

ВОЗОБНОВЛЕНИЕ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *STRATIOTES ALOIDES* L. (HYDROCHARITACEAE)

Изучена половая структура и возобновление *Stratiotes aloides* в пределах 30 ценопопуляций с юга Западной Сибири. Установлено, что преобладают диэтические популяции, в которых доминируют растения с тычиночными цветками. Аклональное размножение присутствует постоянно, однако аклональное характеризуется наибольшим биологическим эффектом.

Ключевые слова: *Stratiotes aloides*; половая структура; возобновление.

Половая структура популяции двудомных растений, являясь важной характеристикой репродуктивного статуса, заслуживает детального изучения. Двудомность определяет различные стратегии отбора, на фоне общего генома это может быть обусловлено половым конфликтом, частично разрешающимся развитием ограниченной полом экспрессии генов, сопровождающейся половым диморфизмом [1]. При половом диморфизме генетическая конституция спорофитов – решающий фактор для образования только мужских или только женских гаметофитов в цветках конкретного индивидуума, однако существенную роль играют и фенотипические факторы [2–4]. Двудомность является важным эволюционным приобретением, во многом способствующим аллогамии [2].

В литературных источниках [5–7] сообщаются противоречивые данные относительно половой структуры ценопопуляций *S. aloides* и характера возобновления вида, неясной остаётся роль семенного размножения. В связи с этим целью исследования явилось определение способов возобновления и половой структуры ценопопуляций *S. aloides* на юге Западной Сибири.

Материалом для исследования послужили сборы автора, проведенные в 30 ценопопуляциях (ЦП), приуроченных к поймам рр. Иртыш, Омь, Ишим в пределах лесной (ЦП 1–4, 15–21, 29, 30) и лесостепной (ЦП 5–14, 22–28) природно-климатических зон в Омской, Новосибирской и Тюменской областях. Учитывались также литературные данные [5–7] и материалы гербариев (NS, TK, OMSK, IBIW).

Половая принадлежность определялась у растений дефинитивного этапа онтогенеза по ранее выявленным морфологическим маркерам [8]. Определение фертильности пыльцы осуществляли ацетокарминовым методом [9]. Для изучения изменчивости биологии опыления и многолетней динамики фертильности в пределах 3 локальных ценопопуляций (ЦП 9–11) проводили сбор натурного материала (пыльников тычиночных цветков в фазе полного цветения) в 2006–2008 гг. Пыльники со зрелой пыльцой фиксировали в растворе Карнуба, в дальнейшем материал промывали и хранили в 80%-ном этаноле. Работа с микропрепаратами осуществлялась методом световой микроскопии в проходящем свете с использованием цифрового микрокомплекса «Микромед-2-1600» (Россия). Полученные результаты статистически обрабатывались средствами Excel for Windows, 2007. Выполнялись следующие операции анализа данных: проверка на нормальность распределения, описательная статистика.

Черты полового диморфизма *S. aloides* присущи лишь цветоносным осям и цветку, в то время как вегетативные органы лишены каких-либо выраженных

морфологических различий у пестичных и тычиночных растений [8]. Не представляется возможным определить половую функцию у растений в дегенеративный период, а также у формы *S. aloides* f. *submersa*, находящейся в погруженном состоянии в течение всего вегетационного сезона и размножающейся исключительно аклонально.

Наиболее часто *S. aloides* склонны рассматривать как двудомное растение, известны также растения с обоеполыми цветками из некоторых областей Великобритании [10]. Такого рода изменчивость характерна и для других Hydrocharitaceae [11, 12].

В пределах ареала *S. aloides* формирует диэтические, лишь локально субдиэтические, популяции. Абсолютно доминируют диэтические популяции, в которых соотношение растений с пестичными и тычиночными цветками варьирует. Так, на северо-востоке европейской части ареала проявляется тенденция к преобладанию гиномоноэтических, локально андромоноэтических популяций, в пределах азиатской части ареала тенденция противоположна – преобладают андромоноэтические популяции. Особого внимания заслуживает Северная Европа (*locus classicus*), где распространены преимущественно гиномоноэтические популяции, которые также образуют маргинальные области ареала и эксклавы (рис. 1).

На юге Западной Сибири абсолютно преобладают диэтические популяции, в которых соотношение рамет с тычиночными и пестичными цветками равно 3,9 : 1,0, и лишь локально, на отдельных участках р. Омь, наблюдается доминирование пестичных растений. Моноэтические популяции в целом немногочисленны: андромоноэтических – 6,7%, гиномоноэтических – 3,3%. В большинстве ценопопуляций имеется значительное количество (16,8±4,8%) дефинитивных рамет, не размножающихся аклонально (рис. 2).

