

МОРФОЛОГИЯ ПОБЕГОВ И ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ МАКРОСТРОБИЛОВ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.), ПОРАЖЕННЫХ БИАТОРЕЛЛОВЫМ РАКОМ

© Е.В. Бажина, П.И. Аминев

УДК 630.443:582.475.4

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, Россия
ГОУ ВПО «Сибирский государственный технологический университет», Красноярск, Россия

Исследовались метамерная изменчивость побегов и особенности семенной продуктивности макростробилов деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), пораженных биаторелловым раком (возбудитель - *Biatorella difformis* (Fr.) Rehm). У пораженных деревьев наблюдается некоторое уменьшение биометрических показателей побегов и хвои, а также тенденция к снижению семенной продуктивности макростробилов.

Peculiarities of pine trees (*Pinus sylvestris* L.) seed productivity and shoot morphology at affection by *Biatorella difformis* (Fr.) Rehm. have been studied. The some decrease of these parameters was revealed. It could result in decrease of reforestation in the region.

Введение

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) - важная лесообразующая порода, занимающая обширный ареал в Евразии. Широкое распространение и хозяйственное значение сосны обуславливают значительный интерес к исследованию биологии и репродукции этого вида (Правдин, 1964; Мамаев, 1972; Козубов, 1974; Минина, 1975; Sarvas, 1962, Некрасова, 1960, 1972, 1984; Черепнин, 1980; Третьякова, 1990, 1996; Тихонова, 2005).

Количественные и качественные показатели продуктивности сосны обыкновенной определяются географической широтой и долготой, высотой над уровнем моря, условиями произрастания, освещением, генетическими факторами, возрастом и состоянием деревьев (Некрасова, 1960; Правдин, 1964; Дворецкий, 1993; Третьякова, 1996, Седельникова, Пименов, 2001; Новикова, 2005). В последние десятилетия значительное негативное влияние на состояние и репродуктивные функции сосны оказывает техногенное загрязнение, зачастую приводящее к ее ослаблению (Федорков, 1994, Осколков, Воронин, 2004, Третьякова и др., 2005). Отражением влияния экологических, климатических и почвенных факторов в сочетании с наследственностью являются рост и продуктивность отдельных деревьев насаждения, в совокупности определяющие продуктивность древостоев. При воздействии неблагоприятных факторов у деревьев уменьшаются размеры различных органов (хвои, побегов, шишек). Ввиду меньшего роста побегов наблюдается

уменьшение количества хвои, что, в целом, приводит к снижению продуктивности дерева. Прирост древесных растений является неспецифическим признаком, однако, при взятии деревьев в одинаковых лесорастительных условиях и при достаточной повторности этот показатель может являться четким индикационным признаком.

Одной из причин ухудшения состояния и продуктивности сосновых древостоев являются грибные заболевания (Аминев, 2005; Аминев, Сафронова, 1999; Бубнова, Намзалов, 2004; Маслов, Петерсон, 2002; Чураков, 1986; Щедрова, 1965). Известно, что повреждение хвойных патогенными грибами приводит к изменению морфоструктуры крон, снижению прироста, нарушению процессов половой репродукции (Алексеев, 1999; Алексеев, Шабунин, 2000; Аминев, 1996; 2005; Аминев, Сафронова, 1999; Алексеев, Васьков, Калинин, 1986; Маслов, Петерсон, 2002; Федоров, 1971; Чураков, 1986; Третьякова, Косинов, 2003; Бажина, 2005; Бажина, Аминев, Дугарова, 2002).

Цель настоящих исследований заключалась в изучении распространенности биатореллового рака (возбудитель - *Biatorella difformis* (Fr.) Rehm.) в лесных экосистемах Сибири, а также его влияния на морфологию побегов, хвои и семеношение деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.).

Материал и методы

Исследования проводились в условиях Караульного лесничества Учебно-опытного лесхоза СибГТУ, в сосновых насаждениях VI и VII классов возраста зеленомошной группы типов леса, а также Усольского лесхоза

Красноярского края в сосняках разнотравной, крупнотравной и зеленомошной групп типов леса. Объектом исследований являлся здоровый и пораженный биаторелловым раком подрост сосны обыкновенной, произрастающий под пологом чистых сосновых насаждений.

