

Филонов, К.П. Лось [Текст] – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 248 с.

Юргенсон, П.Б. Охотничьи звери и птицы [Текст] – М.: Лесн. пром-сть, 1968. – 308 с.



УДК 581.46+581.522.4+582.866

А.П. Кожевников

(A.P. Kozhevnikov)

(Уральский государственный лесотехнический университет)



Кожевников Алексей Петрович родился 24 марта 1956 г. В 1978 г. окончил Уральский лесотехнический институт. В 1986 г. защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук по теме «Интродукция и размножение облепихи крушиновидной на Урале». В 2003 г. защитил диссертацию на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук по теме «Закономерности формирования популяций *Hipporhae rhamnoides* L. на Урале и их значение для лесообразовательного процесса на нарушенных землях». С 1997 г. – зав. группой Интродукции новых плодовых и декоративных культур Ботанического сада УрО РАН. С 2007 г. – зав. кафедрой ботаники и защиты леса УГЛТУ. Опубликовал 123 печатных работы, из них 36 посвящены исследованиям интродукции и натурализации облепихи крушиновидной на Урале

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН У HIPPORHAE RHAMNOIDES L. (ELAEAGNACEAE) ПРИ ИНТРОДУКЦИИ И СЕЛЕКЦИИ НА УРАЛЕ

(SOME PECULIARITIES OF DEVELOPMENT OF POLLEN OF
HIPPORHAE RHAMNOIDES L. (ELAEAGNACEAE) IN THE
COURSE OF INTRODUCTION AND SELECTION IN THE
URALS)

*Рассмотрен механизм развития пыльцевых зерен в интродукционных популяциях *Hipporhae rhamnoides* L. Увеличение формового разнообразия облепихи происходит не только за счет одновременного созревания мужских и женских цветков, но и отклонений в развитии пыльцевых зерен при спонтанной гибридизации. Использование закономерностей спонтанной интродукционной популяции в образовании полиморфного состава опылителей позволит формировать сорта-популяции облепихи уральской репродукции.*

The mechanism of development of pollen in the introductive population of Hippophae rhamnoides L. was considered. Increase in manpower of form variety in introductive population of sea-buckthorn happens because male and female flowers ripen in different time and there can be some anomalies in development of pollen. Utilisation of regularities of spontaneous introductive populations in formation of polymorphic set of pollinating plants may facilitate the creation of varieties of populations of sea-buckthorn of Ural reproduction.

