

СТРУКТУРА ВРОЖАЮ І ЯКІСТЬ НАСІННЯ *PINUS PALLASIANA* D. DON У ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЯХ ГІРСЬКОГО КРИМУ

В.П. КОБА

*Нікітський ботанічний сад-Національний науковий центр, м. Ялта, пмт Нікіта,
e-mail: KobaVP@mail.ru*

*Розглянуто особливості структури і якості насіння *Pinus pallasiana* D. Don у природних популяціях Гірського Криму. Виявлено зональні оптимуми розвитку жіночої і чоловічої генеративних сфер. Описано деякі аномалії формування і розвитку насіння.*

Ключові слова: сосна, насіння, схожість, енергія проростання

Вступ. В даний час однією з головних задач при вивченні процесів природного поновлення природних популяцій сосни кримської є оцінка й аналіз кількісних та якісних характеристик насінневої продуктивності. Формування насіння є кінцевим результатом ембріологічних процесів, їхні біологічні властивості характеризують успішність проходження всього генеративного циклу (Некрасова, 1986, Черепнин, 1980). У структурі врожаю насіння у сосни головну роль грає кількість шишок на дереві, число насіння у кожній шишці. Кількість шишок визначається генетичними особливостями, а також погодними умовами в період закладки зачатків і перших етапів їхнього розвитку. Число насінневих чешуй зв'язане з процесом диференціації зачатка навесні наступного року. Воно лімітує загальне число насіння, їхній максимальний врожай (Минина, 1979).

У роботах деяких дослідників приведені результати оцінки врожайності і якості насіння сосни кримської (Некрасов и др., 1979, Харитонович, 1968). Однак не досить висвітлені питання специфіки формування насіння у зв'язку з динамікою умов зростання в гірській місцевості, відсутні також оцінка впливу ендегенних та екзогенних чинників на результативність проходження різних етапів ембріогенезу.

Метою дійсних досліджень було вивчення кількісних та якісних характеристик врожаю насіння сосни кримської, особливостей динаміки даних показників у зв'язку з висотною поясністю зростання її лісів у Гірському Криму.

Об'єкти і методи. Дослідження проводили в природних популяціях сосни південного макросхилу Головного пасма Кримських гір. *P. pallasiana* вивчали в районі найбільш великого масиву її природних лісів, що простирається від селища Запрудно до селища Сімеїз. По трьох гіпсометричних профілях у межах висот від 400 до 1200 м над рівнем моря на схилах південної експозиції було закладено 10 постійних пробних

площ розміром 20х20 м. Перший профіль знаходиться в східній частині досліджуваного масиву (східний профіль на схилі Нікітського хребту) і має три пробні площі з висотами 400, 600 і 900 м над рівнем моря. Другий профіль закладений у центральній частині масиву безпосередньо над Ялтою (центральний профіль на схилі хребта Юграф) і складається з чотирьох пробних площ з висотними відмітками 400, 600, 900 і 1200 м. Третій західний профіль закладений у районі Алупки, він включає три пробні площі на висотах 400, 600 і 900 м над рівнем моря.

На кожній пробній площі, використовуючи методи лісової таксації, було обрано 10 модельних дерев, з яких у зимовий період збирали шишки по 30-40 шт., усього для досліджень було зібрано 3800 шишок (Анучин, 1982). У лабораторних умовах вимірювали: довжину, ширину, масу і кількість чешуй у шишок (Некрасова, 1960, Некрасова, 1972). Форму шишок визначали відношенням довжини до ширини (Правдин, 1964).

Для витягу насіння шишки висушували в термостаті. Щоб виключити перегрів насіння використовували примусову вентиляцію. Зміст у шишці і процентне співвідношення насіння різної якості (здорові, порожні, гнилі, ушкоджені, недорозвинені) аналізували у десяти типових шишок з кожного модельного дерева. При встановленні маси 1000 шт. насіння визначали їхню вологість. Енергію проростання і схожість насіння оцінювали у відсотках відповідно за 7 і 15 днів пророщення, у чотириразовій повторності за кожним зразком насіння (Ростовцев и др., 1975). Рентгенографічний аналіз якості насіння проводили відповідно до ОСТ 56-94-88, використовуючи стандартну методіку (Некрасов и др., 1979). Гаметофітну виживаність насіннябруньок визначали за методикою М.Г. Романовського (1997) (Романовский, 1997). Кількісні дані результатів спостережень аналізували, використовуючи методи варіаційної статистики (Лакин, 1990).

