

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН
И ФЕРТИЛЬНОСТИ ПЫЛЬЦЫ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA*
(*ROSACEAE*) АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ГОРНОЙ ОБЛАСТИ**

В.Н.ГОДИН

**VARIATION OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF POLLEN GRAINS AND POLLEN
FERTILITY IN *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) COENOPOPULATIONS
OF THE ALTAI-SAYAN MOUNTAIN AREA**

V.N. GODIN

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101,
Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090 Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7 (383) 330–19–86; e-mail: godin@ngs.ru

В полярной проекции пыльцевые зерна *Pentaphylloides fruticosa* округло-3-лопастные, в очертании с экватора фертильные — округлой формы, а стерильные — продолговатой или эллиптической формы. Для пыльцы *P. fruticosa* характерна высокая степень фертильности (56.5–96.5 %), которая не зависит от полового типа цветка.

Ключевые слова: *Pentaphylloides fruticosa*, пыльцевые зерна, Алтай-Саянская горная область.

In the polar projection, fertile and sterile pollen grains are round-3-lobed and in the equatorial one, fertile grains are rounded and sterile ones — elongated or elliptical. A high degree of fertility (56.5–96.5 %) independent of sexual type of flowers is characteristic of *P. fruticosa* pollen.

Key words: *Pentaphylloides fruticosa*, pollen grains, Altai-Sayan Mountain Area.

Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz — кустарник из сем. *Rosaceae*, широко распространенный в Алтай-Саянской горной области в лесостепном, лесном и высокогорном поясах (Куминова, 1960).

По половой структуре у *P. fruticosa* выделяется 2 типа ценопопуляций (ЦП): мономорфные и гетероморфные (Годин, 2008). Мономорфные ЦП состоят только из обоеполых особей. К гетероморфным относятся диэцичные (включают мужские и женские особи, формирующие соответственно тычиночные и пестичные цветки) и триэцичные ЦП (образованы тремя половыми формами — мужскими, женскими и обоеполыми). Согласно литературным данным, пыльцевые зерна *P. fruticosa* одиночные, 2-клеточные, 3-бороздно-поровые, с тонкоструйчатой орнаментацией экзины (Заклинская, 1950). Форма пыльцевых зерен по шкале Г. Эрдтмана (1956) почти продолговатая, реже продолговато-сфероидальная (P/E — 1.11–1.27), в очертании с экватора от эллиптической до почти округлой или

округло-ромбической формы, с полюса пыльцевые зерна округло-3-лопастные (Курбатский, 1981). Сведения по фертильности пыльцы *P. fruticosa* не обнаружены.

Т.Т. Elkington (1969) показал, что мужские растения диэцичных ЦП *P. fruticosa* образуют более крупные пыльцевые зерна, чем обоеполые растения мономорфных. Нами (Годин, 2003) изучены биологические особенности пыльцы у *P. fruticosa* в условиях культуры в лесостепной зоне Западной Сибири. Оказалось, что жизнеспособность пыльцы *P. fruticosa* не зависит от типа ЦП (моно- или гетероморфные) и половой формы особи (мужские или обоеполые). Однако в литературе отсутствуют данные по размерным особенностям пыльцы у растений *P. fruticosa* разных типов ЦП. В связи с этим цель данного исследования — изучение морфологических и биологических особенностей пыльцы *P. fruticosa* в естественных условиях Алтай-Саянской горной области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в 1997–2007 гг. в естественных условиях Алтае-Саянской горной области. У *P. fruticosa* все цветки особи принадлежат к одному половому типу (Годин, 2008). Поэтому с растения собирали по 10 цветков (по одному с каждого побега в средней его части) в отдельные марлевые мешочки и фиксировали в растворе Карнуа. В каждой ЦП исследовали 10–15 особей. Изучена пыльца 18 мономорфных ЦП и 19 гетероморфных ЦП по 5 признакам: диаметр фертильных пыльцевых зерен; экваториальный диаметр и полярную ось стерильных пыльцевых зерен; отношение полярной оси к экваториальному диаметру; фертильность пыльцы.

