

С.Н. Тунда, И.И. Коршиков

ДИНАМИКА СЕМЕНОШЕНИЯ СОСНЫ МЕЛОВОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L. VAR *CRETACEAE* (KALENICZ)) И СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*P. SYLVESTRIS* L.) В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЮГО-ВОСТОКА УКРАИНЫ

сосна обыкновенная, сосна меловая, юго-восток Украины, популяция, семенная продуктивность, опыленность семян

Репродуктивная биология широкоареальной сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) хорошо изучена. В многочисленных наблюдениях в разных географических районах произрастания *P. sylvestris* убедительно доказано, что семеношение – урожай шишек и выход семян из них, во многом зависит от факторов среды. Климатические условия предыдущего и текущего годов влияют на формирование и развитие половых структур у растений и на пыльцевой режим, особенности которого в значительной мере определяют результативность опыления семян. По этим причинам, а также в силу особенностей биологического развития для хвойных характерна некоторая периодичность урожайных и неурожайных лет. Погодичная динамика семеношения, по всей видимости, будет более выраженной в маргинальных популяциях, находящихся на границах естественного распространения вида, где экстремальность климатических условий существенно возрастает.

Изучение индивидуальной и популяционной динамики семеношения расширяет знания о репродуктивных особенностях вида – необходимой основы в разработке методов сохранения его генетических ресурсов, определения хозяйственно значимого потенциала урожайности семян и развития селекционного семеноводства. Для малочисленных изолированных популяций охраняемых видов стратегически важно выяснение закономерностей нерегулярности их семеношения и семенного возобновления – определяющих элементов поддержания их эволюционно сложившейся популяционной структуры. Таких сведений для занесенной в Красную книгу Украины сосны меловой (*Pinus sylvestris* L. var. *cretaceae* (Kalenicz.) Kom) нет.

Цель нашей работы – сравнительный анализ динамики семеношения сосны меловой и сосны обыкновенной в природных популяциях степной зоны на юго-востоке Украины.

Объектами исследований служили сосна меловая в трех субпопуляциях единственной в Украине природной популяции сосны меловой и две небольшие популяции сосны обыкновенной. Субпопуляции сосны меловой (Б-1, Б-2, Б-3) приурочены к меловым отложениям правого берега реки Северский Донец в Донецкой области и имеют слабые изоляционные барьеры. Популяции сосны обыкновенной (С-5, С-6) расположены на второй бортовой террасе Северского Донца в Луганской области, где почвы наносные, глинисто-песчаные на древнеаллювиальных отложениях. В исследованиях обоих таксонов были задействованы деревья старших возрастных категорий – 80 и более лет. В течение трех лет – 1995 – 1997 гг. с промаркированных растений собирали здоровые шишки. В урожайные годы отбирали с каждого растения не менее 10 шишек, а в неурожайные – все имеющиеся на растении. Штангенциркулем измеряли длину и толщину каждой

шишки и рассчитывали индекс ее формы – ИФШ: отношение толщины к длине шишки. Устанавливали количество продуктивных чешуй в фертильной зоне шишки и определяли количество полных, пустых и недоразвитых семян. К последним относили только те, которые имели склерифицированную оболочку более 1 мм и отделялись с крылатками от чешуй. Долю опыленных и оплодотворенных семян устанавливали по Т.П. Некрасовой [4].

