

Морфология пыльцы разновысотных популяций *Pinus sibirica* (Pinaceae) в северо-восточном и юго-восточном районах Алтая

Pollen morphology of *Pinus sibirica* (Pinaceae) mountain populations in the North-Eastern and South-Eastern regions of Altai

Велисевич С. Н.

Velisevich S. N.

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. E-mail: s_n_velisevich@mail.ru
Institute for Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia

Реферат. Исследовано влияние влажности региона, высоты произрастания и погодных условий в год наблюдений на морфологию пыльцы сосны кедровой сибирской. Сравнивались популяции, произрастающие на высоте 1900 и 1350 м над ур. м. в относительно гумидном районе Северо-Восточного Алтая (западный макросклон г. Кольшты, осадки 867 мм/год), с разновысотными популяциями из Центрального Алтая (хр. Южно-Чуйский, 2100 и 1800 м над ур. м.), где климат аридный (осадки 129 мм/год). Установлено, что в аридном климате тело пыльцевого зерна более сферическое по форме и достоверно больше по размеру, чем в гумидном климате, где оно имело более эллиптическую форму. Высказано предположение, что тенденция к формированию сферической формы тела пыльцевых зерен связана с условиями существования в аридном климате. В нижних горных поясах обоих регионов и в год с более теплой погодой формировались более крупные пыльцевые зерна. Температурные условия гораздо меньше влияли на размер воздушных мешков, в отличие от влажности региона. В гумидном климате мешки имели вытянутую форму, в аридном – более округлую, но при этом достоверно не различались по объему. Показано, что исследованные популяции сильнее дистанцированы друг от друга по фактору влажности региона, хотя высота произрастания и погода в год наблюдений также существенно влияли на морфологию пыльцы сосны кедровой сибирской.

Ключевые слова. Влажность, климат, морфология пыльцы, Северо-Восточный Алтай, температура, Юго-Восточный Алтай, *Pinus sibirica* Du Tour.

Summary. The influence of the climate humidity, mountain elevation and weather in the year of observations on the pollen morphology of the Siberian stone pine was studied. We compared the populations growing in the humid North-Eastern region of Altai (Mount Kolyushta, precipitation 867 mm/year, elevation 1350–1900 m) and the arid South-Eastern region of Altai (the Yuzhno-Chuysky ridge, precipitation 129 mm/year, elevation 1800–2100 m). It has been established that in an arid climate the body of a pollen grain is more spherical shape and larger in size, in a humid climate it is more ellipsoidal shape and smaller in size. It has been suggested that the tendency towards the formation of a spherical shape of the body of pollen grains is associated with the conditions of existence in an arid climate. Larger pollen grains were also formed in the lower mountain belts of both regions and in a year with warmer weather. Temperature has much less effect on the size of the air sacs, in contrast to the humidity of the region. In a humid climate, the sacs had an elongated shape, in an arid climate they were more rounded, but at the same time they did not differ significantly in volume. It is shown that the studied populations are more distant from each other in terms of the regional humidity factor, although the elevation and the weather also significantly influenced the pollen morphology of the Siberian stone pine.

Key words. Climate, humidity, North-Eastern Altai, *Pinus sibirica* Du Tour, pollen morphology, South-Eastern Altai, temperature.

Введение. Сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour) является одним из основных лесообразующих видов в горах Северо-Восточного Алтая, где климат достаточно влажный и благоприятный для жизни этого вида. Чистые и смешанные кедровые леса здесь широко распространены во всех горных поясах, начиная от низкогорного черногого и заканчивая подгольцовым, расположенным на высоте 2000–2100 м над ур. м. (Куминова, 1960; Воробьев, 1983). В Центральном Алтае климат суше и верхняя граница распространения сосны кедровой смещается вверх. Так, в Юго-Восточном Алтае верхняя граница распространения сосны кедровой поднимается до 2200–2600 м над ур. м. (Куминова, 1960). Общая ксерофитность растительности и сильная редукция лесного пояса в высотном спектре

способствует сближению и непосредственному контакту горных степей и тундр, поэтому небольшие по площади кедровники встречаются лишь в долинах крупных рек и на северных экспозициях высоких горных гряд.

