

УДК 630*181:630*173/.174

Ю.В. Чекменева, В.Т. Попова, В.Д. Дорофеева

Чекменева Юлия Владимировна родилась в 1977 г., окончила в 1999 г. Воронежскую государственную лесотехническую академию, ассистент кафедры ботаники и физиологии растений ВГЛТА. Имеет около 10 печатных работ в области биологии семеношения хвойных пород.
Тел.: 8(4732) 53-73-88



Попова Валентина Трофимовна родилась в 1949 г., окончила в 1971 г. Воронежский государственный университет, кандидат биологических наук, доцент, зав. кафедрой ботаники и физиологии растений ВГЛТА. Имеет более 100 печатных работ в области экологической анатомии и физиологии.
Тел.: 8(4732) 53-73-88



Дорофеева Валентина Дмитриевна родилась в 1951 г., окончила в 1973 г. Воронежский государственный лесотехнический институт, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений ВГЛТА. Имеет более 40 печатных работ в области интродукции древесных растений.
Тел.: 8(4732) 53-73-88



**ВЛИЯНИЕ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ
НА СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ И СЕМЕНОШЕНИЕ ПСЕВДОТСУГИ
МЕНЗИСА (*PSEUDOTSUGA MENZIESII*, VAR. *VIRIDIS*)
РАЗЛИЧНЫХ ПОЛОВЫХ ТИПОВ**

Установлена половая изменчивость структурных признаков шишек и микростробиллов особей псевдотсуги Мензиса, ф. зеленой по степени адаптации к воздействию выбросов автотранспорта.

Ключевые слова: псевдотсуга Мензиса, ф. зеленая, половые типы, фенология, Воронеж, автотранспортное загрязнение, семеношение, изменчивость микроструктурных признаков, шишки, микростробиллы, анатомия.

В настоящее время постоянно растет уровень техногенного загрязнения окружающей среды. Для улучшения санитарно-гигиенических условий используют древесные породы, устойчивые к загрязняющим выбросам, хорошо семяносящие. Хвойные породы ценятся декоративностью и фитонцидностью. Псевдотсуга Мензиса, ф. зеленая (*Pseudotsuga Menziesii*, var. *viridis*) является интродуцентом из провинции Скалистых гор США. В условиях г. Воронежа данная древесная порода проходит полный цикл развития – «пылит» и образует семена. Эта форма устойчива к загазованности и задымленности, поэтому ее рекомендуется вводить в парки и лесопарки города.

Высшая степень жизнеспособности проявляется в способности растений производить потомство, поддающееся изменчивости (способное к адаптации) при вариации внешних условий. Таким образом, индикатором биологической устойчивости к техногенному и антропогенному воздействиям является семеношение древесной породы [6, 9].

Цель нашего исследования – выявление биологических особенностей фенологического развития деревьев псевдотсуги Мензиса, ф. зеленой различных половых типов в зависимости от автотранспортного загрязнения, а также выделение по характеру семеношения особей, биологически устойчивых к техногенным воздействиям городской среды.

Весь ход развития организма определяет сексуализация, которая имеет высокую генетическую обусловленность. Она отражает физиологическую разнокачественность мужских и женских особей и способствует эффективному осуществлению полового процесса, обуславливающего плодоношение [7].

Объекты и методы исследований

Исследуемый вид произрастает в Центральном районе г. Воронежа, в зоне интенсивного движения автотранспорта, и находится под постоянным воздействием его выхлопов [2]. Центральный район традиционно считается местом сосредоточения административных зданий и жилой застройки и не имеет существенных источников индивидуального загрязнения атмосферы (крупные промышленные предприятия, крупные котельные и др.). По данным [2], зоной наибольшего промышленного загрязнения является Левобережный район города, что в первую очередь обусловлено розой ветров.

Рядовая посадка псевдотсуги Мензиса 22–29-летнего возраста находится вдоль автодороги. Почвы – светло-серые лесные супесчаные. Рельеф слабоволнистый. Посадочный материал из коллекции ЛОСС (Становлянский район Липецкой области).

Контрольные насаждения псевдотсуги Мензиса произрастают в центральной части Семилукского питомника, в 30 км от г. Воронежа. Они представлены искусственными посадками 28-летнего возраста с размещением деревьев 4×1,5 м. Участок ограничен с юга и северо-запада другими хвойными породами, с востока – дубом черешчатым. Количество деревьев в опыте и контроле – по 25 шт. С каждого дерева отбирали по 20 шишек.

