

УДК 630\*165

**Л. О. ТОРОСОВА \***

**ОСОБЛИВОСТІ РОЗВИТКУ ЖІНОЧОЇ ШИШКИ СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ В  
ГЕОГРАФІЧНИХ КУЛЬТУРАХ ЛІВОБЕРЕЖНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ**

*Український науково-дослідний інститут лісового господарства та агролісомеліорації ім. Г. М. Висоцького*

На цитологічному рівні досліджено особливості, фенологію та тривалість окремих етапів формування жіночої шишки для різних кліматипів сосни звичайної в географічних культурах Лівобережного Лісостепу України. Виявлено кореляційні зв'язки між датами окремих етапів формування жіночого макростробілу сосни звичайної на першому ( $n + 1$ ) і другому ( $n + 2$ ) році розвитку та деякими географічно-кліматичними характеристиками материнських деревостанів. Визначено тенденції до залежності між фенологією окремих етапів формування жіночої шишки сосни звичайної і схожістю та енергією проростання насіння.

**Ключові слова:** сосна звичайна, географічні культури, мікрофенологія, жіноча шишка

**Вступ.** Дуже перспективним методом лісової селекції для підвищення продуктивності лісів та покращення їхнього якісного стану є використання віддаленої внутрішньовидової гібридизації сосни звичайної. Цей метод дає можливість здійснювати заготівлю найбільш цінного в генетичному сенсі гібридного насіння. Генетична цінність цієї категорії насіння зумовлена в першу чергу тим, що вирощене з нього потомство може характеризуватися соматичним та репродуктивним гетерозисом. Проведення робіт з внутрішньовидової гібридизації простіше за все здійснювати у географічних культурах, але для цього необхідно досконало дослідити фенологію «цвітіння» кліматипів. Синхронність процесів розвитку генеративних сфер сосни звичайної є головним фактором успішного запилення та подальшого розвитку повноцінного насіння. Навіть невеликі відмінності строків жіночого та чоловічого «цвітіння» сосни звичайної різних географічних походжень можуть призвести до зниження врожайності та прогіршення якості насіння внаслідок самозапилення [3]. Уникнення цього ефекту є особливо важливим для кліматипів, запропонованих як сорти-популяції сосни звичайної.

Перші дослідження процесів морфогенезу жіночих репродуктивних органів сосни звичайної в умовах Лівобережного Лісостепу України було зроблено З. П. Коц ще у 70-х роках минулого століття [1, 2]. Було розглянуто ембріологію розвитку жіночої шишки природних популяцій сосни. Пізніше було започатковано подібні дослідження в географічних культурах – доволі детально було вивчено фенологію чоловічого «цвітіння» різних кліматипів сосни звичайної. Цитологічні характеристики розвитку жіночих шишок у географічних культурах до теперішнього часу майже не вивчалися [4, 9]. Результати цих досліджень мають велике теоретичне та практичне значення для проведення гібридизаційних робіт та прогнозування рівня врожайності різних кліматипів сосни звичайної.

**Метою** дослідження було вивчення на цитологічному рівні ключових етапів формування жіночої шишки сосни звичайної для різних кліматипів сосни звичайної в географічних культурах Лівобережного Лісостепу України, визначення строків проходження окремих фаз розвитку та рівня залежності їх від географічно-кліматичних характеристик регіону материнських деревостанів.

**Матеріали і методи.** Матеріал для дослідження процесів формування жіночої шишки сосни звичайної різного географічного походження збирали протягом трьох вегетаційних сезонів з 12 кліматипів сосни звичайної в географічних культурах Сумської (ДП «Тростянецьке ЛГ») та Харківської (ДП «Зміївське ЛГ») областей. Для кожного варіанту було зібрано близько 300 зразків. Цитологічні дослідження проводили на виготовлених за стандартними методиками постійних мікротомних препаратах, пофарбованих різними барвниками [6, 8]. За допомогою мікроскопу «AxioStar plus» зі вбудованою фотокамерою та програми «Axiovision» було виявлено, досліджено та проаналізовано стадії та етапи

\* © Л. О. Торосова, 2013

формування жіночої шишки. Статистичну обробку даних та виявлення кореляційних зв'язків зроблено за допомогою Microsoft Excel.