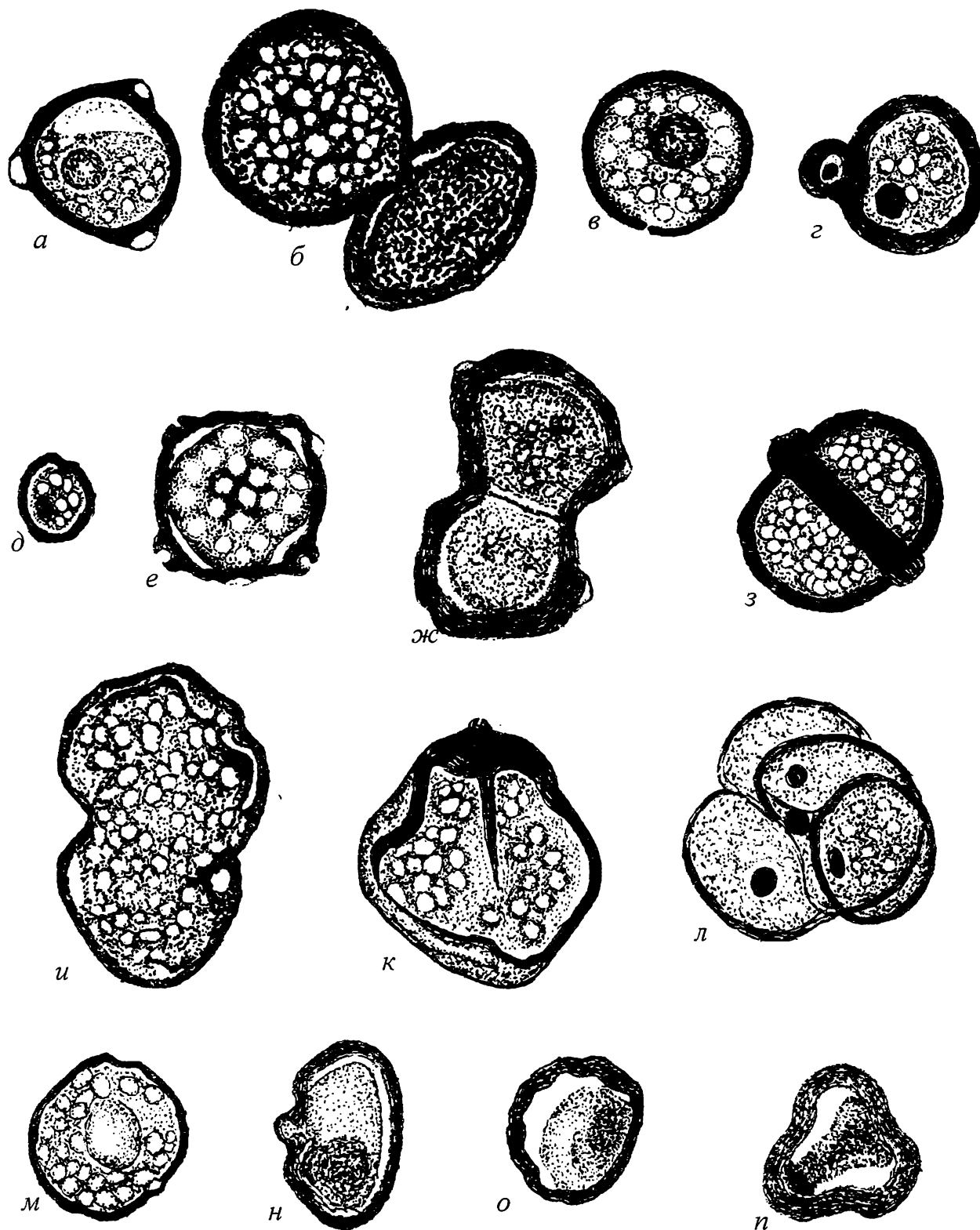
Помимо интродукции, в задачи ботанических садов входит и селекционное улучшение культурных растений. Успешной интродукции и селекции *Hippophae rhamnoides* – облепихи на Урале способствуют ее спонтанные интродукционные популяции, продуцирующие ценные в хозяйственном отношении формы (Кожевников и др., 1997; Кожевников, Петров, 1999). Натурализовавшиеся популяции облепихи поставляют готовые сортообразцы на основе спонтанной гибридизации со сбалансированными устойчивостью и продуктивностью. На перспективность изучения подобных «одичавших» вне своего естественного ареала растительных сообществ указывали многие авторы (Купцов, 1978; Головкин, 1987 и др.). Г.Ф. Привалов (1992) рекомендовал включать в селекционные программы по облепихе не только создание сортов, размножаемых вегетативно, но и сортопопуляций, размножающихся семенами.

Опытными образцами для изучения морфологии пыльцы послужили клоны и сеянцы перспективных форм облепихи, отобранные нами в натурализовавшихся ее сообществах. Были выделены мужские формы облепихи с крупными листьями, почками, ребристыми побегами и с краевых поселений. Они отбирались с отдельных куртин, удаленных друг от друга от 10 м до 10 км, расположенных на южном, северном, восточном, западном и юго-западном берегах озера Чебаркуль на Южном Урале. При выделении растений мужских форм использованы 1-2 морфологических признака. Формообразцы были размножены укоренением одревесневших черенков и посевом семян в Ботаническом саду УрОРАН (г. Екатеринбург) и размещены в коллекции по 3-5 особей каждой формы. Полученный таким образом фрагмент спонтанной интродукционной популяции состоял из нескольких десятков форм, образованных при свободном опылении.

Одним из преимуществ облепихи среди других плодовых культур является ее ветроопыляемость. Наличие фенологического полиморфизма, генетически обусловленного сдвигом по времени цветения, исключает близкородственное скрещивание. Расхождение в сроках цветения у женских форм облепихи в пределах 2-4 дней способствует избирательному опылению пыльцой с мужских особей. Вероятно, полиморфный состав опылителей в спонтанных интродукционных популяциях способствует образованию жизнестойкого потомства для местных условий (Кожевников и др., 2003а).

В связи с этим особый интерес вызывают наблюдения за развитием мужского гаметофита, его формообразовательная роль при свободном опылении. Данные по исследованию пыльцы облепихи встречаются редко. В таксономических целях финский ботаник А. Роузи (1971) и Sorsa Pentti (1971) одними из первых по листьям и пыльцевым зернам выделили девять подвидов облепихи крушиновидной (семь впервые). О.П. Камелина и О.Б. Проскурина (1987) отметили общие и отличительные черты в развитии пыльника и пыльцевого зерна у представителей трех родов сем. *Elaeagnaceae* (*Elaeagnus*, *Sherpherdia* и *Hippophae*).