Для определения качества пыльцы использовали метод окрашивания ацетокармином; использовали по 5 наиболее зрелых пыльников из каждого цветка. Препарат изучали под микроскопом МБИ-3 с помощью окуляр-микрометра при увеличении 7×40 . Подсчет пыльцевых зерен проводили в 5 полях зрения. Для измерения из каждого цветка брали по 10 фертильных и 10 стерильных пыльцевых зерен. Данные обработаны методами вариационной статистики (Шмидт, 1984). Статистический анализ признаков проводили с использованием методов иерархического дисперсионного и факторного анализа. Статистическая обработка всех морфометрических данных выполнена с помощью пакета статистических программ Statistica 6.0.

На территории Центрального и Юго-Восточного Алтая описаны и использованы для сбора материала следующие моно- и гетероморфные ЦП *P. fruticosa*.

Мономорфные ценопопуляции.

Центральный Алтай. 1. Пятилистниково-разнотравно-злаково-вейниковая луговая степь, окр. с. Каракол, Онгудайский р-н, 600–800 м. 2. Пятилистниково-разнотравно-тимофеевковая луговая степь, окр. с. Усть-Кан, Усть-Коксинский р-н, 1000 м. 3. Пятилистниково-злаково-разнотравная луговая степь, окр. с. Теньга, Онгудайский р-н, 800 м. 4. Пятилистниково-разнотравно-щучковый низинный заболоченный луг, окр. с. Ело, Онгудайский р-н, 1000 м. 5. Пятилистниково-злаково-разнотравный лесной закустаренный луг, окр. с. Курай, Кош-Агачский р-н, южный макросклон Курайского хр., 1700–1800 м. 6. Лиственничный закустаренный лес с разнотравно-злаковым травостоем, окр. с. Юстик, южный макросклон Теректинского хр., Усть-Коксинский р-н, 1200 м. 7. Лиственничный закустаренный редкостойный лес с разнотрав-

но-злаковым травостоем, окр. с. Курай, южный макросклон Курайского хр., Кош-Агачский р-н, 2100 м. 8. Долинный березово-еловый закустаренный лес с разнотравно-злаковым травостоем, окр. с. Шашикман, Онгудайский р-н, 800 м. 9. Заросли *P. fruticosa* по каменистому берегу р. Катунь, окр. с. Тюнгур, Усть-Коксинский р-н, 800 м. 10. Остепненный субальпийский пятилистниково-разнотравный луг, окр. с. Курай, южный макросклон Курайского хр., Кош-Агачский р-н, 2200 м.

Кузнецкое нагорье. 11. Заросли *P. fruticosa* с луговым травостоем, окр. п. Туим, западный макросклон Батенёвского кряжа, Ширинский р-н, 500 м. 12. Низинный заболоченный лабазниково-осоковый луг, окр. п. Туим, западный макросклон Батенёвского кряжа, Ширинский р-н, 550 м.

Западно-Саянская горная таежная провинция. 13. Долинный лиственничный закустаренный разнотравно-злаковый лес, долина р. Шивилиг, окр. п. Хандагайты, южный макросклон хр. Западный Танну-Ола, Овюрский р-н, 1600 м. 14. Ивово-спирейно-карагановая заросль с лугово-степным травостоем, долина р. Хам-Дыт, окр. п. Солчур, Овюрский р-н, 1400 м. 15. Низинный заболоченный закустаренный разнотравно-злаково-щучковый луг, долина р. Большой Он, окр. п. Абаза, северный макросклон хр. Западный Саян, Таштыпский р-н, 1500 м. 16. Пойменный пихтово-лиственничный кочкарный лес с кустарниковым подлеском, окр. п. Аржаан, долина р. Тарлаг, северный макросклон Уюкского хр., Пий-Хемский р-н, 1100 м. 17. Лиственнично-кедровый закустаренный лес с разнотравно-злаковым травостоем, окр. п. Энге-Бельдир, южный макросклон хр. Западного Саяна, Барун-Хемчикский р-н, 2050 м.

