

Н.Е. Носкова, Л.И. Романова, И.Н. Третьякова

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ У СИБИРСКИХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ В СВЯЗИ С КЛИМАТИЧЕСКИМИ ИЗМЕНЕНИЯМИ

Работа поддержана российским фондом фундаментальных исследований (проект № 02-04-48168).

В связи с климатическими изменениями, происходящими в последние годы в Красноярском регионе, для сибирских видов хвойных наблюдаются негативные особенности в протекании генеративных процессов. В условиях сравнительно высоких среднесуточных температур осенью, без ночных заморозков в течение продолжительного периода времени, микроспороциты лиственницы сибирской и сосны обыкновенной вступают в мейоз раньше обычного осенью и зимуют в состоянии профазы I. Для лиственницы сибирской не характерно состояние физиологического покоя в зимнее время. Ранний мейоз, большое количество эмбриональных нарушений приводит к формированию пыльцы низкого качества и слабому пылению, что является причиной низких урожаев шишек и семян в исследуемые годы.

Микроспорогенез и формирование мужского гаметофита занимают видное место в процессах полового размножения хвойных растений, представляют собой четко отработанные программы развития и имеют видоспецифический характер. Так, среди сибирских представителей хвойных растений лиственница сибирская и сосна обыкновенная относятся к разным группам по срокам прохождения мейоза.

У лиственницы сибирской, как и у других *Larix*, мейоз начинается осенью, развитие микроспороцитов продолжается до стадии диплотены (профаза I) и с наступлением холодов прерывается до следующей весны, когда редукционное деление завершается и формируется пыльца. Характерной особенностью пыльцы лиственницы является толстая оболочка - экзина, которая защищает пыльцевое зерно от неблагоприятных воздействий окружающей среды и препятствует его прорастанию: пыльца лиственницы не прорастает на искусственных средах без специальной обработки.

У сосны обыкновенной дифференциация микроспороцитов, мейоз и формирование пыльцы протекают весной, в конце мая - начале июня. В процессе созревания микроспоры претерпевают три проталиальных деления, и зрелое пыльцевое зерно имеет генеративную клетку и вегетативную, формирующую при прорастании пыльцевую трубку.

Материал и методика

Исследования проводились в естественных древостоях сосны обыкновенной, а также в искусственных насаждениях лиственницы сибирской в г. Красноярске и его окрестностях в течение 2001-2004 гг. Регулярно собирались образцы мужских почек и микростробилов в осенне-зимний период ранней весной и в период мейотических делений и процессов формирования пыльцы. Образцы фиксировались и хранились в спиртово-уксусной смеси [1]. Сбор зрелой пыльцы проводился во время массового пыления деревьев исследуемых видов.

Для приготовления временных цитологических препаратов образцы помещались в раствор 1н. HCl. После 10-15 мин мацерации материал тщательно промывался в дистиллированной воде и окрашивался ядерными красителями - сафранином [1] или ацетогематоксилином [2]. Для одного срока фиксации готовились препараты не менее чем с 10 микростробилов, на которых определялись фазы мейоза, отмечались типы отклонений.

Собранная во время пыления пыльца прорастивалась на искусственных средах - 15% растворе сахарозы, минеральной среде, приготовленной по Нигаарду [3] и среде MS [4].

Для оценки влияния температурного фактора на процессы репродукции сосны обыкновенной подсчитывались суммы эффективных температур выше +5°, определялись суммы положительных температур по среднесуточным температурам [5].

Результаты и обсуждение

В последние годы в Красноярском регионе наблюдаются определенные изменения метеорологических условий, связанные с наблюдаемым повсеместно на земном шаре глобальным потеплением климата [6]. Более теплые весны, продолжительные осени без ранних ночных заморозков, мягкие теплые зимы с частыми продолжительными (иногда до 5-7 дней) оттепелями - характерные погодно-климатические особенности последних лет (рис. 1).