Результати та їх обговорення. Вивчення біометричних характеристик шишок сосни кримської показало, що їх середня довжина по окремих деревах змінюється в межах 50-89 мм, ширина 25-45 мм, число чешуй 60-125 шт., коефіцієнт форми шишок 1,60-2,38. Ці біометричні характеристики шишок близькі до показників, приведених у роботах інших дослідників (Привалов и др., 1975). Однак у більш ранніх роботах відзначалося, що на початку ХХ ст. шишки сосни кримської мали більш великі розміри: довжина їх змінювалася в межах 50-100 мм, ширина 45-60 мм (Вульф, 1925, Станков, 1919, Сукачев, 1938). Таке значне зменшення розмірів шишок може бути пов'язане з тим, що в першій половині ХХ ст. Кримські ліси були піддані безсистемним рубкам, які у деяких випадках мали хижацький характер. З архівних документів відомо, що під час Другої Світової війни окупанти масово вирубували найбільш коштовні високопродуктивні лісові масиви сосни кримської. Таким чином, зниження біометричних характеристик шишок може бути пов'язано з негативною селекцією, як результат ліквідації елітних особин популяцій.

Коефіцієнт варіації довжини шишки по окремих деревах складає 4-7%, ширини 3-5%, числу лусок 8-11%, коефіцієнту форми шишок 3-6%. Варіювання середніх показників між окремими деревами має наступні характеристики: по довжині шишки 7-10%, ширині 7-8%, числу лусок 9-16%, коефіцієнту форми 8-10%. Отже, найбільш консервативними морфологічними ознаками є ширина і коефіцієнт форми шишок. Розміри шишок виявляють зв'язок з погодними умовами, у сприятливі роки формуються більш великі шишки, однак рангове положення дерев у групі не змінюється, що пов'язано зі спадковою обумовленістю біометричних характеристик шишок.

У цілому більш великі шишки формуються в деревостанах середнього та верхнього поясу поширення лісів сосни кримської на південному макросхилу Головного пасма Кримських гір у межах висот 600-900 м над рівнем моря. Тут також шишки мають більше кількість насінних чешуй (табл. 1). Найбільш дрібні шишки формуються на пробній площі № 9 нижнього пояса західної частини досліджуваного масиву лісів сосни кримської. У центральній частині масиву на спробних площах середнього пояса були зібрані самі великі шишки, що перевищують по довжині на 10-12% і по ширині на 5-6% біометричні характеристики шишок пробної площі №9.

Аналіз виживаності насіннябруньок, проведений за методикою М.Г. Романовського (1997), виявив у деревостанах нижнього та середнього поясу високу виживаність насіннябруньок першого року вегетації (Романовський, 1997). Це відобра-

жає високий рівень запилення мегастробілів у період рецепторної фази. У деревостанах нижнього поясу запилення може відбуватися за участю пилка середнього, а в деякі роки, як свідчать багаторічні феноспостереження, і пилка верхнього поясу (Коба, 2003). У насадженнях середнього поясу, розташованих у центрі масиву, у загальному процесі запилення з однаковою імовірністю бере участь пилок із деревостанів нижнього і верхнього поясів. У той же час у період настання рецепторної фази мегастробілів у деревостанах верхнього пояса в насадженнях нижньої границі пилення майже цілком завершується, а в середньому поясі звичайно спостерігається друга половина пилення, коли його інтенсивність різко йде на спад. Таким чином, запилення мегастробілів у верхній частині масиву відбувається в основному пилом, продуцируемым безпосередньо в цій зоні, що крім зниження обсягу присутності пилка в повітрі, збільшує імовірність близькородинного запилення і самозапилення. Очевидно, з цим зв'язаний невисокий відсоток виживаності насіннябруньок першого року вегетації в деревостанах верхнього поясу, до того ж тут поряд з низькою запиленістю істотною роль у зниженні насінневої продуктивності може грати невідповідність чоловічого і жіночого гаметофіту (Ругузов, 1988).

