

**Академия наук СССР
Уральский научный центр**

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

РОДДЕСТВЕНСКИЙ Ерм Филиппович

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА УРАЛЕ**

(03.00.05 - ботаника)

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

**Свердловск
1975**

Академия наук СССР
Уральский научный центр

Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

РОДДЕСТВЕНСКИЙ Юрий Филиппович

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МУЖСКОГО ГАМЕТОТИТА
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА УРАЛЕ

(03.00.05 - ботаника)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск

1975

Работа выполнена в Отделе экспериментальной экологии и акклиматизации растений Института экологии растений и животных Уральского научного центра Академии наук СССР.

Научный руководитель – доктор биологических наук
С. А. МАМАЕВ

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор П.Л. ГОРЧАКОВСКИЙ;
Доктор биологических наук, профессор Т.П. НЕКРАСОВА.

Ведущее научно-исследовательское учреждение:
Уральский государственный университет им. А.М. Горького.

Автореферат разослан "28" октября 1975 г.

Защита диссертации состоится "11" декабря 1975 г.
в "14" часов на заседании секции ботаники Ученого совета
Института экологии растений и животных Уральского научного
центра АН СССР.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Отзывы и замечания просим присыпать в 2-х экземплярах
по адресу: 620008, г. Свердловск, Л-8, ул. 8 Марта, 202,
Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР.

Ученый секретарь совета
кандидат биологических наук

М. Г. НИФОНТОВА

Изучение закономерностей внутривидовой изменчивости растений необходимо для разрешения важнейших вопросов теоретической биологии, а также для практики лесного и сельского хозяйства, в частности селекции растений.

Данные по изменчивости генеративных органов хвойных отрывочных и разнородны, а поэтому не дает полного представления о ней. В то же время изменчивость - важнейшее свойство организма, присущее и генеративным органам. Она определяет их приспособляемость к внешней среде и стабильность признаков при меняющихся условиях.

У отдельных деревьев характер спорогенеза имеет свою специфику, определяемую генетическими особенностями организма, колебаниями условий внешней среды и другими причинами. Даже у различных ветвей одного и того же дерева наблюдается варьирование некоторых показателей микроспорогенеза. Все эти особенности, составляющие проявление феномена внутривидовой изменчивости, пока что мало изучены. Это можно сказать как в отношении формирования женских, так и мужских генеративных органов сосны обыкновенной.

В связи с этим мы провели исследования закономерностей изменчивости основных признаков мужских генеративных органов на различных этапах развития - от заложения их до образования спор. Имелось в виду - оценить амплитуду изменчивости различных признаков в зависимости от действия экологических факторов, на различном географическом фоне, в разных частях кроны дерева с учетом индивидуального варьирования, определяемого особенностями генотипа. Одновременно мы пытались детально охарактеризовать пока еще не совсем ясную картину развития мужских генеративных органов у сосны. Для разработки этих вопросов использовался материал из районов средней и южной тайги Зауралья и степной зоны Северного Казахстана. Применялись как полевые, так и лабораторные методы исследования.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристика опытных участков

Работа проводилась на 4-х опытных участках. Два из них находились в южной тайге Среднего Зауралья - на сухолольном местообитании, в Уктусском лесничестве Свердловского горлес-

хоза (тип леса - сосняк разнотравный, класс бонитета - II) и в болотистой местности, в лесничестве Уралмашевского лесхоза (тип леса - сосняк багульниково-долгомошниковый, класс бонитета - Ia). Третий - расположен в районе контакта северной и средней тайги Зауралья, в Ивдельском лесхозе Свердловской области (сосняк разнотравный, IV класса бонитета), а четвертый - в степном бору Казан-басы, в Басаманском лесхозе Кустанайской области. Бор Казан-басы по материалам Л.Н. Грибанова (1960) близок к сосновым насаждениям типа бора-зеленоношника (III класс бонитета).

В диссертации приводится лесоводственная характеристика участков, описываются природно-климатические условия, рельеф, почвы.

Методика и программа работы

Сбор материала для изучения цикла развития мужской генеративной сферы сосны и закономерностей изменчивости проводился в течение 1968-1971 годов. На каждом опытном участке маркировалось по 50 моделей 60-70-летнего возраста. Мужские генеративные органы сосны собирались с момента заложения почек до созревания пыльцевых зерен с различными интервалами во времени: от заложения примордииев до полной дифференциации последних на микроспорофиллы - ежедневно; в осенне-зимний период до начала вегетации через 10-15 дней; с начала вегетации до прекращения митотического деления в клетках археспория микроспорофиллов - через 5 дней; в предмейотический период, в ходе мейоза микроспороцитов и в постмейотический период развития микроспор - ежедневно с ветвей нижней части кроны, с побегов в основном, II и III порядков. Материал фиксировался в течение суток по Карнуа (3:I), до просмотра хранился в 70%-ном спирте, окрашивался ацетокармином. Временные препараты изготавливались методом мазков, просматривались под микроскопом МБИ-3, при необходимости делались зарисовки и микрофотосъемка.

За период наблюдений просмотрено 1025 препаратов, произведены замеры 1860 клеток и ядер археспория, 1300 шт. материнских клеток пыльцы до деления, 2230 клеток тапетума, 17430 шт. микроспороцитов в различных фазах мейотического деления,

I350 тетрад, I650 и I830 соответственно ювенильных и зрелых пыльцевых зерен. Замерено 2,7 тыс.шт. мужских колосков, подсчитано в них количество отробилов и микроспорофиллов.

Цикл формирования мужских генеративных органов сосны обыкновенной прослежен по следующим периодам: 1) заложение, рост и дифференциация, 2) предмейотический, 3) период мейоза микроспороцитов, 4) постмейотический период. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной изучалась в течение всего цикла развития их по следующим признакам: длина и толщина мужского колоска, количество стробилов в нем и микроспорофиллов в стробиле, размеры клеток и ядер археспория, изменение структуры цитоплазмы и ядра, количество ядрышек, объем ядра, форма клеток, размеры микроспороцитов во всех фазах мейоза, размеры ювенильной и зрелой пыльцы. Определялась изменчивость размеров и формы клеток и ядер выстилающего слоя микроспорофиллов.

Материал обработан методами вариационной статистики.

Оценка варьирования размеров основана на классификации форм и уровней изменчивости, разработанной С.А.Мамаевым (1968). За критерий степени изменчивости принята величина коэффициента вариации, а также лимиты признаков.

КРАТКИЙ ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

В главе дается обзор работ, посвященных выявлению зависимости развития репродуктивных органов хвойных от воздействия различных факторов внешней среды.

Многими исследователями показано, что экологические условия влияют на репродуктивные органы сосны от их заложения до созревания семян (см. работы Л.Ф.Правдина, А.А.Молчанова, Т.П.Некрасовой, С.А.Мамаева, Ю.Н.Лзниева, Е.Н.Годиева и др.), в частности действуют на обилие цветения (Некрасова, 1960; Козубов, Ганюкина, 1966; Гиргидов, 1967 и др.), на начало и продолжительность его (Седельникова, 1965; Великанов, 1962; Chira, 1965), вызывают вариации размеров среди деревьев, среди стробилов на одном дереве и даже внутри стробила (Мамаев, 1968, 1970; Поджарова, 1968; Mergen, Stairs, Snyder, 1963). Установлено, что наступление цветения сосны зависит от суммы эффективных температур (Мамаев, 1971; Труфанов, 1965). Одна-

ко период цветения положительно связан не только с температурой, но и с числом солнечных часов и отрицательно – со степенью влажности воздуха (Гиргидов, 1964; Borowik, 1963).