По формуле оценки концентрации окиси углерода в городе было рассчитано загрязнение атмосферного воздуха отработанными газами автомобилей [10]. Отмечено превышение нормы более чем в 2–11 раз при ПДК по окиси углерода 5 мг/м³.

Половой тип дерева определяли по соотношению количества микро- и макростробилов. При резком преобладании микростробилов дерево относится к мужскому типу, при умеренном – к смешанному [5, 8]. Фенологические наблюдения проводились согласно методике [1].

Для выявления степени влияния выбросов автотранспорта на репродуктивную функцию изучали морфометрические показатели шишек и семян. Учет урожая осуществляли по методике А.А. Корчагина [3], массу 1000 шт. семян определяли по ГОСТ 13056.4 – 75. Собранные семена проращивали в лабораторных условиях в соответствии с ГОСТ 13056.6–75. Жизнеспособность

пыльцы определяли окрашиванием в йодистом калии с выявлением крахмала [10]. Анатомическое исследование проводили на поперечных срезах, изготовленных на санном микротоме, по общепринятой методике. Изменчивость биометрических и количественных показателей устанавливали в соответствии со шкалой С.А. Мамаева [4].

Результаты исследований

Деревья псевдотсуги Мензиса обладают различными феноритмами: ранним, нормальным и поздним. В контроле наблюдаемые одноименные фенофазы появляются примерно на декаду позже. Это объясняется различным микроклиматом в городе и питомнике. Погодичная изменчивость фенодат сезонного развития вегетативной и генеративной сфер невелика (до $\pm 2...6$ сут по отношению к средней фенодате).

Макростробилы закладываются у деревьев мужского типа в верхнем ярусе кроны, у смешанного и женского – в верхнем и среднем ярусах, а в высокоурожайные годы – по всей кроне. За период цветения женский стробил проходит шесть фаз: прижатой почки, стоячей почки, бутона (B_{1-4}), открытой шишки ($OШ_{1-6}$), приоткрытой шишки ($ПЗШ_{1-2}$), закрытой шишки ($ЗШ$). Рецептивными у псевдотсуги Мензиса являются женские стробилы в фазах B_4 – $OШ_{1-6}$ – $ПЗШ_1$. Продолжительность каждой из фаз и «цветения» в целом зависит от погодных условий текущего года, в среднем продолжается 5–7 дней.

Как у контрольных, так и у опытных деревьев одноименных типов динамика развития макростробилов и период массового пыления примерно одинаковы, что свидетельствует о сохранении в условиях техногенного воздействия специфики выделенных биоформ. Однако в городской среде отмечается более раннее прохождение фенофаз у всех особей разного полового типа на период от 7 до 11 дней.

Дифференциация в насаждении особей по фенологическому развитию генеративных органов, где деревья смешанного типа представлены ранней формой, женского – ранней, нормальной и поздней, мужского – нормальной и поздней, способствует эффективному опылению на разных стадиях развития макростробилов, обеспечивая образование полнозернистых семян.

Семеношение. У женских особей соотношение генеративных органов варьирует от 4:1 до 25:1, у смешанных – от 30:1 до 70:1, у мужских – от 80:1 до 130:1. Наиболее низкий половой индекс отмечается у всех деревьев в годы пониженного образования урожая. В многолетнем цикле особи сохраняют свою принадлежность к определенному типу, что свидетельствует о высокой генотипической обусловленности половых форм. Наибольший урожай шишек формируется на деревьях женского типа (1100...13421 шт. – в опыте, 150...2600 шт. – в контроле), наименьший – на деревьях мужского типа (соответственно 30...300 и 60...1550 шт.). Промежуточное положение занимают деревья смешанного типа: 100...1900 шт. – в городе, 250...3000 шт. – в питомнике.

Нормально развитые семена образуются в фертильной зоне шишки. В среднем в шишке содержится 35...54 шт. семян. В 2003 г. выход семян от потенциально возможного в среднем в опыте составлял 59,8 %, в контроле он был выше – 66,1 %. В 2004 г. это показатель намного снизился (у опытных деревьев – до 16 %, у контрольных – до 27 %), что связано с неблагоприятной погодой во время пыления. Выход полнозернистых семян от потенциально возможных, фактическое их количество и общее число всех семян сильно зависят от влияния внешних факторов, обуславливающих эффективное опыление.

