

УДК 58.081.3:582.477(477.75)

В.Е. СЕВАСТЬЯНОВ¹, Г.С. ЗАХАРЕНКО²

¹ Крымский агротехнологический университет — Южный филиал НАУ
Украина, 95492 АР Крым, г. Симферополь, пгт Аграрное

² Никитский ботанический сад — Национальный научный центр УААН
Украина, 98648 АР Крым, г. Ялта, пгт Никита

ЦИТОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЫЛЬЦЫ КИПАРИСА АРИЗОНСКОГО (CUPRESSUS ARIZONICA GREENE) В КРЫМУ

*Изложены результаты цитоморфологического изучения пыльцы *Cupressus arizonica* Greene в условиях интродукции в Крыму. Установлено, что на Южном берегу и в предгорном Крыму у данного вида формируется пыльца со средней жизнеспособностью более 80%. Выявлена индивидуальная и эндогенная изменчивость пыльцевых зерен по размерам, распространению аномалий, степени развития пектинового слоя интины. Высказано предположение, что деревья, продуцирующие пыльцу с более мощно развитым пектиновым слоем интины, имеют явные преимущества в половом процессе.*

Кипарис аризонский (*Cupressus arizonica* Greene) благодаря селекционной работе А.Г. Григорьева [1] был успешно введен в культуру в степном и предгорном Крыму. В настоящее время во многих районах полуострова растут 20—30-летние деревья этого вида, вступившие в репродуктивную фазу. Как показали наши наблюдения, жизнеспособность их семян в условиях г. Симферополь невысока. У деревьев, растущих в группах, лабораторная всхожесть семян не превышает 20%.

С целью выяснения причин относительно низкого качества семян в условиях предгорного Крыма нами было изучено качество пыльцы у деревьев данного вида, растущих в парковых насаждениях г. Симферополь и в парке Крымского агротехнологического университета. Качество пыльцы также служит одним из критериев оценки адаптивных возможностей растений в новых физико-географических условиях [9, 10, 11, 14].

Изучение качественных показателей пыльцы как одного из главных эволюционных приспособлений для переноса и обмена генетической информацией у бипариентальных видов растений представляет интерес для познания закономерностей формирования интродукционных популяций как панмиктических единиц существования и эволюции вида [13].

Объекты и методы исследования

Объектом исследования служила свежесобранная пыльца двенадцати 20—40-летних деревьев кипариса аризонского, растущих в вышеуказанных местах в предгорном Крыму, а также трех деревьев, растущих на Южном берегу Крыма (ЮБК) в пгт Партенит.

У кипарисовых и некоторых других семейств голосеменных растений нормально развитая пыльца при попадании в опылительную каплю, выступающую в рецептивный период из микропиле семяпочки, сбрасывает наружную оболочку — экзину [6].

Цитоморфологическое изучение пыльцы проводили на временных окрашенных ацетокармином препаратах. При приготовлении препаратов использовали модифицированную методику, разработанную для изучения пыльцы секвойи и других голосеменных растений, имеющих пыльцу такого же типа [2]. С целью освобождения пыльцевых зерен от экзины перед окрашиванием пыльцу в течение 15 минут помещали в физиологический раствор, содержащий 1% сахарозы и 0,1% уксуснокислого кальция. Подбор концентрации физиологического раствора проводили с учетом сведений о составе опылительной капли, выделяемой в рецептивной фазе семяпочками тиса ягодного (*Taxus baccata* L.) [19].

Для сохранения целостности оболочки пыльцевых зерен при приготовлении препаратов для биометрического изучения пыльцы исключали ее предварительную обработку физиологическим раствором.

В образце пыльцы каждого дерева просматривали не менее 1000 пыльцевых зерен и измеряли диаметр 100—120 из них. Наличие в пыльцевых зернах крахмала определяли путем просмотра зерен в поляризованном свете. Размер пыльцевых зерен, как сбросивших экзину, так и не способных сбрасывать экзину, определяли путем измерения их диаметра на препаратах для цитоморфологического изучения пыльцы. Объем пыльцевых зерен рассчитывали по формуле объема шара. Для изучения пыльцы использовали микроскоп МБИ-3, снабженный поляризационными фильтрами и окуляр-микрометром МОВ-1—1,5^х.

Результаты исследования и их обсуждение

Нормально развитые пыльцевые зерна кипариса аризонского с ненарушенной экзиной имеют шаровидную форму. Экзина тонкая с мелкозернистой поверхностью. Интина толстая, состоит из наружного пектино-

вого слоя и внутреннего слоя, содержащего целлюлозу [18]. При попадании пыльцевых зерен во влажную среду пектиновый слой интины разбухает. Это приводит к разрыву экзины. Отсутствие экзины значительно облегчает цитологическое изучение пыльцы.