Большое внимание уделено изучению основных этапов развития генеративных органов хвойных, сроков их формирования, морфологии (Гиргидов, Дорошенко, Лебеденко, 1964; Козубов, 1969, 1971; Котелова, 1956; Минина, Пискунова, 1963; Некрасова, 1970, 1973; Рубаник, Сумарокова, 1969; Совершаев, 1972; Chira, 1965; Willemse, 1971 и др.). Поскольку в обеспечении будущего урожая семян огромную роль играет процесс дифференциации генеративных почек хвойных (Гиргидов, 1967), детально изучался период развития их, предшествующий году пыления.

Много данных имеется в отношении формирования мужского гаметофита: изучены морфологические признаки пыльцевых зерен, структура спородермы, число, функция и развитие воздушных мешков, форма, рисунок, симметрия микроспор, происхождение интины, механизмы прорастания пыльцевых зерен, условия и места сбора, методы хранения, прорацивания, качество ее и т.д. (Моносон-Смолина, 1949; Некрасова, 1959; Мамаев, 1965; Козубов, 1967, 1972; Волосенко, Егорова, 1965; Манкос, 1958; Меллер, Бернард, 1970, 1973; Размолов, 1964; Частий, Кравченко, 1973; Chira, 1965, 1966; Duffield, 1954; Dickinson, Bell, 1970 и др.).

В диссертации рассматриваются литературные данные о специфике мелоза микроспороцитов, о проблемах цитологии хвойных (Правдин, Щерукова, Абатурова, 1974; Николаук, 1971; Aars, 1957; Mehra, Khoshoo, 1956; Eriksson, 1968 и др.), аномальном развитии спорогенных клеток в процессе микроспорогенеза и причинах их вызывающих (Козубов, Тренин, 1973; Andersson, 1947, 1954; Chira, 1963, 1965; Mergen, Lester, 1961; Mergen, Steirz, Snyder, 1963; Runquist, 1968 и др.).

В последние два десятилетия проведена классификация и описание форм внутривидовой изменчивости древесных растений (Правдин, 1964; Мамаев, 1972 и др.). Однако изменчивость генеративных органов хвойных изучена лишь на отдельных стадиях их развития, слабо исследованы такие критические периоды и характер аномалий, появляющихся в процессе развития, мало

данных о варьировании генеративных органов в пределах кроны дерева, воздействие на них неблагоприятных факторов среди при заболачивании местообитания и т.д.

ОСОБЕННОСТИ МИКРОСПОРОГЕНЕЗА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА УРАЛЕ

В главе последовательно рассматриваются основные этапы микроспорогенеза от появления археспориальной ткани в микроспорофиллах до формирования пыльцевых зерен.

Установлены некоторые характерные черты этого процесса, мало изученные другими исследователями.

Приводится краткое описание морфологии клеток археспориальной ткани микроспорофиллов сосны обыкновенной. Показано, что митотическое деление клеток археспория одного микроспорофилла происходит асинхронно. После телофазы митоза размеры ядра увеличиваются. Особенно заметно это увеличение непосредственно перед очередным митозом (табл. I).

Таблица I
Варьирование объема ядра клеток археспория (в тыс.мк.³) у
сосны Семизерного участка

№ модели	№ стробилов:	После деления	№ модели	№ стробилов:	Перед очередным делением
I	I	4,1	I	I	8,4
I	2	4,5	I	2	8,9
I	3	5,7	2	I	8,2
I	4	4,3	4	5	7,4
I	5	4,5	-	-	-
I9	I	4,1	-	-	-

Как в весенний, предмайотический период, так и в летне-осенний сезон года заложения генеративных органов клетки археспория переходят к делению, достигнув определенного критического размера. За зимний период не наблюдается изменений в их морфологии.

В зависимости от погодных условий отдельных лет период от окончания митотических делений в археспориальных клетках

до завершения преобразования их в материнские клетки пыльцы может быть различным. Материнскими клетками пыльцы мы считаем уже обособившиеся спорогенные клетки.

Процесс преобразования археспориальных клеток захватывает не всю спорогенную массу микроспорофилла одновременно, он может приостанавливаться или замедляться воздействием внешних факторов.

Сосна по типу мейотического деления относится, согласно классификации Т.П.Некрасовой (1973), к третьей группе видов, у которых редукционное деление микроспороцитов начинается и завершается весной.

Первые стадии профазы являются наиболее длительными. При этом наблюдалось одновременное вспучивание микроспороцитов одного микроспорофилла в лептонему. На стадии лептонемы-зигонемы в ядре находится 2-3 ядрышка, в зигонеме-пахинеме они начинают фрагментироваться, перед фрагментацией могут принимать разнообразную форму. В период перехода к пахинеме части выходят ядрышек из ядер в цитоплазму. Это явление отмечено у сосны, произрастающей в бору Казан-басы (Северный Казахстан) и в южной тайге Среднего Урала, в более северных районах (Индельский лесхоз) в годы наблюдений такого явления не было зафиксировано. Как правило, оно наблюдается при резком повышении температуры перед наступлением и в период редукционного деления. Иногда за ядрышком тянется несущая его хромосома, затем она теряет с ним связь, тогда как ядрышко продолжает движение к клеточной оболочке. В цитоплазме оно исчезает. Во всех случаях в микроспороцитах сосны обыкновенной исчезновение ядрышек происходит до дихинеза. Ядрышко и ядрышконесущая хромосома находятся в соприкосновении на протяжении 2-3 хромомеров.

В ходе мейоза асинхронность вступления микроспороцитов одного микроспорофилла в следующие фазы увеличивается. Переход от редукционного к эквационному делению занимает очень короткий период. При правильном течении мейоза степень синхронности в движении хромосом как в I, так и во II делениях высокая.

В анафазе II дочерние клетки по-прежнему разделены фрагмопластом. Первые признаки образования клеточных перегородок

появляются после завершения формирования четырех гаплоидных ядер. Во II делении ахроматиноные веретена во многих случаях располагаются под углом друг к другу.

Сосне обыкновенной характерен симультанный тип микроспорогенеза. Распад тетрад начинается с лизиса клеточной оболочки. В результате деления формируются изобилатеральные, частично крестообразные микроспоры. Воздушные мешки расправляются лишь после выхода спор из тетрад, увеличивая в дальнейшем объем микроспоры почти в 3 раза.

Проталлиальные клетки быстро дегенерируют. У небольшого процента пыльцевых зерен остатки их в виде узких полосок могут сохраняться до опыления.

Все три деления, включая образование вегетативной и генеративной клеток, происходят по проксимально-дистальной оси пыльцевого зерна.