Убсунурская равнинная опустыненно-степная провинция. 18. Заросли *P. fruticosa* с разнотравно-злаковым травостоем, окр. п. Саглы, южный макросклон хр. Западный Танну-Ола, долина р. Орта-Хадын, Овюрский р-н, 1650 м.

Гетероморфные ценопопуляции.

Центральный Алтай. 19. Низинный заболоченный закустаренный разнотравно-злаково-щучковый луг, окр. п. Карагай, северный макросклон хр. Холзун, Усть-Коксинский р-н, 800 м. 20. Лесной закустаренный злаково-разнотравный луг, окр. с. Курай, южный макросклон Курайского хр., Кош-Агачский р-н, 2100 м. 21. Лесной закустаренный разнотравно-злаковый луг, южный макросклон Курайского хр., Кош-Агачский р-н, 2200–2400 м. 22. Ивово-пятилистниковые заросли с разнотрав-

но-злаковым травостоем, окр. с. Топучая, северный макросклон Семинского хр., Шибалинский р-н, 1200 м. 23. Пятилистниково-ивовые заросли с луговым травостоем, окр. оз. Кучерлинское, северный макросклон Катунского хр., Усть-Коксинский р-н, 1500 м. 24. Остепненный субальпийский закустаренный разнотравно-манжетковый луг, окр. с. Курай, южный макросклон Курайского хр., Кош-Агачский р-н, 2200 м. 25. Остепненный субальпийский закустаренный разнотравно-злаковый луг, южный макросклон Курайского хр., Кош-Агачский р-н, 2100 м. 26. Деградированный альпийский закустаренный луг, Онгудайский р-н, перевал на хр. Семинский, 1700 м.

Западно-Саянская горная таежная провинция. 27. Остепненный осоково-полынный закустаренный луг, окр. п. Кызыл-Арыг, долина р. Кызыл-Арыг, северный макросклон хр. Восточный Танну-Ола, Тандинский р-н, 900 м. 28. Пойменный кедрово-березово-еловый редкостойный моховый лес, долина Иджим, окр. п. Буйба, северный макросклон Куртушибинского хр., 1400 м. 29. Заболоченный мохово-осоковый закустаренный луг, истоки р. Баян-Хем, окр. с. Тайга, перевал на хр. Уюкский, Пий-Хемский р-н, 1500 м. 30. Заболоченный злаково-осоковый закустаренный луг, верховья р. Кызыл-

Эрик, окр. оз. Кара-Холь, северный макросклон хр. Восточный Танну-Ола, Чеди-Хольский р-н, 1700 м.

Убсунурская равнинная опустыненно-степная провинция. 31. Альпийский осоково-злаково-горциевый закустаренный луг, перевал Арзайты, южный макросклон хр. Западного Танну-Ола, Овюрский р-н, 2250 м. 32. Пятилистниково-ерниковые заросли с луговым травостоем, верховья правого притока р. Нарын, окр. п. Нарын, западный макросклон хр. Сангилен, Эрзинский р-н, 2100 м.