Результаты цитоморфологического изучения пыльцы (табл. 1) показывают, что в Крыму у кипариса аризонского пыльцевые зерна одноклеточные, т.е. представляют собой микроспору в оболочке пыльцевого зерна. При намачивании в физиологическом растворе сбрасывают экзину в среднем 93,25% пыльцевых зерен у отдельных деревьев в условиях предгорного Крыма — от 87,89 до 98,66%, а на Южном берегу Крыма — от 96,38 до 99,51%. Но лишь у 68,23—92,72% пыльцевых зерен в образцах из г. Симферополя и у 67,74—99,00% зерен в образцах с ЮБК при сбрасывании экзины не отмечено видимых нарушений интины.

Привлекает внимание тот факт, что в большинстве образцов, собранных в г. Симферополь, среди пыльцевых зерен, сбрасывающих экзину, имелись зерна (до 3,01%) с четко выраженными двумя—тремя концентрическими слоями разбухшей эксинтины. Других видимых отклонений такие пыльцевые зерна не имели. Оптически выраженная слоистость разбухшего слоя интины, вероятно, указывает на растянутость и возможную прерывистость процесса формирования этого слоя оболочки под действием внешних факторов среды или сочетания внешнего и внутренних факторов.

Наряду с вышеописанными пыльцевыми зернами во всех образцах обнаружено большое количество пыльцевых зерен, у которых одновременно со сбрасыванием экзины теряется и внешний разбухший слой интины. У отдельных деревьев в предгорном Крыму количество таких пыльцевых зерен составляет от 1,11 до 30,01%, а на ЮБК — от

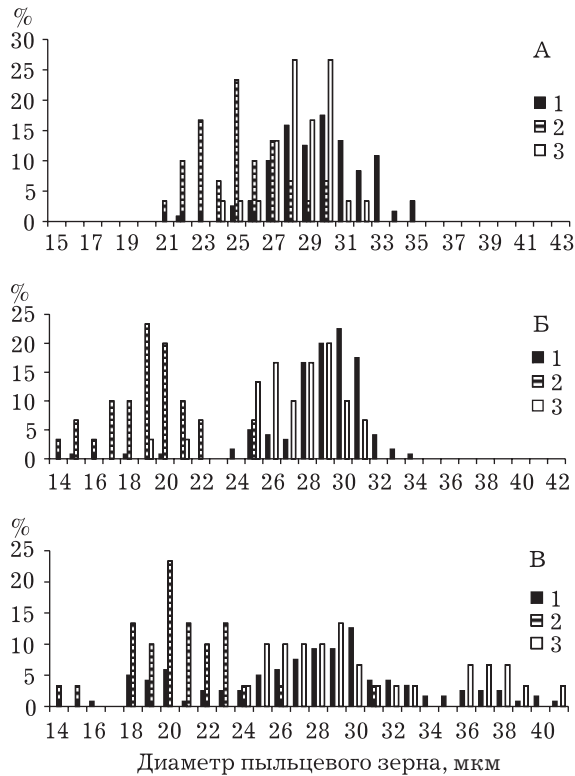
Цитоморфологическая характеристика пыльцы кипариса аризонского...

0,04 до 28,9%. В процессе сбрасывания экзины у небольшого числа пыльцевых зерен (до 0,56%) разрывается внутренний слой интины ("взрыв") и содержимое пыльцевого зерна вытекает в разбухший слой интины. У части таких "взрывающихся" пыльцевых зерен (до 0,85%) теряется и разбухший слой интины. Кроме того, в изученных образцах среди сбрасывающих экзину встречается до 0,3% пыльцевых зерен с отмершим ядром и деструктурированной цитоплазмой. В трех образцах из 18 изученных отмечены двуядерные пыльцевые зерна, способные сбрасывать экзину. Формирование таких пыльцевых зерен, вероятно, связано с нарушениями цитокинеза в мейозе. Эти зерна выделяются большим размером.

Предварительное намачивание пыльцы и наблюдение за процессом опыления [5] показало, что в пыльце всех деревьев имеются также зерна, не способные сбрасывать экзину как в физиологическом растворе, так и в секрете опылительной капли. Их количество в изученных образцах составляло 0,85—12,11%. Пыльцевые зерна, не способные сбрасывать экзину, визуально четко делятся на две категории — нормального размера и мелкие. У части пыльцевых зерен обеих категорий в образцах пыльцы деревьев, растущих в г. Симферополь, в цитоплазме содержатся крахмальные зерна. При этом у большинства деревьев среди мелких пыльцевых зерен доля крахмалсодержащих зерен более высокая, чем среди

Таблица 1. Цитоморфологическая характеристика пыльцы кипариса аризонского в Крыму (2000 г.)