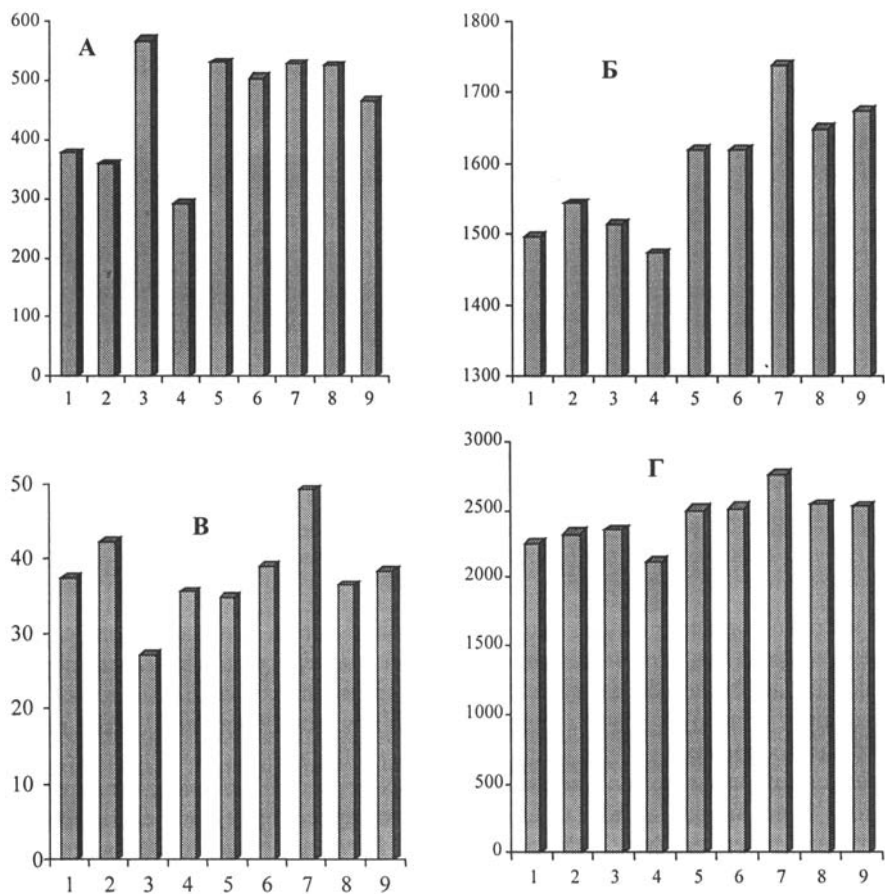


Рис. 1. Суммы положительных температур в г. Красноярске: А - в весенние месяцы, Б - в летние месяцы, В - в осенние месяцы, Г - общегодовая сумма положительных температур. (1 - 1977; 2 - 1978; 3 - 1981; 4 - 1983; 5 - 1999; 6 - 2000; 7 - 2001; 8 - 2002; 9 - 2003 г.)

Проведенные исследования показали, что в условиях изменившегося климата наблюдаются некоторые отклонения от привычных программ развития генеративных процессов у лиственницы сибирской и сосны обыкновенной.

Так, у лиственницы сибирской развитие микроспороцитов осенью прерывалось на стадии диакинеза (конец профазы I) и даже, метафазы I (рис. 2).

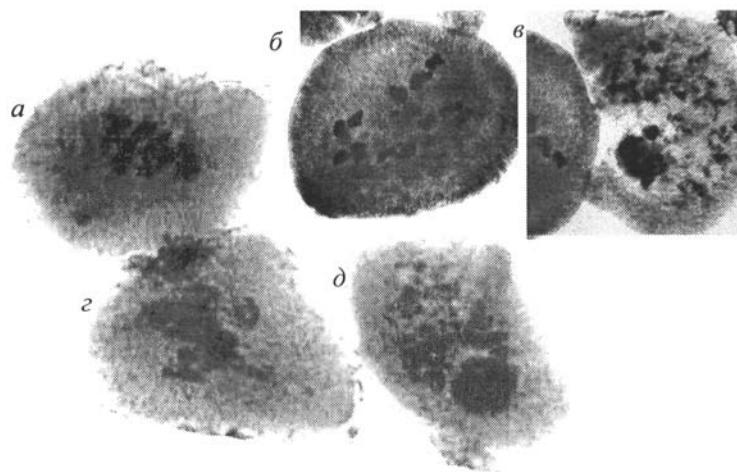


Рис. 2. Мейоз в микроспороцитах лиственницы сибирской (ноябрь 2003 г.): а - метафаза I, б - диакинез, в - диффузная стадия, г - поздняя профаза I, д - ранняя профаза I

Однако зимой, во время продолжительных оттепелей, развитие микроспороцитов возобновлялось, и в отдельных микроспорангиях мейоз завершался, формировалась пыльца. Микростробила при этом приобретали желтоватую окраску (из-за высыпающейся пыльцы), а пыльцевые зерна были покрыты тонкой оболочкой и имели признаки деградации (рис. 3).