Наибольший урожай шишек у обоих таксонов отмечен в 1995 г., в 1996 г. он был низким, а в 1997 г. – очень низким. В 1997 г. у сосны меловой отмечены единичные шишки у 9–13 опытных растений каждой из трех субпопуляций. Линейные размеры шишек мало зависели от их урожайности у обоих таксонов (табл. 1). Растения сосны обыкновенной двух изучаемых популяций существенно отличались по показателям длины и толщины шишек. В первых ботанических описаниях сосны меловой, сделанных И.О. Калениченко в 1849 г., было сказано, что «шишки более яйцевидные, чем конические, а чешуи заостренные и складчатые» (цит. по [1], с. 157). Расчеты индекса формы шишки показывают, что только растения субпопуляции Б-3 сосны меловой в течение трехлетнего периода наблюдений имели широко-конусовидные шишки ($D/L > 0,540$). Шишки такой формы выявлены у сокращенной выборки деревьев в субпопуляции Б-2 в 1997 г. Фактически широко-конусовидные шишки встречаются и у многих растений сосны обыкновенной в популяции С-6. Линейные размеры шишек и индекс их формы у сосны меловой отличались низкой и реже средней хронографической изменчивостью. У сосны обыкновенной отмечен чаще средний уровень изменчивости длины и толщины шишек и очень низкий – для ИФШ.

В урожайные годы количество продуктивных чешуй в шишках растений обоих таксонов, как правило, выше, чем в неурожайные годы (табл. 2). Внутрипопуляционная изменчивость этого репродуктивного показателя была повышенной. Семенная продуктивность у сосны меловой во все три года наблюдений была низкой и характеризовалась очень высокой изменчивостью. Прослеживается тенденция снижения количества полных семян в шишках сосны меловой в неурожайные годы. Особенно отчетливо эта тенденция просматривается у растений субпопуляции Б-1, где во все годы наблюдений отмечена наименьшая продуктивность полных семян – 3,0 – 6,6 шт. на одну шишку. Наибольшее количество полных семян в шишках сосны меловой выявлено у растений субпопуляции Б-3 – 8,1 – 11,8 шт. Низкая продуктивность полных семян у сосны обыкновенной была только в неурожайном 1996 г. В 1995 и 1997 гг. количество полных семян в шишках растений этого вида в маргинальных популяциях было высоким, составив 15,9 – 19,7 шт. За нашими данными ранее проведенных исследованиях в 1993 г. в основной части ареала сосны обыкновенной в Украине от Харьковской до Львовской областей, среднее количество семян в шишках растений восьми природных популяций изменялось в пределах от 9,5 до 20,3 шт. [3]. Продуктивность в 15 – 20 шт. полных семян на одну шишку для сосны обыкновенной считается хорошей [4], хотя абсолютный максимум у отдельных растений в популяциях Луганской области достигал 43 шт. [2]. В 1995 г. продуктивность полных семян у сосны меловой была ниже в 1,6 – 2,8 раза, а в 1997 г. – в 1,8 – 6,6 раза, чем в популяциях сосны обыкновенной на юго-востоке Украины.

В урожае полномерных семян у обоих таксонов присутствует, как правило, значительное количество пустых семян. У сосны меловой наибольшее их количество отмечено в субпопуляции Б-3, составив 6,0 – 8,5 шт. на одну шишку в разные годы наблюдений. Характерно, что доля пустых семян от общего количества полномерных

Таблица 1. Динамика линейных размеров шишек и формы шишки в природных популяциях сосны меловой и сосны обыкновенной на юго-востоке Украины