Номер дерева	Пыльца, сбросившая экзину, %								Аномальная пыльца, не сбросившая экзину, %						Учено пыльников зерен, шт.	
	нормально развитая			аномальная					всего	нормальных размеров		мелкая				всего
	без отклонений	со слоистой интиной	всего	без интины	"взрыв"	деструкция ядра и цитоплазмы	без интины + "взрыв"	с двумя ядрами		без крахмала	с крахмалом	без крахмала	с крахмалом	деструкция ядра и цитоплазмы		
<i>Предгорный Крым, г. Симферополь и пос. Аграрное</i>																
1	87,08	0,10	87,18	4,31	0	0	0	0	91,49	7,49	0,41	0,51	0	0,1	8,51	975
2	84,54	1,15	85,69	5,1	0,16	0,08	0,08	0	91,11	5,02	0,33	2,47	1,07	0	8,89	1216
3	80,26	0,00	80,26	13,43	0,49	0,3	0,39	0	94,87	3,55	0,39	0,79	0,2	0,2	5,13	1013
4	86,20	0,15	86,35	1,31	0,04	0,15	0,04	0	87,89	8,52	0	3,52	0,07	0	12,11	2674
5	67,96	0,27	68,23	30,01	0,17	0,08	0,17	0	98,66	0,68	0,08	0,25	0,25	0,08	1,34	1183
6	88,08	0,47	88,55	1,11	0	0,08	0,08	0	89,82	6,68	0	3,42	0,08	0	10,18	1258
7	91,89	0,19	92,08	1,35	0,13	0	0	0,06	93,62	4,85	0	1,47	0,06	0	6,38	1566
8	89,09	0,68	89,77	5,03	0,08	0	0,08	0	94,96	2,63	0	2,03	0,38	0	5,04	1329
9	88,99	0,17	89,16	4,78	0,43	0	0,17	0,17	94,71	1,79	0	3,5	0	0	5,29	1172
10	76,62	1,12	77,74	11,38	0,14	0	0	0	89,26	1,88	0,21	6,63	2,02	0	10,74	1433
11	92,56	0,16	92,72	2,08	0,16	0,08	0,32	0	95,36	2,16	0	2,48	0	0	4,64	1252
12	77,23	3,01	80,24	15,62	0,56	0	0,85	0	97,27	0	0	2,73	0	0	2,73	1063
<i>ЮБК, пгт Парthenит</i>																
1	99,00	0	99,00	0,10	0,05	0	0	Ед.	99,15	0,80	0	0	0	0,05	0,85	1207
2	85,05	0	85,05	11,00	0,34	0	0	0	96,39	3,61	0	0	0	0	3,61	1163
3	70,36	0	70,36	28,90	0,16	0,25	0	0,08	99,75	0,25	0	0	0	0	0,25	1215
4	67,74	0	67,74	28,10	0,08	0	0	0	95,92	3,92	0	0	0	0,16	4,08	1274
5	81,26	0	81,26	17,09	0	0	0	0	98,35	1,38	0	0	0	0,27	1,65	1088
6	99,20	0	99,20	0,60	0	0	0	0	99,80	0,20	0	0	0	0	0,20	1152



Распределение пыльцы по диаметру тела пыльцевого зерна у деревьев кипариса аризонского в г. Симферополь (2004 г.):

А — дерево № 1; Б — дерево № 6; В — дерево № 10; 1 — в генеральной выборке пыльцы отдельного дерева; 2 — в выборке пыльцевых зерен, не способных сбрасывать экзину, с крахмалом в цитоплазме; 3 — в выборке пыльцевых зерен, не способных сбрасывать экзину, без крахмала в цитоплазме

зерен нормальных размеров, не способных сбрасывать экзину, а в пыльце деревьев, растущих на ЮБК, крахмал отмечен лишь в мелких пыльцевых зернах.

У кипарисов и других видов, имеющих пыльцу таксоидного типа [18], нормально развитая пыльца при попадании в опылительную каплю, выделяемую семяпочками в рецептивной фазе, сбрасывает экзину и только в таком виде попадает на нуцеллус семяпочки, то есть у кипариса аризонского к нормально развитым физиологически ак-

тивным пыльцевым зернам, способным участвовать в половом процессе, можно отнести только зерна, сбрасывающие экзину и сохраняющие целостность всех слоев интины. К нормальным в морфофизиологическом отношении относятся также пыльцевые зерна с визуально отмеченными признаками слоистости разбухшего слоя интины. Таким образом, по данным цитологического анализа, жизнеспособность пыльцы у данного вида в Крыму составляет в среднем 84,8% в предгорной зоне и 83,8% — на ЮБК.

Живые пыльцевые зерна с нарушением строения оболочки, а также несбрасывающие экзину, должны быть отнесены к не способным участвовать в половом процессе, т.е. к абортивным. По нашему мнению, возникновение выявленных аномалий пыльцевых зерен вызвано разными причинами.