Досліджувані походження було об'єднано в групи за географічно-кліматичними характеристиками – Архангельський (Північні); Татарський, Башкирський (Поволзькі); Бузулуцький, Кокчетавський (Острівні бори); Полоцький, Смоленський, Гомельський, Брянський (Західні); Грузинський (Південні); Харківський, Тростянецький (Місцеві). Усереднені географічні та кліматичні дані місцевості материнських деревостанів досліджуваних груп походжень наведено у табл. 1

Таблиця 1

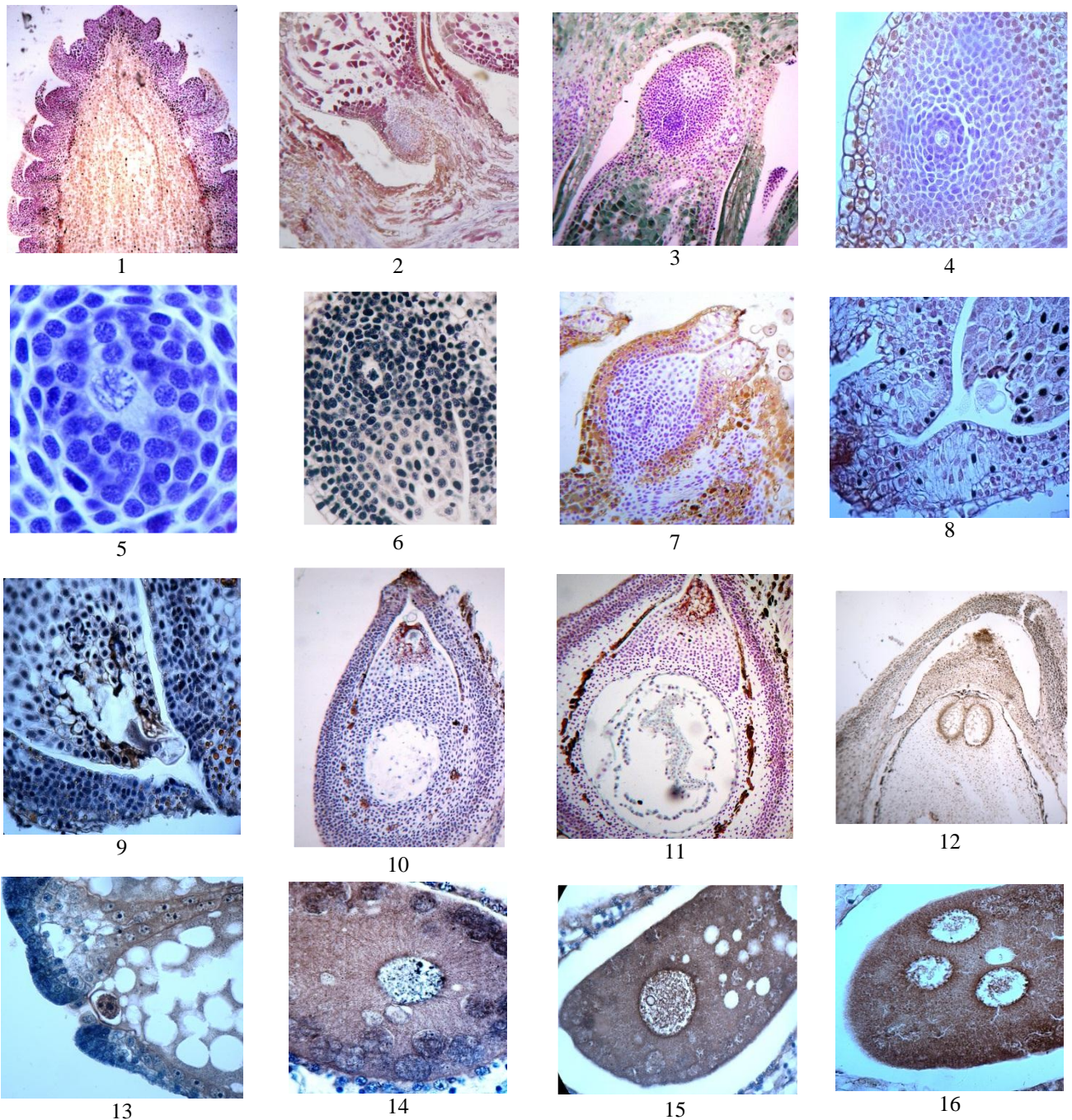
**Географічно-кліматичні характеристики материнських деревостанів груп кліматипів сосни звичайної**