Для насіння бруньок другого року вегетації більш високий показник виживаності в цілому відзначається в деревостанах нижнього поясу, за винятком східного профілю (табл. 2). Деякі дослідники загибель насіннябруньок другого року вегетації також зв'язують зі слабкою запиленістю мегастробілів (Хромова, 1985). На думку інших авторів причину загибелі насіннябруньок до запилення, з огляду на високу індивідуальну мінливість даної ознаки, не можна пояснити тільки недозапиленістю (Некрасова, 1986, Романовський, 1977). Висувається припущення, що найбільш важливою причиною індивідуальної мінливості в даному випадку є існування в популяціях сосни двох морфологічних типів з різною виживаністю насіннябруньок (Романовський, 1977, Романовський, 1992). У цьому зв'язку вважається, що в крайових територіях ареалу, через різку перевагу одного з типів, на перший план буде виступати вплив запиленості. У центральній частині ареалу більшого значення набуває популяційно-біологічний диморфізм сосни за рівнем виживаності насіння бруньок.

Порівняльна оцінка ембріональної виживаності насіннябруньок показала, що у нижньому поясі більша кількість насіннябруньок досягає стадії зрілих виконаних насіння (табл.2). У цілому виживаність насіннябруньок на всіх стадіях їхнього розвитку в нижньому поясі масиву досліджуваних лісів, за винятком східної частини, має

найбільш високі значення, у верхньому поясі – мінімальні. Це вказує на те, що в нижньому поясі сучасного поширення природних лісів сосни кримської в Гірському Криму в межах висот 400-500 м над рівнем моря складаються найбільш сприятливі умови для розвитку в гаплофазі й ембріональному етапі онтогенезу. Тут також відзначається самий короткий термін періодичності максимумів насінневої продуктивності. Сосна кримська в нижньому поясі може формувати насіння практично щороку (Харитонович, 1968). У той же час найбільш сприятливі умови для формування і розвитку чоловічого гаметофіту (менша нарушенність, висока енергія проростання і життєздатність) відзначається в деревостанах серед-

нього поясу. Очевидно, це зв'язано з тим, що жіноча стать і її репродуктивна сфера реалізують консервативні доцентрові тенденції стабілізуючого добору, а чоловічий – оперативні, відцентрові тенденції лабілізуючого (Геодакян, 1977, Геодакян, 1981, Грант, 1984). У розвитку жіночої складової репродуктивного циклу виявляється «атавізм» (Геодакян, 1977), що несе в собі від поколінь до покоління споконвічну інформацію про оптимум розвитку в центральній частині ареалу даного виду. Чоловіча складова виступає в ролі еволюційного «авангарду», здійснюючи більш активний пошук шляхів еволюції, черпаючи нову інформацію від навколишнього середовища.

Таблиця 1

Біометричні показники шишок сосни кримської

Table 1.

Biometric indicators of Crimean pine cones

№ пр. площ.	Висота над рів.м.	Довжина, мм	Ширина, мм	Коеф. форми	Число чешуй	Число насіння в 1-ої шишці
		M ± m	M ± m	M ± m	M ± m	M ± m
1	400	67±0,9	32±0,3	2,09±0,06	86,5±4,3	45,6±3,8
2	600	68±0,8	33±0,3	2,06±0,05	81,5±2,3	43,7±3,4
3	900	70±0,8	35±0,3	1,98±0,05	83,0±3,1	42,9±3,9
4	400	72±0,9	34±0,4	2,08±0,05	91,0±3,7	51,3±4,9
5	500	77±0,9	34±0,4	1,93±0,06	94,7±4,8	45,8±3,9
6	600	71±0,9	37±0,5	1,92±0,05	97,9±4,2	44,1±3,7
7	900	73±0,8	35±0,4	2,08±0,05	88,6±2,2	39,2±4,2
8	1200	65±0,8	35±0,4	1,86±0,04	85,7±3,2	39,5±5,1
9	400	63±0,8	31±0,3	1,86±0,04	86,3±4,5	44,2±3,8
10	600	70±0,9	35±0,5	2,00±0,05	93,4±2,7	49,2±3,6
11	900	71±0,9	34±0,4	2,10±0,04	85,9±2,9	41,8±4,8