Если вегетативный морфогенез сосны кедровой сибирской в условиях высокогорий различных регионов Алтая достаточно хорошо изучен (Горошкевич, Кустова, 2002; Тимошок и др., 2009), то вопросы половой репродукции этого вида, в особенности мужская генеративная сфера, исследованы гораздо меньше. Из предшествующих исследований известно, что во влажных районах Алтая и Саян теплая погода низкогорных поясов способствует формированию качественной и жизнеспособной пыльцы (Земляной, 1971; Николаева, 1974). В верхних горных поясах, напротив, низкие температуры в период развития мужского гаметофита приводят к различным нарушениям в ходе микроспорогенеза. Влияние сухого климата на морфологию пыльцы сосны кедровой в аридных горных районах ранее специально не рассматривалось, хотя на примере равнинных кедровников в лесостепной зоне юга Западной Сибири было показано отрицательное влияние чрезмерной сухости воздуха на качество пыльцы (Некрасова, 1983). Результаты предшествующих исследований дают основание предполагать, что значительные различия во влагообеспеченности региона в сочетании с высотой произрастания деревьев не могут не сказаться на морфологии формируемой пыльцы. Поэтому целью данной работы являлся анализ влияния трех факторов: влажности региона, высоты произрастания деревьев и погодных условий в год наблюдений на морфологию пыльцевых зерен сосны кедровой сибирской на примере популяций Северо-Восточного и Юго-Восточного Алтая.

Объекты и методы исследования. Первый район исследования находится в Прителецкой тайге Северо-Восточного Алтая на северо-западном макросклоне г. Колюшта, в долине р. Кыга. Он характеризуется относительно теплым и влажным климатом. Пыльца собрана в (1) ерниково-мохово-лишайниковом кедровом редколесье на высоте 2050 м над ур. м. и (2) в субальпийском кедровнике крупнотравно-папоротниковом на высоте 1270 м над ур. м. Второй район исследования – Южно-Чуйский хребет (Юго-Восточный Алтай, 8 км к северо-западу от с. Джазатор), расположен в непосредственной близости от засушливых полупустынь Монголии, что обусловило аридный климат в этом районе. Пыльца собрана в (1) кедровнике лиственничном мелкотравно-лишайниковом на высоте 2060 м над ур. м. и (2) в лиственничнике злаково-альпийском с примесью сосны кедровой на высоте 1800 м над ур. м. В работе анализировалась пыльца, собранная в 2016 и 2021 гг. Период формирования пыльцы в 2016 г. был более холодным и влажным, в 2021 г. – более сухим и теплым (табл. 1).

Таблица 1

Климатические условия районов исследования

Климатические параметры		Северо-Восточный Алтай	Юго-Восточный Алтай
Температура средняя годовая, °С	Среднее за 30 лет	+ 4,4	– 2,2
Осадки средние годовые, мм	Среднее за 30 лет	867	129
Температура за месяц до начала пыления, °С	2016 г.	+ 15,9	+ 12,4
	2021 г.	+ 16,8	+ 13,6
Осадки за месяц до начала пыления, мм	2016 г.	115	37
	2021 г.	162	20

Структура пыльцевых зерен изучалась на временных препаратах с помощью оптического микроскопа (Axiostar, Zeiss), совмещенного с аппаратно-программным комплексом Siams-MesoPlant (Россия). Морфологические параметры пыльцы определяли по Эрдтману (Erdtman, 1952) в полярном и экваториальном положениях (рис. 1).

У каждого пыльцевого зерна определяли шесть морфологических параметров, перечисленных на рисунке 1. При расчете объема допускали, что тело пыльцевого зерна и два воздушных мешка в сумме имеют сходство с эллипсоидом, поэтому объемные характеристики тела и мешков вычисляли по формуле расчета объема эллипсоида: $V = 4/3\pi abc$, где a – длина, b – ширина и c – высота. Для статистической обработки материала применен кластерный и дисперсионный анализ (ANOVA), программа Statistica 6.0.