Походження	Коефіцієнт континентальності	Середньорічна сума опадів, мм	Амплітуда температур, °С	ГТК	Сума зимових температур, °С	Географічні координати	
						Широта,	Довгота,
Місцеві	0,899	507	27,2	1,098	-625,1	50,80°	35,0°
Північні	0,827	521	29,9	1,332	-1050,0	61,00°	44,3°
Поволзькі	0,848	390	33,5	0,742	-1029,5	51,50°	46,0°
Острівні	0,926	365	35,2	0,746	-1234,6	53,30°	61,6°
Південні	0,825	888	25,3	1,452	187,5	41,80°	43,6°
Західні	0,903	614	25,8	1,444	-640,2	54,50°	30,8°

Цитологічний аналіз зроблених постійних препаратів дав змогу виявити ключові етапи формування жіночої шишки та їхні загальні характеристики. На рис. 1 подано найбільш характерні фотографії основних змін, що відбуваються під час розвитку жіночого макростробілу протягом першого ( $n + 1$ ) та другого ( $n + 2$ ) років. Усього нами було ідентифіковано 16 основних послідовних етапів формування жіночої репродуктивної сфери. Їх можна охарактеризувати таким чином (цифри в дужках наведено відповідно до рис. 1).

Формування насінного зачатку навесні першого року ( $n + 1$ ) розвитку розпочинається з **диференціації насінних лусочок (1)** після цього починають закладатися **горбочки насінних зачатків (2)** і відбувається **ріст насінної луски (3)**, під час якого клітини верхньої частини насінної луски діляться та збільшуються. На наступному етапі відокремлюється **археспоріальна клітина (4)**. Вона стає добре відмітною та після диференціації інтегументів перед мейозом займає центральне положення в нуцелусі. В результаті **мейозу археспоріальної клітини (5)**, з материнської клітини археспорію утворюються дві нові клітини. Після **закінчення мейозу (6)** формується нижня (халазальна) найкрупніша клітина – перша клітина жіночого гаметофіту, що дає початок гаплоїдному поколінню. Протягом літа ця клітина росте, інші клітини відмирають. Остаточо формується **насінний зачаток (7)**, який складається з пилкової камери, мікропіле, відкритих інтегументів, археспоріальної клітини в нуцелусі. Інтегумент охоплює весь насінний зачаток, видовжені його краї утворюють пилкову камеру та мікропіле. Таку будову він має під час «цвітіння» та запилення. Після потрапляння до пилкової камери пилку (запилення), відбувається **змикання інтегументів (8)** за рахунок розширення клітин, що їх створюють. **Проростання пилку (9)** відбувається у закритій інтегументами пилковій камері, яка ізольована від зовнішнього середовища. Верхівка інтегументів стає рихлою. Пилкові зерна проростають пилковими трубками, але подальшого росту трубок цієї весни не відбувається. Після змикання інтегументів продовжується повільний **ріст насінного зачатку (10)**. В ньому формуються зародкові мішки. В макреспорі (халазальній клітині), яка функціонує, відбувається низка вільних поділів ядра, що дає початок зародковому мішку. Зародковий мішок насінного зачатку залишається на зиму у стадії вільних ядер (або у ценоцитній фазі) – у тонкому шарі плазми по периферії порожнини в плазмі, не відокремлюючись між собою

клітинними оболонками, розташовані ядра, які утворилися внаслідок поділу макроспори. Подальших змін цього року не відбувається.