Неспособность сбрасывать экзину пыльцевыми зернами, не имеющими морфофизиологических аномалий в организации цитоплазмы и клеточного ядра, является следствием аномального строения их оболочки, возникающего в результате дисгармонии между развивающейся микроспорой и тапетумом, выполняющим функции питания. В связи с автономизацией микроспор после распада тетрад отдельная микроспора фактически представляет собой гаплоидный организм, развивающийся по своей программе. Известно, что формирование спородермы контролируется наследственной информацией микроспоры [15]. Формирование же спорополленинового покрова экзины связано с секреторной деятельностью тапетума [16, 17]. Таким образом, развитие микроспоры и ее спородермы одновременно находится под контролем как собственного генотипа, так и фенотипа материнского растения через физиолого-биохимическую обстановку, складывающуюся в микроспорангии [8]. Вероятно, отложение более мощного, чем в норме, слоя споропол-

Цитоморфологическая характеристика пыльцы кипариса аризонского...

ленина, синтезируемого в тапетуме, приводит к избыточной плотности оболочки пыльцевого зерна. Другой причиной несбрасывания экзины может быть аномальное развитие интины. Косвенно на это указыва-

ет обнаруженная неоднородность эксинтины у физиологически полноценных пыльцевых зерен, а также такие аномалии, как "взрыв" и утрата разбухшего слоя интины, при сбрасывании экзины.

Таблица 2. Диаметр пыльцевых зерен кипариса аризонского (2000 г.)

№ дерева	Пыльца с экзиной			Пыльца, сбросившая экзину		
	M ± m _M , мкм	C, %	Lim M, мкм	M ± m _M , мкм	C, %	Lim M, мкм
<i>г. Симферополь</i>						
1	29,7 ± 0,22	7,9	22,2—35,3	84,2 ± 1,51	9,0	67,3—95,3
2	28,8 ± 0,25	9,6	19,0—35,4	63,4 ± 1,88	14,9	48,3—84,5
3	30,6 ± 0,20	7,3	25,4—39,8	72,1 ± 2,46	17,0	44,8—93,5
4	30,5 ± 0,20	7,4	23,7—37,7	58,4 ± 1,81	15,5	41,5—90,4
5	29,5 ± 0,16	5,9	22,3—33,1	46,2 ± 0,61	6,5	41,8—52,3
6	28,8 ± 0,24	9,0	15,2—33,9	50,0 ± 0,86	8,6	42,0—58,4
7	29,4 ± 0,21	8,0	23,1—34,0	53,9 ± 1,96	18,2	38,0—70,1
8	29,7 ± 0,22	8,1	22,0—43,0	48,7 ± 1,55	15,9	35,7—66,4
9	29,4 ± 0,20	7,5	23,4—34,8	56,4 ± 1,13	10,0	47,0—68,2
10	28,0 ± 0,52	20,5	15,8—40,6	51,2 ± 1,80	17,6	38,8—80,3
11	29,2 ± 0,18	6,9	24,3—33,6	47,6 ± 0,96	10,0	37,8—55,8
12	28,6 ± 0,21	8,1	22,8—35,3	58,9 ± 1,37	11,6	43,0—71,6
<i>ЮБК, нпг Партенит</i>						
1	25,7 ± 0,14	10,0	20,3—33,1	48,0 ± 1,20	11,9	36,6—65,1
2	26,8 ± 0,20	7,8	18,7—32,8	70,2 ± 1,66	14,0	42,8—89,8
3	27,1 ± 0,15	8,2	16,2—32,7	52,0 ± 0,76	8,7	42,0—60,4
4	28,8 ± 0,22	8,3	22,8—34,1	57,7 ± 1,32	10,4	39,0—69,6
5	28,0 ± 0,21	7,5	18,2—33,1	60,0 ± 0,92	8,6	44,0—69,4
6	25,5 ± 0,16	6,2	17,0—34,4	53,7 ± 1,28	12,6	38,3—70,0

Таблица 3. Диаметр пыльцевых зерен кипариса аризонского, не способных сбрасывать экзину, в образцах пыльцы, собранных в период опыления в г. Симферополь (2004 г.)