Юго-Восточный Алтай. 33. Остепненный парковый закустаренный лиственничный лес с разнотравно-мятликовым травостоем, окр. с. Кокоря, западный макросклон хр. Чихачева, Кош-Агачский р-н, 2200 м. 34. Осоково-злаковая закустаренная тундра, долина р. Ортаа-Шегетей, южный макросклон хр. Монгун-Тайга, Монгун-Тайгинский р-н, 2700 м. 35. Злаково-кобрезиевая закустаренная тундра, долина р. Ак-Алаха, плато Укок, Кош-Агачский р-н, 2300 м. 36. Кобрезиево-злаковая закустаренная тундра, окр. оз. Хиндиктиг-Холь, северный макросклон хр. Монгун-Тайга, Монгун-Тайгинский р-н, 2300 м. 37. Смешанные заросли кустарников с луговым травостоем, левый приток р. Текелю, западный макросклон хр. Чихачева, Кош-Агачский р-н, 2250 м.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Стерильные и фертильные пыльцевые зерна *P. fruticosa* различаются по морфологии, хотя в полярной проекции и те и другие округло-3-лопастные. Фертильные пыльцевые зерна в очертании с экватора почти округлой формы, диаметром от 18.6 до 25.4 мкм у цветков моно- и гетероморфных ЦП (таблица). Стерильные пыльцевые зерна в экваториальной проекции — продолговатой или эллиптической формы (отношение полярного диаметра к экваториальному от 1.30 до 1.52). У обоеполых и тычиночных цветков в разных ЦП экваториальный диаметр стерильных пыльцевых зерен варьирует от 11.3 до 15.3 мкм, а полярная ось от 15.4 до 21.1 мкм соответственно. Фертильность пыльцы колеблется у цветков разных ЦП от 56.5 до 96.5 %. Самая высокая стерильность пыльцы (33.4–43.5 %) обнаружена у обоеполых цветков триэцичных ЦП с преобладанием обоеполых растений в половом спектре. Вероятно, пониженная фертильность пыльцы в данных ЦП связана с возможным наличием автофилии у обоеполых цветков триэцичных ЦП (Годин, 2008).

По всей видимости, различия в морфологии пыльцевых зерен связаны с преимущественно ге-

нотипическим распределением морфологических различий фертильных и стерильных пыльцевых зерен. Различия по размерам пыльцевых зерен между обоеполыми и тычиночными цветками гетероморфных ЦП, по нашему мнению, объясняются компенсаторным характером связи числа и размеров органов (Синнот, 1963). Как показано нами ранее (Годин, 2004а), тычиночные цветки всегда крупнее обоеполых цветков в гетероморфных ЦП и образуют более крупные пыльники и меньшее количество пыльцы в расчете на пыльник. В связи с этим, питательные вещества у растений с тычиночными цветками расходуются на образование более крупных пыльцевых зерен, а у обоеполых цветков — на образование чуть большего количества более мелких пыльцевых зерен. Однако, различий по степени фертильности пыльцы не обнаружено. По всей видимости, редукция гинецея в тычиночных цветках *P. fruticosa* никак не сказывается на стерильности пыльцы.

Для оценки различий между выборками проведен иерархический дисперсионный анализ. Максимальный вклад (от 41.7 до 69.8 %) в общую

**Размерные признаки и фертильность пыльцы цветков разных моно- и гетероморфных ценопопуляций
Pentaphylloides fruticosa в Алтае-Саянской горной области**