Развитие выстилающего слоя (тапетума) микроспорофиллов

Развитие материнских клеток пыльцы в большой мере зависит от тапетальной ткани. В предмейотический период клетки тапетума вакуолизируются, увеличиваются в размерах, в них происходит накопление питательных веществ. Клетки тапетума содержат 2-4, реже 5-6 ядрышек. Наибольшая митотическая активность их наблюдается в период прохождения первых стадий профазы микроспороцитов, деление не сопровождается цитокинезом, образуются двухядерные клетки. В отдельных случаях у сосны, произрастающей на болоте, деление может идти и в период следующих фаз мейоза микроспороцитов. К концу деления микроспороцитов интенсивность митозов тапетальных клеток резко снижается, достигая минимального значения к периоду завершения формирования тетрад микроспор, к этому моменту 17,8% клеток выстилающего слоя остаются одноядерными (рис. I). Митоз наступает не всегда при достижении определенного ядерно-цитоплазматического соотношения. С ростом молодых микроспор клеточные оболочки тапетального слоя растворяются. Освобождающиеся пластические вещества потребляются развивающимися микроспорами. Последнее митотическое деление может сопровождаться аномалиями, способствующими формированию реституционных ядер

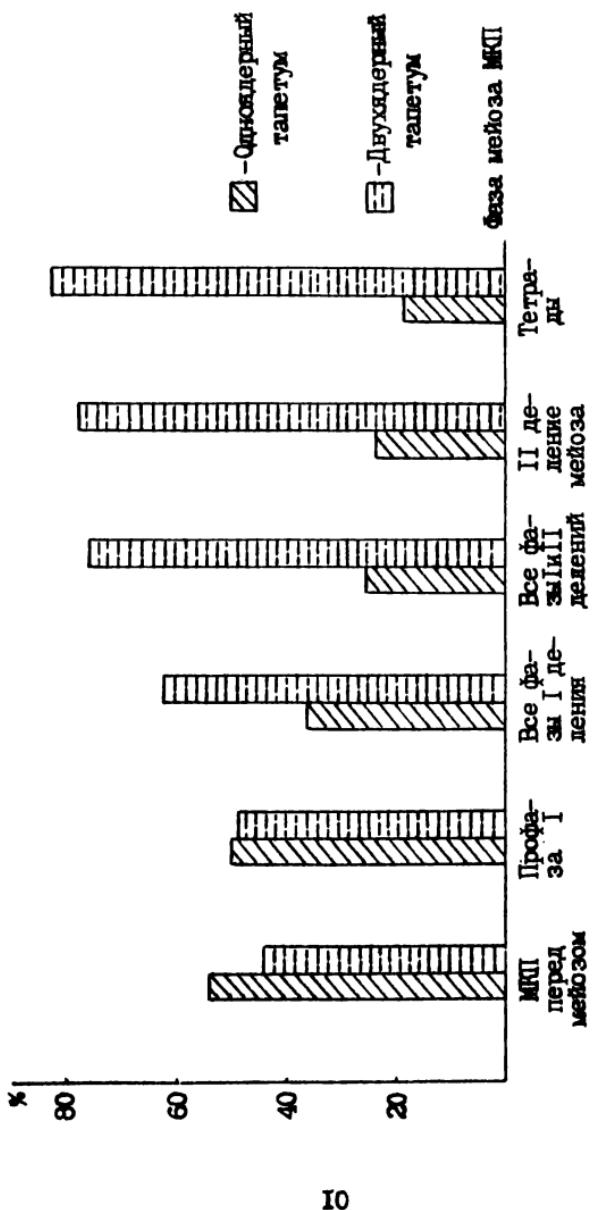


Рис. I Соотношение количества одноядерных и двухядерных к г'ток тапетума в процессе меоза материнских клеток пыльца.

Рис. I

или слиянию их и образованию полиплоидных клеток. В конце эвкариотического деления микроспороцитов и на стадии тетрад у сосны заболоченного участка нередко происходит дегенерация выстилающего слоя. В этом случае в микроспорофиллах особей, как правило, насчитывается значительное количество невыполненных пыльцевых зерен.

ЭНДОГЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

В диссертации рассматривается характер варьирования признаков генеративных органов сосны обыкновенной с учетом различных форм изменчивости. За основу такой характеристики взята классификация форм изменчивости, предложенная С.А. Мамаевым (1968).

Большое внимание было уделено изучению эндогенной изменчивости. Выделение этой формы вызвано наличием у каждой особи древесных растений значительного количества однородных метамерных органов - листьев, цветов, плодов, семян, побегов, корней. В пределах индивидуума у этих органов наблюдаются различия как по качественным признакам, так и количественным. Возникает изменчивость внутри одного организма. Она была названа С.А. Мамаевым эндогенной изменчивостью.

Результатом проявления эндогенной изменчивости является формирование на ветвях одного и того же порядка различных по размерам колосков, в одном колоске разных размеров стробилов, в пределах стробила - неодинаковых микроспорофиллов, а в микроспорофилле различного количества пыльцевых зерен.

Эндогенная изменчивость археспориальных клеток

Изменчивость размеров археспориальных клеток в пределах кроны одного дерева отражает изменчивость в пределах отдельных стробилов, колосков и побегов различных порядков. Величина линейных размеров клеток обычно колеблется в пределах С=8-10%.

Объемы клеток более варьируют. Иногда в одинаково удаленных от основания колоска стробилах они различаются примерно в 2 раза (табл. 2), что связано с разновременным наступлением максимальной митотической активности в различных колос-

ках одной особи.

Таблица 2

Объем ядер клеток археспория у деревьев сосны на
Свердловском суходольном участке

№ моделей	№ колосков (числи- тель) и стробилов (знаменатель)	Объем, тыс.мк. ³
I5	I/I	4,1
I5	2/I	7,9
I2	I/I	8,0
I7	I/9	4,2

Обычно же при одинаковой митотической активности объемы ядер клеток археспория возрастают от стробилов колоска, расположенных у основания, к средним, а в верхних вновь уменьшаются (рис.2).

Эндогенная изменчивость микроспороцитов

Микроспороциты по своей величине также варьируют. При этом изменчивость характеризуется низким уровнем ($C=5-10\%$). На различных этапах развития микроспороцитов степень изменчивости почти одинакова. Переход их к редукционному делению мало влияет на варьирование размеров (табл.3).

Таблица 3

Варьирование величины микроспороцитов в разных колосках
короны одного дерева (бор Казан-басы)

Стадия развития спорогенной ткани в колоске	Больший диаметр, мк		Меньший диаметр, мк	
	Лимиты	С, %	Лимиты	С, %
Археспорий	26,2-40,8	9,9	18,4-30,6	11,9
Лептонема	35,8-49,6	8,9	27,2-41,8	10,7
Диплонема	36,6-47,6	6,5	29,6-41,5	8,9
Диакинез	40,8-49,7	4,9	28,3-40,8	10,9

Развитие процесса мейоза в стробилах колоска неодинаково: он начинается раньше в средней его части (в 3-4-м стробиле), затем в нижней, а в верхушечных запаздывает на 3-4 фазы.

Микроспороциты из одного стробиля в разных фазах деления больше различаются по величине нежели из разных стробиолов, но в одинаковой фазе деления. Коеффициент вариации их размеров в период мейоза в пределах 6,5-14,5%. Как в I, так и во II делениях наблюдается растяжение микроспороцитов в направлении оси ахроматинового веретена. В том и другом случае темп растяжения снижается к наступлению телофазы.

Эндогенная изменчивость микроспор и клеток внстилающего слоя

В период образования тетрад микроспор изменчивость размеров клеток несколько уменьшается ($C=6-8\%$). Овенильные микроспоры у различных особей не имеют одинаковых размеров (табл.4), уровень изменчивости низкий, то же характерно созревающим одноядерным пыльцевым зернам.

Таблица 4

Варьирование размера овенильных микроспор непосредственно после выхода из тетрад у отдельных деревьев сосны на Свердловском суходольном участке

№ моделей	Диаметр клетки, мк			
	Больший		Меньший	
	Лимиты	C, %	Лимиты	C, %
I	16,2-20,4	6,7	9,2-13,6	9,0
2	14,7-19,7	6,8	12,4-15,5	7,1
3	18,7-23,7	5,5	14,3-18,0	5,4

Положение стробиля в спирали мужского колоска, а также микроспорофилла в спирали стробиля играет важную роль при распределении питательных веществ. У сосны на Среднем Урале ближайшие к основанию колоска стробили несут больше микроспорофиллов, а в ближайших к основанию стробилях микроспорофиллах формируется большее количество пыльцевых зерен (табл.5).

