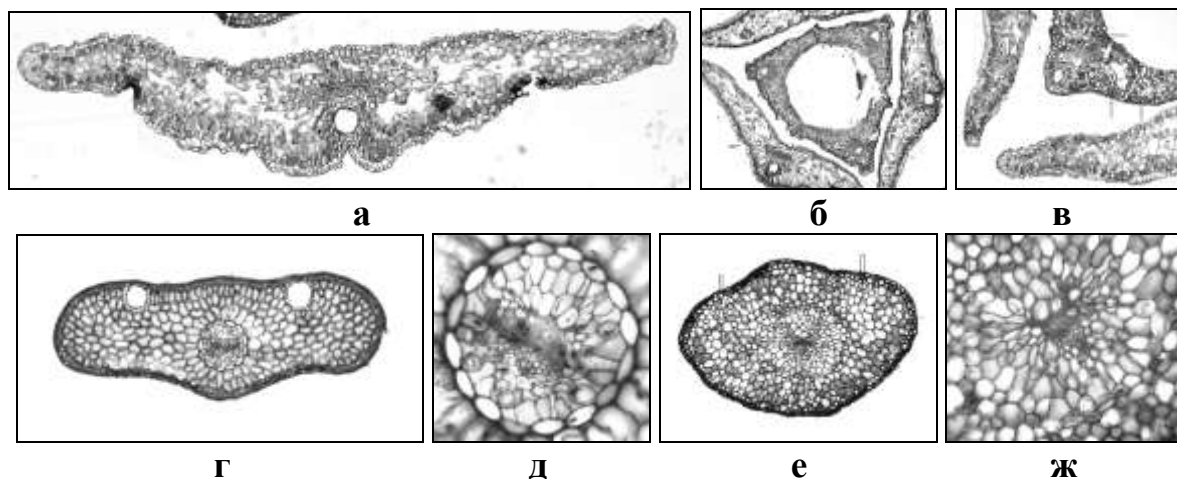


Рисунок 8 – Вверху: поперечные срезы галлов, вызываемых можжевельниковой двухмутовчатой галлицей *Olygotrophus panteli* (а – наружная листовая пластинка в верхней части галла; б – средняя часть галла; в – верхушка, стрелками показаны новообразования механической ткани). Внизу: анатомическое строение хвои ели аянской и хвои галлов *Adelges laricis* (г, д – анатомическое строение нормально развитой хвои; е, ж – анатомическое строение хвоинок в галлах *Adelges laricis*)

Морфолого-анатомическое изучение галлов ели аянской выполнено на примере галлов елово-лиственничного хермеса – *Adelges laricis* Vallot (Homoptera: Adelgidae). Наиболее существенные изменения анатомического строения наблюдаются в базальной части хвоинок, слагающих галл. Смоляные каналы и эндодерма здесь отсутствуют. Гиподерма не выражена. Проводящий пучок сохраняется. Клетки паренхимы вытянуты радиально или округлые, угловатые, без складчатости стенок. Клетки паренхимы, прилегающие к камерам галлов, утрачивают протопласты. Соприкасающиеся стороны разросшихся в базальной части хвоинок слабо скреплены зубчатой сшивкой, образованной выростами эпидермиса. Изменения анатомической структуры в кончиках хвоинок, слагающих галлы не столь драматичны, хотя все же довольно существенны (рисунок 8). Проводящий пучок (ксилема и флоэма) здесь сохраняется. Эндодерма отсутствует. Клетки паренхимы округлые, складчатость стенок не выражена. В клетках мезофилла сохраняются хлоропласты, однако многие клетки лишены внутреннего содержимого. Гиподерма сохраняется. Смоляные каналы отсутствуют, или недоразвиты, и нефункциональны.

7. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ХВОЙНЫХ ВИДОВ

В рамках Полярных комплексных экспедиций 2009 и 2010 гг. проведено обследование островных ельников в Большеземельской тундре (урочища Пым-Ва-Шор, Дэр-Шор и Медвежий остров), изучены особенности роста и развития ели и можжевельника. Зрелые женские шишки у ели довольно мелкие: длина от 3,9 до 6,7 см (среднее значение 5,1 см, CV = 41,6 %), максимальный диаметр от 1,4 до 1,9 см (среднее значение 1,7 см, CV = 2,1 %). Семена мелкие: масса 1000 шт. выполненных семян от 1,444 до 3,007 г (среднее значение 2,257 г, CV = 17,2 %). Длина семени с крылаткой от 8,4 до 12,5 мм (среднее значение 10,8 мм, CV = 1,5 %), ширина крылаток от 4,0 до 5,1 мм (среднее значение 4,7 мм, CV = 8,5 %). В общей структуре урожая ели доля выполненных семян составляет в среднем 35,0 % (CV = 292,3 %), пустых – 21,5 % (CV = 128,8 %), череззернистых – 40,0 % (CV = 634,9 %). Средние значения коэффициентов формы семенных чешуй ели (Попов, 1996): $C_n = 69,3 \pm 0,97$, $C_p = 40,6 \pm 0,83$, $C_f = 1,74 \pm 0,06$. Индивидуальные значения абсолютной всхожести варьировали от 0 до 16,3 %, при этом нулевая всхожесть была отмечена у 80 % деревьев. «Шишкоягоды» можжевельника довольно крупные: средняя их длина составляет 6,9 мм, средний диаметр 6,3 мм. Семена тетраэдрической формы, от 2 до 5 мм в длину. В среднем на одну «шишкоягоду» приходится 2,5 семени. Доля пустых семян составила от 13,4 до 34,9 %.

Средние значения ширины годичных колец у разных деревьев ели от 0,82 до 1,36 мм, среднее значение радиального прироста для всех исследованных деревьев 1,05 мм. Среднее значение ширины годичного слоя у можжевельника 0,44 мм. Для ели выявлено три типа возрастных кривых годичного прироста.

Отмечены циклы различной продолжительности, которые укладываются в интервал с периодом 11,1 лет между минимальными, и в 11,4 года – между максимальными показателями прироста. Наиболее отчетливо выделяются внутривековые циклы с периодом 8-10 и 17-19 лет. Для более долгосрочных рядов годичного прироста отмечен Брикнеровский цикл со средним периодом 31,3-32,8 лет. В многолетней динамике годичного прироста можжевельника выявлен ряд циклов, приближающихся к 11-летнему циклу солнечной активности. Периодичность формирования максимальных и минимальных приростов у можжевельников составила, соответственно, 11,6 и 11,7 лет. При выделении более длительных циклов, связанных с Брикнеровским периодом внутривековых климатических изменений, отмечены 26- и 66-летние периоды.

Изучение особенностей морфологии и динамики радиального роста северокавказских видов можжевельника в районе Кавказских Минеральных Вод выполнялось в рамках комплексной Северо-Кавказской экспедиции 2010 года. В юго-восточного Приэльбрусья и Пятигорья обнаружено два вида можжевельников: м. обыкновенный (*Juniperus communis* L.) и м. казацкий (*J. sabina* L.). У м. обыкновенного выявлены два подвида (формы): *J. communis* L. ssp. *oblonga* (Bieb.) Galushko и *J. communis* L. ssp. *hemisphaerica* (J. et C. Presl) Nym. *J. communis* ssp. *oblonga* описан нами для района юго-восточного Приэльбрусья (Баксанское ущелье, 1460-1490 м над у.м.). В молодых шишках (в норме) по три семяпочки, в зрелых «шишкоягодах» в среднем по 2,7 семени. Качество семян низкое – количество выполненных семян составляет, в среднем, 5,3%. Единичные экземпляры *J. communis* ssp. *hemisphaerica* были обнаружены на южном склоне горы Бештау, на высоте около 1000 м над у.м. «Плодоносящих» женских особей этого подвида здесь нами обнаружено не было.

Средние значения ширины годичных колец у отдельных особей и в разных условиях произрастания сильно варьируют и находятся в диапазонах от 0,185-0,280 мм (гора Бештау) до 0,775-1,075 мм (Баксанское ущелье). У большинства исследованных растений выражена кривая «большого роста». Чёткие совпадения календарных экстремумов отсутствуют. Средняя протяженность внутривековых циклов изменяется от 5,3 до 12,8 лет. У отдельных особей цикличности максимумов и минимумов отличаются не более чем на 1-2 года. У растений возраста более 100 лет выявлены внутривековые циклы с периодами 30-36 лет (Брикнеровские – около 30 лет), 53-55 лет, 65 лет, 71-76 лет и, близкий к вековому, цикл продолжительностью 96 лет.