№ ценопопуляций	Диаметр фертильных пыльцевых зерен, мкм	Экваториальный диаметр стерильных пыльцевых зерен, мкм	Полярная ось стериль- ных пыльцевых зерен, мкм	Отношение экватори- ального диаметра к полярной оси	Фертильность пыльцы, %
Мономорфные ценопопуляции					
1	18.7±0.1	11.8±0.1	15.4±0.2	1.30±0.03	88.9±1.3
2	18.9±0.1	12.4±0.1	16.4±0.2	1.33±0.02	86.2±4.7
3	18.6±0.1	12.0±0.1	16.5±0.1	1.38±0.02	87.8±2.1
4	19.1±0.1	11.8±0.1	15.3±0.2	1.30±0.02	87.0±2.3
5	19.2±0.2	11.8±0.1	15.9±0.2	1.35±0.03	85.4±3.6
6	18.9±0.2	11.6±0.1	15.9±0.2	1.38±0.03	73.3±2.8
7	19.3±0.1	12.3±0.1	17.2±0.2	1.41±0.03	79.9±2.6
8	18.6±0.1	11.6±0.1	16.5±0.2	1.43±0.02	87.5±5.3
9	18.6±0.2	12.3±0.1	16.1±0.1	1.31±0.02	81.1±4.2
10	19.3±0.2	11.8±0.1	17.9±0.2	1.52±0.02	77.8±5.1
11	18.8±0.1	11.7±0.1	16.2±0.2	1.34±0.02	83.4±2.5
12	19.0±0.1	12.0±0.2	15.9±0.2	1.32±0.03	88.5±4.8
13	18.7±0.1	12.1±0.1	15.6±0.1	1.39±0.02	79.5±3.8
14	18.9±0.2	11.9±0.1	15.9±0.1	1.40±0.02	81.7±2.7
15	19.1±0.2	12.3±0.2	16.1±0.1	1.35±0.03	86.4±2.9
16	19.0±0.2	11.7±0.1	16.5±0.1	1.38±0.02	82.4±3.5
17	18.8±0.1	11.8±0.1	15.8±0.2	1.37±0.03	85.2±5.4
18	18.6±0.2	11.9±0.1	15.9±0.2	1.44±0.02	86.9±4.1
Гетероморфные ценопопуляции					
<i>Обоеполые цветки</i>					
19	19.2±0.1	11.5±0.1	15.5±0.1	1.36±0.01	82.8±1.0
20	22.2±0.5	11.3±0.1	16.3±0.2	1.44±0.02	56.5±6.3
21	19.1±0.2	11.8±0.2	16.4±0.2	1.39±0.03	62.3±5.1
22	20.2±0.2	12.3±0.1	16.7±0.1	1.35±0.02	88.4±3.2
23	19.1±0.2	12.2±0.2	16.5±0.2	1.36±0.03	84.3±0.9
24	20.6±0.1	12.0±0.1	16.5±0.2	1.38±0.02	88.9±2.8
25	19.6±0.2	12.4±0.1	16.7±0.1	1.33±0.02	63.5±4.5
33	21.3±0.2	12.5±0.1	15.8±0.2	1.27±0.02	66.6±6.1
<i>Тычиночные цветки</i>					
19	23.0±0.1	14.3±0.1	20.1±0.1	1.41±0.01	91.0±0.6
20	25.3±0.2	14.1±0.1	20.6±0.1	1.47±0.01	69.7±4.5
21	24.2±0.2	14.9±0.2	21.9±0.2	1.48±0.03	76.3±6.1
22	22.0±0.2	13.2±0.3	19.7±0.2	1.50±0.06	91.2±3.5
23	23.8±0.1	14.5±0.1	21.2±0.1	1.47±0.01	84.2±1.5
24	25.4±0.2	14.1±0.2	20.9±0.2	1.49±0.02	89.6±2.3
25	24.7±0.2	14.0±0.2	21.1±0.2	1.52±0.03	78.4±3.3
26	22.9±0.2	14.0±0.2	20.1±0.2	1.46±0.04	96.5±0.7
27	24.1±0.2	13.8±0.4	21.7±0.4	1.60±0.04	92.3±1.1
28	21.6±0.1	13.3±0.1	18.2±0.1	1.38±0.01	60.9±4.5
29	22.8±0.2	14.7±0.1	19.4±0.1	1.32±0.01	94.5±0.9
30	23.6±0.3	15.6±0.2	22.4±0.1	1.44±0.01	97.9±0.3
31	24.1±0.2	14.1±0.1	21.0±0.1	1.50±0.02	94.6±0.5
32	24.5±0.3	15.1±0.2	22.0±0.2	1.46±0.01	87.5±1.7
33	24.1±0.2	15.3±0.2	20.4±0.2	1.34±0.03	89.8±3.6
34	22.8±0.2	14.8±0.3	19.6±0.3	1.33±0.02	78.1±5.9
35	24.2±0.1	15.4±0.2	20.3±0.2	1.34±0.02	87.2±2.5
36	21.8±0.2	14.4±0.2	19.1±0.2	1.33±0.02	72.8±4.1
37	23.0±0.2	14.4±0.1	19.6±0.1	1.36±0.01	76.8±3.4

Примечание. Номера ценопопуляций приведены в методике. Данные приведены в виде $M \pm m$, где M — среднее арифметическое, m — его ошибка.