Двухядерные клетки тапетума немного больше одноядерных, величина ядер, наоборот, больше у одноядерных клеток (табл. 6).

Таблица 5

Среднее количество пыльцевых зерен в микроспорофилях у сосны на Свердловском суходольном участке, тыс.шт.

Стробил	Микроспорофили		
	Нижний	Средний	Верхний
Нижний	6,8	5,4	4,8
Средний	5,5	5,0	3,9
Верхний	4,4	3,5	2,8

Таблица 6

Варьирование размеров клеток и ядер тапетума в пределах кроны у отдельных деревьев сосны Семиозерного участка в 1970 году

№ моделей	Больший диаметр, мк.		Меньший диаметр, мк.	
	Лимиты	C, %	Лимиты	C, %
Клетка				
Одноядерный тапетум				
2	32,0-51,0	11,9	19,0-36,1	16,6
3	32,6-47,7	10,0	25,1-32,7	8,4
Двухядерный тапетум				
2	40,8-69,4	9,8	27,2-47,6	14,5
3	42,3-55,1	5,5	25,8-36,8	10,6
Ядро				
Одноядерный тапетум				
2	20,2-27,2	9,0	15,0-23,8	13,2
3	18,4-27,9	10,8	16,0-21,2	8,4
Двухядерный тапетум				
2	19,1-24,8	8,8	14,6-21,1	12,1
3	16,7-23,1	7,7	14,9-19,4	6,0

Как те, так и другие достигают наибольших размеров в средних стробилях колоска. Уровень варьирования клеток и ядер одинаков. Оба ядра двухядерной клетки, как правило, равны

между собой.

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

У сосны обыкновенной индивидуальная изменчивость к настоящему времени изучена наиболее полно. Исследовалось варьирование размеров и формы ствола и кроны, строения и окраски коры, хвои, генеративных органов. Однако индивидуальная изменчивость мужских генеративных органов сосны изучалась лишь на последних этапах развития - на стадии зрелой пыльцы, детальной характеристики всего процесса не имеется.

Нами получены некоторые данные о характере индивидуальной изменчивости размеров мужских генеративных органов сосны и спорогенных клеток в период мейоза и постмейотическом развитии.

Установлено, что индивидуальная изменчивость на уровне органа несколько выше, чем на тканевом или клеточном. Так, величина коэффициента вариации размеров мужских колосков колеблется в пределах 10-20%, а размеры клетки - 4-11%. Варьирование количества стробилов в колоске в отдельные годы составляет 21,5-38,0%, а количества микроспорофиллов в стробиле - 14,8-15,4%.

Вступление материнских клеток пыльцы в деление сопровождается увеличением их размеров (табл. 7). При переходе от предмейотического состояния к I делению и от I ко II различия в размерах микроспороцитов достоверны ($t=3,5-4,0$), а между отдельными фазами - незначительны ($t=1,8-2,2$), однако, несмотря на то, что достоверность различий не обеспечивается на заданном уровне, постоянство их у отдельных особей, в целом по участку и у сосны на различных участках свидетельствует о закономерности этого явления (табл. 7).

У красношищечных форм деревьев мейотическое деление микроспороцитов начинается несколько раньше и проходит быстрее, чем у желто-зеленошищечных, но такие различия наблюдаются у сосны на Среднем Урале лишь в годы с холодной, затяжной весной, при дружной весне и быстром потеплении они нивелируются.

Индивидуальная изменчивость величины тетрад микроспор равна 5-8%, таково же варьирование величины пневиальных пыль-

цевых зерен ($C=6-8\%$); изменчивость зрелой пыльцы еще меньше ($C=5-6\%$).

Таблица 7

Варьирование размеров микроспороцитов в период мейоза у отдельных деревьев сосны на Свердловском суходольном участке в 1969 году

Фаза развития микроспороцитов	Лимиты	$M \pm m$ (мк.)	$C, \%$
Профаза	31,7-44,8	$37,3 \pm 0,58$	8,5
Метафаза I	34,1-49,3	$41,1 \pm 0,74$	10,0
Анафаза I	35,7-54,8	$43,5 \pm 0,81$	8,7
Телофаза I	34,4-48,4	$41,8 \pm 0,72$	8,7
Диады	36,6-52,0	$43,6 \pm 0,67$	8,3
Метафаза II	38,1-56,5	$46,1 \pm 0,77$	8,4
Анафаза II	38,2-55,9	$45,6 \pm 0,76$	9,1
Телофаза II	38,0-55,2	$45,4 \pm 0,73$	8,5
Тетрады	38,7-51,7	$45,4 \pm 0,58$	7,1

Размеры клеток выстилающего слоя микроспорофиллов в отдельные годы различны, индивидуальная изменчивость их колеблется от 7 до 18%.

Как и в исследованиях других авторов установлена однотипность уровней эндогенной и индивидуальной изменчивости и гораздо большие значения амплитуды варьирования признаков, характеризующих количество органов, по сравнению с их размерами.

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Фенология мужского гаметофита сосны обыкновенной на Урале

На Среднем Урале заложение зачатков микроспорофиллов у сосны происходит во второй декаде марта. Дифференциация стробилов на микроспорофиллы заканчивается 18-20 августа. Период от заложения до окончания дифференциации мужских шишек на микроспорофиллы продолжается в среднем 5-6 недель, а наблюдающиеся в отдельные годы сдвиги этих процессов во времени

зависят в основном от погодных условий вегетационного периода.

В год заложения мужских генеративных почек митотическая активность клеток спорогенной ткани может продолжаться до конца сентября. Прямой зависимости ее от температуры нет (рис.3), весной деление идет почти до момента образования материнских клеток пыльцы. Начало редукционного деления микроспороцитов определяется температурой воздуха примерно двух-трех предшествующих недель. В различные годы оно наступает не в одно и то же время и зависит от суммы эффективных температур (выше +5°), которая составляет 200–230°. Неблагоприятные погодные условия вызывают в первую очередь сдвиги в сроках наступления и длительности первых стадий профазы.

В диссертации приводятся результаты хода развития спорогенных клеток в различных условиях местообитания с указанием сроков прохождения отдельных фаз. Так, например, у сосны Свердловского суходольного участка в 1971 году микроспороциты вступили в стадию лептонемы 15 мая, а на заболоченном участке только 23 числа, однако на первом участке длительность каждой стадии была в 2 раза больше, чем на втором – 17 мая микроспороциты у суходольной сосны находились в стадии зигонемы, I9/V – в пахинеме, 2I/V – в диакинезе, в то время как у болотной сосны 24 мая была стадия зигонемы, а уже 25 числа – диакинез.