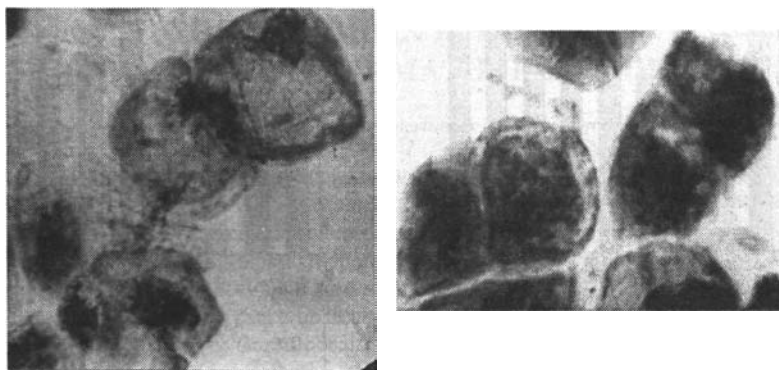


Рис. 3. Деградирующие диады микроспор в осенне-зимний период, в диадах наблюдается образование межклеточных перегородок - цитокинез, $\times 500$

Весной мейоз и формирование пыльцы проходили в конце марта - начале апреля с формированием полноценных пыльцевых зерен. Однако низкие отрицательные температуры в весенний период (2004 г.) оказали неблагоприятное воздействие на развитие пыльцы лиственницы: пыльцевые зерна оказались исключительно бедны крахмалом и были окружены очень тонкой и хрупкой оболочкой. Такие пыльцевые зерна прорастали на искусственных средах.

У сосны обыкновенной развитие мужских генеративных органов в условиях характерных климатических изменений оказалось более продвинутым. Осенью из клеток археспория дифференцировались микроспороциты, которые вступали в первую фазу мейоза и, подобно *Larix*, зимовали в состоянии профазы I (диплотена), однако при зимних оттепелях мейоза не завершали (рис. 4).

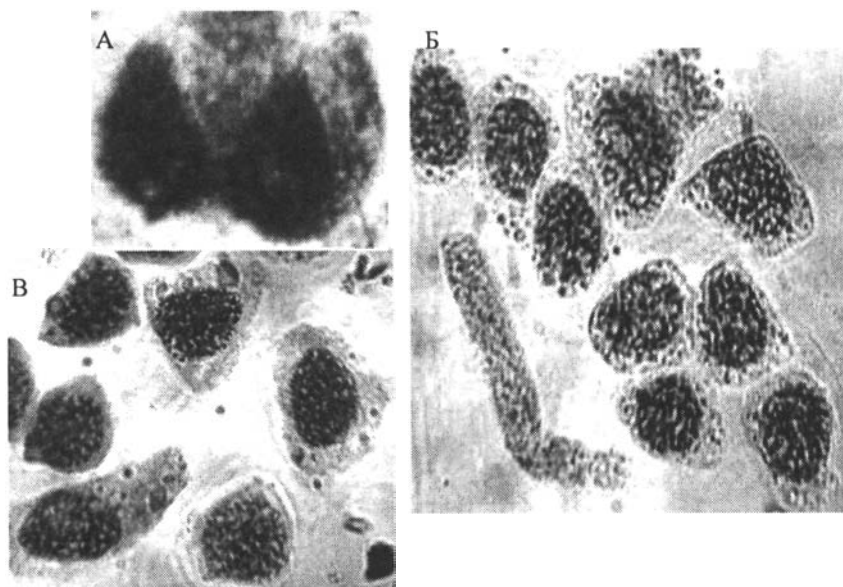


Рис. 4. Профаза I в микроспороцитах сосны обыкновенной в осенне-зимний период 2001-2003 гг.: А - микроспорофилл с двумя микроспорангиями; Б, В - микроспороциты (Ок. $\times 7$; Об. $\times 20$)

Редукционное деление в них проходило в начале мая следующего года асинхронно, с многочисленными нарушениями.