изменчивость признаков пыльцы у цветков моно- и гетероморфных ЦП вносит изменчивость размерных показателей пыльцы в пределах цветка. Варьирование размерных признаков пыльцы в одном цветке связано с несколькими биологическими причинами: влиянием флуктуаций внутренних условий дифференцировки на органогенез цветка и его частей, взаимосвязанностью процессов роста и развития лепестков и тычинок. Показано (Годин, 2004а), что у *P. fruticosa* наблюдаются случаи согласованного недоразвития лепестка и тычинок, расположенных в его основании, что, несомненно, отражается и на пыльце.

Различия между цветками с разных побегов в пределах особи достоверны и варьируют у размерных показателей пыльцы от 13.4 до 22.9 %. Изменчивость признака «фертильность пыльцы» между цветками на одной особи составляет от 15.2 до 44.9 % от общей изменчивости. В ряду тычиночные — обоеполые (гетероморфные ЦП) — обоеполые (мономорфные ЦП) цветки отмечается последовательное увеличение доли случайной изменчивости процента фертильной пыльцы в общей изменчивости пыльцы между цветками на одной особи. Варьирование признаков пыльцы в пределах одной особи обусловлено несколькими причинами: различным возрастом скелетных осей, пластичностью процесса морфогенеза годичных побегов под влиянием флуктуаций светового, температурного и водного режимов внутри кроны куста и взаимодействием перечисленных причин.

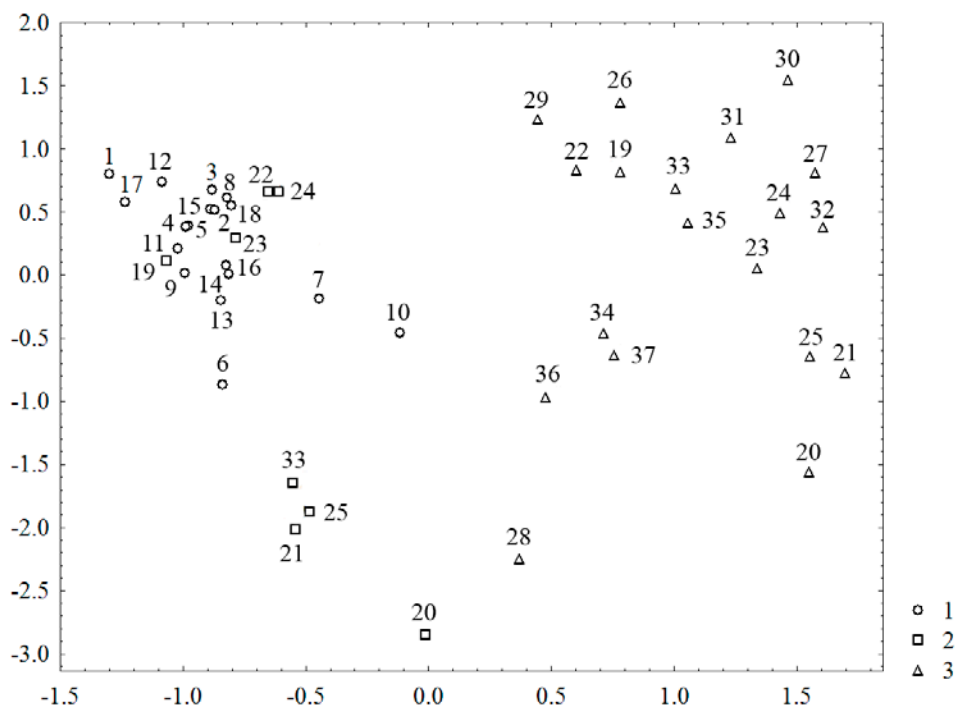
Различия между растениями в ЦП по размерным признакам пыльцы достоверны ($P < 0.05$) и составляют от 6.6 до 19.6 % общей изменчивости. По признаку «фертильность пыльцы» различия между особями в моно- и гетероморфных ЦП достоверны и выражены сильнее, чем по размерным показателям пыльцы (35.9–47.2 % от общей изменчивости).