На Среднем Урале в первый же день после распада тетрад у пыльцевых зерен наблюдаются зачатки воздушных мешков, на 2-й день они достигают в среднем I/4, а на 3-й – I/3 величины большего диаметра тела пыльцевого зерна, на 4-й – микроспоры достигают нормальной величины, а на 5-й – на теле микроспоры и воздушных мешках полностью оформляется скульптурный рисунок. В нормальных условиях развития сосны период от распада тетрад на отдельные микроспоры до первого митотического деления в них при хороших погодных условиях занимает 4–5 дней, с ухудшением погоды – до 10–11 дней, длительность первого проталлиального деления 1–2 дня, продолжительность периода от образования первой проталлиальной клетки до второго митотического деления ядра споры равна 3–4 дням, второе деление занимает 2–3 дня. Дегенерация проталлиальных клеток

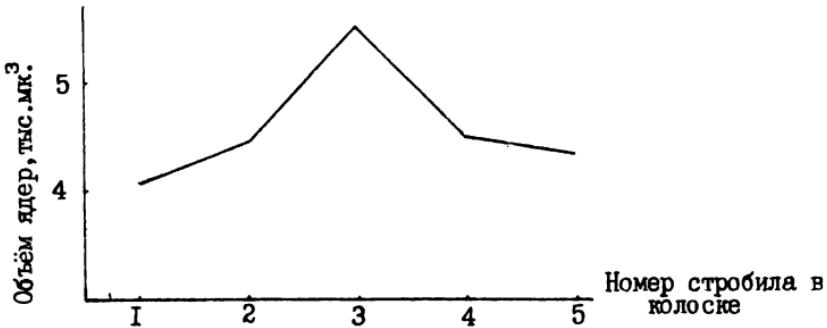


Рис.2 Объёмы ядер клеток археспория в отдельных стробилях мужских колосков сосны.

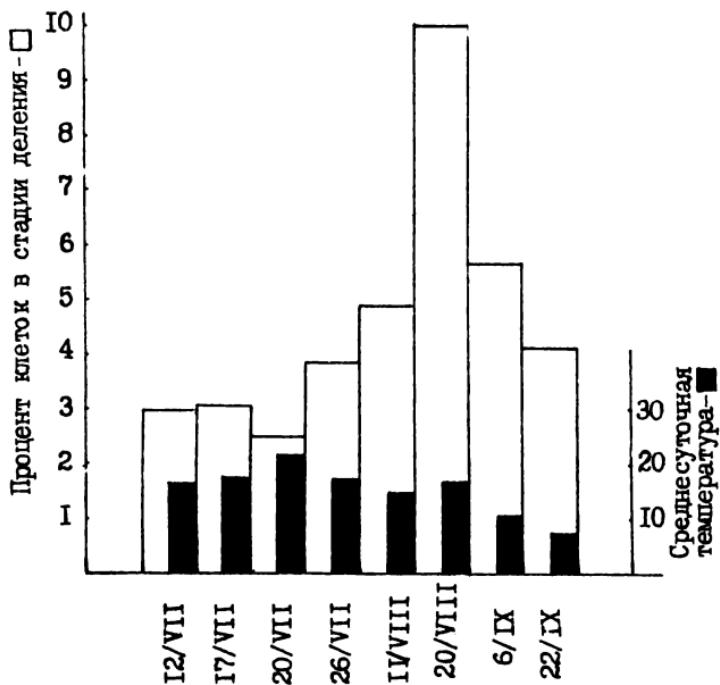


Рис.3 Митотическая активность археспориальной ткани в год заложения мужских генеративных органов сосны.

происходит в течение 1-2 дней. Третье деление начинается без заметного перерыва после второго, образуются вегетативная и генеративная клетки или двухклеточное пыльцевое зерно. В этой фазе развития происходит вылет пыльцы из микроспорофиллов. Пыление наступает, в зависимости от погодных условий, через 2-3 недели после редукционного деления и продолжается обычно 5-6 дней. Созревание пыльцы происходит несколько раньше в нижних стробилах колоска, а в стробиле - в нижних микроспорофиллах. Однако, различия исчезают или сокращаются, если в период мейоза микроспороцитов и созревания пыльцы стоит хорошая, теплая погода.

Сезонная изменчивость количественных признаков мужских генеративных органов

Изменчивость размеров мужских колосков на отдельных этапах развития колеблется, причем варьирование толщины колоска несинхронно варьированию длины - обычно немного ниже (табл. 8).

Таблица 8

Варьирование размеров мужских колосков у отдельных деревьев
сосны обыкновенной в 1969 году

Дата	Длина		Толщина	
	$M \pm m$ (мм)	C, %	$M \pm m$ (мм)	C, %
Свердловский суходольный участок				
2/У	9,6 \pm 0,19	10,7	3,7 \pm 0,07	10,2
II/У	11,4 \pm 0,24	11,3	4,4 \pm 0,07	8,4
15/У	12,3 \pm 0,33	14,7	4,7 \pm 0,10	12,1
Свердловский заболоченный участок				
29/У	8,7 \pm 0,26	16,4	3,6 \pm 0,08	12,7
5/VI	12,4 \pm 0,32	14,3	4,6 \pm 0,08	10,0

С наступлением весеннего потепления происходит постепенное увеличение размеров спорогенных клеток и их структурных элементов (табл. 9).

Изменчивость размеров ядер археспориальных клеток в весенний период немного ниже ($C=8,2-10,4\%$), чем в летне-осен-

ний ($C=7,9-16,7\%$).

В отдельных случаях в процессе мейоза коэффициент вариации возрастает до 20%, а по мере созревания пыльцевых зерен — уменьшается (табл. IO).

Таблица 9

Варьирование размеров ядер археспориальных клеток сосны в весенний период на заболоченном участке

Дата	Диаметр, мк.		
	Лимиты	$M \pm m$	$C, \%$
30/III	12,5-19,4	$16,0 \pm 0,26$	9,8
5/V	17,3-25,0	$20,9 \pm 0,35$	8,9
19/V	22,1-31,1	$26,6 \pm 0,40$	8,2

Таблица 10

Варьирование размеров пыльцевых зерен сосны на заболоченном участке в зависимости от срока наблюдения, мк.

Дата	L		A		B		C	
	$M \pm m$	$C, \%$						
22/V	$55,2 \pm 0,62$	9,7	$38,1 \pm 0,69$	8,1	$31,7 \pm 0,73$	10,8	$31,7 \pm 0,72$	10,9
6/VII	$61,3 \pm 0,60$	3,6	$40,7 \pm 0,88$	3,1	$32,6 \pm 0,86$	8,9	$35,1 \pm 0,69$	7,6

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Процесс формирования генеративных органов находится под мощным контролем факторов среды. Воздействуя на активность и направленность физиолого-биохимических процессов, внешние факторы вносят значительные изменения в репродуктивный цикл.

Влияние заболачивания на морфологические признаки и фенология мужских генеративных органов

При резком ухудшении условий местообитания сосны обыкновенной, которое на Урале наблюдается особенно сильно при за-

болачивании местности, уменьшается производительность древостоев, ослабляется их жизнеспособность, ухудшаются условия репродукции. У многих деревьев наблюдается суховершинность, годы с хорошим плодоношением редки.

В диссертации показано, что при заболачивании у сосны в первую очередь происходит сдвиг фенофаз в сторону запаздывания: сроки заложения мужских генеративных органов, их дифференциации на стробилы и микроспорофиллы замедляются на 3–5 дней, наступление редукционного деления материнских клеток пыльцы отстает по сравнению с суходольным участком на 4–II дней, окончания – на 4–6 дней (рис.4).

В период заложения репродуктивных органов в колоске деревьев, произрастающих на заболоченном участке, формируется меньше стробилов (3–4 ряда в спирали, вместо 7–9 в нормальных условиях), а в каждом микроспорофилле образуется в 2–3 раза меньше спорогенных клеток.

В пределах древостоя одновременно встречаются особи, генеративные органы которых находятся на различных этапах микроспорогенеза. Так, у болотной сосны в период мейоза у части особей спорогенные клетки находятся в стадии тетрад или ювенильной пыльцы, у других же в это время – лишь в профазе редукционного деления.