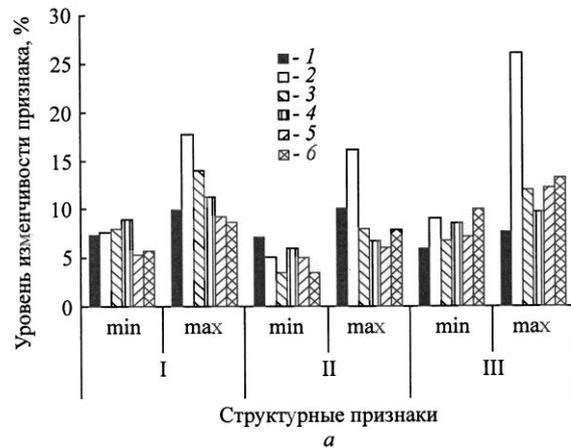
Для опытных деревьев длина шишек у особей женского типа составляет 3,9...5,7 см, у мужского – 5,0...6,0 см, у смешанного – 6,1...6,3 см, в питомнике она изменяется от 5,2 до 5,5 см. Ширина шишек не зависит от условий произрастания и равняется 3,0...3,7 см. В условиях техногенного воздействия, по сравнению с контролем, сильнее повышается уровень эндогенной изменчивости структурных признаков шишек у особей женской сексуализации. Варьирование длины и ширины шишек возрастает от низкого до среднего уровня (уровень изменчивости признака $CV = 7...10\%$ – в контроле, 8...18 % – в опыте); количества семенных чешуй – от низкого до повышенного (соответственно 6...8 и 9...26 %); количества полных семян – от среднего до очень высокого (соответственно 13...77 и 77...84 %). Несколько слабее повышается изменчивость изучаемых признаков у отдельных деревьев смешанного полового типа: количество потенциально развитых семян – от среднего до очень высокого ($CV = 18...38\%$ – контроль, 24...106 % – опыт), общее количество семян в шишках – от среднего до повышенного (соответственно 12...19 и 15...32 %). Наиболее стабильны при техногенном загрязнении женские репродуктивные органы у особей мужского типа (см. рисунок).

Длина и ширина шишек, количество семенных чешуй варьируют на одинаково низком уровне и в опыте, и в контроле ($CV = 6...11\%$).

Выход полнозернистых семян от потенциально возможного и фактическое количество полных семян изменяются на среднем–высоком уровне ($CV = 16...60\%$); общее количество семян – на низком–повышенном уровне (8...15 % – контроль, 10...25 % – опыт); масса 1000 шт. семян – на низком–среднем уровне (12...15 %).

На варибельность морфометрических признаков шишек влияет величина урожая: чем больше урожай шишек на дереве, тем ниже уровень изменчивости. Данная закономерность хорошо прослеживается у контрольных деревьев с признаками, находящимися под сильным генетическим контролем: длина и ширина шишек, количество развитых и неразвитых семенных чешуй, их общее количество, количество потенциально развитых семян, масса 1000 шт. семян. Варьирование структурных признаков шишек и семян выше в опыте, чем в контроле. Предполагается, что повышение варибельности изучаемых признаков в условиях городской среды связано с техногенным воздействием. Оно сильнее влияет на особи женского и смешанного типов, слабее – на деревья мужского типа.

Изменчивость структурных признаков шишек и семян деревьев псевдотсуги Мензиса различных половых типов: I – длина шишек, см; II – ширина шишек, см; III – количество семенных чешуй, шт.; IV – выход полных семян от потенциально возможного, %; V – количество полнозернистых семян, шт.; VI – всего семян, шт.; VII – масса 1000 шт. семян, г; 1, 2 – женские особи; 3, 4 – мужские особи; 5, 6 – смешанные особи; 1, 3, 5 – контроль; 2, 4, 6 – опыт



Масса 1000 шт. семян не зависит от полового типа дерева и местонахождения объекта. Данный признак высоко индивидуально и функционально обусловлен. Вариабельность этого признака у деревьев разного полового типа соответствует контролю и имеет низкий–средний уровень ($CV = 11 \dots 18 \%$). Масса семян в опыте у деревьев женской, мужской и смешанной сексуализации составляет 9,5; 10,4 и 7,5 г, в питомнике – соответственно 9,8; 11,5 и 9,9 г. Всхожесть семян в большей степени зависит от массы, чем от полового типа. В питомнике у особей различной сексуализации всхожесть составила 13,0...83,0 %, в опыте – всего 6,0...48,5 %. Это обусловлено как самоопылением (пыльца у псевдотсуги слаболетучая, без воздушных мешков), так и негативным влиянием выбросов автотранспорта.