**Рис. 1 – Ключові етапи формування жіночої шишки сосни звичайної:**

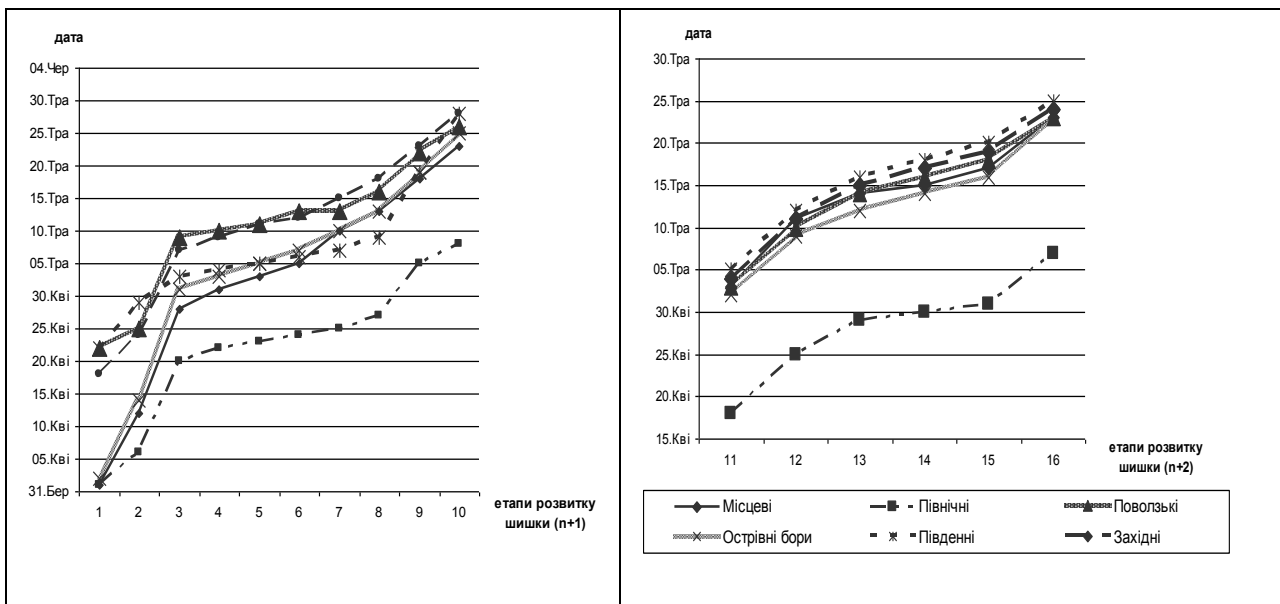
**1** – початок формування насінного зачатку ( $n + 1$ ); **2** – закладання горбочків насінних зачатків ( $n + 1$ );  
**3** – ріст насінної луски ( $n + 1$ ); **4** – відокремлення археспоріальної клітини ( $n + 1$ ); **5** – мейоз археспоріальної клітини ( $n + 1$ ); **6** – закінчення мейозу ( $n + 1$ ); **7** – сформований насінний зачаток ( $n + 1$ );  
**8** – змикання інтегументів ( $n + 1$ ); **9** – проростання пилку ( $n + 1$ ); **10** – ріст насінного зачатка ( $n + 1$ );  
**11** – формування ендосперму ( $n + 2$ ); **12** – утворення ініціальних клітин архегоніїв ( $n + 2$ ); **13** – утворення яйцеклітини ( $n + 2$ ); **14** – розвиток яйцеклітини ( $n + 2$ ); **15** – запліднення ( $n + 2$ ); **16** – поділ ядра зиготи та розвиток зародку ( $n + 2$ )

Навесні наступного року ( $n + 2$ ) відбувається **формування ендосперму (11)** – між ядрами, які заповнюють центральну частину порожнини макроспори, утворюються клітинні перегородки, тобто формується гаплоїдний клітинний ендосперм. Після цього у верхній його

частині, спрямованій до мікропіле, утворюються **ініціальні клітини архегоніїв** (12). Спочатку вони однорідні, заповнені вакуолізованою плазмою. При подальшій диференціації архегоніїв утворюються шийкова клітина та велика центральна клітина. Центральна клітина збільшується, заповнюється вакуолізованою цитоплазмою. Внаслідок поділу з неї утворюються **канальцева клітина та яйцеклітина** (13). Канальцева клітина згодом деградує. Під час **розвитку яйцеклітини** (14) архегоній розростається та набуває подовжено-округлої форми. Ядро яйцеклітини збільшується у розмірах, переміщується до центру архегонію. У кожному насінному зачатку розвиваються два, інколи три архегонія. Пилкова трубка поновлює свій ріст та дістається архегоніїв. Один зі спермійів запліднює яйцеклітину. Наявність крупної вакуолі неподалік від ядра яйцеклітини свідчить, що відбулося **запліднення** (15). Через декілька днів після запліднення в архегоніях можна спостерігати **перший поділ ядра зиготи** (16). З невеликою перервою після першого поділу відбувається другий, та чотири клітини, що утворилися, переміщуються до халазального краю архегонію. Наступні поділи призводять до утворення проембрію, а потім і зародку. До середини літа зародок займає майже всю зародкову порожнину. Диференціюються корінець, точка росту, сім'ядолі. Клітини зародку інтенсивно діляться. Клітини ендосперму перетворюються на запасальну тканину. У наступні строки зародок значно збільшується та формується оболонка насіння.

Таким чином, зважаючи на все викладене вище, результати дослідження цито-ембріологічних характеристик етапів розвитку жіночої шишки для різних кліматипів сосни звичайної в географічних культурах не виявили значних відхилень від нормального проходження процесів формування жіночих генеративних органів, наведених раніше у літературі [7, 10].