Были прослежены изменения в морфологии спорогенных клеток сосны, произрастающей на заболоченном участке. Оказалось, что по абсолютным значениям средних величин археспориальные клетки сосны Свердловского суходольного и заболоченного участков различаются незначительно, амплитуда их изменчивости также одинакова (табл. II).

То же явление наблюдается в период мейоза микроспороцитов (табл. 7, I2).

В обоих случаях уровень изменчивости низкий ($C=7-10\%$).

Заболачивание не отражается на амплитуде варьирования мерных признаков сосны обыкновенной, на абсолютной величине спорогенных клеток и мужского гаметофита, на качестве пыльцы, корреляции между общими размерами дерева и величиной мужского гаметофита не наблюдается. Отсутствие различий в размерах спорогенных клеток у сосны, развивающейся в нормальных условиях и на болоте, свидетельствует о высокой стабильности ген-

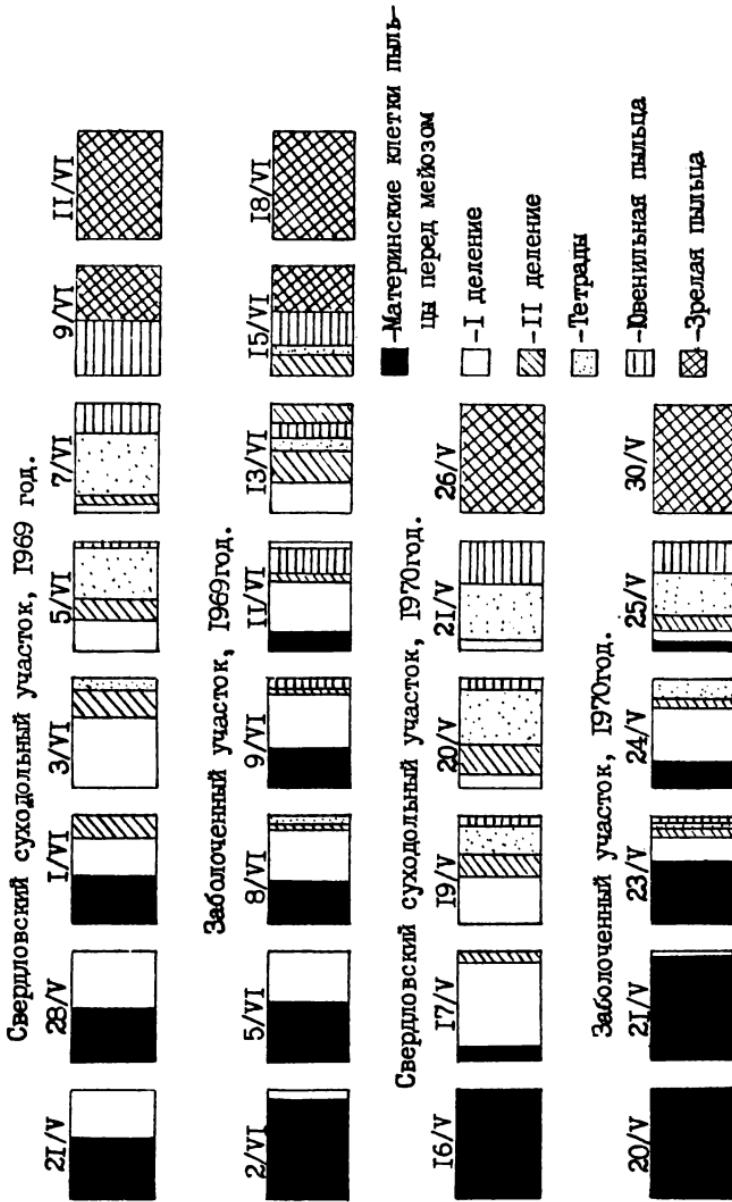


Рис. 4 Сроки наступления и темп мейоза материнских клеток пыльцы на Свердловском суходольном и заболоченном участках.

Таблица II

Варьирование размеров археспориальных клеток микроспорофиллов сосны в процессе митотического деления в период дифференциации мужских генеративных органов

Участок	Размер клетки, мк.			
	Лимиты	$M \pm m$	t	$C, \%$
Свердловский				
суходольный	21,4-34,7	26,1 \pm 0,71	1,3	14,2
заболоченный	20,4-33,3	24,9 \pm 0,63		14,4

Таблица I2

Варьирование размеров микроспороцитов в период мейоза у сосны Свердловского заболоченного участка, мк.

Фаза развития микроспороцитов	Лимиты	$M \pm m$	$C, \%$
Профаза	38,4-53,2	45,4 \pm 0,68	8,7
Метафаза I	38,6-52,1	44,9 \pm 0,59	7,6
Диады	39,0-52,6	44,8 \pm 0,61	7,9
Метафаза II	38,7-58,5	46,8 \pm 0,72	9,3
Анафаза II	39,5-55,5	46,5 \pm 0,66	9,1
Телофаза II	38,9-54,4	46,0 \pm 0,58	9,0
Тетрады	39,1-52,8	47,0 \pm 0,60	7,0

неративных органов.

Погодные условия, складывающиеся в отдельные годы оказывают гораздо большее влияние на величину пыльцевых зерен (табл. I3).

В оптимальных условиях развития сосны в нижних стробилах колоска и нижних микроопорофиллах стробила формируется больше пыльцевых зерен, чем в верхних, тогда как у сосны на болоте этот порядок нарушается. Снижение интенсивности органогенеза у сосны на болоте определяет заметное уменьшение пыльцевой продуктивности. В одном микроспорофилле дерева II класса возраста, выросшего на болоте, формируется 2,7 тыс. шт. пыльцевых

Таблица I3

Варьирование размеров пыльцы в различные годы на
Свердловском заболоченном участке, мк.

Год	A			B		
	$M \pm m$	t	C, %	$M \pm m$	t	C, %
1968	$40,7 \pm 0,28$	9,5	3,1	$32,6 \pm 0,36$	II,0	II,9
1971	$47,1 \pm 0,61$		6,5	$40,5 \pm 0,63$		II,5

зерен (против 4,7 тыс.шт. на суходоле), пределы колебания довольно большие - I,2-4,5 тыс.шт. (на суходоле - 2,7-6,9 тыс. шт.).

Аномалии в процессе мейоза микроспороцитов и формирования мужского гаметофита сосны обыкновенной

Заболачивание местообитания определяет некоторые специфические отклонения от нормального течения процесса мейоза микроспороцитов и постмейотического развития микроспор. У сосны, произрастающей на болоте, несколько увеличивается процент аномалий в ходе редукционного деления материнских клеток пыльцы, появляются нарушения, не характерные для деревьев, развивающихся в нормальных условиях - агглютинация хромосом, дегенерация микроспороцитов и др. Дегенерация клеток - нередкое явление у болотной сосны и в постмейотическом развитии микроспор. В первую очередь она охватывает цитоплазму и ядра, в результате чего остаются пустые оболочки. При формировании гаметофита иногда образуются пыльцевые зерна, содержащие по два вегетативных ядра и две генеративных клетки. Нередко происходит слияние протопластов микроспор. У болотной сосны возникает значительное количество микроспор более крупных по размерам (увеличенных в 2 и более раз) и с несколько измененной формой тела и воздушных мешков. У некоторых особей обнаружено до 6% таких пыльцевых зерен. Встречаются пыльцевые зерна с 4-мя воздушными мешками или даже с одним, который полностью или почти полностью окружает тело микроспоры. Иногда вместо воздушных мешков образуется бахромчатая кайма. Встречаются микроспоры без одного или обоих воздушных мешков,

с недоразвитием их, значительный процент очень мелких, по сравнению с нормальными, пыльцевых зерен. В среднем у болотной сосны возникает до 8,7% пыльцевых зерен с различными отклонениями в развитии, против 2-3% у сосны, произрастающей в оптимальных условиях.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Изучение процесса формирования генеративных органов сосны в различных природно-климатических зонах позволило проанализировать некоторые закономерности их географической изменчивости.