Мужские особи облепихи производят огромное количество пыльцы. При этом на каждом репродуктивном побеге формируется не одна генеративная почка, а 25-72, довольно плотно располагающихся на нем и состоящих каждая из нескольких цветков (Кожевников и др., 2003б). С конца июля и в августе у мужских особей проявляется дифференциация почек. До этого времени с окончания цветения признаки сексуализации отсутствуют. Дифференциация идет одновременно с ростом побегов. Хорошо различимы мужские почки от основания до середины однолетних приростов. Как правило, в верхушечных почках побега цветков формируется меньше, чем в почках средней и нижней его частей. Мужские цветки в пазухах чешуй несут по 4 тычинки. На коротких нитях сидят продолговатые пыльники, которые выбрасывают пыльцу. Снаружи пыльники защищены двумя прочными толстыми чашевидными чешуями околоцветника. Поскольку облепиха – ветроопыляемое растение, яркой окраски нектарников, а также специфического запаха, привлекающего насекомых, ни мужские, ни женские цветки не имеют. Тем не менее некоторые насекомые питаются пыльцой и посещают облепиху, но преимущественно мужские особи. Созревшие пыльцевые зерна не имеют особых приспособлений (воздушных мешков, крылышек и др.) для распространения воздушными потоками на далекие расстояния. Поэтому опыление женских экземпляров, особенно в безветренную погоду, происходит успешно, если они произрастают сравнительно недалеко от мужских особей. Продолжительность постмейотического развития мужского гаметофита облепихи в большой степени зависит от погодных условий: в теплую солнечную погоду оно ускоряется, в пасмурную, прохладную – замедляется. Период от распада тетрад микроспор до созревания 2-клеточного пыльцевого зерна, способного прорасти на рыльце пестика женских особей облепихи, занимает 2 недели (с 6 по 19 мая). Образовавшиеся микроспоры (рисунок, а) по форме напоминают равносторонний треугольник с усеченными углами, на месте которых формируются проростковые поры. Первоначально над порой имеется выпуклый линзовидный покров в виде тонкой пленки. Это выступает интина. Толщина экзины в этот период практически одинакова по всему периметру микроспоры, в том числе и в месте расположения пор.



Микроспоры и пыльцевые зерна *Pirrorhiza ghamnoides* L.: *a* – нормальная микроспора; *б* – аномальные микроспоры; *в* – зрелое пыльцевое зерно измененной формы и размеров; *г* – уменьшенная в поперечнике микроспора; *д* – аномалия в форме и размерах пыльцевого зерна; *е* – отклонения в количестве пор; *жс, и, к* – наличие общей клеточной оболочки, частично (*жс, к*) или полностью (*и*) подвергшейся лизису; *з* – утолщенная общая клеточная оболочка по сравнению с нормой; *л* – нераспавшаяся тетрада микроспор с дегенерирующим содержимым клеток; *м, н, о, п* – стерильные микроспоры

Через 4-5 дней очертания пыльцевых зерен становятся у основной массы клеток округлыми, интина над порой у некоторой части клеток исчезает, в месте расположения экзина утолщается в виде валика. Примерно через неделю после распада тетрад микроспор появляются видимые индивидуальные различия в степени сформированности пыльцевых зерен облепихи. У одних деревьев микроспоры по всем показателям (диаметру и форме клетки, оформлению поры, толщине клеточной оболочки и т.д.) приближаются к зрелым пыльцевым зернам; у других в форме клеток сохраняется угловатость, а над порой – слой интины, просматриваются ядро и ядрышко (так как крахмальные зерна, заполняющие зрелые микроспоры, еще не сформированы). Особенно наглядными являются различия в развитии микроспор в нижних и верхних по расположению в соцветии цветках. Например, у формы «МР» в верхнем цветке такого соцветия 17 мая были микроспоры в поперечнике от 13,9 до 19,1 мкм (а их ядра в среднем 6,7×8,3 мкм) угловатой формы, что свидетельствует о недавно прошедшем процессе распада тетрад микроспор, а в нижнем цветке этой же почки уже оформленные, подобно зрелым пыльцевым зернам, клетки с диаметром поперечного сечения от 18,9 до 26,5 мкм. Различия в наступлении отдельных стадий микроспорогенеза у разных деревьев в пределах одного местобитания практически того же порядка, что и различия в пределах одного дерева. Так, 6 мая у большей части мужских особей облепихи нами была зафиксирована стадия распада тетрад на микроспоры. Характерные особенности клеток в этой стадии описаны выше. Однако примерно у 20% деревьев в это время микроспоры соответствовали недельному развитию. Например, у формы № 35 и формы «с дальнего полуострова» 6 мая они достигали в нижних цветках почек в поперечнике 23,7-26,1 мкм, что соответствует размерам зрелых пыльцевых зерен (таблица). И по внешнему виду все элементы клеток соответствовали этой стадии развития. Массовый «вылет» пыльцы наблюдался 19 мая, но у многих деревьев пыльца созрела к 17 мая.