Пробная площадь	Год наблюдений	Количество деревьев	Размер шишек				ИФШ (D/L) M ± m,	CV, %
			Длина (L) M ± m, мм	CV, %	Толщина (D) M ± m, мм	CV, %		
Сосна меловая								
Б-1		24	35,3 ± 0,8	11,2	18,4 ± 0,3	7,8	0,522 ± 0,009	8,6
Б-2	1995	25	33,4 ± 0,8	11,9	17,2 ± 0,3	9,2	0,523 ± 0,007	6,5
Б-3		25	34,9 ± 0,8	11,8	19,3 ± 0,5	13,0	0,556 ± 0,009	7,8
Б-1		21	32,5 ± 1,0	13,0	16,6 ± 0,4	9,1	0,518 ± 0,013	11,2
Б-2	1996	18	33,1 ± 0,7	8,7	17,0 ± 0,3	7,3	0,509 ± 0,008	6,6
Б-3		17	32,0 ± 1,3	16,1	17,2 ± 0,7	16,2	0,541 ± 0,015	11,3
Б-1		10	32,4 ± 1,6	15,3	16,6 ± 0,4	7,2	0,519 ± 0,016	9,8
Б-2	1997	9	29,8 ± 1,2	12,4	16,3 ± 0,5	8,4	0,552 ± 0,016	8,9
Б-3		13	31,1 ± 1,2	13,7	17,3 ± 0,7	14,4	0,556 ± 10,011	7,0
Сосна обыкновенная								
С-5	1995	21	37,2 ± 1,3	14,3	19,4 ± 0,7	13,7	0,520 ± 0,010	4,3
С-5	1996	25	33,3 ± 0,9	14,0	16,7 ± 0,4	12,6	0,504 ± 0,010	6,1
С-6		24	38,6 ± 0,7	8,8	20,1 ± 0,4	8,7	0,518 ± 0,010	6,8
С-5	1997	19	35,5 ± 1,5	18,7	17,7 ± 0,7	16,5	0,500 ± 0,010	5,5
С-6		14	42,1 ± 0,9	8,3	20,9 ± 1,7	29,9	0,540 ± 0,010	6,1

Таблица 2. Изменчивость количества продуктивных чешуй в фертильном ярусе шишек и количества семян в одной шишке в природных популяциях сосны меловой и сосны обыкновенной на юго-востоке Украины

Пробная Площадь	Год наблюдений	Количество семенных чешуй		Количество семян					
		M ± m, шт.	CV, %	полных		пустых		недоразвитых	
				M ± m, шт.	CV, %	M ± m, шт.	CV, %		M ± m, шт.
Сосна меловая									
Б-1	1995	14,8 ± 0,6	20,0	6,6 ± 1,2	85,4	6,6 ± 1,1	84,7	4,1 ± 0,7	88,7
Б-2		13,3 ± 0,4	16,2	8,5 ± 0,8	47,4	6,9 ± 0,9	64,4	1,7 ± 0,3	95,9
Б-3		15,6 ± 0,7	23,0	11,8 ± 1,1	47,2	8,5 ± 1,2	68,5	3,6 ± 0,8	109,5
Б-1	1996	11,7 ± 1,0	35,9	4,9 ± 1,2	105,2	4,6 ± 0,9	85,9	2,2 ± 0,7	132,8
Б-2		11,7 ± 0,3	12,2	8,3 ± 0,8	40,6	3,4 ± 0,5	59,5	1,3 ± 0,03	99,3
Б-3		11,4 ± 0,9	33,2	8,1 ± 1,1	53,5	6,7 ± 1,2	74,0	1,9 ± 0,6	137,9
Б-1	1997	11,1 ± 0,9	24,4	3,0 ± 1,0	80,7	2,8 ± 0,6	65,0	2,9 ± 1,1	117,5
Б-2		10,6 ± 0,7	18,5	6,9 ± 1,0	44,7	3,4 ± 0,5	44,9	1,55 ± 0,4	82,3
Б-3		11,4 ± 0,7	21,6	8,9 ± 1,5	59,1	6,0 ± 1,2	72,0	1,9 ± 0,7	130,1
Сосна обыкновенная									
С-5	1995	17,8 ± 0,8	18,9	18,6 ± 2,0	18,9	5,0 ± 1,1	91,3	9,6 ± 1,8	62,4
С-5	1996	11,6 ± 0,7	30,6	7,6 ± 0,7	48,3	5,7 ± 0,8	74,3	2,4 ± 0,5	112,1
С-6		13,0 ± 0,6	23,0	5,7 ± 0,8	65,0	5,6 ± 0,7	54,5	6,4 ± 1,1	78,0
С-5	1997	13,9 ± 0,8	25,0	15,9 ± 2,0	53,7	2,5 ± 0,4	64,9	4,6 ± 0,7	69,5
С-6		17,2 ± 0,9	20,0	19,7 ± 1,9	36,5	7,6 ± 0,9	44,7	3,0 ± 1,1	134,3

семян у сосны меловой была во все годы, как правило, стабильно высокой: Б-1 – 48,3 – 50%, Б-2 – 29,1 – 44,8% и Б-3 – 40,3 – 45,3%. Для сосны обыкновенной этот показатель был высоким только в неурожайном 1996 г. – 42,9 – 49,6%. В урожайные годы доля пустых семян у сосны обыкновенной существенно снижалась до 13,6 – 27,8%. В природных популяциях основной части ареала сосны обыкновенной в Украине отмечена невысокая доля пустых семян – 12,0 – 23,5%, хотя в отдельных популяциях она достигала 30% [3].