В южных районах мужские шишки у сосны становятся более крупными, количество их в колоске больше и в каждом стробиле (шишке) закладывается больше микроспорофиллов. С продвижением к северу количество мишек в колоске уменьшается. Микроспороциты, наоборот, оказались мелкими на самом южном из обследованных участков — Семиозерном, а наиболее крупные — на северном, Ивдельском (табл. I4). В подзоне южной тайги размеры микроспороцитов характеризуются промежуточными значениями.

Таблица I4
Варьирование размеров микроспороцитов сосны в период мейоза
в различных районах Зауралья

Фаза развития	Ивдельский участок		Семиозерный участок	
	M [±] m	C, %	M [±] m	C, %
Профаза I	39,6 [±] 0,47	6,8	40,5 [±] 0,84	9,7
Метафаза I	45,1 [±] 0,37	4,4	40,9 [±] 0,50	7,2
Анафаза I	44,0 [±] 0,47	3,3	40,6 [±] 0,48	6,4
Телофаза I	43,1 [±] 0,42	4,2	40,3 [±] 0,44	5,7
Диады	51,8 [±] 0,61	6,3	42,1 [±] 0,47	6,3
Метафаза II	50,8 [±] 0,58	6,2	39,1 [±] 0,52	7,3
Анафаза II	48,3 [±] 0,54	4,9	37,0 [±] 0,44	6,1
Телофаза II	50,0 [±] 0,67	8,4	39,2 [±] 0,54	7,8
Тетрады	49,6 [±] 0,27	3,8	43,4 [±] 0,68	7,8

Различия по данному признаку между сосновой Семиозерного и Свердловского, Свердловского и Ивдельского, Семиозерного и

Ивдельского участков достоверны, причем чем дальше друг от друга районы исследования, тем различия больше (t равняется соответственно 3,3; 4,2; 9,0). Изменчивость их на всех трех участках соответствует низкому уровню. В процессе формирования мужского гаметофита сосны различия между участками, возникшие в период мейоза микроспороцитов, сохраняются, однако при полном созревании пыльцевых зерен они существенны только при сравнении сосны Свердловского суходольного и Семиозерного участков, а также - Семиозерного и Ивдельского, различия же между Ивдельским и Свердловским участками незначительны (табл. I5).

Таблица I5
Достоверность различий (t) размеров элементов пыльцевых зерен у сосны опытных участков

Признаки	Сравниваемые участки		
	Свердловский суходольный и Семиозерный	Семиозерный и Ивдельский	Свердловский суходольный и Ивдельский
Общая длина пыльцевого зерна	3,7	3,8	0,4
Длина тела	7,4	9,4	2,6
Высота тела	6,1	10,0	0,5
Высота воздушного мешка	5,6	2,4	2,9

По продуцированию количества пыльцевых зерен в микроспорофилле сосна южного участка уступает сосне таежной зоны, там формируется в среднем 3,1 тыс.шт. против 4,7 тыс.шт. на Свердловском участке, причем у первой наиболее развитыми являются средние стробилии колоска, а не нижние, как на Среднем Урале.

Географическая изменчивость мужского гаметофита сосны в таежной зоне и отели относительно невелика, размеры его в процессе эволюции вида стабилизировались, поэтому изменение экологических условий, происходящее в пределах подзоны тайги и прилегающих к югу степных боров, относительно слабо отражается на величине изменчивости мерных признаков.

ВЫВОДЫ

1. На основе изучения различных форм внутривидовой изменчивости *Pinus sylvestris* L. получено представление о закономерностях варьирования наиболее стабильных частей растения — генеративных органов.

Показано, что репродуктивным органам сосны, как и в целом виду, свойственны эндогенная, индивидуальная, географическая и прочие формы изменчивости.

2. Установлено, что уровень изменчивости величины спорогенных клеток сосны обыкновенной в течение всего периода формирования мужских генеративных органов в основном низкий. Коэффициент вариации исследованных признаков характеризуется следующими средними величинами:

Признак	:	С, %
Мужские генеративные органы (колоски):		
Количество стробилов (шишек) в колоске	длина	13
Количество микроспорофиллов в стробиле	толщина	11
Археспориальные клетки в интерфазе:		
Размеры археспориальных клеток в период митоза	величина клетки	13
Беличина микроспороцитов в период мейотического деления	величина ядра	12
Беленильные микроспоры — диаметр клетки и ядра		14
Беличина зрелых пыльцевых зерен		7
Длина пыльцевых трубок		7
Клетки выстилающего слоя (тапетума):		
Беличина клеток	6	12
диаметр ядер		25
		10

3. Определены некоторые закономерности колебания уровней эндогенной изменчивости признаков. Так, варьирование величины спорогенных клеток в пределах стробила, колоска, ветви и в целом особи обычно не превышает амплитуды изменчивости их размеров в пределах одного микроспорофилла.

Установлено большое значение фазы развития: варьирование размеров клеток, находящихся в одном микроспорофилле, в разных фазах деления больше, чем клеток в одной фазе деления, но из разных микроспорофиллов, стробилов или колосков одной осо-

би сосны.

В течение сезонного развития спорогенной ткани уровень изменчивости величины клеток неодинаков.

Амплитуда индивидуальной изменчивости размеров мужских генеративных органов сосны не превышает варьирования признаков внутри одной особи. В разные годы она остается постоянной, не зависит от кратковременного изменения внешней среды и географического положения древостоя.

4. При исследовании микроспорогенеза установлены сроки, очередность наступления основных этапов и степень синхронности прохождения их в пределах микроспорофилла, стробила, колоска, отдельной особи и в насаждении.

Так, на Среднем Урале заложение зачатков микроспорофиллов у сосны происходит в первой декаде июля, сначала у основания колоска, затем в течение 3-4 дней процесс доходит до вершинной части его. В пределах отдельных ветвей и в целом кроне различия во времени заложения микроспорофиллов в колосках незначительны, а у отдельных особей в насаждении могут составлять 1-2 дня. Процесс дифференциации стробилов на микроспорофиллы более длителен. Начинается он почти одновременно в нижних и средних стробилах колоска и идет параллельно с процессом заложения стробилов в верхушечной части его. Период времени от заложения стробилов до окончания дифференциации их на микроспорофиллы продолжается 5-6 недель.

В отдельные годы наблюдаются сдвиги этих процессов во времени, они зависят от погодных условий и отражаются в итоге на количестве формирующихся в колоске стробилов и микроспорофиллов, а в последних - на количестве спорогенных клеток. Так, при запаздывании срока формирования археспориальной ткани в связи с ухудшением погодных условий, в микроспорофиллах формируется меньшее количество спорогенных клеток к концу вегетации, чем в годы с теплой осенней погодой.

5. Митозы в археспориальной ткани микроспорофиллов наступают в клетках лишь с оптимальными размерами (около 30 мк), непосредственно перед очередным делением происходит резкое увеличение объема ядра (с 4,1-4,3 тыс.мк³ до 7,4-8,9 тыс.мк³).

В течение зимнего сезона в спорогенных клетках морфологи-

ческих изменений не происходит, величина их не изменяется.