Диаметр пыльцевых зерен облепихи варьирует в пределах 18-38 мкм (Букштынов и др., 1985). По нашим данным, диаметр зрелых пыльцевых зерен облепихи на Урале находится в пределах 23-28 мкм (см. таблицу). Однако это относится к наследственно стабильным особям. При обследовании нескольких десятков мужских деревьев облепихи нами отмечены две формы, у которых процесс микроспорогенеза проходил с большими отклонениями от нормы примерно у 50 % микроспор в отличие от 1,5-2,0% аномальных микроспор, встречающихся в пыльниках всех остальных деревьев.

Отклонения относятся к изменению величины и формы зрелых пыльцевых зерен (см. рисунок, в), количества пор – встречаются 1-, 2- и 4-поровые микроспоры (см. рисунок, е). У нормально развитых пор диаметр линзовидного пленчатого вздутия над поверхностью клетки в сред-

нем составляет 7 мкм, отверстие поры снаружи – 2,7-3,3 мкм, воздушная камера под порой глубиной около 2 мкм.

Средние размеры зрелой пыльцы некоторых форм *Hippophae rhamnoides* L.

Форма	Дата сбора пыльцы	Диаметр пыльцевых зерен
№ 42 А	17 мая	25,4±0,01
	19 мая	25,6±0,01
С крупными почками	12 мая	26,1±0,01
№ 35	11 мая	24,6±0,01
	19 мая	26,3±0,01
№ 42 Б	17 мая	25,6±0,01
№ 1	19 мая	27,8±0,01
С крупными листьями	17 мая	24,0±0,01
С дальнего полуострова	17 мая	25,2±0,01
	19 мая	26,5±0,01
С ребристыми побегами	19 мая	24,6±0,01

У аномальных микроспор форма вздутия над порой может быть сочковидной, похожей на начальную стадию прорастания пыльцевой трубки, т. е. большей по высоте, но меньшей в поперечнике, или, наоборот, отсутствует, а пора представлена отверстием в клеточной оболочке, но значительно меньшей в диаметре по сравнению с нормальным и без утолщения экзины по кромке. Чаще всего у аномальных спор поры вообще отсутствуют. До 30% пыльцевых зерен у этих экземпляров облепихи имели явные признаки слияния (см. рисунок, б), в пыльниках разных цветков процент их сильно варьировал. Форма микроспор у них нередко овальная, но чаще округлая с размерами поперечника от 27 до 34 мкм, количество пор – от 2 до 4. Кроме величины и количества пор, эти пыльцевые зерна ничем не отличаются от таковых с оптимальными размерами. Среди увеличенных клеток 0,5% составляли нежизнеспособные, дегенерирующие пыльцевые зерна, образовавшиеся, вероятно, в результате объединения протопластов двух клеток еще в тетраде микроспор. У некоторых из них общая клеточная оболочка полностью подверглась лизису (см. рисунок, и), у других – частично (см. рисунок, ж, к), у третьих, наоборот, она утолщена по сравнению с нормой (1,0-1,5 мкм) в 3 с лишним раза (см. рисунок, з). Экзина также становится мощной и утолщенной до 1,8-3,6 мкм. Среди зрелых пыльцевых зерен у такой облепихи в пыльниках изредка встречаются нераспавшиеся тетрады микроспор с дегенерирующим содержимым клеток (см. рисунок, л).

Следующая группа аномальных пыльцевых зерен представляет собой уменьшенные в поперечнике микроспоры, вероятно, с неполным гаплоидным набором хромосом, возникшие в результате почкования микроспор

из-за нарушения процесса мейоза в микроспороцитах с образованием микроядер из различных групп хромосом (см. рисунок, *з, д*). Такие неполноценные со сморщенными клеточными оболочками и агглютинацией протопласта микроспоры (см. рисунок, *м, н, о, и*) дегенерируют и, вероятно, как и тапетальные клетки, встречающиеся в стадии деградации, служат питанием созревающему мужскому гаметофиту облепихи.

Результаты изучения особенностей мужского гаметофита облепихи со стадии распада тетрад микроспор до полного созревания пыльцевых зерен в пыльнике позволяют сделать следующие выводы.

1. Двудомность облепихи не только предусматривает перекрестное опыление, но и способствует увеличению формового разнообразия за счет не только асинхронного созревания мужских и женских цветков, но и значительного разновременного созревания пыльцевых зерен отдельных мужских особей.