Після ідентифікації окремих фаз розвитку жіночої шишки було визначено їхню часову локалізацію (мікрофенологію) для різних груп кліматипів сосни звичайної в географічних культурах. Результати наведено на рис. 2



**Рис.2 – Строки проходження (мікрофенологія) ключових етапів формування жіночої шишки різних груп географічних походжень сосни звичайної. Номери етапів наведено відповідно до рис. 1**

Аналіз результатів проведених досліджень виявив, що на першому році формування жіночих шишок (n + 1) усі процеси – від початку формування насінного зачатку до проростання пилку в ньому – в середньому відбуваються з 1 квітня до 27 травня. Для Місцевої сосни строки формування визначено у межах 1 квітня – 23 травня. Максимально вирізняються за строками проходження етапів формування жіночої шишки сосни Північного

походження. Різниця за часом для відповідних фаз формування жіночої шишки (за середніми даними) сягає 14 діб. При цьому, на відміну від інших груп походжень, майже усі етапи формування відбуваються раніше від Місцевих сосон. Різниця часової локалізації етапів формування жіночого гаметофіту інших груп походжень, порівняно з Місцевою, менш значна. Начальні етапи формування (1–2) у Північній групі та групі з Острівних борів відбуваються одночасно з Місцевими, а у Південній, Поволзькій та Західній – значно пізніше (див. рис. 2).

Проміжки часу, необхідні для проходження окремих фаз формування жіночої шишки у різних груп географічних походжень сосни звичайної також виявилися неоднаковими. Для всіх досліджуваних груп походжень (за винятком Південних) найтривалішою виявлено стадію росту насінної луски (1–3). Найбільш швидкоплинний етап – мейоз (5–6).

Аналізуючи відмінності фенології та тривалості окремих фаз формування жіночої шишки різних кліматипів сосни звичайної протягом першого року, можна констатувати неможливість перезапилення екземплярів Північного походження пилом з інших груп. Це може призвести до значного зниження врожайності та прояву ефекту інбридингу.

Дані про фенологію окремих етапів формування жіночої шишки на другому році розвитку ( $n + 2$ ) свідчать, що тільки Північні походження суттєво відрізняються від інших за строками проходження окремих фаз (див. рис. 2). Для цієї групи виявлено, що формування ендосперму (11 – відповідно до рис. 2) розпочинається 18 квітня, а перший поділ ядра зиготи (16) відбувається 7 травня. Для всіх інших груп походжень ці етапи відбуваються у період з 3 по 25 травня. З літературних джерел відомо, що запліднення у сосни звичайної відбувається через рік та 10–20 діб після запилення. Отримані нами результати не суперечать цьому.

Тривалість проходження основних етапів формування для різних географічних походжень сосни звичайної коливалася несуттєво. В усіх випадках різниця становила не більше ніж одну добу на відміну від тривалості фаз формування жіночої шишки  $n + 1$ .

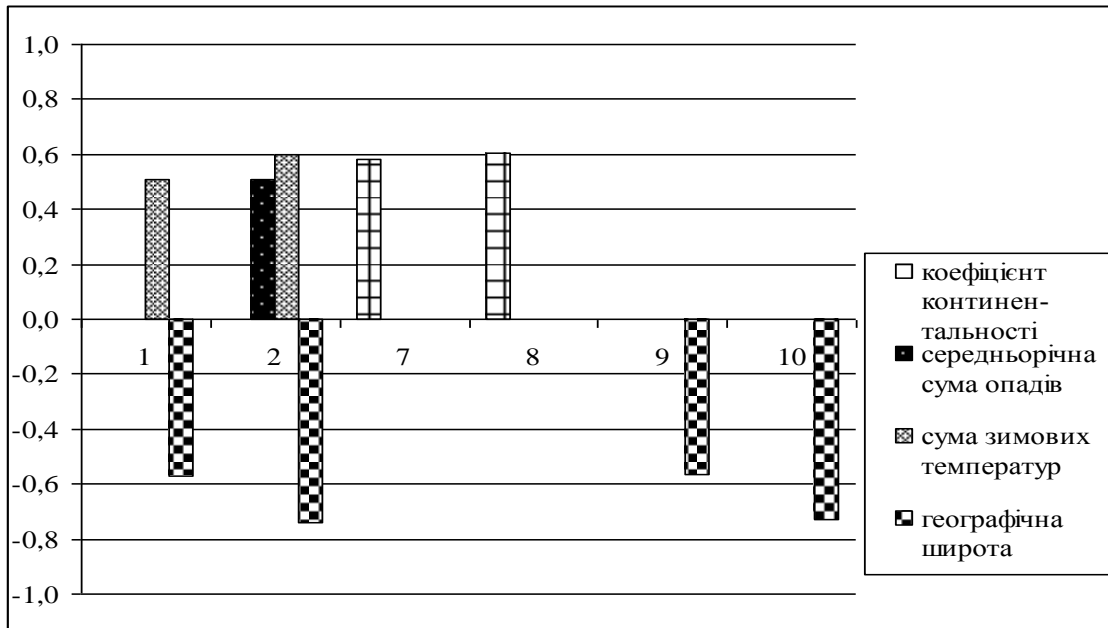
На нашу думку, така відмінність мікрофенології розвитку шишки Північних походжень на другому році може свідчити про синхронність процесів розвитку чоловічого та жіночого гаметофіту, пов'язану із запиленням сосон цієї групи власним пилом.