Как особенность сосны меловой можно отметить низкое количество в ее шишках недоразвитых семян: от 1,3 до 4,1 шт., в то время как в шишках сосны обыкновенной во все годы наблюдений их было значительно больше: 3,0 – 9,6 шт.

В шишках сосны меловой, как правило, меньше фертильных семяпочек, чем у сосны обыкновенной (табл. 3). Уровень опыления семяпочек у сосны меловой также ниже, особенно у растений субпопуляции Б-1 (32,9 – 58,5%). Максимальная опыленность семяпочек у сосны меловой во все годы наблюдений отмечена в субпопуляции Б-3 (73,2 – 76,5%). У сосны обыкновенной в урожайные годы опыленность семяпочек достигала 88,1 – 93,2%, снижаясь в неурожайные годы до 67,7%. Доля оплодотворенных семяпочек от числа фертильных у сосны меловой варьировала от 26,1 до 65,3%, а у сосны обыкновенной нижний и верхний пределы ее были выше – 43,4 – 79,4%. Субпопуляция Б-1 отличалась наиболее низкой долей оплодотворенных семяпочек – 26,1 – 40,6%, а субпопуляция Б-3 – высокой погодичной стабильностью этого показателя – 64,9 – 65,3%. Очевидно, что условия опыления в разных субпопуляциях сосны меловой неодинаковы, наихудшие в годы наших наблюдений складывались в Б-1. В результате это отражается на выходе полных семян относительно фертильных семяпочек. Этот показатель наименьший для субпопуляции Б-1, составив всего 13,5 – 22,3%, а в субпопуляции Б-3 он достигал 35,5 – 39,0%. Однако это заметно меньше, чем в урожайные годы у сосны обыкновенной – 52,2 – 57,3%. Доля пустых семян от количества фертильных семяпочек в урожайный год у сосны меловой составила 22,3 – 27,2%. Следует отметить, что погодично высокий уровень оплодотворенности семяпочек растений субпопуляции Б-3 приводит к стабильно повышенному формированию пустых семян – 26,3 – 29,4% от числа фертильных семяпочек. У сосны обыкновенной доля этих семян также высокая в неурожайный год и даже в урожайный год в одной из популяций (С-6). Значительная часть опыленных семяпочек в отдельные годы в популяциях сосны обыкновенной колапсируют (24,6 – 27,0%), образуя недоразвитые семена. Этот негативный процесс у сосны меловой менее выражен, достигая максимума в 9,4 – 13,9% в субпопуляции Б-1.

В целом можно отметить, что субпопуляции сосны меловой на меловых возвышенностях правого берега реки Северский Донец характеризуются меньшими репродуктивными потенциалами, чем небольшие популяции сосны обыкновенной на песчаных террасах левого берега этой реки. Для сосны меловой свойственна меньшая семенная продуктивность в расчете на одну шишку. Это связано с худшим режимом опыления семяпочек, который к тому же существенно варьирует в трех исследуемых субпопуляциях сосны меловой. В урожайный год у лучшей по семенной продуктивности субпопуляции сосны меловой, при практически равной доле оплодотворенных семяпочек от количества фертильных, выход полных семян не превышал 37,8% в отличие от такого показателя у популяции сосны обыкновенной – 52,2%. Вероятно эти значительные отличия обусловлены генетическими особенностями растений в популяциях этих таксонов.