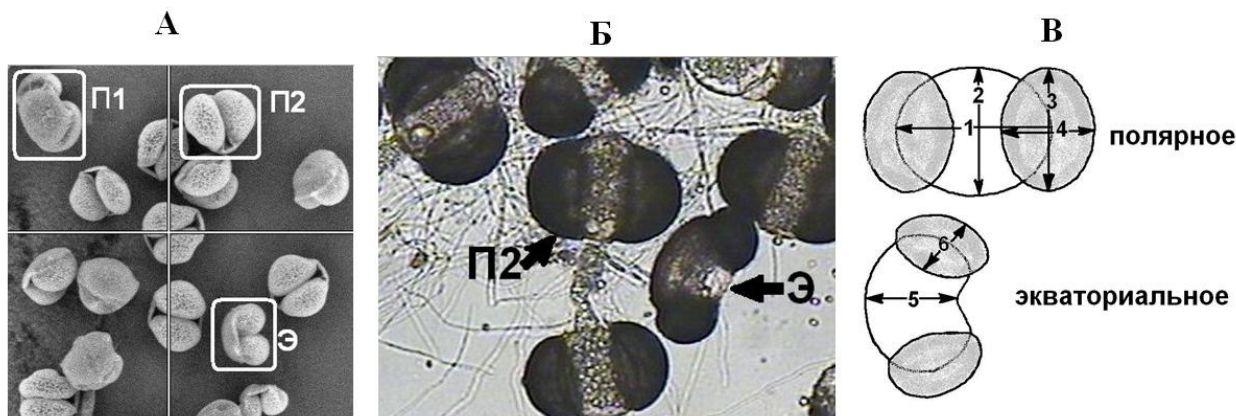


Рис. 1. Пыльцевые зерна сосны кедровой сибирской: А – объемный вид сухих пыльцевых зерен, Б – прорастающие пыльцевые зерна на временных препаратах, В – схема измерения морфологических параметров пыльцевых зерен в полярном и экваториальном положении. 1 – длина, 2 – ширина и 5 – высота тела пыльцевого зерна; 3 – длина, 4 – ширина и 6 – высота воздушных мешков; Э – экваториальное положение, П1 – полярное положение (воздушные мешки внизу), П2 – полярное положение (воздушные мешки сверху).

Результаты и обсуждение. Анализ полученных результатов показал, что все три фактора оказывают весьма существенное влияние на морфологию пыльцевых зерен. В аридном климате все анализируемые параметры имели достоверно большие значения, чем в гумидном (табл. 2). В нижних горных поясах пыльца была крупнее, чем в верхних, за исключением ширины тела пыльцевого зерна, которая оказалось менее чувствительной к условиям произрастания.

Таблица 2

Морфологические параметры тела пыльцевого зерна в зависимости от влажности региона, высоты произрастания и погодных условий в год наблюдений

Фактор		Длина, мкм	Ширина, мкм	Высота, мкм	Объем, мм ³
Климат	Гумидный	47,9 ± 2,66	45,9 ± 3,16	38,9 ± 2,43	0,359 ± 0,046
	Аридный	49,3 ± 1,80	49,6 ± 2,53	40,6 ± 2,53	0,416 ± 0,042
ANOVA		F = 10,89 p = 0,00000	F = 49,84 p = 0,00000	F = 14,55 p = 0,00024	F = 51,88 p = 0,00000
Горный пояс	Верхний	47,7 ± 2,11	46,6 ± 4,00	38,7 ± 2,55	0,362 ± 0,052
	Нижний	48,9 ± 2,61	47,7 ± 2,86	40,2 ± 2,43	0,394 ± 0,047
ANOVA		F = 9,36 p = 0,00266	F = 3,66 p = 0,05786	F = 12,32 p = 0,00060	F = 14,57 p = 0,00020
Год наблюдений	2016	47,8 ± 2,66	46,6 ± 3,44	39,3 ± 2,81	0,369 ± 0,055
	2021	49,2 ± 1,85	48,3 ± 3,15	39,8 ± 2,16	0,397 ± 0,042
ANOVA		F = 11,19 p = 0,00106	F = 9,28 p = 0,00277	F = 1,05 p = 0,30650	F = 10,62 p = 0,00141

В более теплом 2021 г. пыльца так же была крупнее, чем в более холодном 2016 г., за исключением опять же высоты тела пыльцевого зерна. Судя по соотношению длины, ширины и высоты тела пыльцевого зерна, в аридном климате есть тенденция к формированию более сферических зерен, а в гумидном – более эллиптических по форме и меньших по объему. Как показано ранее на примере восьми видов Rosaceae, имеющих пыльцу округлой или близкой к эллиптической форме и без воздушных мешков, при повышении температуры воздуха и усилении его сухости пыльца становится крупнее и более сферической по форме (Ejsmond et al., 2011). Такая направленность изменений объясняется тем, что при более округлой форме пыльцевое зерно теряет меньше влаги в период перемещения из пыльника на пестик и тем самым лучше сохраняется его жизнеспособность, в отличие от пыльцы эллипсоидной формы. Пыльца сосны кедровой способна перемещаться на большие расстояния и сохранять жизнеспособность в естественных условиях в течение нескольких недель (Некрасова, 1983). По-види-