Таблиця 2

Вживаність насіння бруньок сосни кримської

Table 2

The survival of Crimean pine ovules

№ пр. площ.	Висота над рів.м.	Вживаність 1-го року		Вживаність 2-го року		Ембріональна виживаність	
		M ± m	V %	M ± m	V %	M ± m	V %
1	400	78,2±2,6	19,7	80,1±2,9	18,9	90,2±1,7	9,3
2	600	84,1±2,3	18,2	84,5±2,7	16,5	89,3±1,6	8,7
3	900	71,2±2,7	20,3	86,7±2,7	18,7	82,6±1,7	10,4
4	400	79,3±2,9	22,1	86,3±2,5	15,4	89,7±1,4	8,4
5	500	78,4±2,6	19,6	89,5±1,7	9,8	89,8±1,9	8,1
6	600	81,5±2,7	20,1	86,7±1,9	11,3	87,5±2,1	7,6
7	900	70,6±3,2	23,2	85,4±2,4	16,4	82,1±2,0	9,4
8	1200	69,4±3,4	22,7	86,2±2,5	15,2	80,2±3,9	15,8
9	400	84,3±2,6	14,9	89,8±2,1	12,1	91,8±1,7	7,5
10	600	88,6±2,3	12,3	88,4±2,0	10,5	92,8±1,6	6,9
11	900	72,1±3,2	22,4	88,2±2,7	14,7	88,4±1,7	10,8

Ліси сосни кримської у Криму є північною границею її ареалу, де великого значення набуває дія факторів середовища, що лімітують. В умовах крайової території ареалу, екологічна неоднорідність яка в значній мірі посилена гірською місцевістю, різна філогенетична пластичність полов з'явилася причиною формування двох зональних оптимумів розвитку жіночих і чоловічих генеративних структур. Це має велике

значення для більш повного розуміння етапів репродуктивного циклу й аналізу можливих тенденцій їхнього подальшого розвитку. В даний час нижній пояс зростання лісів сосни кримської на південному макросхилі Головного пасма Кримських гір з ряду причин негативно характеризується в порівнянні з середнім і верхнім: менше опадів, висока аридність, ізрідженність деревостанів, підвищений антропогенний пресинг.

Таблиця 3
Якість насіння сосни кримської

Table 3
The quality of Crimean pine seeds

№ пр. площ.	Висота над рів.м.	Всхожість		Енергія проростання	Пусте насіння	Недорозвинене насіння
		пророщування	рентгенографія			
1	400	80,7	88,3	71,5	8,4	10,2
2	600	88,6	91,4	86,1	7,6	9,7
3	900	87,2	82,8	82,4	12,4	12,4
4	400	87,2	88,2	72,8	8,8	10,9
5	500	89,3	89,9	79,8	8,7	10,7
6	600	84,9	92,1	81,7	7,3	11,3
7	900	86,2	87,5	82,3	13,1	12,4
8	1200	82,7	80,3	81,5	13,8	12,3
9	400	85,1	88,4	83,8	4,7	6,3
10	600	89,6	94,7	84,3	3,8	9,7
11	900	88,4	88,7	86,2	11,8	11,8

У цих умовах негативні прояви в розвитку чоловічих генеративних структур можуть частково компенсуватися за рахунок жіночої сфери в силу того, що нижня зона найбільш оптимальна для її розвитку. Однак, на визначеній стадії, коли буферні можливості жіночих репродуктивних структур будуть вичерпані, деструктивні процеси в репродуктивній сфері можуть придбати необоротні наслідки.