Для оценки влияния биатореллового рака на сосну обыкновенную на каждой пробной площади с 25 здоровых и пораженных раком деревьев II класса возраста собирались шишки, и по 25-30 вегетативных побегов второго порядка последних пяти лет. Анализ морфологических параметров побегов проводился по следующим показателям: длина, диаметр и охвоенность, а также длина, ширина и повреждения хвои (% и характер).

Известно, что конечным результатом половой репродукции хвойных видов является семенная продуктивность макростробила (Третьякова, 1996). Определялись следующие показатели: длина и ширина зрелой шишки, число семенных чешуй (общее, развитых), число семян (общее, развитых) (Минина, Третьякова, 1983). Выход семян оценивался по числу семенных чешуй, давших семена. Качество семян определялось рентгенографией (Щербакова, 1965).

Статистическая обработка проводилась при помощи пакета анализа Microsoft Excel 2000. Оценка достоверности различий проводилась при помощи критерия λ , основанного на сравнении накопленных частот распределений (Шмидт, 1984).

Результаты и обсуждение

Анализ морфологических показателей побегов и хвои деревьев сосны обыкновенной не выявил достоверных различий между здоровыми и больными деревьями (таблица 1). Тем не менее, у больных деревьев наблюдается устойчивая тенденция к уменьшению их среднемноголетних значений. Длина и охвоенность побегов у больных деревьев уменьшаются на 2,5-16,6%. В тоже время диаметр побегов уменьшается на 3,9-19,0%. Минимальные различия по длине побегов деревьев различного состояния наблюдались в сосняке осочково-разнотравном, максимальные - в сосняке бруснично-зеленомошном. Интересно отметить, что изменчивость по длине побегов была стабильно выше у деревьев, пораженных биаторелловым раком. Повышение уровня эндогенной изменчивости этого признака у пораженных деревьев может свидетельствовать об их неблагоприятном состоянии (Мамаев, 1972).

Таблица 1 - Морфологические показатели побегов деревьев сосны обыкновенной различного состояния

Состояние деревьев	Основной		Боковые		Число пар хвоинок на 1 см побега, шт.
	длина, см	диаметр, мм	длина, см	диаметр, мм	
Здоровые	16,3±0,78	5,8±0,26	2,8±0,05	1,53±0,06	6,7±0,14
Больные	15,9±0,61	4,7±0,50	2,5±0,08	1,47±0,01	5,6±0,16

Хвоя больных деревьев несколько короче (на 9,1%) и меньше по ширине (на 16,7%), чем у здоровых деревьев (таблица 2). Доля повреждений (хлорозы и некрозы) хвои у больных деревьев увеличивается на 17,2%, тогда как характер их не изменяется. Необходимо отметить, что в условиях Учебно-

опытного лесхоза различия эти менее значительны. В целом, полученные данные свидетельствуют о негативном влиянии биатореллового рака на морфометрические показатели побегов и хвои деревьев сосны обыкновенной.

Таблица 2 - Морфологические показатели хвои деревьев сосны обыкновенной различного состояния

Состояние деревьев	Длина, см	Ширина, мм	Повреждения	
			%	характер
здоровые	5,5±0,95	1,2±0,20	16,5±5,98	хлороз, некроз
больные	5,0±0,90	1,0±0,03	19,9±6,41	некроз, хлороз

Анализ семенной продуктивности макростробилов показал, что количественные показатели ее изменяются в связи с изменением географической широты и условий местообитаний. Исследованиями установлено, что в условиях Приангарья формируются несколько более крупные шишки, чем в Учебно-опытном лесхозе. Однако известно, что оценку урожайности особи следует проводить по репродуктивной активности макростробила (способности его продуцировать семена), а не по размерам шишки, не всегда верно отражающим картину (Третьякова, 1996). Как оказалось, несмотря на меньшие размеры шишек сосны, среднее число чешуй, приходящихся на 1 мм ее длины в насаждениях Учебно-опытного лесхоза несколько выше, чем в Усольском лесхозе (1,8 и 1,4 соответственно).