Пыльцевая продуктивность. В городских условиях жизнеспособность пыльцы достоверно выше у особей мужского типа и составляет 84,0 %; у деревьев женского и смешанного типов – соответственно 59,0 и 72,6 % (критерий достоверности $t_{\text{фак}} = 2,33 \dots 5,12 > t_{st} = 2,0$ при $P = 0,95$). Различие по этому признаку между деревьями женского и смешанного типов также достоверно ($t_{\text{фак}} = 3,42 > t_{st} = 2,0$ при $P = 0,95$). Таким образом, наибольшей

жизнеспособностью отличается пыльца деревьев мужского и смешанного типов, самой низкой – женского типа. Данные закономерности отмечены и у других пород [8].

В питомнике качество пыльцы выше у особей смешанного типа и составляет 89,8 % ($t_{\text{фак}} = 3,9 \dots 4,87 > t_{st} = 2,0$ при $P = 0,95$), у деревьев мужского и женского типов соответственно 64,3 и 59,3 % ($t_{\text{фак}} = 1,18 < t_{st} = 2,0$ при $P = 0,95$). Предположительно это связано с различными условиями произрастания и индивидуальными особенностями адаптации растительного организма к условиям окружающей среды.

Жизнеспособность пыльцы у особей женского типа в опыте и контроле одинакова (58,9 и 59,3 %). У дерева мужского типа она достоверно выше в условиях опыта (84,0 %), чем в контроле (64,3 %) ($t_{\text{фак}} = 3,81 > t_{st} = 2,0$ при $P = 0,95$) (табл. 1, 2). Это свидетельствует об устойчивости мужской генеративной сферы у деревьев этих половых типов в условиях автотранспортного загрязнения. У особей смешанного типа, наоборот, жизнеспособность пыльцы выше в контроле (89,8 %), а в опыте – ниже (72,6 %), ($t_{\text{фак}} = 2,72 > t_{st} = 2,0$ при $P = 0,95$), хотя абсолютные показатели их выше, чем у деревьев женского типа в условиях города.

Возможно, на снижение жизнеспособности пыльцы у деревьев смешанного типа в опыте повлияло техногенное загрязнение, которое отразилось на увеличении уровня изменчивости данного признака: ($CV = 17,7\%$). У особей мужского типа коэффициент вариации очень низкий (3,3 %), что свидетельствует о их высокой устойчивости к техногенному воздействию. У особей женского типа продуцирование пыльцы не является основной биологической функцией, и ее варибельность находится на низком уровне (9,0 %).

Таблица 1

Жизнеспособность пыльцы псевдотсуги Мензиса

Статистические показатели	Значение показателей для особей полового типа		
	женского	мужского	смешанного
$M \pm m$	58,9 \pm 1,9/59,3 \pm 2,3	84,0 \pm 1,4/64,3 \pm 2,8	72,6 \pm 4,5/89,8 \pm 4,3
$C, \%$	9,0/11,7	3,3/9,6	17,7/6,7

Примечание. Здесь и далее, в табл. 2, в числителе приведены данные опыта, в знаменателе – контроля.

Таблица 2

Критерий достоверности отличий по жизнеспособности пыльцы псевдотсуги Мензиса

Половой тип	Среднее арифметическое значение показателя	Фактический критерий $t_{\text{факт}}$	Стандартный критерий t_{st} при точности		
			0,95	0,99	0,999
Женский	58,9/59,3	0,12			
Мужской	84,0/64,3	3,81	2,0	2,7	3,7
Смешанный	72,6/89,8	2,72			

Таблица 3

Влияние автотранспортного загрязнения на морфолого-анатомические показатели хвои псевдотсуги Мензиса

Насаждение	Размеры хвои, мм			Число устьиц на 1 мм ² , шт.	Толщина, мкм	
	Длина	Ширина	Толщина		эпидермиса	кутикулы
Контрольное	3,24±0,03	1,5±0,06	0,76±0,01	43,1±0,8	18,5±0,7	3,8±0,02
Опытное	2,81±0,06	1,8±0,07	0,65±0,02	31,4±0,2	14,1±0,3	2,9±0,01

В городе максимальная длина пыльников характерна у особой мужского и смешанного типов (1,50...1,72 см), минимальная – у женского (1,20...1,40 см). Амплитуда варьирования линейных параметров пыльников у деревьев различных половых типов возрастает от низкого до среднего уровня ($CV = 11...17\%$) по сравнению с контрольным (4...12%). Достоверных различий по длине и ширине пыльников в контроле между деревьями различного полового типа не выявлено, что может быть связано с нарушением естественной индивидуальной изменчивости признака в условиях сильного затенения соседними деревьями.

Одновременно с изучением реакций репродуктивной деятельности на автотранспортное загрязнение нами проводились анатомические исследования хвои этих деревьев, так как важным показателем нормально развивающегося и функционирующего ассимиляционного аппарата является толщина и структура игловидного листа (табл. 3).

