

**Характеристика пыльцы редкого реликтового вида *Tilia nasczokinii* Stepanov****Pollen characteristics of rare relict species *Tilia nasczokinii* Stepanov**

Седаева М. И., Экарт А. К., Кравченко А. Н.

Sedaeva M. I., Ekart A. K., Kravchenko A. N.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск, Россия

E-mail: msedaeva@ksc.krasn.ru, aekart@yandex.ru, kravchenko-anna.n@yandex.ru

V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, Federal Research Center «Krasnoyarsk Science Center SB RAS», Krasnoyarsk, Russia

**Реферат.** *Tilia nasczokinii* Stepanov – малочисленный реликтовый вид, произрастающий только в окрестностях г. Красноярска. Пыльца *T. nasczokinii* имеет округлую форму, сходную с пыльцой *T. cordata*. Диаметр пыльцевых зерен *T. nasczokinii* составлял в среднем 37,6–39,9 мкм, а у отдельных деревьев от 37,0 до 42,1 мкм. У *T. cordata* в дендрарии Института леса (северный пригород Красноярска) диаметр пыльцы меньше и составлял 34,8 (31,1–39,5) мкм. Жизнеспособность пыльцы *T. nasczokinii* на искусственной питательной среде была в среднем 44,1–51,3 %, а у отдельных деревьев варьировала от 12,2 % до 89,6 %. При очень высокой вариабельности длина пыльцевых трубок у *T. nasczokinii* в среднем составляла 232,1–407,8 мкм, при этом, от 47 до 79 % трубок превышали 200 мкм, а максимальная длина трубок достигала 1700,6–1706,7 мкм. У *T. cordata* доля проросших пыльцевых трубок имела близкое значение (41,0 %), а длина пыльцевых трубок была меньше и составляла в среднем 274,2 мкм, длину более 200 мкм имели 58 % трубок, а максимально трубки достигали 660,6 мкм.

**Ключевые слова.** Длина пыльцевых трубок, жизнеспособность пыльцы, размер пыльцевых зерен, форма пыльцевых зерен, *Tilia cordata*, *Tilia nasczokinii*.

**Summary.** *Tilia nasczokinii* Stepanov is a small relict species that grows only near Krasnoyarsk. The pollen of *T. nasczokinii* has a round shape, which is similar to *T. cordata* pollen. The average diameter of *T. nasczokinii* pollen grains was 37.6–39.9 μm, and diameter of individual trees pollen grains varied from 37.0 to 42.1 μm. In the arboretum of the Institute of Forest (the northern suburb of Krasnoyarsk) *T. cordata* has smaller pollen – its grain's diameter was 34.8 (31.1–39.5) microns. The viability of *T. nasczokinii* pollen on an artificial nutrient medium was 44.1–51.3 % in average, and individual trees pollen viability varied from 12.2 % to 89.6 %. With very high variability, the average length of *T. nasczokinii* pollen tubes was 232.1–407.8 μm, while from 47 to 79 % of the tubes exceeded 200 μm, and the maximum length of the tubes reached 1700.6–1706.7 μm. The proportion of germinated pollen grains of *T. cordata* had a similar value (41.0 %), and the length of the pollen tubes was shorter – 274.2 μm in average, 58 % of the tubes had a length more than 200 μm, and the maximum length of the tubes reached 660.6 μm.

**Key words.** Pollen grains shape, pollen grains size, pollen viability, pollen tube length, *Tilia cordata*, *Tilia nasczokinii*.

**Введение.** Липа Нащокина (*Tilia nasczokinii* Stepanov) – очень малочисленный вид, реликт третичных широколиственных лесов, который ранее относили к *Tilia sibirica* Bayer (Положий, Крапивкина, 1985). Как отдельный таксон *T. nasczokinii* был описан в 1993 г. (Степанов, 1993). Недавними исследованиями установлена значительная генетическая дифференциация *T. nasczokinii* от близких видов липы – *T. cordata* Mill. и *T. sibirica* (Экарт и др., 2021; Семерикова, Экарт, 2022; Shekhovtsov et al., 2022). Это подтвердило реликтовое происхождение липы Нащокина. В 2022 г. в системе международной номенклатуры *T. nasczokinii* был придан статус отдельного вида (WFO Plant List. <https://wfoplantlist.org>).