Для виявлення залежності фенології та тривалості окремих етапів формування жіночої шишки різних кліматипів сосни звичайної від географічно-кліматичних характеристик материнських деревостанів визначали коефіцієнти кореляції між цими показниками. Більш суттєві кореляційні зв'язки було виявлено для першого року формування жіночої шишки сосни звичайної.

Аналізуючи отримані достовірні значення коефіцієнтів кореляції між фенологією формування жіночого гаметофіту сосни звичайної протягом першого року та деякими географічно-кліматичними характеристиками груп походжень (рис. 3), можна зазначити, що найбільш суттєвий вплив на цих етапах чинить географічна широта місцевості материнського деревостану. Від'ємний кореляційний зв'язок з цим показником виявлено для початкових (закладання насінних зачатків) та кінцевих (змикання інтегументів та проростання пилку) етапів. Тобто, що північніше розташований материнський деревостан, то раніше починається та закінчується в географічних культурах процес формування жіночої шишки на першому році розвитку.

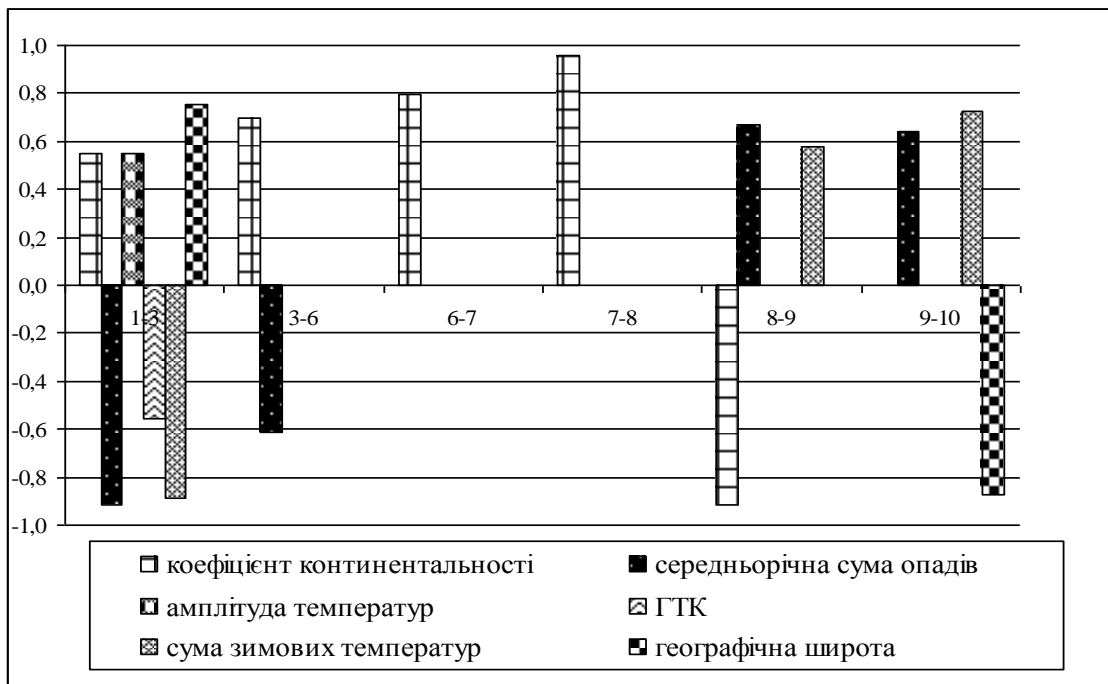
Сума зимових температур впливає на початок формування жіночої шишки: у кліматипів із регіонів з низкою зимовою температурою перші етапи формування відбуваються раніше.