Изучение особенностей морфологии и дендрохронологические исследования можжевельника сибирского, произрастающего на Сахалине (Тымовский район) и Камчатке (природный парк «Нальчево») выполнялось в рамках комплексной экспедиции 2012 г. У можжевельника, произрастающего на Камчатке, микростробилы в пазухах хвои второго года жизни, одиночные, желто-песочного цвета, 3-3,5 мм длиной и 1,5-2 мм в диаметре. «Шишкоягоды» 5-7 мм в диаметре, почти шаровидной или слегка сплюснутой формы (коэффициент формы $l/d=0,94$). В каждой «шишкоягоде», в среднем, по 2,4

семени. Средняя масса 1000 семян 8,775 г. Количество выполненных семян, в среднем, 70,0 %. У можжевельника, произрастающего на Сахалине, микростробилы в пазухах хвои второго года жизни, соломенно-желтого цвета, 1,5-2,0x0,8-1,0 мм, овальной формы, на коротких ножках. «Шишкоягоды» шаровидные или слегка продолговатые ($l/d=1,14$). На одну «шишкоягоду» приходится, в среднем, 2,0 шт. семян. Средняя масса 1000 семян 7,286 г. Количество выполненных семян составляет, в среднем, 46,4%.

Абсолютные значения радиального прироста отдельных особей камчатских можжевельников варьируют от 0,03 до 0,68 мм, при среднем значении 0,24 мм. Среднее значение абсолютного радиального прироста можжевельников Сахалин 0,40 мм. В динамике радиальных приростов можжевельника сибирского, произрастающего на Сахалине и Камчатке, выявлено несколько типов возрастных кривых радиального прироста. Среднее значение периодичности циклов по минимумам прироста («Налычево» – 10,2 года, «Тымовское» – 8,8 лет) выше средних значений периодичности циклов по максимумам прироста («Налычево» – 8,7 лет, «Тымовское» – 7,5 лет). По максимумам и по минимумам прироста на обоих участках наиболее часто проявляются короткие циклы с периодами 2, 3 и 4 года. Большей длительностью периодов отличаются циклы между минимумами («Налычево» – 40-51 год, «Тымовское» – 26, 28 лет), чем между максимумами («Налычево» – 29-38 лет, «Тымовское» – 17, 20, 24 года).

Многолетняя изменчивость годовых приростов ели аянской, пихты сахалинской и тиса остролистного, произрастающих на о. Кунашир, изучена по материалам дальневосточной экспедиции 2011 года. Возраст деревьев ели – от 111 до 221 года, пихты – от 54 до 173 лет, тиса – от 123 до 231 года. Среднее значение абсолютного радиального прироста у ели 1,72 мм, у пихты 1,82 мм, у тиса – от 0,66 до 0,77 мм. Динамика радиальных годовых приростов у пихты описывается кривой «большого роста», у ели – возрастной кривой, при которой радиальный прирост максимален в старшем возрасте. Коэффициенты изменчивости абсолютных величин радиального годового прироста ели, пихты и тиса имеют высокие и очень высокие значения: 37,0-85,1 % у ели, 37,6-81,4 % у пихты 73,9-86,2 % у тиса. Средние значения циклов у ели укладываются в интервал от 8,9 до 13,9 лет между минимальными значениями прироста, и 9,5-14,2 года между максимальными показателями прироста. Эти показатели соответствуют солнечному циклу или циклу Швабе-Вольфа. Достаточно часто представлены циклы с периодом 4-8, реже – с периодом 14-19 лет. У всех деревьев ели, как между минимумами, так и между максимумами, проявляется Брикнеровский цикл (от 31 до 35 лет). Кроме того, выражена вековая цикличность по минимумам прироста (85, 87, 107 лет) и выявлены циклы 40-45, 50-56, 62-66 лет. Между максимумами прироста циклы имеют меньшую продолжительность (40-45, 50, 61-66 и 70 лет).

Морфологическое описание и особенности роста можжевельника обыкновенного в Исландии выполнены по образцам вегетативных органов, «шишкоягод» и древесины, отобранных на лавовом поле вулкана Хверфелл

(65°37'42,87" с.ш., 16°51'32,55" з.д.). Растения представляют низкорослые стланики подушкообразной формы и идентифицированы как *Juniperus communis* L. f. *sibirica* Burgsd. Зрелые «шишкоягоды» иссиня-черные, округлые, почти шаровидные или овальные, 6-7 мм в длину и 6-6,5 мм в диаметре. В каждой «шишкоягоде» в среднем по 1,7 семени. Масса 1000 семян, в среднем, 14,941 г. Количество выполненных семян, в среднем, 88,2%. Годичный радиальный прирост варьирует от 0,20 до 0,94 мм и составляет, в среднем, 0,46 мм. Периодичность максимумов и минимумов приростов близка к 11-летним циклам солнечной активности (рисунок 9).