Про те, що такі тенденції намітилися уже сьогодні, свідчить аналіз якості насіння (табл. 3). Найнижча схожість і енергія проростання спостерігається в нижньому поясі. Особливо великі розходження по енергії проростання насіння. Якщо в середньому і верхньому поясах різниця показників всхожості й енергії проростання мали невеликі розходження (2-3%), то в нижньому поясі енергія проростання насіння на 9-10% менше всхожості. Це свідчить про зниження життєвого потенціалу насіння із деревостанів нижнього поясу. У природних умовах активність проростання насіння є одним з головних факторів успішної реалізації насінного поновлення. У Горном Криму ґрунтова волога, що накопичилась в зимовий період, з настанням тепла швидко іде з верхніх шарів ґрунту в нижні і коренева система у багатьох сіянців першого року вегетації, не встигаючи досягти вологих шарів ґрунту, усихає (Харитонович, 1968). По цьому зниження інтенсивність формування коренів впливає на рівень виживання сіянців сосни кримської.

У деяких насіння спостерігалось уповільнене проростання, проростки в них починали з'являтися на 25-30 день пророщення, надалі ростові процеси також мали більш розтягнуті періоди, або припинялися на стадії проростка, що прокльонувся. Подібні випадки описані Т.П. Некрасової (1984) для сосни звичайної, дане явище вона зв'язує з недоліком вологи в період основного росту зародка (Некрасова, 1984).

При дослідженні якості насіння за допомогою рентгенографічного аналізу показники життєздатності незначно відрізнялися від характеристик, отриманих з використанням методу пророщення. У деяких випадках рентгенографічний спосіб давав завищення 5-10%, що, очевидно, зв'язано з явищем уповільненого проростання насіння.

Однією з особливостей ембріогенезу хвойних є множинна закладка зародків – поліембріонія й утворення суспензору у виді ембріональних трубок, за допомогою яких недиференційований зародок впроваджується в тканину заростку. Багато дослідників зв'язують поліембріонію з негативним впливом факторів зовнішнього середовища (Козубов, 1974, Шимака, 1973).

При аналізі рентгенівських знімків частіше відзначалася подвійна гаметофітна поліембріонія, що, по класифікації М. Шимака (1973), відноситься до аномального поліембріонії (Шимака, 1973). Такі насіння містять два гаметофіта, кожний з яких має власну ендоспермальну камеру з розвитим зародком. Це відхилення відбувається в момент запліднення, коли розвиваються дві мікроспори (Шимака, 1973). При пророщенні такі насіння формували два корінці. По швидкості проростання і розвитку вони трохи відставали від нормальних насіння. Кількість сім'ядоль у таких проростків «близнюків» у більшості випадків було різне, що вказує на їхню генетичну неідентичність.

До інших аномальних явищ у розвитку насіння варто віднести зміну полярності зародка, коли при пророщенні замість кореневого проростка з'являються сім'ядолі. Велика рідкість подібних явищ (0,4 – 0,8%) не дозволяє дати досить визначену статистичну характеристику їх зустрічальності по висотним профілям. Слід тільки зазначити деяке збільшення частоти таких аномалій по центральному профілі.

Висновки.

1. Вживаність насіннябруньок першого і другого років вегетації, ембріональна виживаність у деревостанах нижнього поясу вище, ніж у середньому і верхньому, що є показником кращих умов розвитку в гаплофазі й ембріональному етапі онтогенезу в нижньому поясі зростання лісів сосни кримської на південному макросхилу Головного пасма Кримських гір.

2. Зміна умов зростання в зв'язку з висотною поясністю, а також різна філогенетична пластичність полов обумовили формування двох зональних оптимумів розвитку жіночої і чоловічої генеративних сфер.

3. Негативні тенденції у формуванні чоловічих генеративних структур у деревостанах нижнього поясу в даний час частково компенсуються за рахунок кращого розвитку жіночих структур.