№ дерева	Пыльцевые зерна, не содержащие крахмальные зерна			Пыльцевые зерна, содержащие крахмальные зерна		
	M ± m _M , мкм	C, %	Lim M, мкм	M ± m _M , мкм	C, %	Lim M, мкм
1	28,5 ± 0,31	5,9	24,2—29,9	25,2 ± 0,44	9,5	20,7—29,9
2	26,2 ± 0,28	5,9	23,9—29,9	21,4 ± 0,47	12,1	16,4—25,8
3	27,7 ± 0,39	7,6	23,6—34,4	24,5 ± 0,37	8,3	19,8—28,6
4	26,7 ± 0,46	9,5	21,7—33,9	23,0 ± 0,55	13,0	17,5—29,2
5	28,5 ± 0,56	10,8	20,5—34,2	20,0 ± 0,40	10,9	15,4—23,6
6	27,2 ± 0,47	9,5	18,8—31,0	19,1 ± 0,46	13,2	14,3—24,8
7	26,4 ± 0,57	11,9	17,5—31,9	20,2 ± 0,40	10,8	15,4—24,9
8	27,2 ± 0,27	5,3	24,8—30,7	21,0 ± 0,38	9,9	16,3—25,2
9	25,7 ± 0,51	10,8	18,5—30,7	—	—	—
10	30,5 ± 0,89	16,0	23,7—41,0	20,7 ± 0,57	15,2	14,3—31,0
11	26,5 ± 0,36	7,5	22,2—29,3	19,72 ± 0,49	10,0	16,3—23,1
12	25,9 ± 0,40	8,4	21,9—29,8	—	—	—

По нашим наблюдениям [4], крахмал в пыльцевых зернах у кипарисов начинает накапливаться вскоре после распада тетрады и исчезает незадолго перед поллинацией. Наличие в изученных образцах пыльцевых зерен, не способных сбрасывать экзину и содержащих в цитоплазме крахмал, указывает на их замедленное развитие. Более мелкие размеры таких пыльцевых зерен и неспособность сбрасывать экзину, вероятно, также связаны с их неполноценностью. Их следует рассматривать как часть шлейфа элиминирования летальных и полулетальных микроспор, возникших вследствие нарушения мейоза и постмейотического развития.

Сравнение данных цитологического анализа пыльцы с деревьев, растущих в разных природно-климатических зонах Крыма, свидетельствует, что выраженных различий в ее фертильности нет. Однако у деревьев кипариса аризонского в условиях г. Симферополя спектр аномалий более широк. Здесь более выражен шлейф элиминирования микроспор, проявляющийся в большем числе мелких пыльцевых зерен, содержащих крахмал.

Результаты измерения пыльцевых зерен, приведенные в табл. 2, показывают, что у кипариса аризонского в предгорном Крыму среднее значение диаметра пыльцевого зерна с несброшенной экзиной в среднем составляет 29,4 мкм с колебанием в образцах пыльцы отдельного дерева от 28,0 до 30,6 мкм. Абсолютные значения этого показателя для вида в данном районе культуры находятся в пределах 15,2—43,0 мкм. Средние значения диаметра пыльцевого зерна у этого вида на ЮБК заметно меньше и составляют 27,0 мкм в целом по группе, а для отдельных деревьев от 25,5 до 28,8 мкм.

Поскольку диаметр пыльцевых зерен измеряли без предварительного намачивания пыльцы в физиологическом растворе, среди измеренных пыльцевых зерен

имелись как нормально развитые, составляющие большинство, так и аномальные пыльцевые зерна, не способные сбрасывать экзину. Как видно из данных табл. 3, в большинстве изученных образцов пыльцевые зерна, не способные сбрасывать экзину и не содержащие крахмальные зерна, отличаются меньшим средним значением диаметра пыльцевого зерна и только в пыльце дерева № 10 они характеризуются большим средним значением этого показателя.

Во всех образцах не сбрасывающие экзину пыльцевые зерна, содержащие крахмал, имеют меньшие абсолютные и средние размеры. Это особенно четко прослеживается на графиках распределения пыльцевых зерен как в пределах генеральной выборки пыльцы конкретного дерева, так и в выборке пыльцевых зерен, не способных сбрасывать экзину (см. рисунок). При этом следует отметить значительное индивидуальное различие деревьев по картине распределения аномальных пыльцевых зерен. Если у дерева № 1 распределение пыльцевых зерен, не способных сбрасывать экзину и содержащих крахмал, незначительно отличается от распределения в пределах генеральной совокупности, то в пыльце деревьев № 6 и № 10 оно значительно смещено влево от основной массы пыльцевых зерен генеральных совокупностей.

Данные о минимальных и максимальных значениях диаметра пыльцевых зерен с экзиной в генеральной выборке отдельного дерева (см. табл. 2) и в группе пыльцевых зерен, не способных сбрасывать экзину (см. табл. 3), а также картина распределения пыльцевых зерен в пределах этих выборок, приведенная на рисунке, свидетельствуют, что пыльцевые зерна с минимальными и максимальными размерами должны рассматриваться как аномальные. Значения отклонений в большую и меньшую сторону в определенной мере характе-

ризуют спектр аномалий пыльцы конкретного дерева. Это особенно четко показано на графике распределения пыльцевых зерен дерева № 10 по величине их диаметра.