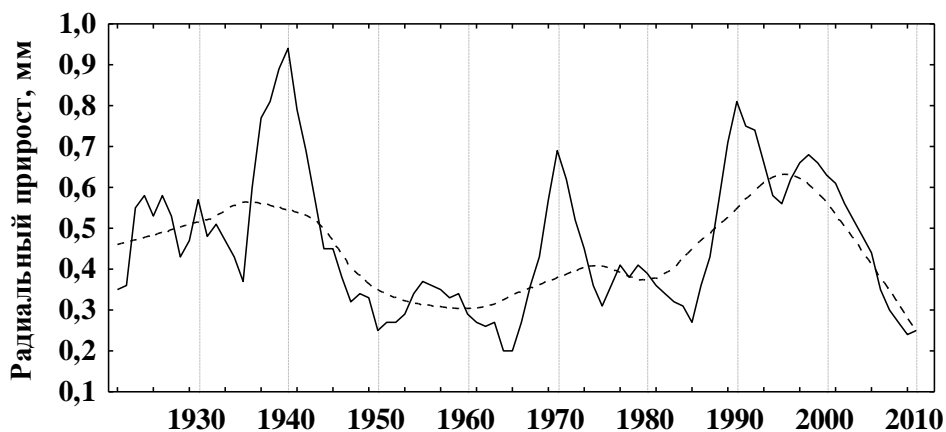


Рисунок 9 – Динамика радиального роста можжевельника обыкновенного, произрастающего на лавовом поле вулкана Хверфелл (Исландия)

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

- Генеративные циклы северотаежных хвойных видов (сосна, ель, лиственница, можжевельник) адаптированы к климату, однако резкие отклонения метеорологических условий от их среднегодовых значений способны привести к нарушениям нормального хода течения репродукционных процессов. Наиболее чувствительными к аномальным метеоусловиям являются активные стадии мейоза микроспороцитов, рецептация и опыление. Полная гибель генеративных органов в период «цветения» вследствие похолодания происходит крайне редко, только при длительном воздействии аномально низких для этого времени года отрицательных температур. При динамике среднесуточных температур в период мейоза микроспороцитов, близкой к среднегодовой, количество аномалий в общем пуле пыльцы невелико, и не превышает, у разных видов, 2-5%.

- Морфометрические параметры пыльцевых зерен хвойных видов имеют низкую индивидуальную и географическую изменчивость. Наблюдаются существенные индивидуальные различия особей в популяциях по объему и качеству продуцируемой пыльцы. Основной объем мужских гамет, потенциально способных в дальнейшем участвовать в конкурентной борьбе за

право воспроизводства жизнеспособного потомства, продуцируется относительно небольшим числом особей в популяции. Северотаежные хвойные виды в большинстве случаев продуцируют избыточное количество пыльцы, потенциально достаточное для успешного опыления всех рецептивных семязачатков.

- Наиболее высокими аэродинамическими свойствами пыльцы наделены те виды, пыльцевые зерна которых имеют воздушные мешки (сосна и ель). Самыми низкими из изученных видов аэродинамическими характеристиками пыльцы обладает лиственница. Пыльца можжевельника по своим аэродинамическим качествам приближается к пыльце видов, пыльцевые зерна которых имеют воздушные мешки.

- Общие закономерности временного распределения плотности пыльцевых потоков в популяциях всех изученных видов принципиально сохраняются из года в год. Почасовая динамика плотности пыльцевого облачка в районе женского генеративного яруса у сосны, ели и лиственницы выражается асимметричной синусоидой, динамика среднесуточных значений – логнормальной кривой. Синусоидальный тип кривой почасовой динамики плотности пыльцевого облачка у можжевельника нивелируется за счет очень короткого (не более 4-х часов) периода массового пыления.

- Проращивание пыльцы северотаежных хвойных видов *in vitro* любым из известных методов не представляет серьезных методических трудностей, за исключением лиственницы, при проращивании пыльцы которой удается наблюдать лишь начальные стадии формирования пыльцевых трубок. Хорошие результаты при проращивании пыльцы на искусственных средах достигаются при одновременном добавлении в сахарозосодержащую среду микроколичеств борной и аскорбиновой кислот. Из косвенных методов для определения фертильности пыльцы лиственницы можно рекомендовать окрашивание пыльцевых зерен водным раствором J-KJ – хлоралгидрат, доброкачественности – бенгальским розовым и бромкрезоловым пурпурным. При определении фертильности пыльцы можжевельника приемлемые результаты дает окрашивание пыльцевых зерен эозином и конго красным. Для экспресс-оценки доброкачественности пыльцы можжевельника целесообразно использовать водные растворы хризоидина и нейтрального красного.