Коефіцієнт континентальності виявився єдиним суттєвим чинником, що впливає на строки формування жіночого гаметофіту на етапі мейозу та закінчення формування насінного зачатку: при збільшенні континентальності клімату ці процеси відбуваються пізніше.



**Рис.3 – Коефіцієнти кореляції фенології формування жіночої шишки сосни звичайної (n + 1) з географічно-кліматичними характеристиками походжень. Номери етапів – відповідно до рис. 1.**

Результати кореляційного аналізу залежності між тривалістю перебігу окремих фаз формування жіночої шишки сосни звичайної на першому році розвитку (n + 1) та деяких географічно-кліматичних характеристик груп походжень подано на рис. 4.



**Рис. 4 – Коефіцієнти кореляції тривалості окремих фаз формування жіночої шишки сосни звичайної (n + 1) з деякими географічно-кліматичними характеристиками походжень. Номери фаз наведено відповідно до рис. 1**

Аналізуючи наведені данні, можна зазначити, що загальною відзнакою усіх виявлених зв'язків є «зміна знаку» значень коефіцієнтів кореляції з показниками тривалості початкових та кінцевих етапів розвитку. Тобто майже усі значення коефіцієнтів кореляції з позитивних стають негативними або навпаки. Наприклад, залежність між тривалістю початкових фаз формування жіночого гаметофіту (формування насінного зачатку) від середньорічної суми

опадів регіону походження насіння є зворотною, а кінцевих (закінчення формування зачатків, потрапляння пилку у пилкову камеру та змикання інтегументів) – прямою (див. рис. 4).

Найбільшу кількість зв'язків виявлено між тривалістю окремих етапів формування жіночої шишки та коефіцієнтом континентальності клімату регіону походження насіння. На початкових етапах залежність є прямою, потім – зворотною. Тобто тривалість початкових етапів формування жіночого гаметофіту є більшою для походжень з більшою континентальністю клімату.

Сума зимових температур впливає на тривалість формування жіночого гаметофіту таким чином: з підвищенням зимових температур початкові етапи формування стають коротшими, а заключні – тривалішими.

На другому році розвитку жіночої шишки виявлено кореляцію фенологічних даних лише з географічною широтою місцевості регіону походження насіння. При цьому залежність спостерігається для усіх етапів розвитку жіночої шишки ( $n + 2$ ), значення коефіцієнту кореляції дорівнюють 0,74–0,78.

Аналізуючи все викладене вище, можна припустити наявність генетичної зумовленості фенології процесів формування жіночої шишки для різних кліматипів сосни звичайної, бо навіть у нових умовах росту в географічних культурах зберігаються відмінності строків окремих етапів розвитку.

Було проведено також попередні дослідження з виявлення взаємозв'язку між окремими етапами формування жіночої шишки сосни звичайної та енергією проростання й схожістю насіння. Отримані результати показали, що на першому році формування жіночої шишки можна простежити пряму залежність між фенологією пізніх етапів формування та енергією проростання і схожістю насіння (коефіцієнт кореляції коливається в межах 0,84–0,97 для енергії проростання, 0,84–0,87 – для схожості насіння). Фенологія усіх етапів формування жіночого макростробілу другого року ( $n + 2$ ) також впливає на схожість насіння (коефіцієнт кореляції дорівнює 0,83–0,96): що пізніше зафіксовано окремі фази – то вище схожість насіння різних кліматипів сосни звичайної.

#### **Висновки.**

1. На першому році розвитку жіночих шишок для досліджених груп походжень сосни звичайної в географічних культурах усі цито-ембріологічні зміни – від початку формування насінного зачатку до проростання пилку в ньому – відбуваються з 1 квітня до 27 травня. Для Місцевої сосни строки формування визначено у межах 1 квітня – 23 травня. Максимально вирізняються за строками сосни Північного походження – до 14 днів раніше від Місцевих.

2. На другому році формування жіночих шишок усі процеси – від формування ендосперму до першого поділу ядра зиготи – для різних груп походжень сосни звичайної в географічних культурах відбуваються з 18 квітня до 25 травня. Сосни Північної групи суттєво відрізняються від інших за строками проходження окремих фаз формування жіночого макростробілу – з 18 квітня до 7 травня. В інших групах всі етапи відбуваються у період з 3 по 25 травня.