тому, формирование более сферических пыльцевых зерен у этого вида имеет адаптивный характер, что весьма актуально в условиях аридного климата. В гумидном климате риск пересыхания пыльцы в период ее перемещения к семяпочке не так велик, поэтому она меньше по объему и имеет более эллипсоидную форму. Аналогичные изменения с размерами и формой пыльцевых зерен наблюдаются и по высоте произрастания: в высокогорье, где температура ниже, чем в низкогорье, пыльцевые зерна мельче. Аналогичным образом влияет погода в разные годы: снижение в 2016 году средней температуры за месяц до вылета пыльцы примерно на один градус привело к формированию более мелких пыльцевых зерен. Следовательно, температурные условия в период формирования пыльцы являются фактором, существенно влияющим на морфогенез тела пыльцевого зерна наряду с влажностью региона.

Воздушные мешки так же, как и тело пыльцевого зерна, сильно изменчивы по большинству анализируемых признаков, особенно это касается их ширины (табл. 3). Примечательно, что в гумидном климате воздушные мешки имеют вытянутую форму, судя по преобладанию длины над шириной (рис. 2).

Таблица 3

Морфологические параметры воздушных мешков в зависимости от влажности региона, высоты произрастания и погодных условий в год наблюдений

Фактор		Длина, мкм	Ширина, мкм	Высота, мкм	Объем, мм ³
Климат	Гумидный	43,2 ± 3,14	28,8 ± 2,09	23,1 ± 1,67	0,152 ± 0,029
	Аридный	32,6 ± 9,70	34,7 ± 6,17	27,7 ± 4,93	0,155 ± 0,026
ANOVA		F = 91,49 p = 0,00000	F = 69,09 p = 0,00000	F = 44,01 p = 0,00060	F = 0,44 p = 0,50707
Горный пояс	Верхний	39,7 ± 7,52	29,5 ± 4,40	23,6 ± 3,52	0,141 ± 0,025
	Нижний	39,2 ± 8,53	32,0 ± 5,04	25,6 ± 4,04	0,162 ± 0,026
ANOVA		F=0,15 p=0,70212	F = 9,56 p = 0,00240	F = 1,29 p = 0,20352	F = 22,70 p = 0,00001
Год наблюдений	2016	38,2 ± 8,91	31,8 ± 5,34	25,5 ± 4,27	0,156 ± 0,026
	2021	41,4 ± 6,09	29,4 ± 3,71	23,5 ± 2,97	0,148 ± 0,029
ANOVA		F=5,13 p=0,02500	F = 8,47 p = 0,00420	F = 2,14 p = 0,06641	F = 2,90 p = 0,09094

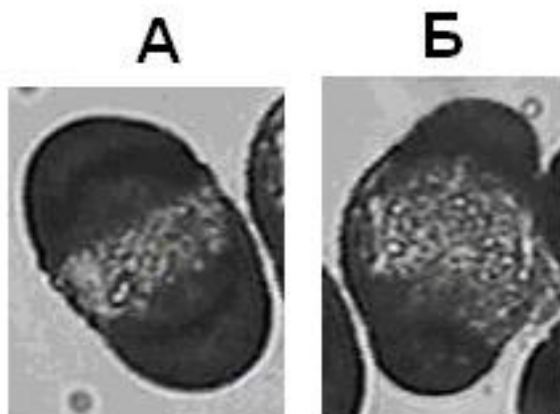


Рис. 2. Преобладающая форма воздушных мешков в популяциях из гумидного (А) и аридного (Б) климата.

во влажном климате будут более востребованы повышенные аэродинамические качества пыльцы. Однако, судя по результирующему признаку – объему воздушных мешков, нет достоверных различий между популяциями из аридного или гумидного климата. Все различия сводятся только к изменению их формы. Анализ влияния температурного фактора на размер воздушных мешков показал, что нет выраженных тенденций и различий между высотой произрастания и годом наблюдений.