- Опыление у *Pinaceae* является необходимым условием дальнейшего успешного продолжения развития семязачатков, а в ряде случаев (сосна) и самих женских стробилов. При этом цитологические картины последовательного деструктивного развития репродуктивных структур семязачатков в случае отклонения от «нормального» типа опыления у разных видов могут различаться. Эффективные эмбриологические барьеры для развития семязачатков по гейтоногамному типу опыления у *Pinaceae* отсутствуют. Соотношение категорий семян (выполненные, пустые, череззернистые) в структуре урожаев, при прочих равных условиях, обусловлено условиями опыления и качеством (жизнеспособностью и фертильностью) пыльцы.

- Наибольшее количество протеиногенных аминокислот выявлено в пыльце пихты сибирской (1975 мг/%) и ели (1459 мг/%), наименьшее – в пыльце сосны Банкса (657 мг/%). В составе протеиногенных аминокислот в пыльце всех изученных видов преобладают аргинин и глутаминовая кислота.
- Варьирование морфологических признаков (фенов) в северотаежных популяциях изученных хвойных видов в большинстве случаев носит стохастический характер. Выявлены случаи мозаицизма семян в северотаежных популяциях ели и изучены биологические особенности таких семян. Взаимосвязь морфометрических параметров генеративных органов у *Pinaceae* обусловлена их пропорциональным сложением (соразмерностью) и функциональностью.
- Дано описание генетической структуры северотаежных популяций хвойных видов в терминах частот аллелей. Наиболее полиморфной является сосна (среднее значение наблюдаемой гетерозиготности $H_o=0,197$, доля полиморфных локусов $P_{99}=85,7\%$), ель менее полиморфна ($H_o=0,171$, $P_{99}=80,0\%$). Наименее полиморфной является лиственница ($H_o=0,101$, $P_{99}=48,0\%$). Природные северотаежные популяции сосны обыкновенной генетически однородны, северотаежные ельники характеризуются некоторой генетической неоднородностью. Североевропейские популяции лиственницы группируются в три кластера: юго-западные, северо-западные и северо-восточные.
- Успешно возобновившаяся после пожара основной породой еловая гарь может потерять до 15% от ожидаемого количества гетерозигот. Среднее значение ожидаемой гетерозиготности (H_e) сохранившегося после рубки подроста меньше H_e материнского древостоя на 20%. Однако, средние значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности последующего возобновления несколько выше, чем предварительного.
- Экспериментально доказана неоднородность пулов спермиев, яйцеклеток и эмбрионов в природных популяциях сосны и лиственницы. Неоднородность пулов мужских гамет в популяциях выше по сравнению с семенным потомством этих популяций, выше она и по сравнению с пулами женских гамет. Неоднородность пулов гамет более выражена в разреженных лиственничных древостоях, менее – в сосняках.
- По результатам морфолого-анатомического изучения галлов можжевельника обыкновенного, вызываемых можжевельниковой двухмутовчатой галлицей *Oligotrophus panteli* (Diptera: Cecidomyiidae) и галлов ели аянской, вызываемых елово-лиственничным хермесом *Adelges laricis* Vallot (Homoptera: Adelgidae) показаны существенные изменения анатомического строения тканей вегетативных органов хвойных видов при галлообразовании.
- По результатам изучения особенностей роста и развития хвойных (ель и можжевельник) в Большеземельской тундре отмечены высокие адаптационные возможности этих видов к произрастанию в экстремальных климатических условиях. В многолетней динамике радиальных приростов у ели выделяются внутривековые циклы с периодом 8-10 и 17-19 лет и Брикнеровские циклы со средним периодом 31,3-32,8 лет. В многолетней динамике годовых приростов

можжевельника выявлен ряд циклов, приближающихся к 11-летнему циклу солнечной активности. При выделении более длительных циклов, связанных с Брикнеровским периодом внутривековых климатических изменений, отмечены 26- и 66-летние периоды. Произрастающие в тундре хвойные виды выработали разнообразные механизмы адаптации к существованию в холодном климате, заключающиеся, прежде всего, в пластичности форм роста. Вместе с тем, например у ели, здесь наблюдается крайне низкое качество семенного потомства, свидетельствующее о пределе адаптационных возможностей генеративной сферы этого вида.