Исследования показали, что поражение биаторелловым раком независимо от лесорастительных условий негативно влияет на количественные показатели семенной продуктивности макростробилов сосны обыкновенной (таблица 3). У больных деревьев, имеющих видимые признаки повреждения, уменьшается длина макростробилов - на 6,4-9,1%. Несколько

уменьшаются такие характеристики, как число семенных чешуй (на 3,5-6,8%) и число семян (на 10,7-10,8%). Уменьшение этих показателей приводит к снижению семенной продуктивности макростробилов больных деревьев на 6,4-7,1%. При этом выход развитых семян снижается на 7,1-15,2%. Сравнение частот распределений при помощи критерия λ показало, что различия достоверны при $P_{0.95-0.99}$. Различия в состоянии деревьев находят отражение также в соотношениях длина - число семян в шишке и длина - общий выход семян из шишки. Примечательно, что у больных раком деревьев зависимость между длиной шишек и числом семян, а также выходом их более тесная, чем у здоровых (рисунок 1). Коэффициенты корреляции составляли - 0,69 и 0,16 у здоровых и 0,40 и 0,04 у больных деревьев.

Анализ жизнеспособности семян сосны обыкновенной показал, что она довольно высокая как у здоровых, так и у больных деревьев (рисунок 2). Доля полнозернистых семян составляет около 80%. Качество семян хвойных видов определяется, в значительной степени, условиями опыления и развития семяпочек макростробила.

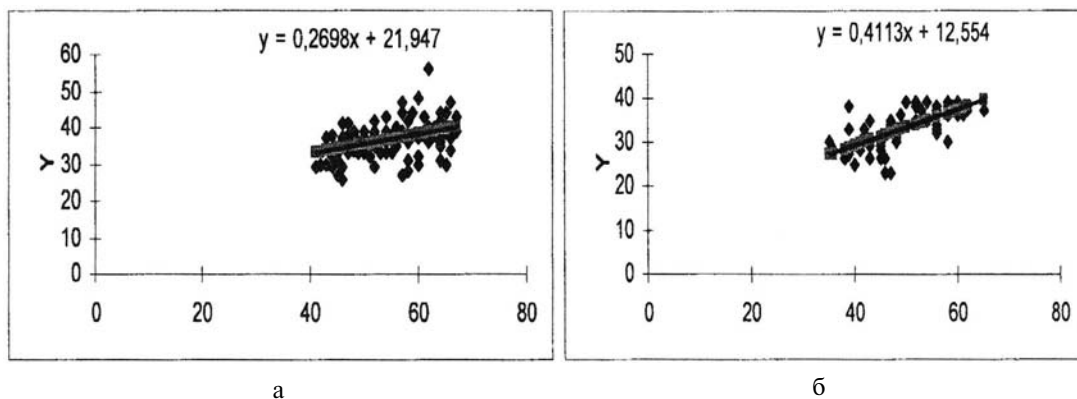


Рисунок 1 - Регрессия между длиной шишек и количеством развитых семян у здоровых (а) и больных (б) деревьев сосны обыкновенной.

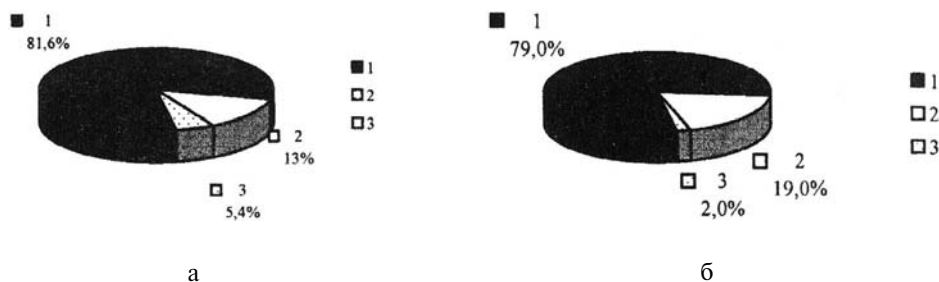


Рисунок 2 - Качество семян здоровых (а) и пораженных (б) биаторелловым раком деревьев сосны обыкновенной, %: 1 - полнозернистые, 2 - пустые, 3 - без зародыша.