Липа Нащокина встречается только в окрестностях города Красноярска вблизи реки Енисей. В настоящее время известно о двух локальных популяциях этого вида (Буторина, Нащокин, 1958; Полянская и др., 2016, 2022). Первая популяция находится на левом берегу Енисея в 29 км вверх по течению от Красноярска в границах микрозаказника «Манское Займище» (Дирекция по ООПТ Красноярского края. [www.doopt.ru/?id=4501](http://www.doopt.ru/?id=4501)). В этой популяции было обнаружено 305 особей, из которых 16 являлись взрослыми деревьями в генеративном состоянии (Седаева и др., 2022). Вторая популяция находится на правом берегу Енисея на территории природоохранной зоны национального парка «Краснояр-

ские Столбы», здесь было выявлено 196 особей, среди них 22 взрослых плодоносящих дерева. Ранее исследовались морфологические признаки листовых пластинок, форма завязи и плодов *T. nasczokinii* (Степанов, 1993; Сорокин, Григорьев, 2006), а так же установлено невысокое качество семян у этого вида (Седаева и др., 2024). Успешность репродуктивных процессов у растений в значительной мере зависит от качества образуемой пыльцы. Однако, показатели пыльцы *T. nasczokinii* до сих пор не рассматривались. Целью данной работы являлось определение морфометрических параметров пыльцы *T. nasczokinii*, а также выявление ее жизнеспособности.

**Материалы и методы.** Материалом служила свежесобранная пыльца со всех цветущих деревьев *T. nasczokinii* в обеих популяциях (сбор проводился в июле 2020 и 2021 гг.). В исследование были вовлечены 30 деревьев в 2020 г. и 19 деревьев в 2021 г. У каждого дерева было измерено от 32 до 94 пыльцевых зерен, предварительно окрашенных ацетокармином (Паушева, 1988). Определялся экваториальный диаметр пыльцевых зерен в произвольном направлении. Измерения проводились на микроскопе Микромед с использованием программного обеспечения ScorPhoto. Для сравнения использовалась пыльца липы мелколистной (*T. cordata*), собранная в 2020 г. с деревьев, произрастающих в дендрарии Института леса СО РАН на территории экспериментального хозяйства «Погорельский бор» (38 км к северу от Красноярска). Изменчивость признака оценивалась по эмпирической шкале, основанной на значении коэффициента вариации (Мамаев, 1975). Достоверность отличия средних величин устанавливалась с помощью t-теста (Зайцев, 1990), сравнивая фактическое значение с табличным (при  $p = 0,95$  и числе измерений больше 120 различие считается значимым, если  $t \geq 1,96$ ).

Жизнеспособность пыльцы устанавливалась методом прорастивания во влажной камере (Паушева, 1988). Пыльцу помещали на питательную среду (15% водный раствор сахарозы с добавлением борной кислоты до 0,01 %) и прорастивали при температуре 20–25 °С в течение двух часов (Pigott, Huntley, 1981; Fidlerová et al., 2001). Для каждого дерева выявлялась доля проросших пыльцевых зерен и измерялась длина от 30 до 60 пыльцевых трубок.

**Результаты и их обсуждение.** Просмотр образцов пыльцы *T. nasczokinii* показал, что она имеет округлую, реже округло-треугольную форму (рис. 1). Такая форма характерна и для других видов рода *Tilia* ряда *Cordatae* Maleev, таких, как *T. cordata* и *T. sibirica* (Губонина, 1952).

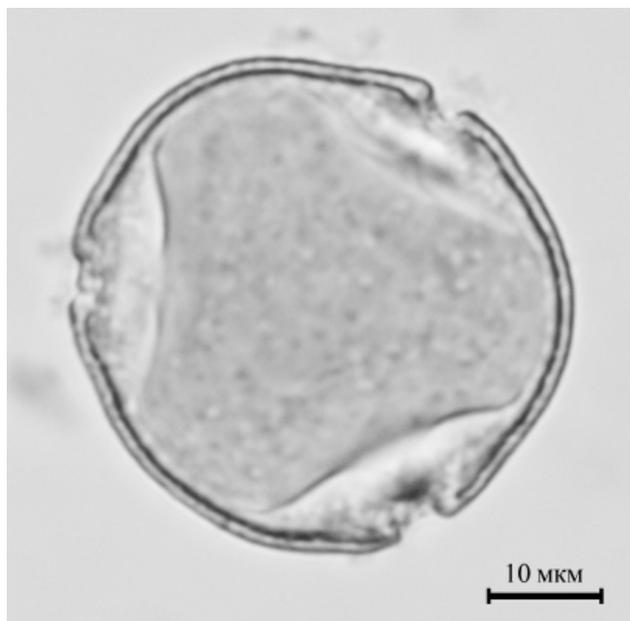


Рис. 1. Пыльцевое зерно *Tilia nasczokinii*.