Основные работы по теме диссертации

Публикации в изданиях по перечню ВАК:

1. **Сурсо М.В.** Особенности роста ювенильных особей сосны обыкновенной в условиях радиационного воздействия // Радиобиология. – 1992. – Т. 32. – Вып. 3. – С. 364-369.
2. **Сурсо М.В.** О соотношении мужских и женских гамет сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в искусственных популяциях // Лесной журнал. – 1995. – № 2-3. – С. 43-46.
3. **Сурсо М.В.** Структура урожаев семян лиственницы в зависимости от условий опыления // Лесной журнал. – 2003. – № 2-3. – С. 19-22.
4. **Сурсо М.В., Барзут О.С.** Генетический полиморфизм природных популяций можжевельника (*Juniperus communis* L., *Juniperus sibirica* Burgsd.) // Вестник ПГУ. Серия «Естеств. и точн. науки». – 2006. – № 1 (9). – С. 63-69.
5. **Сурсо М.В.** Генетический полиморфизм популяций хвойных Европейского Севера // Известия Самарского науч. центра РАН. – 2009. – Т.11. – №1 (3). – С. 389-393.
6. **Сурсо М.В.** Пыльцевой режим в хвойных насаждениях Севера // Лесной вестник (Вестник Моск. гос. ун-та леса). – 2009. – №3 (66). – С. 33-38.
7. **Сурсо М.В.** Генетический полиморфизм и генетическая дифференциация северотаежных популяций сосны обыкновенной // Лесной вестник (Вестник Моск. гос. ун-та леса). – 2009. – № 4 (67). – С. 19-24.
8. Барзут О.С., **Сурсо М.В.** Древовидный можжевельник на Европейском Севере России // Лесной журнал. – 2010. – № 2. – С. 30-37.
9. **Сурсо М.В., Барзут О.С.** Особенности роста и развития хвойных в Большеземельской тундре. Ель в урочище Пым-Ва-Шор // Лесной вестник (Вестник Моск. гос. ун-та леса). – 2010. – № 5 (74). – С. 42-48.
10. **Сурсо М.В., Барзут О.С.** Особенности роста и развития хвойных в Большеземельской тундре. Можжевельник в урочище Пым-Ва-Шор // Лесной вестник (Вестник Моск. гос. ун-та леса). – 2010. – № 6 (75). – С. 18-21.
11. **Сурсо М.В.** Микроспорогенез, опыление и микрогаметогенез у *Juniperus communis* (Cupressaceae) // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97. – № 2. – С. 211-221.

12. **Сурсо М.В.**, Барзут О.С. Можжевельники Пятигорья и Приэльбрусья: краткая морфологическая характеристика и особенности роста // Лесной журнал. – 2012. – № 2 (326). – С. 7-13.

13. **Сурсо М.В.** Микрофенология весеннего развития пыльцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в северной подзоне тайги // Лесной вестник (Вестник Моск. гос. ун-та леса). – 2012. – № 2. – С. 46-49.

14. Болотов И.Н., **Сурсо М.В.**, Филиппов Б.Ю., Гофаров М.Ю., Тараканов А.М. Изменения древостоев в изолированных лесных островах на востоке Большеземельской тундры за последние 100 лет в условиях меняющегося климата // Лесной журнал. – 2012. – №5. – С. 30-37.

15. **Сурсо М.В.**, Барабин А.И., Болотов И.Н., Филиппов Б.Ю. Весеннее развитие пыльцы у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в северной подзоне тайги // Лесной журнал. – 2012. – № 6. – С. 7-15.

16. **Сурсо М.В.** Морфогенез и феноритмика женских репродуктивных структур можжевельника обыкновенного в северной тайге // Лесоведение. – 2013. – № 2. – С. 58-64.

17. **Сурсо М.В.** Морфолого-анатомические изменения вегетативных органов и структур хвойных видов при галлообразовании // Вестник С(А)ФУ. Сер. «Естеств. науки». – 2013. – № 2. – С. 102-112.

Монографии:

18. **Сурсо М.В.** Лесообразующие хвойные Европейского Севера России (репродуктивная биология, внутривидовая дифференциация, генетический полиморфизм). – Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2007. – 254 с.

19. Функционирование субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период / Под ред. К.Г. Боголицына, И.Н. Болотова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2011. – 252 с.

Просим Ваши отзывы на автореферат диссертации с заверенными подписями в 2-х экземплярах присылать по адресу: 163002, г. Архангельск, наб. Северной Двины, 17, Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова, ученому секретарю диссертационного совета Д 212.008.03.