Изначально мы предполагали, что во влажном климате объем воздушных мешков будет больше, нежели в аридном климате. Наше предположение основывалось на том, что воздушные мешки выполняют две важные функции. Первая – это правильная ориентация пыльцевого зерна в опылительной капле, что определяет успех самого процесса опыления (Owens et al., 1998). Вторая связана с возможностью дальнего переноса генетического материала на пыльцевом уровне. Чем крупнее воздушные мешки относительно тела пыльцевого зерна, тем выше аэродинамические свойства пыльцы и тем ниже скорость ее оседания на поверхность женских генеративных органов (Schwendemann et al., 2007), следовательно, больше возможностей для дальнего переноса. Логично было ожидать, что

Анализ сопряженного влияния трех анализируемых факторов – влажности климата региона, высоты произрастания и погодных условий в год наблюдений на морфологию пыльцы показал, что на первом уровне различий дистанцируется пыльца, собранная в регионе с аридным климатом, преимущественно в 2016 г. (рис. 3). На втором уровне дистанцируется пыльца, собранная в районе с аридным климатом в разных высотных поясах, и пыльца, собранная в гумидном районе, и пыльца, собранная в 2021 г. Мы полагаем, что такая кластеризация свидетельствует о комплексном влиянии всех трех факторов на морфологию пыльцы, хотя первостепенную роль в этой дифференциации, по-видимому, играет влажность региона.