2. Количество аномальной и, вероятно, стерильной пыльцы у мужских особей облепихи со стабильным генотипом не превышает 1,5-2,0%.

3. Особи с большим (до 50%) содержанием пыльцевых зерен, имеющих различные типы отклонений в развитии (слияние протопластов двух микроспор с удвоением генома или почкование, образование мелких микроспор на ранней стадии развития с микроядрами), заслуживают особого внимания селекционеров с целью получения новых высокопродуктивных сортов.

4. Изучение особенностей в развитии мужского гаметофита в спонтанных популяциях *Hipporhae rhamnoides* L., возникших вне естественного ареала этого вида, позволило установить полиморфный состав опылителей. Свободное опыление способствует получению многообразных форм облепихи за счет особенностей и разновременного созревания пыльцевых зерен отдельных мужских особей, что может быть использовано при создании местных сортов-популяций, более устойчивых к болезням и вредителям, чем интродуцированные сорта.

Библиографический список

Букштынов, А.Д. Облепиха [Текст] / А.Д. Букштынов, Т.Т. Трофимов, Б.С. Ермаков [и др.] - М.: Лесная пром-сть, 1985. – 183 с.

Головкин, Б.Н. Н.И. Вавилов и интродукция растений [Текст] / Б.Н. Головкин // Жур. общ. биол. 1987. – Т. 48. – № 4. – С. 460-465.

Камелина, О.П. Развитие пыльника и пыльцевого зерна в семействе *Elaeagnaceae* [Текст] / О.П. Камелина, О.Б. Проскурина // Бот. жур. 1987. – Т. 72. – № 7. – С. 909-917.

Кожевников, А.П. Об уникальном образовании интродукционной популяции *Hipporhae rhamnoides* L. на Южном Урале [Текст] / А.П. Кожевни-

ков, А.П. Петров, Г.Н. Новоселова, Н.В. Марина // Раст. ресурсы. 1997. – Т. 33. – Вып. 4. – С. 66-74.

Кожевников, А.П. Естественная интродукционная популяция как новый центр сортообразования [Текст] / А.П. Кожевников, А.П. Петров // Проблемы дендрологии на рубеже XXI века: тез. докл. Междунар. конф., посвящен. 90-летию со дня рождения чл.-кор. РАН П.И. Лапина. – М., 1999. – С. 147-148.

Кожевников, А.П. Некоторые особенности фенологии *Hippophae rhamnoides* L. при интродукции в Екатеринбург [Текст] / А.П. Кожевников, Ю.Ф. Рождественский, Г.Н. Новоселова, Н.В. Марина // Раст. ресурсы. 2003а. – Т. 39. Вып. 1. – С. 37-42.

Кожевников, А.П. Роль мужских особей *Hippophae rhamnoides* L. при интродукции и селекции на Урале [Текст] / А.П. Кожевников, Г.Н. Новоселова, Н.В. Марина, Г.М. Кожевникова // Леса Урала и хоз-во в них: сб. науч. тр. Урал. гос. лесотехн. ун-та. – Екатеринбург, 2003б. – Вып. 23. – С. 197-201.

Купцов, А.И. Факторы, контролирующие эволюцию культурных растений в историческом аспекте [Текст] / А.И. Купцов // Жур. общ. биол. 1978. – Т. 39. – № 4. – С. 485-494.

Привалов, Г.Ф. Экспериментальный мутагенез и мутационная селекция облепихи [Текст] / Г.Ф. Привалов // Генетические методы в селекции растений. – Новосибирск, 1992. – С. 210-237.

Rousi, A. The genus *Hippophae* L. A taxonomic study [Text] / A. Rousi // Ann. Bot. Fennica. 1971. – Vol. 8. – N 3. – P. 177-227.

Sorsa Pentti. Pollen morphological study of the genus *Hippophae* L., including the new taxa recognized by A. Rousi [Text] / Sorsa Pentti // Ann. Bot. Fennica. 1971. – Vol. 8. – N 3. – P. 228-236.



УДК 630. 284

А.С.Коростелев, С.В. Залесов
(A.S. Korostelev, S.V. Zalesov)

(Уральский государственный лесотехнический университет)



Коростелев Анатолий Серафимович родился в 1939 г. В 1968 г. окончил Уральский лесотехнический институт, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, доцент кафедры лесоводства УГЛТУ, почетный работник высшего профессионального образования РФ, автор 167 научных работ. Область научных исследований в основном связана с подсочкой леса и ее влиянием на подсачиваемый древостой.