Список літератури:

1. Анучин Н.П. Лесная таксация. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 512 с.
2. Вульф Е.В. Растительность восточных яйл Крыма, их мелиорация и хозяйственное использование. – М.: Новая деревня, 1925. – 166 с.
3. Геодакян В.А. Количество пыльцы как показатель эволюционной пластичности перекрестноопыляющихся растений // Докл. АН СССР. – 1977. – Т. 234. – № 6. – С. 1460-1463.
4. Геодакян В.А. Половой диморфизм и «отцовский эффект» // Журн. общ. биологии. – 1981. – Т. 42. – № 5. – С. 657-668.
5. Грант В. Видообразование у растений. – М.: Мир, 1984. – 528 с.
6. Коба В.П. Фенологія пилення *Pinus pallasiana* D. Don у Гірському Криму // Питання біоіндикації та екології: Міжвідом. зб. наук. праць ЗДУ. – Запоріжжя, 2003. – Вип. 8, № 1. – С. 10-16.
7. Козубов Г.М. Биология плодоношения хвойных на Севере. – Л.: Наука, 1974. – 133 с.
8. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
9. Минина Е.Г., Ларионова Н.А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. – М.: Наука, 1979. – 216 с.
10. Некрасов В.И., Подгорный Ю.К., Смирнов Н.Г. Изменчивость качества семян сосны крымской // Лесоведение. – 1979. – № 3. – С. 51-56.
11. Некрасова Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1960. – 130 с.
12. Некрасова Т.П. Биологические основы плодоношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука Сиб. отд-ние, 1972. – 272 с.
13. Некрасова Т.П. Качество шишек и семян сосны обыкновенной на семенных участках лесостепи Приобского плато // Экология семенного размножения хвойных Сибири. – Красноярск: Ин-т леса и древесины, 1984. – С. 51-63.
14. Некрасова Т.П. Изменчивость числа семян в шишках сосны от опыления // Лесоведение. – 1986. – № 1. – С. 45-55.
15. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. – М.: Наука, 1964. – 192 с.
16. Привалов Г.Ф., Рубцов Н.И. Рындина Г.П., Кузнецов С.И. Культивируемые и дикорастущие голосеменные растения Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. – Ялта, 1975. – Т. 62. – С. 83-130.
17. Романовский М.Г. Формирование урожая семян сосны обыкновенной в норме и при мутагенном загрязнении. – М.: Наука, 1997. – 112 с.
18. Романовский М.Г., Морозов Г.П. Эталонные характеристики двух форм сосны обыкновенной по наполненности шишек семенами // Лесоведение. – 1992. – № 3. – С. 86-89.
19. Ростовцев С.А., Любич Е.С., Соломонова А.А. Семена деревьев и кустарников, методы определения всхожести. – М., 1975. – 37 с.
20. Ругузов И.А., Склонная Л.У. Эколого-генетические закономерности адаптации хвойных растений Крыма // Бюл. Никит. ботан. сада. – 1988. – Т. 104. – С. 6-25.
21. Станков С.С. К вопросу о синонимичности крымской сосны // Никит. ботан. сад. – Ялта, 1919. – 8 с.
22. Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. – Л.: Гослестехиздат, 1938. – 575 с.
23. Харитонович Ф.И. Биология и экология древесных пород. – М.: Лесн. пром-сть, 1968. – 305 с.
24. Хромова Л.В. Эмбриологические процессы в неплодных семязачках и аномалии при ксеногамии // Лесоведение. – 1985. – № 2. – С. 47-52.
25. Черепнин В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1980. – 182 с.
26. Шимаков М. Полиэмбриональные семена в арктических областях // Половая репродукция хвойных: Материалы I Всесоюз. симпоз. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973. – Ч. I. – С. 83-95.

THE STRUCTURE OF THE YIELD AND SEED'S QUALITY *PINUS PALLASIANA* D. DON IN NATURAL POPULATIONS OF THE MOUNTAIN CRIMEA

V.P. Koba

The features of Pinus pallasiana D. Don seed's structure and quality in natural populations of the Mountain Crimea are considered. Zone optimum of development female and male generative spheres are revealed. Some anomalies of formation and development of seeds are described.

Key words: pine, seeds, germination, energy of germination

Отримано редколегією 23.08.2011