Таблица 3 - Семенная продуктивность макростврилов деревьев сосны обыкновенной различного состояния, %

Состояние деревьев	Длина шишек, мм	Число семенных чешуй, шт.		Число семян, шт.		Выход семян, %	
		развитых	общее	развитых	общее	общий	в т.ч. развитых
Караульное лесничество Учебно-опытного лесхоза СибГТУ							
Здоровые	$47 \pm 0,2$	$54 \pm 2,2$	$85 \pm 3,3$	$19 \pm 1,3$	$28 \pm 1,35$	$16,5 \pm 0,69$	$11,2 \pm 0,77$
	14,9	18,2	17,3	29,4	22,0	20,9	26,4
Больные	$44 \pm 0,2$	$47 \pm 2,0$	$82 \pm 2,4$	$17 \pm 1,3$	$25 \pm 1,7$	$15,2 \pm 0,56$	$10,4 \pm 0,39$
	17,1	19,3	12,9	36,4	13,4	22,3	26,1
Усольский лесхоз							
Здоровые	$55 \pm 0,7$	$52 \pm 0,78$	$74 \pm 0,8$	$20 \pm 0,4$	$37 \pm 0,5$	$25,1 \pm 0,28$	$13,2 \pm 0,22$
	13,1	14,8	10,9	20,1	13,2	11,0	16,4
Больные	$50 \pm 0,8$	$43 \pm 0,9$	$69 \pm 0,8$	$16 \pm 0,4$	$34 \pm 0,5$	$23,5 \pm 0,22$	$11,2 \pm 0,19$
	15,5	19,8	11,0	22,9	13,8	9,5	17,0

Примечание: числитель - средние значения признаков, знаменатель - коэффициент вариации

Известно, что поражение деревьев сосны биаторелловым раком препятствует нисходящему потоку органических веществ, откладываясь ниже зоны поражения останавливается (Щедрова, 1965). Это нередко вызывает утолщение ствола выше раковой язвы (Алексеев, Васьков, Калинин, 1986), различные уродства стволов (Аминев, Сафронова, 1999; Сафронова, Аминев, 2001), приводит к снижению прироста и усыханию ослабленных деревьев. Авторы отмечают также, что болезнь снижает биологическую устойчивость насаждений и препятствует естественному возобновлению сосны.

Влияние паразитных грибов простирается на все жизненные функции больного растения (Купревич, 1947). Патологические изменения претерпевают физиологические процессы, изменяется активность фотосинтеза и диссимиляции, нарушается нормальный водный режим и общая координация работы ферментного аппарата, изменяется содержание фитогормонов и т.д. Изменения, вызванные паразитом, приводят к снижению продуктивности больного растения, что, в частности, отражается в уменьшении морфологических показателей его вегетативных органов. Очевидно, в процессе длительной совместной эволюции у растения-хозяина выработались механизмы компенсации негативного влияния паразита и поэтому изменения эти незначительны (3,9-19,0% по разным показателям). Однако комплексный характер свидетельствует об устойчивой тенденции к уменьшению продуктивности дерева.

Ухудшение состояния деревьев сосны приводит к достоверному уменьшению их урожайности. Процессы формирования семян оказались чрезвычайно чувствительны к воздействию неблагоприятных факторов среды (Третьякова, 1996). Очевидно, нарушения в половой репродукции у больных деревьев сосны обыкновенной приводят к стерильности семенных чешуй макростробила и, таким образом, к снижению семенной продуктивности больного растения.