Размеры пыльцевых зерен липы Нащокина в правобережной и в левобережной популяциях очень близки (табл. 1). Статистически значимых отличий между ними не выявлено ( $t < 1,96$ ). Варьирование этого признака как на эндогенном, так и на индивидуальном уровне очень мало (коэффициент вариации менее 8 %). В левобережной популяции у отдельных деревьев диаметр пыльцевых зерен варьировал от 38,4 мкм до 41,8 мкм, в правобережной – от 37,0 мкм до 42,1 мкм.

Пыльца *T. nasczokinii* оказалась статистически значимо крупнее, чем у *T. cordata* в условиях дендрария ( $t > 1,96$ ) (табл. 1). При этом размеры пыльцы *T. nasczokinii* находились в пределах варьирования приводимых для *T. sibirica* – 35,0–42,0 мкм (Губонина, 1952).

Жизнеспособность пыльцы *T. nasczokinii* в целом составила 44,1 % в 2020 г. и 51,3 % в 2021 г. (табл. 2). Доля проросших пыльцевых зерен была снижена в сравнении с пыльцой *T. cordata* в пределах ее ареала, для которой разные авторы при-

водят значения от 55,2 % (Лях, Сорока, 1996) до 80 % (Fidlerová et al., 2001). Значительного различия по этому показателю между левобережной и правобережной популяциями *T. nasczokinii* не выявлено. При этом у 20,7 % деревьев в 2020 г. и у 33,3 % деревьев в 2021 г. проросло более 60 % пыльцевых зерен (рис. 3). В обеих популяциях присутствовали деревья, которые характеризовались жизнеспособностью пыльцы выше 80 %.

Таблица 1

Диаметр пыльцевых зерен *Tilia nasczokinii*

Насаждение	Среднее значение и его ошибка Пределы варьирования, мкм	Коэффициент вариации, %
2020 г.		
<i>T. nasczokinii</i> (левый берег Енисея)	$39,97 \pm 0,146$ 27,03–46,12	7,4
<i>T. nasczokinii</i> (правый берег Енисея)	$39,79 \pm 0,105$ 29,62–49,00	7,5
<i>T. nasczokinii</i> (общее)	$39,85 \pm 0,085$ 27,03–49,00	7,5
<i>T. cordata</i> (дендрарий)	$34,81 \pm 0,301$ 31,14–39,47	5,1
2021 г.		
<i>T. nasczokinii</i> (левый берег Енисея)	$38,23 \pm 0,112$ 26,99–49,83	8,2
<i>T. nasczokinii</i> (правый берег Енисея)	$37,21 \pm 0,078$ 34,25–43,08	4,8
<i>T. nasczokinii</i> (общее)	$37,64 \pm 0,071$ 26,99–43,64	6,7

Таблица 2

Жизнеспособность пыльцы *Tilia nasczokinii*

Насаждение	Доля проросших пыльцевых зерен, %	Длина пыльцевых трубок	
		Среднее значение и его ошибка Пределы варьирования, мкм	КВ, %
2020 г.			
<i>T. nasczokinii</i> (левый берег Енисея)	41,4 (12,2–72,1)	$350,36 \pm 11,807$ 42,90–1700,55	77,7
<i>T. nasczokinii</i> (правый берег Енисея)	45,8 (24,8–89,0)	$433,36 \pm 7,408$ 49,10–1595,54	59,1
<i>T. nasczokinii</i> (общее)	44,1 (12,2–89,0)	$407,76 \pm 6,351$ 42,90–1700,55	64,7
<i>T. cordata</i> (дендрарий)	41,0	$274,15 \pm 18,341$ 79,10–660,59	53,5
2021 г.			
<i>T. nasczokinii</i> (левый берег Енисея)	47,5 (14,5–86,9)	$205,64 \pm 4,057$ 45,38–750,91	62,0
<i>T. nasczokinii</i> (правый берег Енисея)	58,5 (31,3–89,6)	$267,08 \pm 7,282$ 41,30–1706,72	74,9
<i>T. nasczokinii</i> (общее)	51,3 (14,5–89,6)	$232,08 \pm 3,969$ 41,30–1706,72	71,3

Примеч.: КВ – коэффициент вариации; во втором столбце приведены средние значения для насаждения, в скобках – минимальные и максимальные значения у отдельных деревьев.