Различия между ЦП в общей изменчивости варьируют от 1.6 до 15.5 % по размерным показателям и от 13.2 до 35.9 % по фертильности пыльцы в общей изменчивости и достоверны. Исключение составляет только отсутствие достоверных различий между разными мономорфными ЦП *P. fruticosa* по диаметру фертильных пыльцевых зерен ($P = 0.112$). Доля межпопуляционной изменчивости ниже или равна внутривидовой изменчивости.

Между группами ЦП разных геоботанических провинций отмечаются достоверные различия по всем изученным признакам пыльцы, но не у всех типов цветков. Исключение составили: экваториальный диаметр у обоих типов обоеполых цветков, полярная ось у обоеполых цветков гетероморфных ЦП и форма стерильных пыльцевых зерен тычиноч-

ных цветков. Так, post-hoc сравнение соотношения полярной оси к экваториальному диаметру у стерильных пыльцевых зерен Центрального ($V/T=1.35$) и Юго-Восточного Алтая ($V/T=1.44$) показывает достоверные различия ($P < 0.00001$). Иными словами в мономорфных ЦП Юго-Восточного Алтая полярная ось стерильных пыльцевых зерен больше, чем в Центральном Алтае. Высоко достоверны различия между размерами фертильных пыльцевых зерен тычиночных цветков Центрального (23.3 мкм) и Юго-Восточного (24.8 мкм) Алтая ($P=0.00001$). Обнаруженные различия принципиальны и являются доказательством существования географической изменчивости части признаков пыльцы *P. fruticosa*. Объясняется это, по-видимому, различиями физико-географических и климатических условий провинций Центрального и Юго-Восточного Алтая (Поликарпов и др., 1986), определяющих различные направления естественного отбора и, в связи с этим, дивергенцию ЦП в результате длительного исторического развития. Наличие географической изменчивости признаков пыльцы *P. fruticosa* указывает на большую роль естественного отбора в становлении групп ЦП, в формировании у ЦП одной группы общих черт приспособления к комплексу физико-географических и климатических условий в пределах естественноисторически сложившихся территорий — геоботанических провинций.

Наглядную информацию о структуре изменчивости признаков можно получить с помощью анализа главных компонент. Факторный анализ выборок провели по средним значениям признаков для ЦП. Интерпретируемые результаты получаются при анализе первых двух главных компонент (ГК), суммарно объясняющих 82.6 % общей изменчивости всех признаков. Максимальные нагрузки на первую главную компоненту имеют все размерные признаки пыльцевых зерен: диаметр фертильных зерен, экваториальный диаметр, полярная ось и их соотношение у стерильных пыльцевых зерен. Первая главная компонента интерпретируется как размеры и форма пыльцевых зерен *P. fruticosa* (F_1 ; 61.7 % дисперсии). Наибольшие различия по первой главной компоненте наблюдаются между пыльцевыми зёрнами тычиночных и обоеполых цветков: самые крупные пыльцевые зёрна у тычиночных цветков гетероморфных ЦП, самые мелкие — у обоеполых цветков (рис.). Наблюдается трансгрессия между моно- и гетероморфными ЦП по признакам пыльцевых зерен обоеполых цветков без их полного обособления. Со второй главной компонентой тесно связана фертильность пыльцы (F_2 ; 20.9 % дисперсии). Наиболее обособленно расположены выборки пыльцевых зерен обоеполых



Распределение цветков моно- и гетероморфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* по размерам и фертильности пыльцы в плоскости первых двух главных компонент.