3. Найбільш суттєвою виявлено залежність даних мікрофенології та тривалості окремих фаз формування жіночої шишки різних кліматипів сосни звичайної в географічних культурах на першому та другому році розвитку від географічної широти розташування материнських деревостанів. Що північніше розташоване місце росту материнського насадження кліматипу, то раніше та швидше відбувається розвиток жіночої шишки в географічних культурах Лівобережного Лісостепу України. Зв'язки з іншими географічно-кліматичними характеристиками походжень є менш суттєвими.

**СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ**

1. Коц З. П. Индивидуальная изменчивость деревьев сосны обыкновенной по срокам формирования пыльцы / З. П. Коц // Лесоводство и агролесомелиорация. – 1974. – Вып. 38. – С. 92–98.
2. Коц З. П. Сроки развития женской шишки сосны обыкновенной на Украине / З. П. Коц // Лесоводство и агролесомелиорация. – 1975. – Вып. 42. – С. 115–121.
3. Кузьмина Н. А. Особенности генеративных органов сосны обыкновенной разного происхождения в географических культурах / Н. А. Кузьмина, С. Р. Кузьмин // Хвойные бореальной зоны. – Т. XXIV, № 2–3. – 2007. – С. 225234.
4. Новикова Т. Н. Особенности семеношения сосны обыкновенной в географических культурах в Красноярской лесостепи / Т. Н. Новикова // Хвойные бореальной зоны – 2008. – Т. XXV, № 1–2. – С. 62–67.
5. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – М. : Колос, 1980. – 304 с.
6. Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная / Л. Ф. Правдин. – М. : Наука, 1964. – 190 с.
7. Рыбин В. А. Цитологический метод в селекции плодовых / В. А. Рыбин. – М. : Колос, 1967. – 217 с.
8. Торосова Л. О. Цитологічні дослідження жіночої шишки сосни звичайної різного географічного походження на першому році розвитку / Л. О. Торосова // Науковий вісник НЛТУ України. – 2013. – Вип. 23.11. – С. 59–64.
9. Третьякова И. Н. Эмбриология хвойных / И. Н. Третьякова. – Новосибирск : Наука, 1990. – 157 с.

Torosova L. O.

**FEATURES OF FEMALE CONE'S FORMATION OF SCOTCH PINE IN PROVENANCE TESTS OF THE LEFT-BANK FOREST-STEPPE OF UKRAINE**

*Ukrainian Research Institute of Forestry and Forest Melioration named after G. M. Wysotskij*

The features, phenology and duration of key stages of female cone's formation for different Scots pine provenances in the provenance tests of the Left-bank Forest-Steppe of Ukraine were investigated at cytological level. It was revealed that for the 6 groups of provenances (Local, Northern, Volga region, Western, Isolated, Southern) studied formation of the female cone on the first year of development takes place from 1.04 till 27.05 and from 18.04 till 25.05 on the second year. Northern pines are much differ from the others and advance them on terms of formation of cones for 14 days. It does impossible their crossing with others climatotypes. Correlation dependences between certain dates of stages' forming of female Scotch Pine's macrostrobiles on first (n + 1) and second (n + 2) years of development and some geographical and climatic characteristics of maternal stands were found out. Tendencies of dependence between phenology of certain stages of female gametophyte formation and energy of germination of seeds were defined.

Key words: Scots pine, provenance tests, microphenology, female cone.

Торосова Л. А.

**ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЖЕНСКОЙ ШИШКИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУРАХ ЛЕВОБЕРЕЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ УКРАИНЫ.**

*Украинский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и агролесомелиорации им. Г. Н. Высоцкого*

На цитологическом уровне исследованы особенности, фенология и длительность отдельных этапов формирования женской шишки для разных климатипов сосны обыкновенной в географических культурах Левобережной Лесостепи Украины. Обнаружены корреляционные связи между датами отдельных этапов формирования женского макростробила сосны обыкновенной на первом (n + 1) и втором (n + 2) годах развития и некоторыми географическими и климатическими характеристиками материнских насаждений. Определены тенденции к зависимости между фенологией отдельных этапов формирования и всхожестью и энергией прорастания семян.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, географические культуры, микрофенология, женская шишка.

E-mail: torosovaliliya07@rambler.ru

Одержано редколегією 26.09.2013