Наибольшая митотическая активность клеток выстилающего слоя наблюдается в период первых стадий профазы мейоза микроспороцитов, в течение эквационного деления материнских клеток пыльцы она резко снижается, при этом в делении чаще встречаются нарушения, в результате чего могут формироваться клетки с реституционными ядрами и полиплоидным набором хромосом.

6. Мейоз микроспороцитов сосны в разные годы наступает не в одни и те же сроки (амплитуда охватывает период с 13 по 21 мая), различия определяются условиями развития погоды весной и зависят от суммы эффективных температур (выше +5°), которая должна составлять 200–230°.

Скорость его определяется температурами суток: быстро идет деление в дни со среднесуточными температурами выше +10°, если они не прерываются периодами похолоданий. Продолжительность мейоза микроспороцитов от первых стадий профазы до образования тетрад микроспор в отдельные годы в различных по экологическим условиям и географическому положению районах составляет 7–19 суток.

Наступление мейотического деления микроспороцитов в пределах одного микроспорофиля, а также в разных микроспорофилях низких и средних стробилов колоска одновременное, в верхних стробилах различия достигают одной стадии профазы, в ходе мейоза в пределах колоска они составляют 2–3 фазы, в различных колосках кроны достигают 3–4 фаз, у отдельных деревьев в насаждении больше – 7–8 фаз.

7. В постмейотический период развития микроопор, возникшие в период мейоза микроспороцитов, различия в прохождении отдельных этапов сохраняются.

У сосны на Среднем Урале образование проталиальных клеток начинается на 4–5 день после распада тетрад микроспор. Первое деление длится 1–2, второе – 2–3 дня, с промежутком между ними в 3–4 дня. К третьему делению микроопоры переходят без перерыва после второго.

Пыление наступает в зависимости от погодных условий через 2–3 недели после редукционного деления и продолжается 5–6 дней.

8. Определена специфика влияния погодных условий на про-

цесс мейоза микроспороцитов и постмейотического развития микроспор.

Установлено, что наиболее чувствительными к температурным воздействиям являются первые стадии профазы (лептонема-зигонема): при понижении температуры деление приостанавливается в первую очередь на этих стадиях, а при резком повышении ее происходит выход ядрышек из ядра в цитоплазму.

9. Показано действие заболачивания на изменение ритма микроспорогенеза. У сосны на болотах происходит запаздывание сроков заложения и дифференциации мужских генеративных органов на 3-5 дней, сроков наступления редукционного деления микроспороцитов - на 4-II дней, а окончания его - на 4-6 дней.

Микроспорогенез у отдельных особей сосны на болоте идет асинхронно.

Ухудшение условий местообитания в связи с заболачиванием не отражается на амплитуде изменчивости величины спорогенных клеток, но сильно влияет на количество пыльцевых зерен, формирующихся в каждом микроспорофилле (в среднем 2,7 тыс.шт., против 4,7 тыс.шт. у сосны на суходоле).

10. В период мейоза микроспороцитов у сосны, произрастающей в оптимальных условиях развития, возникают следующие отклонения: отставание (0,3%) и забегание (0,9%) хромосом в анафазе I и II, выход хромосом за пределы ахроматинового веретена (0,1%), разброс их по всей зоне веретена (1,3%), образование хромосомных и хроматидных мостов (0,2%), кольцевых хромосом (0,5%), изредка - микроядер. При микроспорогенезе и развитии мужского гаметофита у болотной сосны аномалии появляются в большем количестве (от 4,8% до 16,6%, а иногда более 40%, в среднем - 8,7% против 2-3% у сосны на суходоле), причем некоторые аномалии (агглютинация хромосом, дегенерация микроспороцитов в различных фазах деления) не характерны сосне о нормальными условиями произрастания. В постмейотическом развитии спорогенных клеток болотной сосны происходит изменение формы воздушных мешков, недоразвитие или полное отсутствие одного из них (3,9%), а иногда обоих (0,4%), наличие вместо воздушных мешков бахромчатой каймы, формирование мел-

ких пыльцевых зерен (в 2-4 раза меньше оптимальных) или крупных (0,5%), но с одним увеличенным ядром; слияние протопластов двух или более пыльцевых зерен (0,3%), причем степень слияния может быть различной - от соединения в одной точке клеточных стенок до полного объединения цитоплазмы и ядер. В результате формируются пыльцевые зерна с 3-4-мя воздушными мешками (0,2%) или одним общим, охватывающим кольцом тело пыльцевого зерна.

Количество нарушений в процессе мейоза материнских клеток пыльцы возрастает от основания к вершине колоска и стробила, у болотной сосны этот порядок иногда нарушается.

II. Установлены закономерности географической изменчивости мужских генеративных органов сосны обыкновенной в процессе их формирования. Величина колосков и количество в них стробилов постепенно увеличивается в направлении с севера на юг. Количество спорогенных клеток, формирующихся в одном микроспорофилле, меньше связано с географическим положением древостоя, но в значительной степени зависит от местных экологических факторов.

В северных районах сроки прохождения основных этапов микроспорогенеза несколько сдвинуты на более позднее время. Так, мейоз микроспороцитов у сосны Северного Казахстана начинается раньше, затем через 2-5 дней идет на Среднем Урале и позднее всего - на Северном Урале (на 5-7 дней).

Показано, что сосна островных боров Казахстана больше отличается от сосны средней и южной тайги размерами мужских генеративных органов, количеством стробилов в них и пыльцевых зерен в микроспорофиллах, чем размерами пыльцевых зерен.

ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ ОПУБЛИКОВАНЫ СЛЕДУЮЩИЕ РАБОТЫ:

1. Биометрическая характеристика развития мужских генеративных органов сосны обыкновенной в зависимости от экологических факторов. - Тр. Ин-та экологии растений и животных, УНЦ АН СССР, вып. 82, 1971, 0,9 л.л.

2. Некоторые особенности развития тапетума и мужских гамет сосны обыкновенной, произрастающей на болоте. - Материалы V Всесоюзного совещания по эмбриологии растений, "Штиинца",

1971. 0,1 п.л.

3. Особенности микроспорогенеза сосны обыкновенной в заболоченных насаждениях. - Половая репродукция хвойных, "Наука", СО АН СССР, т. I, 1973 (в соавторстве с С.А. Мамаевым), 0,2 п.л

4. Особенности микроспорогенеза сосны обыкновенной на Урале и его зависимость от экологических факторов. - Экология № I, 1974. 0,3 п.л.

5. Особенности развития талетума в микроспорофиллах сосны обыкновенной, произрастающей на болоте. - Тр. Ин-та экологии растений и животных, УНЦ АН СССР, вып. 90, 1974. 0,3 п.л

6. Фенология образования мужского гаметофита у сосны обыкновенной на Урале. - Сезонное развитие природы, 1969. Московский филиал Геогр. общ. СССР, 1972 (в соавторстве с С.А. Мамаевым). 0,2 п.л.

Основные результаты диссертационной работы доложены на Всеобщем совещании по эмбриологии растений (Кишинев, август, 1971) и на Всеобщем симпозиуме, посвященном 75-летию открытия академиком С.Г. Навашиным двойного оплодотворения у покрытосеменных растений (Москва, декабрь, 1973).

ПОДПИСАНО К ПЕЧАТИ 22/X 1975 г.

ФОРМАТ 80x84 1/16

ОБЪЕМ 2,00 ПЕЧ.Л.

ТИРАЖ 120

ЗАКАЗ 2319

ЦЕХ № 4 ОБЪЕДИНЕНИЯ "ПОЛИГРАФИСТ",

СВЕРДЛОВСК, ТУРГЕНЕВА, 20