Заключение

Таким образом, исследования показали, что у деревьев сосны обыкновенной, пораженных биаторелловым раком происходит снижение продуктивности. Достоверно снижаются количественные показатели их половой репродукции, и в частности семенная продуктивность макростробилов.

Библиографический список

1. Алексеев В.А. Ржавчинный рак пихты сибирской. Описание заболевания и методические рекомендации по его полевой диагностике и учету // СПб, 1999. - 31 с.
2. Алексеев В.А., Шабунин Д.А. Побеговый рак пихты сибирской. Описание заболевания и методические рекомендации по его полевой диагностике // СПб, 2000. - 29 с.
3. Алексеев И.А., Васьков С.П., Калинин К.К. Экология биатореллового рака в культурах сосны по гарям 1972 г. в Марийской АССР // Пути ускорения научно-технического прогресса в лесном хозяйстве: Тез. докл. научно-технического совещания Прибалтийских республик и Белоруссии / Каунас, Гирионис, 1986. - с. 163-165.
4. Аминев П.И. Некоторые особенности образования ран на сосне обыкновенной, пораженной смоляным раком // Лесной и химический комплексы - проблемы и решения. Сб. статей по материалам Всерос. научно-практ. конференции. Том 1 - Красноярск, 2005. - с. 45-50.
5. Аминев П.И. Состояние соснового подростка в предгорьях Восточного Саяна // Горы и человек: в поисках путей устойчивого развития. Тез. докладов Всерос. научно-практ. конференции. - Барнаул, 1996. - с. 313-315.
6. Аминев П.И., Сафронова И.Е. Биаторелловый рак - серьезная угроза естественному возобновлению сосняков Красноярского Приангарья // Лесной комплекс - проблемы и решения. Сборник докладов по материалам Всерос. научно-практ. конференции. Красноярск. - 1999. - с. 58-61.
7. Аминев П.И., Сафронова И.Е. Защита подростка - основа восстановления уникальных сосняков Приангарья // Новое в экологии и безопасности жизнедеятельности. Труды четвертой Всерос. научно-практ. конф. с международным участием. Том 1 - Санкт-Петербург, 1999. - с. 113-116.
8. Бажина Е.В. Жизнеспособность пыльцы и изменчивость признаков побегов пихты сибирской, пораженной ржавчинным раком (*Melampsorella cerastii*) // Ботан. журн. 2005. т. 90, № 5. - с. 696-702.
9. Бажина Е.В., Аминев П.И., Дугарова И.Ю. Особенности семеношения деревьев пихты сибирской, пораженных ржавчинным раком // «Химико-лесной комплекс - проблемы и решения». Сборник статей по материалам конференции. Красноярск, 2002. Т. 1. - с. 279-282.