Кроме того, подавляющая масса микроспор сосны не проходила проталиальных делений. В результате пыльца оставалась одноклеточной, не способной формировать пыльцевые трубки и прорастать на искусственных средах (рис. 5).

Таким образом, изменение климата оказало негативное влияние на состоянии генеративных органов сибирских видов хвойных. Микроспороциты лиственницы сибирской и сосны обыкновенной вступают в мейоз

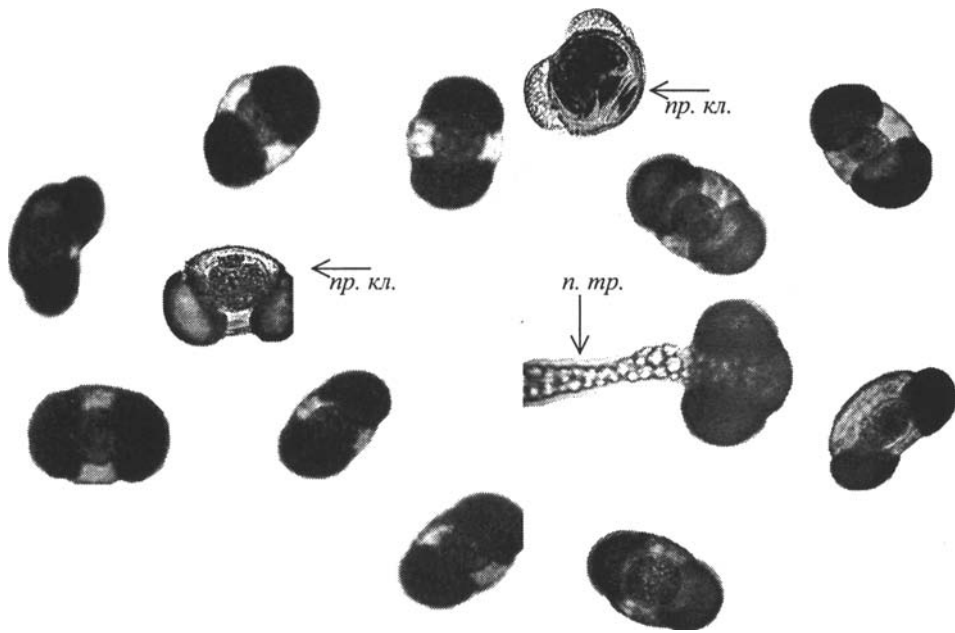


Рис. 5. Одноклеточная пыльца сосны обыкновенной (*пр. кл.* - проталлиальная клетка; *п. тр.* - пыльцевая трубка). (Ок. $\times 7$; Об. $\times 20$)

осенью и зимуют в состоянии профазы I. Ранний мейоз, большое количество эмбриональных нарушений приводит к деградации пыльцы, слабому пылению и, как следствие, к низкому урожаю шишек и семян.

ЛИТЕРАТУРА

1. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. - М.: Колос. 1980. - 304 с.
2. Смирнов Ю.А. Ускоренный метод исследования соматических хромосом // Цитология. - 1968. - № 2.
3. Nygaard P. Studies in the germination of pine pollen (p. Mugo) in vitro 1. Growth conditions and effects ph and temperature on germination, tube growth and respiration // *Physiol. Plant.* - 1969. - V. 22. - No. 3. - P. 338-346.
4. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // *Physiol. Plant.* - 1962. - V. 15. - No. 4. - P. 473-497.
5. *Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской автономной области.* - Л.: Гидрометеониздат, 1961. - 288 с.
6. Чебакова Н.М., Парфенова Е.И., Леонсеруд Р.А. Прогноз изменения фитомассы лесов в широтных и высотных зонах при потеплении климата // *Лесные экосистемы Енисейского меридиана.* - Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. - С. 252-264.