Сравнительный анализ результатов измерения диаметра пыльцевого зерна с экзиной и после сбрасывания экзины выявил увеличение эндогенной и индивидуальной изменчивости деревьев рассматриваемого вида по данному показателю (см. табл. 2). При этом присутствие более мелких аномальных пыльцевых зерен в выборке, характеризующей пыльцу конкретного дерева, хотя и влияет на среднее значение диаметра пыльцевого зерна для выборки, но не может существенно изменить рангового положения дерева в изучаемой группе. Коэффициент корреляции между средними значениями диаметра пыльцевого зерна до и после сбрасывания экзины составляет 0,93.

Пыльцевые зерна с минимальными и максимальными размерами до момента сбрасывания экзины различаются по объему у отдельных деревьев в 3,2—17 раз (табл. 4), а изменчивость этого признака находится на среднем ($C \leq 20\%$) или повы-

шенном ($21\% \leq C \leq 31\%$) уровне по шкале С.А. Мамаева [7]. И только в одном случае из десяти (дерево № 10) она характеризуется очень высоким уровнем ($C \geq 40\%$). Такие большие различия связаны с тем, что выборки из генеральных совокупностей пыльцы отдельного дерева включают как нормально развитые, так и мелкие аномальные зерна, количество которых в отдельных образцах составляет более 8% (табл. 1, дерево № 10; рис., деревья № 6 и № 10). По этой причине данные об объеме пыльцевых зерен с экзиной не вполне адекватно характеризуют нормально развитые пыльцевые зерна и не могут рассматриваться в качестве объективных показателей.

Иная картина изменчивости наблюдается в изученных образцах после сбрасывания экзины (см. табл. 4). Изменчивость объема нормальных в морфофизиологическом отношении пыльцевых зерен, сбросивших экзину, резко возрастает и в пределах образца отдельного дерева характеризуется уровнем изменчивости от повышенного ($21\% \leq C \leq 31\%$) до очень высокого ($C \geq 40\%$). Пыльцевые зерна с разбухшей интиной в

Таблица 4. Объем пыльцевых зерен у деревьев кипариса аризонского в г. Симферополь (2000 г.)

№ дерева	Пыльцевые зерна с экзиной					Пыльцевые зерна, сбросившие экзину				
	$M \pm m$, мкм ³	C, %	M_{\min} , мкм ³	M_{\max} , мкм ³	$\frac{M_{\max}}{M_{\min}}$	$M \pm m$, мкм ³	C, %	M_{\min} , мкм ³	M_{\max} , мкм ³	$\frac{M_{\max}}{M_{\min}}$
1	2512,54 ± 53,97	23,5	1025,72	4123,78	4,0	57 321,8 ± 2951,98	25,7	28 576,99	81 142,80	2,8
2	2291,86 ± 56,01	26,8	643,03	4158,92	6,5	25 438,1 ± 2328,52	45,8	10 563,62	56 564,17	5,4
3	2719,89 ± 56,65	22,8	1536,29	5910,45	3,8	38 134,3 ± 3774,17	49,5	8429,57	76 631,28	9,1
4	2694,28 ± 54,15	22,0	1248,00	5023,37	4,0	20 059,5 ± 2338,55	58,3	6700,63	69 259,06	10,3
5	2437,12 ± 36,91	16,6	1039,65	3399,82	3,3	9496,0 ± 373,66	19,7	6847,00	13 411,47	2,0
6	2295,23 ± 47,20	22,5	329,23	3652,33	11,1	11 977,1 ± 583,99	24,4	6945,75	18 672,82	2,7
7	2434,61 ± 51,10	23,0	1155,60	3684,75	3,2	16 153,1 ± 1752,30	54,2	5144,25	32 294,26	6,3
8	2515,51 ± 62,36	27,2	998,25	7453,78	7,5	11 660,3 ± 1143,55	49,0	4265,56	27 445,78	6,4
9	2424,35 ± 49,30	22,3	1201,21	3951,02	3,3	17 282,8 ± 1068,55	30,9	9733,41	29 738,87	3,1
10	2308,52 ± 124,62	59,1	369,78	6274,07	17,0	13 786,7 ± 1773,62	64,3	5476,04	48 542,03	8,9
11	2367,66 ± 44,18	20,4	1345,21	3556,22	2,6	10 403,6 ± 624,80	30,0	5063,45	16 288,23	3,2
12	2238,10 ± 48,79	23,9	1111,16	4123,78	3,7	19 933,8 ± 1356,84	34,0	7453,78	34 412,03	4,6

образцах отдельных деревьев различаются по объему в 2—10 раз, а среднестатистические значения этого показателя отдельных деревьев кипариса аризонского находятся в пределах от $(6496,0 \pm 373,66)$ до $(57\,321,8 \pm 2951,98)$ мкм³. Отдельные деревья по среднему объему пыльцевого зерна с разбухшей интиной различаются почти в 9 раз, в то время как по объему пыльцевого зерна с экзиной такое различие не превышает 1,2 раза. Об индивидуальных различиях деревьев кипариса аризонского по размерам пыльцевых зерен как с экзиной, так и после сбрасывания экзины и разбухания пектинового слоя интины свидетельствуют данные однофакторного дисперсионного анализа. В первом случае $F_{\text{факт.}} = 8,82$ при $F_{\text{крит.}} = 1,79$, во втором — эти значения соответственно составляют $F_{\text{факт.}} = 50,23$ при $F_{\text{крит.}} = 1,82$.