10. Бубнова А.М., Намзалов Б.Б. Основные грибные заболевания и их влияние на санитарное состояние сосновых и кедровых древостоев // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии. Матер. Всероссийск. науч. конф. с международным участием (Улан-Удэ, 7-10 сент. 2004 г.). Ч. 1. Улан-Удэ: изд-во БНЦ СО РАН, 2004. - с. 27-28.
11. Дворецкий Н.И. Изменчивость морфологических признаков сосны обыкновенной в Восточном Забайкалье. - Лесоведение. 1993. № 4. - с. 77-80.
12. Козубов Г.М. Репродуктивные структуры голосеменных. Сравнительное описание. - Л.: Наука, 1982. - с. 7-38.
13. Купревич В.Ф. Физиология большого растения. Л.: Изд-во Академии наук СССР. 1947. - 300 с.
14. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений на примере семейства Pinaceae на Урале. - М.: Наука, 1972. - 283 с.
15. Маслов А.А., Петерсон Ю.В. Смоляной рак как фактор естественного отпада в бореальных сосновых лесах: 20 лет мониторинга в лесных резерватах // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Материалы 5-й международной конференции 7-10 октября. 2002 г. / М.: 2000. - с. 155-158.
16. Минина Е.Г. Пол у сосны обыкновенной // Вопросы физиологии половой репродукции хвойных. - Красноярск: ИЛИД СО РАН, 1975. - с. 68-69.
17. Минина Е.Г., Третьякова И.Н. Геотропизм и проявление пола у хвойных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние: 1983. - 198 с.
18. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск, 1972. - 272 с.
19. Некрасова Т.П. Качество шишек и семян сосны обыкновенной на семенных участках в лесостепи Приобского плато // кн. Экология семенного размножения хвойных Сибири. Красноярск, 1984. - с. 51-63.
20. Некрасова Т.П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. - Новосибирск: СО АН СССР, 1960. - 130 с.
21. Новикова Т.Н. Изменчивость некоторых признаков и свойств сосны обыкновенной в разных лесорастительных условиях Средней Сибири // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем. Мат. Всерос. конф. - Иркутск: изд-во Иркутского техн. госун-та, 2005. - с. 125-128.
22. Осколков В.А., Воронин В.И. Репродуктивный процесс сосны обыкновенной в Верхнем Приангарье при техногенном загрязнении. - Иркутск: изд-во Иркутск. госуниверситета, 2003. - 140 с.
23. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. - М., 1964. - 190 с.
24. Сафронова И.Е., Аминев П.И. Развитие язв на подросте сосны, инфицированном грибом *Biatorrella difformis*, в различных ценологических условиях // Химико-лесной комплекс - проблемы и решения. Сб. статей по материалам Всерос. научно-практ. конференции. Том 1, Красноярск. - 2001. - с. 93-95.
25. Седельникова Т.С., Пименов А.В. Динамика репродуктивного потенциала сосны обыкновенной в экосистемах болот Западной Сибири // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Матер. совещания. - Тула: Гриф и К°, 2001. - с. 490-492.
26. Тихонова И.В. Трансформации пола у сосны обыкновенной, произошедшие в Ширинском и Минусинском борах за последнее десятилетие // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем. Мат. Всерос. конф. - Иркутск: изд-во Иркутского техн. госун-та, 2005. - с. 228-231.
27. Третьякова И.Н. Особенности семенной продуктивности макростробила у видов семейства сосновых (Pinaceae) в Сибири. Ботан. ж. 1996. Т. 81, № 9. - с. 10-17.
28. Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных (Физиологические аспекты). - Новосибирск, 1990. - 157 с.
29. Третьякова И.Н., Косинов Д.А. Морфоструктура кроны и урожайность пихты сибирской, поврежденной трутовиком Гартига и "ведьминой метлой" // Лесоведение. 2003. № 5. - с. 65-68.
30. Третьякова И.Н., Романова Л.И., Носкова Н.Е. Половая репродукция хвойных в условиях техногенеза и изменившегося за последние годы климата // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем. Мат. Всерос. конф. - Иркутск: изд-во Иркутского техн. гос. ун-та, 2005. - с. 202-204.
31. Федорков А.Л. Влияние аэротехногенных воздействий на сохранность семян и развитие зародыша сосны обыкновенной // Лесоведение. - 1994. - № 5. - с. 36-40.
32. Федоров Н.И., Воронкова Н.Г. Влияние смоляного рака на водный режим сосны // Микология и фитопатология. - 1971. Т. 5. - вып. 1. - с. 63-67.

33. Черепнин В.Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск, 1980. - 182 с.

34. Чураков Б.П. Зараженность сосны обыкновенной смоляным раком в Барнаульском ленточном бору // Микология и фитопатология. - 1986. - Т 20. - вып.4. - с. 317-321.

35. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике: Учебное пособие. Л.: Ленингр. университет, 1984. - 288 с.

36. Щедрова В.И. Язвенный рак - болезнь соснового подростка предварительного возобновления // Известия вузов. Лесной журнал, 1965, № 3, - с.40-45.

37. Щербакова М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. - Красноярск, 1965. - 35 с.

38. Sarvas R. Investigation on the flowering and seed crop of Forestal. Fenniae. 1962. V. 53. № 4. P. 198.

Поступило в редакцию 14 ноября 2006 г.