Таблица 3. Доля опыленных, оплодотворенных семян и семян разных категорий от количества фертильных семян в шишках сосны меловой и сосны обыкновенной природных популяций юго-востока Украины, %

Пробная площадь	Год наблюдений	Количество фертильных семян	Доля семян		Доля семян	
			опыленных	оплодотворенных	полных	пустых
Сосна меловая						
Б-1	1995	29,6	58,5	44,6	22,3	13,9
Б-2		26,6	64,2	57,8	31,9	6,4
Б-3		31,2	76,5	65,0	37,8	11,5
Б-1	1996	23,4	50,0	40,6	20,9	9,4
Б-2		23,4	55,6	50,0	35,5	5,6
Б-3		22,8	73,2	64,9	35,5	8,3
Б-1	1997	22,2	39,2	26,1	13,5	13,1
Б-2		21,2	56,0	48,5	32,5	7,5
Б-3		22,8	73,6	65,3	39,0	8,3
Сосна обыкновенная						
С-5	1995	35,6	93,2	66,2	52,2	27,0
С-5	1996	23,2	67,7	57,4	32,8	10,3
С-6		26,0	68,0	43,4	21,9	24,6
С-5	1997	27,8	82,7	66,2	57,2	16,5
С-6		34,4	88,1	79,4	57,3	8,7

1. Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. – Л.: Наука, 1978. – 189 с.
2. Коршиков И. И. Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды. – Киев: Наук. думка, 1996. – 238 с.
3. Коршиков И.И., Калафат Л.А., Игнатенко А.А. Изменчивость показателей репродукции *Pinus sylvestris* L. в лесонасаждениях Украины // Интродукция и акклиматизация растений. – 1999. – Вып. 32. – С. 149 – 158.
4. Некрасова Т.П. Изменчивость числа семян в шишках сосны от опыления // Лесоведение. – 1986. – №1. – С. 38 – 42.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 28.04.2007

УДК 634.99(477.60)

ДИНАМИКА СЕМЕНОШЕНИЯ СОСНЫ МЕЛОВОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L. VAR *CRETACEAE* (KALENICZ)) И СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*P. SYLVESTRIS* L.) В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЮГО-ВОСТОКА УКРАИНЫ

С.Н. Тунда, И.И. Коршиков

Донецкий ботанический сад НАН Украины

В течение трех последовательных лет изучена динамика семеношения сосны меловой (*Pinus sylvestris* L. var. *cretaceae* (Kalenicz.) Kom) в трех субпопуляциях на меловых отложениях правого берега реки Северский Донец в Донецкой области и в двух популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на песчаных террасах бассейна этой реки в Луганской области. Показана погодичная, популяционная и индивидуальная гетерогенность урожая шишек и количества в них полных, пустых и недоразвитых семян, а также опыленных и оплодотворенных семяпочек. Сосна меловая в целом уступает по уровню репродуктивных потенций сосне обыкновенной на юго-востоке Украины.

UDC 634.99(477.60)

SEED PRODUCTIVITY DYNAMICS OF *PINUS SYLVESTRIS* L. VAR *CRETACEAE* (KALENICZ) AND *P. SYLVESTRIS* L. IN NATURAL POPULATIONS OF THE UKRAINIAN SOUTH-EAST

S.N. Tunda, I.I. Korshikov

Donetsk Botanical Garden, Nat. Acad. of Sci. of Ukraine

Three subpopulations of *Pinus sylvestris* var *cretaceae* located on the chalk deposits on the right bank of the Seversky Donets river (Donetsk region) and two populations of *P. sylvestris* located on the sandy terraces of this river basin (Lugansk region) are the objects of the given research work. Semination dynamics of the given trees was being researched during three consecutive years. Year-by-year, populational, and individual heterogeneity of cone crop, and the number of full-grained, empty, and undeveloped seeds in the pinecones is shown as well as the number of pollinated and fertilized seedbuds. In the whole, the level of *P. sylvestris* reproductive potency is higher than that of *P. sylvestris* var *cretaceae*.