Известно, что у видов с пыльцой таксоидного типа внешний пектиновый слой интины рассматривается не только в качестве механизма сбрасывания экзины, но и как депо для запасания биологически активных веществ опылительной капли, необходимых для нормального развития мужского гаметофита [5, 6, 12]. В этой связи особый интерес представляют данные об изменчивости объема нормально развитых жизнеспособных пыльцевых зерен после сбрасывания экзины.

Как показывают результаты сравнения пыльцевых зерен до и после сбрасывания экзины, резко выраженная дифференциация пыльцевых зерен как разных деревьев кипариса аризонского, так и отдельных пыльцевых зерен в пределах образца, связана с разной степенью развития (мощностью) наружного пектинового слоя интины. При близости объемов, занимаемых цитоплазмой и ядром микроспоры, пыльцевые зерна с более мощным наружным слоем интины способны поглощать и накапливать в разбухающем слое больше биологи-

чески активных и трофических веществ опылительной капли [19]. Очевидно, что пыльцевые зерна с более развитым пектиновым слоем интины получают видимые конкурентные преимущества перед пыльцевыми зернами с менее развитым вышеуказанным слоем. Выявленные различия между отдельными деревьями по мощности развития пектинового слоя интины в продуцируемой ими пыльце позволяют говорить о неравноценности деревьев как мужских особей в системе репродуктивных связей в интродукционных популяциях. Деревья, продуцирующие пыльцу с более мощным пектиновым слоем интины, имеют явные преимущества в половом процессе.

Обнаруженная разнокачественность пыльцевых зерен по мощности развития наружного слоя интины в образцах пыльцы всех изученных деревьев, вероятно, указывает на разную возможность пыльцевых зерен участвовать в половом процессе. Ранее нами было показано, что фенотип материнского дерева, опосредованный через физиолого-биохимическую среду микроспорангия, выступает в качестве селективного фактора по отношению к развивающимся микроспорам и направлен на элиминацию части мужской половой продукции и формирование коадаптированной генетической структуры формирующейся интродукционной популяции. Элиминация части мужской половой продукции является важным механизмом естественного отбора, направленного на повышение адаптивных возможностей семенного потомства растений [3].

Таким образом, результаты цитоморфологического изучения показывают, что в предгорном Крыму и на ЮБК у кипариса аризонского образуется нормальная в морфофизиологическом отношении пыльца с жизнеспособностью от 67,4 до 99,2%. Средний диаметр пыльцевого зерна определяет-

ся индивидуальными особенностями дерева. Он может рассматриваться как статистический признак и использоваться для фенотипической оценки конкретной интродукционной популяции.

Полученные данные об эндогенной и индивидуальной разнокачественности пыльцевых зерен по степени развития пектинового слоя интины, одновременно являющегося механизмом сбрасывания экзины и депо биологически активных и трофических веществ опылительной капли, свидетельствуют о весьма сложной системе половой структуры репродуктивных совокупностей (интродукционных популяций) и естественного отбора в мужском половом потомстве у кипариса аризонского. Это требует постановки специальных исследований биологической роли феномена разнокачественности пыльцы по строению оболочки пыльцевого зерна как на индивидуальном, так и на эндогенном уровнях у видов рода кипарис.

1. Григорьев А.Г. Массовый посев семян и индивидуальный отбор морозостойких форм при интродукции // Бюл. ГБС АН СССР. — 1965. — Вып. 57. — С. 18—21.
2. Захаренко Г.С. Особенности развития пыльцы секвойи вечнозеленой // Тр. Никит. ботан. сада. — 1984. — Т. 92. — С. 84—91.
3. Захаренко Г.С. Популяційно-біологічні аспекти інтродукції видів роду *Cupressus* L. // Вісн. Київ. ун-ту. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. — 1999. — Вып. 1. — С. 66—67.
4. Захаренко Г.С. Микроэволюционные аспекты изучения качества пыльцы *Cupressus sempervirens* L. в культуре на юге СНГ // Бюл. Никит. ботан. сада. — 2001. — Вып. 82. — С. 46—52.
5. Захаренко Г.С., Захаренко А.Н., Севастьянов В.Е. Особенности механизма опыления и возможности гибридизации у таксодиевых и кипарисовых // Отдаленная гибридизация. Современное состояние и перспективы развития. — М.: Изд-во МСХА, 2003. — С. 109—111.
6. Захаренко Г.С., Ругузов И.А. Особенности развития мужского гаметофита у Таксодиевых, Кипарисовых и Тисовых // Материалы Всесоюз. совещ. "Цитолого-эмбриологические и генетико-

биологические основы опыления и оплодотворения растений". — К.: Наук. думка, 1982. — С. 222—225.

7. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). — М.: Наука, 1973. — 284 с.

8. Матвеева Н.П., Ермаков И.П. Физиология развития мужского гаметофита покрытосеменных растений (современные направления исследований) // Журн. общ. биол. — 1999. — Вып. 60, № 3. — С. 277—294.

9. Мауринь А.М. Семеношение древесных экзотов в Латвийской ССР. — Рига: Звайгзне, 1967. — 208 с.

10. Некрасов В.И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции. — М.: Наука, 1973. — 279 с.

11. Нестерович Н.Д. Плодоношение интродуцированных древесных растений в БССР. — Минск: Изд-во АН БССР, 1955. — 382 с.

12. Ругузов И.А., Захаренко Г.С., Склонная Л.У. Образование каллуса в культуре клеток гаметофитной генерации некоторых хвойных // Тез. докл. III Всесоюз. конф. "Культура клеток растений" (г. Абовян, 21—25 мая 1979 г.). — Абовян, 1979. — С. 163—164.

13. Тимофеев-Рессовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. — М.: Наука, 1973. — 278 с.

14. Шевченко С.В. Репродуктивная биология ряда ценных субтропических плодовых и декоративных растений Крыма: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 / Никитский ботан. сад — Национальный науч. центр. — Ялта, 2001. — 33 с.

15. Jiang Shu, Huang Jinsheng, Jiang Li. Изучение ультраструктуры развития оболочки пыльцевого зерна у *Cunninghamia lanceolata* // J. Nanning Forest. Univ. — 1991. — 5, N 4. — P. 25—30.

16. Kurmann M.H. Pollen wall formation in *Abies concolor* and a discussion on wall layer homologies // Can. J. Bot. — 1989. — 67, N 8. — P. 2489—2504.

17. Kurmann M.H. Exine formation in *Cunninghamia lanceolata* (Taxodiaceae) // Rev. Palaeobot. and Palynol. — 1990. — 64, N 1-4. — P. 175—179.

18. Muller-Stoll R.W. Zitomorfolologische Studien am Pollen von *Taxus baccata* L. und anderen Koniferen // Planta. — 1948. — 35, N 5/6. — S. 601—641.

19. Ziegler H. Über die Zusammensetzung des "Bestäubungstropfens" und den Mechanismus seiner Sekretion // Planta. — 1959. — 52. — S. 587—599.

Рекомендовали к печати
Н.П. Ситнянская, П.Е. Булах

В.Е. Севаст'янов¹, Г.С. Захаренко²

¹ Кримський агротехнологічний університет —
Південна філія НАУ,
Україна, АР Крим, м. Сімферополь

² Нікітський ботанічний сад — Національний
науковий центр УААН, Україна, АР Крим,
м. Ялта

ЦИТОМОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА
ПИЛКУ КИПАРИСА АРИЗОНСЬКОГО
(CUPRESSUS ARIZONICA GREENE) У КРИМУ

Викладено результати цитоморфологічного вивчення пилку *Cupressus arizonica* Greene в умовах інтродукції в Криму. Встановлено, що на Південному березі й у передгірному Криму в даного виду формується пилко із середньою життєздатністю понад 80%. Виявлено індивідуальну та ендогенну мінливість пилкових зерен за розміром, поширенням аномалій, ступенем розвитку пектинового шару інтини. Висловлено припущення, що дерева, які продукують пилко з більш розвиненим пектиновим шаром інтини, мають явні переваги у статевому процесі.

V.E. Sevastjanov, G.S. Zakharenko

¹ Crimean Agrotechnical University —
The Southern filial of National Agrarian University,
Ukraine, Simferopol

² Nikita Botanical Garden — National Scientific
Center of Ukrainian Academy of Sciences,
Ukraine, Yalta

CYTOMORPHOLOGICAL CHARACTERISTIC
OF POLLEN OF ARIZONA CYPRESS (CUPRESSUS
ARIZONICA GREENE) IN THE CRIMEA

Results of cytomorphological study of *Cupressus arizonica* Greene pollen grains by introduction in the Crimea are given. It is established that in the South Cost and in the foothill Crimea pollen of this species with average vitality more than 80 % is formed. It is found individual and endogenic variability of pollen grains on the dimension, presence of anomalies, degrees of development of an intine pectic layer. It is come out with the assumption, that the trees producing pollen with more developed pectic layer of the intine, have clear advantages in sexual process.