По оси X — значения фактора 1, по оси Y — значения фактора 2. Номера ценопопуляций приведены в методике. Условные обозначения: 1 — обоеполые цветки (мономорфные ценопопуляции), 2 — обоеполые цветки (гетероморфные ценопопуляции), 3 — тычиночные цветки (гетероморфные ценопопуляции).

цветков из ЦП № 20, 21, 25 и 33, что, как показано выше, связано с высокой степенью стерильности пыльцы. Увеличение процента стерильной пыльцы у обоеполых цветков этих триэцичных ЦП объясняется, по всей видимости, инбредной депрессией, связанной с возможностью завязывания семян за счет идиогадного опыления. Исходя из всего выше

сказанного, следует, что размеры пыльцевых зерен уменьшаются в следующем ряду: тычиночные цветки — обоеполые цветки (гетероморфные ЦП) — обоеполые цветки (мономорфные ЦП). Различия между ЦП и их типами по степени фертильности пыльцы примерно одинаково выражены у цветков разных половых типов.

ВЫВОДЫ

1. Размеры пыльцевых зерен *P. fruticosa* последовательно уменьшаются в следующем ряду: тычиночные цветки — обоеполые цветки (гетероморфные ЦП) — обоеполые цветки (мономорфные ЦП). Для пыльцы *P. fruticosa* характерна высокая степень фертильности (56.5–96.5 %), которая не зависит от полового типа цветка и ЦП.
2. Основной вклад в общую изменчивость размерных показателей пыльцы вносит изменчивость признаков в цветке (41.7–69.8 %). Максимальное варьирование степени фертильности пыльцы *P. fruticosa* отмечено в пределах особи (15.2–44.9 %) и внутри ЦП (35.9–47.2 %), а у тычиночных цветков — между разными ЦП (35.9 %).
3. Физико-географические и климатические отличия геоботанических провинций Алтае-Саянской горной области привели к различиям групп ЦП по всем изученным параметрам пыльцевых зерен. Наличие географической изменчивости указывает на ведущую роль естественного отбора в становлении групп ЦП *P. fruticosa*, в формировании у ЦП одной группы общих черт приспособления к комплексу специфических условий в пределах естественноисторически сложившихся территорий — геоботанических провинций.

ЛИТЕРАТУРА

- Годин В. Н. Антэкологические особенности половых форм *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, выращиваемого в Новосибирске // Раст. ресурсы. 2003. Вып. 4. С. 68–76.
- Годин В. Н. Морфология цветков *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией // Бот. журн. 2004а. Т. 89. № 3. С. 123–130.
- Годин В. Н. Биологические особенности пыльцы *Pentaphylloides fruticosa* в связи с половой дифференциацией при интродукции // Бот. журн. 2004б. Т. 89, № 4. С. 631–638.
- Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в Алтае-Саянской горной области // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 9. С. 95–116.
- Заклинская Е. Д. Семейство Rosaceae // Пыльцевой анализ. М., 1950. С. 318–319.
- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Курбатский В. И. Морфология пыльцы *Potentilla* L. и близких родов из Южной Сибири в связи с систематикой // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск, 1981. С. 104–109.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск, 1986. 226 с.
- Синнот Э. Морфогенез растений. М., 1963. 603 с.
- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
- Эрдтман Г. Морфология пыльцы и систематика растений. М., 1956. 486 с.
- Elkington T. T. Cytotaxonomic variation in *Potentilla fruticosa* L. // New Phytol. 1969. Vol. 68. No 2. P. 151–160.