Длина пыльцевых трубок у *T. nasczokinii* варьировала на очень высоком уровне (коэффициент вариации более 40 %) и составляла в среднем 407,8 мкм в 2020 г. и 232,1 мкм в 2021 г. (табл. 2). При этом, длина большинства трубок намного превышала диаметр пыльцевого зерна: 79 % трубок в 2020 г. и 47,0 % трубок в 2021 г. были более 200 мкм, а максимальные значения достигали более 1700 мкм. Это свидетельствует о достаточно высокой фертильности пыльцы *T. nasczokinii*. По длине образующихся пыльцевых трубок в оба года наблюдения правобережная популяция достоверно превышала левобережную ( $t > 1,96$ ). Возможно, микроклиматические условия в правобережной популяции более

благоприятны для произрастания липы. Это отразилось и на том, что доля ослабленных деревьев липы Нащокина в левобережной популяции больше, чем в правобережной (Седаева и др., 2022).

Следует отметить, что жизнеспособность пыльцы *T. cordata* в условиях Красноярска в 2020 г. была близка к *T. nasczokinii* (табл. 2). Однако, пыльца липы мелколистной не образовывала таких больших трубок как у липы Нащокина – максимальные значения достигали лишь около 660 мкм, а длину более 200 мкм имели 58 % трубок.

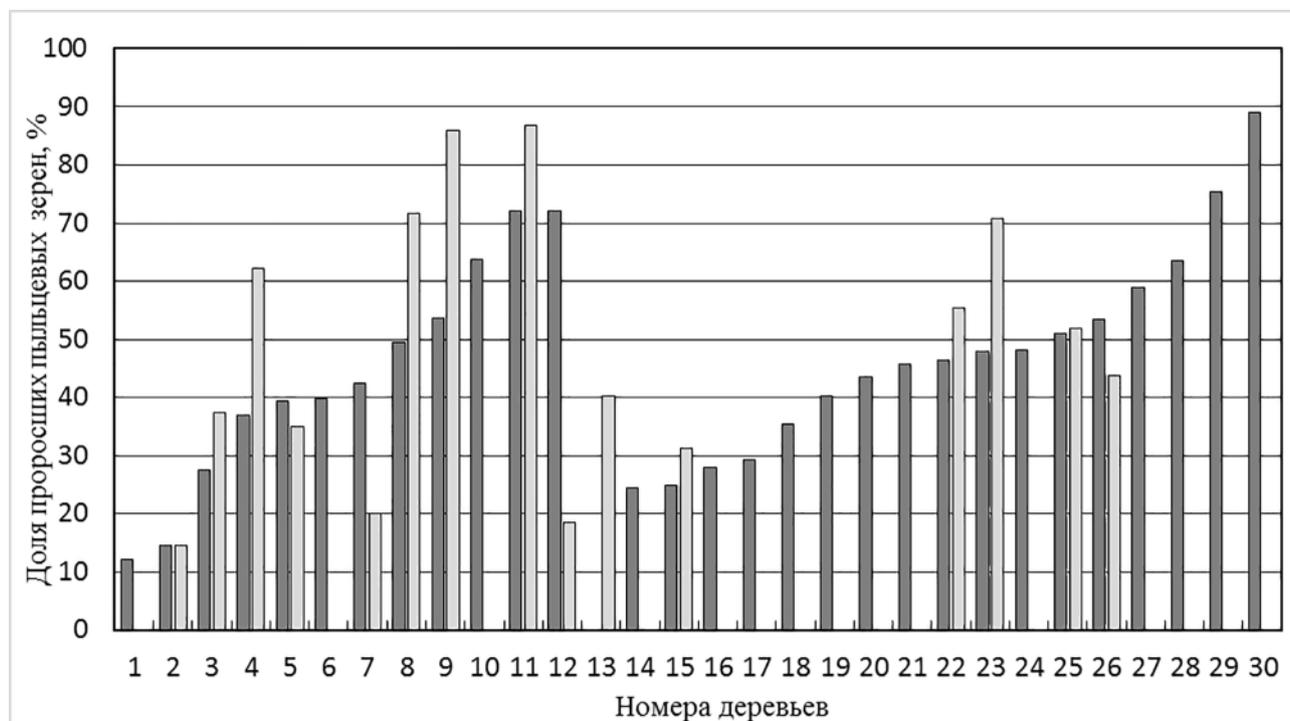


Рис. 2. Жизнеспособность пыльцы *T. nasczokinii*. Деревья 1–13 – левобережная популяция, 14–30 – правобережная популяция. Тёмные столбцы – 2020 г., светлые – 2021 г.