На поперечных микросрезках хвоя псевдотсуги имеет выпукловогнутую форму. В городской черте отмечено укорачивание хвои и уменьшение площади поверхности примерно на 15%. Общая толщина хвои в условиях загрязнения атмосферного воздуха сокращается от 763 до 651 мкм. При изучении числа устьиц на 1 мм² поверхности хвои в опытных насаждениях выявлено достоверное снижение этого показателя. Существенные различия наблюдались и в толщине эпидермиса, которая уменьшилась почти на 25% по сравнению с контролем. В условиях загрязнения воздуха толщина слоя кутикулы снижалась от 3,8 до 2,9 мкм.

Таким образом, в условиях автотранспортного загрязнения изменяется анатомическая структура хвои псевдотсуги, что, вероятно, свидетельствует о приспособлении растений к неблагоприятным условиям.

Проведенный анализ зеленых насаждений псевдотсуги Мензиса Центрального района г. Воронежа показал существенное нарушение ее жизненного цикла.

Выводы

1. У деревьев псевдотсуги Мензиса по характеру сезонного развития генеративных побегов выделены следующие фенологические формы: ранняя, нормальная и поздняя.

2. Дифференциация половых типов по фенологическому развитию в питомнике, где деревья смешанного типа представлены особями ранней формы, женского – ранней, нормальной и поздней, мужского – нормальной и поздней, обеспечивает эффективное опыление макростробилов на разных

стадиях их развития, гарантируя тем самым образование повышенного количества полнозернистых семян.

Наличие феноразнообразия у деревьев различного полового типа в условиях городской среды свидетельствует о сохранении биологической устойчивости генеративной сферы псевдотсуги Мензиса в условиях техногенного воздействия.

Качество семян хвойных пород в городе ниже контроля. Всхожесть в городе составляет 7...48 %, в контроле выше – 42...83 %.

3. В искусственно созданных популяциях в условиях техногенного загрязнения и за его пределами установлены закономерности эндогенной изменчивости структурных признаков шишек, семян и микростробиллов у особей различных половых типов псевдотсуги Мензиса.

Установлено, что наиболее устойчивы к техногенному воздействию деревья псевдотсуги Мензиса мужского и смешанного типов сексуализации. Среди них выявлены особи, продуцирующие высококачественную пыльцу. Их рекомендуется использовать для вегетативного размножения и в качестве опылителей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Булыгин Н.Е. Фенологические наблюдения над древесными растениями: Пособие по проведению учебно-науч. исследований по курсу дендрологии. – Л.: ЛТА, 1979. – 96 с.
2. Воронеж: Среда обитания и зоны экологического риска/С.А. Куролап [и др.]. – Воронеж: Изд-во «Истоки», 2010. – 207 с.
3. Корчагин А.А. Методы учета семеношения древесных пород и лесных сообществ//Полевая геоботаника. Т.2. – М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 41–162.
4. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. – Свердловск, 1975. – Вып. 94. – С. 3 – 14.
5. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. – Новосибирск: Наука, 1972. – 274 с.
6. Репродуктивные возможности растений в градиенте химического загрязнения среды / Т.В. Жуйкова [и др.] // Экология. – 2002. – № 6. – С. 432–437.
7. Титов Е.В. Платанционное лесовыращивание кедровых сосен: Учеб. пособие. – Воронеж: ВГЛТА, 2004. – 165 с.
8. Титов Е.В. Половые типы деревьев кедра сибирского // Лесоведение. – 1991. – № 4. – С. 64–70.
9. Третьякова И.Н., Бажина Е.В. Морфоструктура кроны и состояние генеративной сферы у пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах близ озера Байкал // Изв. РАН. Сер. Биология. – 1995. – № 6. – С. 685–692.
10. Федорова А.И., Никольская А.Н. Практикум по экологии и охране окружающей среды: Учеб. пособие. – Воронеж: ВГЛТУ, 1997. – 305 с.
11. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. – М.: Наука, 1979. – 155 с.

Yu.V. Chekmeneva, V.T. Popova, V.D. Dorofeeva

Influence of Anthropogenic Pollution on Seasonal Development and Seed-bearing Ability of Douglas Fir of Different Reproductive Type

The reproductive variability of structural characteristics of cones and microstrobils of Douglas fir specimen is established according to the adaptation degree to vehicular pollution effect.

Keywords: Douglas fir, reproductive types, phenology, Voronezh, vehicular pollution, seed-bearing ability, variability of microstructure characteristics, cones, microstrobila, anatomy.