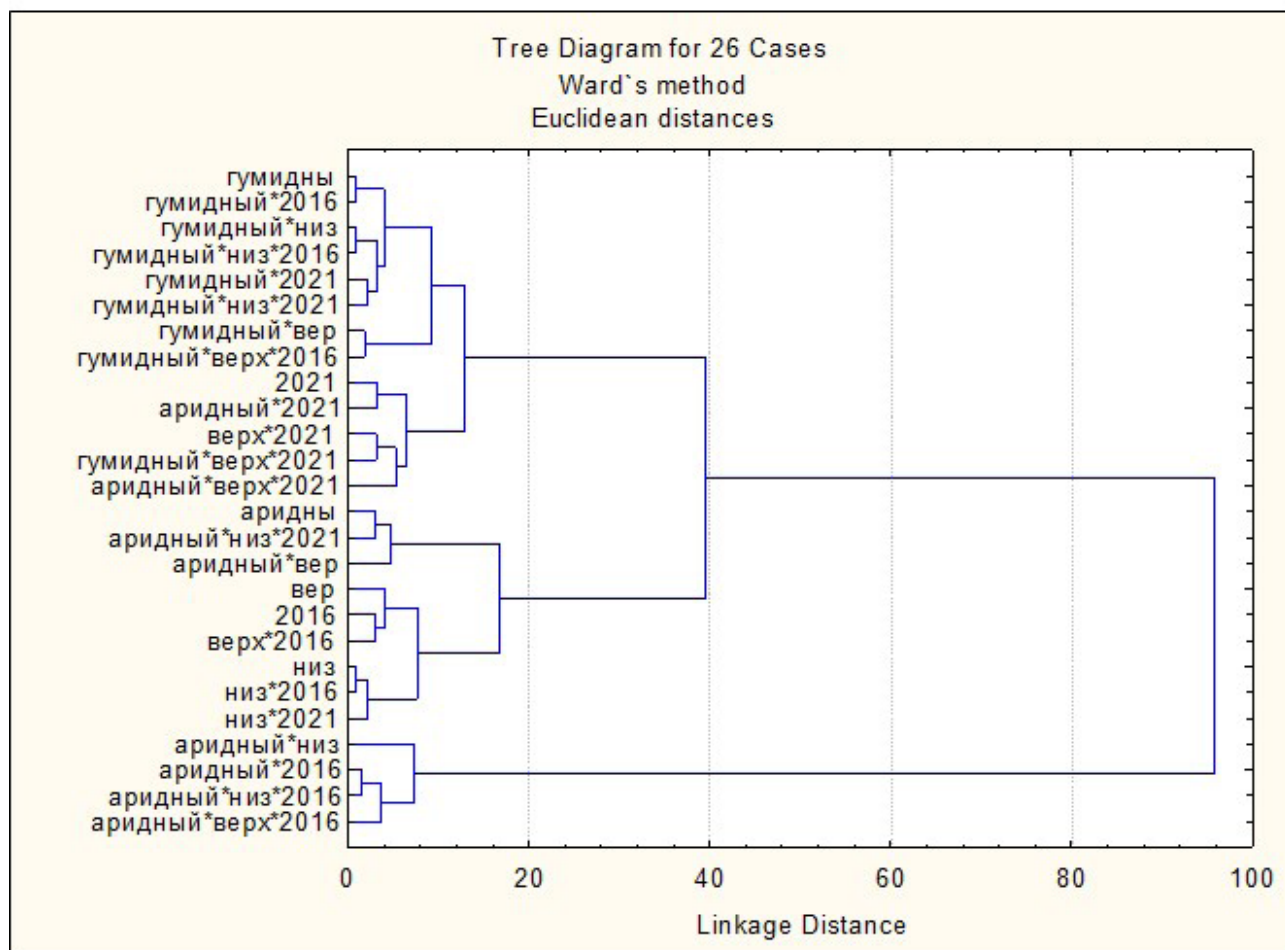


Рис. 3. Дендрограмма сопряженного влияния трех факторов: влажности района (гумидный/аридный), положения на высотном профиле (верх/низ) и погодных условий конкретного года (2016/2021) на морфологию пыльцы.

Заключение. Полученные результаты показали, что все три фактора – влажность региона, высота произрастания и погодные условия в год наблюдений, оказывают весьма существенное влияние на морфологию пыльцы сосны кедровой сибирской. Однако тело пыльцевого зерна и воздушные мешки демонстрируют различную реакцию на комплекс анализируемых факторов. В аридном климате формируется пыльца с более сферическим и крупным телом пыльцевого зерна. В гумидном климате тело более эллипсоидное и меньше по размеру. Более высокая температура низкорослых лесных поясов, а также более теплое и сухое лето, также способствуют формированию более крупного тела пыльцевого зерна. Воздушные мешки более изменчивы по форме и не демонстрируют такой однозначной реакции на влажность климата или температуру, как тело пыльцевого зерна. В гумидном климате воздушные мешки – более вытянутые по форме, в аридном – более округлые. Однако по объему воздушные мешки из аридного или гумидного климата достоверно не различались. По влиянию температуры на размер воздушных мешков нет выраженных тенденций и различий между высотой произрастания и годом наблюдений.

Благодарности. Исследование было поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (госзадание ИМКЭС СО РАН, регистрационный номер проекта 1022042600048-9-1.5.1).

ЛИТЕРАТУРА

- Воробьев В. Н.** Биологические основы комплексного использования кедровых лесов. – Новосибирск: Наука, 1983. – 254 с.
- Горошкевич С. Н., Кустова Е. А.** Морфогенез жизненной формы стланика у кедрового на верхнем пределе распространения в горах Западного Саяна // *Экология*, 2002. – № 4. – С. 243–249.
- Земляной А. И.** Особенности микроспорогенеза у кедрового на Алтае // *Известия СО АН СССР. Серия биологических наук*, 1971. – 15, № 3. – С. 51–58.
- Куминова А. В.** Растительный покров Алтая. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. – 450 с.
- Некрасова Т. П.** Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. – Новосибирск: Наука, 1983. – 186 с.
- Николаева А. Н.** Изменчивость пыльцы кедрового. Изменчивость древесных пород Сибири. – Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1974. – С. 120–131.
- Тимошок Е. Е., Филимонова Е. О., Пропастилова О. Ю.** Структура и формирование древостоев хвойных в экотоне верхней границы древесной растительности Северо-Чуйского хребта (Центральный Алтай) // *Экология*, 2009. – № 3. – С. 187–194.
- Ejsmond M. J., Wron'ska-Pilarek D., Ejsmond A., Dragosz-Kluska D., Karpin'ska-Kolaczek M., Kolaczek P., Kozłowski J.** Does climate affect pollen morphology? Optimal size and shape of pollen grains under various desiccation intensity // *Ecosphere*, 2011. – Vol. 2, N 10. – P. 1–15. DOI:10.1890/ES11-00147.1.
- Erdtman G.** Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. – Almqvist, Wiksell, Stockholm, 1952. – 539 p.
- Owens J. N., Takaso T., Runions C. J.** Pollination in conifers // *Trends in plant science*, 1998. – Vol. 3, N. 12. – P. 479–485.
- Schwendemann A. B., Wang G., Mertz M. L., McWilliams R. T., Thatcher S. L., Osborn J. M.** Aerodynamics of saccate pollen and its implications for wind pollination // *Am. J. Bot.*, 2007. – Vol. 94, Nr. 8. – 1371–81. DOI: 10.3732/ajb.94.8.1371.