**Заключение.** Пыльца *T. nasczokinii* имеет округлую форму сходную с пыльцой *T. cordata*, но отличается большими размерами близкими к *T. sibirica*. В условиях Красноярска жизнеспособность пыльцы *T. nasczokinii* и *T. cordata* невелика и составляет от 41,0 до 51,3 %. Длина пыльцевых трубок у *T. nasczokinii* значительно больше, чем у *T. cordata*.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках базового проекта FWES-2024-0028 (№124012900557-0).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Буторина Т. Н., Нащокин В. Д.** Липа сибирская в заповеднике «Столбы» // Труды государственного заповедника «Столбы», 1958. – Вып. II. – С. 152–167.
- Губонина З. П.** Описание пыльцы видов рода *Tilia* L., произрастающих на территории СССР // Труды института географии АН СССР, 1952. – № 52. – С. 104–126.
- Дирекция по особо охраняемым природным территориям Красноярского края. URL: [www.doopt.ru/?id=4501](http://www.doopt.ru/?id=4501) (дата обращения 10 апреля 2024 г.).
- Зайцев Г. Н.** Математика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1990. – 296 с.
- Лях В. А., Сорока А. И.** Чувствительность мужского гаметофита некоторых древесных растений к тяжелым металлам // Бот. журн., 1996. – Т. 81, № 1. – С. 96–102.
- Мамаев С. А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). – М.: Наука, 1972. – 284 с.
- Паушева З. П.** Практикум по цитологии растений. – М.: Агропромиздат., 1988. – 271 с.
- Положий А. В., Крапивкина Э. Д.** Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1985. – 158 с.
- Полянская Д. Ю., Андреева Е. Б., Гончарова Н. В.** Мониторинг *Tilia nasczokinii* Stepanov в заповеднике «Столбы» // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири, 2016. – Вып. 6. – С. 46–49.

**Полянская Д. Ю., Гирева А. В., Пахомов В. С.** Наблюдения за липой Нащокина (*Tilia nasczokinii* Stepanov) в национальном парке «Красноярские Столбы» // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири, 2022. – Вып. 11. – С. 40–48.

**Седаева М. И., Экарт А. К., Степанов Н. В., Кривобоков Л. В., Кравченко А. Н.** Характеристика изолированных популяций *Tilia nasczokinii* Stepanov (Tiliaceae) в окрестностях Красноярска // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2022. – № 57. – С. 28–45. DOI: 10.17223/19988591/57/2.

**Седаева М. И., Экарт А. К., Кравченко А. Н.** Репродуктивные показатели липы Нащокина (*Tilia nasczokinii* Stepanov) // Лесной журнал, 2024. – № 1. – С. 65–76.

**Семерикова С. А., Экарт А. К.** Анализ изменчивости хлоропластной ДНК подтверждает существование нескольких плейстоценовых рефугиумов липы на юге Сибири // Генетика, 2022. – Т. 58, № 4. – С. 398–409. DOI: 10.31857/50016675822030122

**Сорокин А. Д., Григорьев А. И.** Особенности строения листовой пластины *Tilia cordata* Mill. и *Tilia nasczokinii* // Омский научный вестник. Биологические, сельскохозяйственные и ветеринарные науки, 2006. – Т. 43, № 7. – С. 144–147.

**Степанов Н. В.** *Tilia nasczokinii* (Tiliaceae) – новый вид из окрестностей Красноярска // Бот. журн., 1993. – Т. 78, № 3. – С. 137–145.

**Экарт А. К., Ларионова А. Я., Кравченко А. Н., Семерикова С. А., Седаева М. И.** Генетическая структура и дифференциация реликтовых популяций липы на основе анализа изменчивости ядерных микросателлитных локусов // Генетика, 2021. – Т. 57, № 8. – С. 916–924. DOI: 10.31857/S0016675821070079

**Fidlerova A., Smykal P., Tupy J., Sapkova V.** Glycoproteins 66 and 69kDa of pollen tube wall: properties and distribution in angiosperm // J. Plant Physiol., 2001. – Vol. 158. – P. 1367–1374. DOI: 0176-1617/01/158/11-1367

**Pigott C. D., Huntley J. P.** Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the Northern limits of its geographical range. III. Nature and causes of seed sterility // New Phytol., 1981. – Vol. 87. – P. 817–839.

**Shekhovtsov S. V., Shekhovtsova I. N., Kosterin O. E.** Genotyping-by-Sequencing analysis shows that Siberian lindens are nested within *Tilia cordata* Mill. // Diversity, 2022. – Vol. 14. – P. 256–263. DOI: 10/3390/d14040256

*World Flora Online Plant List.* URL: <https://wfofloraplist.org/taxon/wfo-0000457164-2023-12?page=1> (accessed 18 April 2024).