Одним из основных показателей, определяющих эффективность процесса опыления, является фертильность. В пределах изученных ценопопуляций фертильность пыльцы *S. aloides* имеет среднее значение 62,1±17,8%, среди исследованных пыльцевых зерен 9,1±3,1% деформированы и окрашиваются частично. Диапазон варьирования фертильности достаточно высок, в пределах ценопопуляций встречаются растения как с высокой, так и с низкой фертильностью (min – 0,0%, max – 94,0%). Столь широкое варьирование данного показателя характерно и для некоторых других видов растений с разной степенью полидности [13]. Трехлетняя динамика фертильности в каждой из ценопопуляций находится в пределах стандартного отклонения среднего трехгодичного значения (рис. 3). Таким образом, фертильность пыльцы не является фактором, лимитирующим аклональное возобновление.

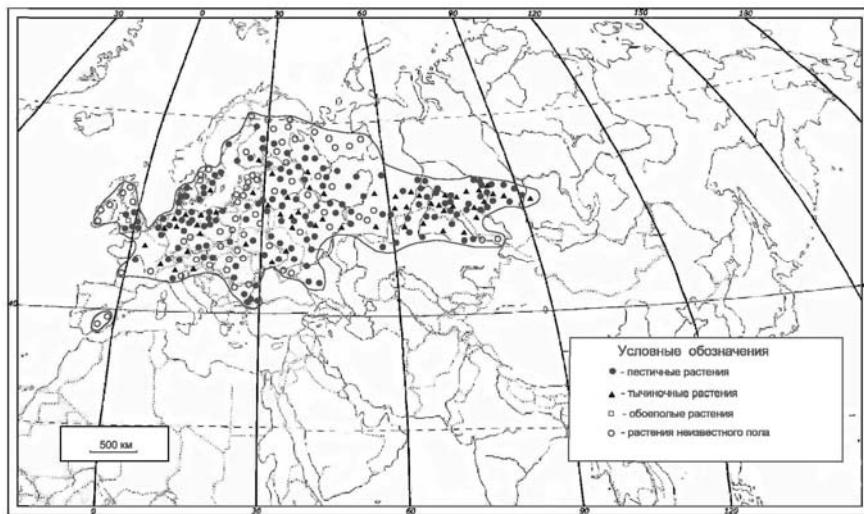


Рис. 1. Распределение растений *S. aloides* разного полового типа в пределах ареала

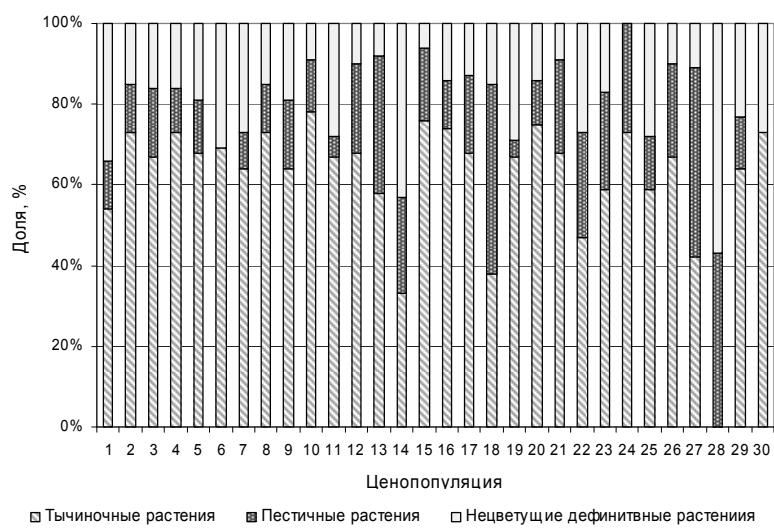


Рис. 2. Половая структура изученных ценопопуляций *S. aloides*

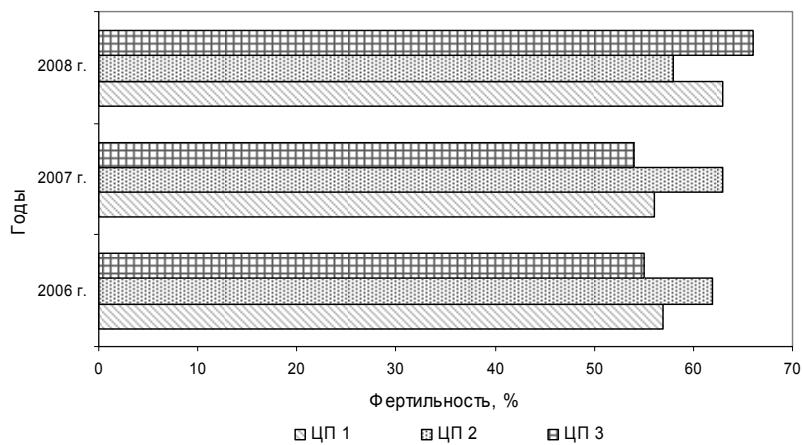


Рис. 3. Динамика средних значений фертильности пыльцы *S. aloides* в 3 модельных ценопопуляциях

Считается, что *S. aloides* не образует семян на большей территории современного ареала [7]. В пределах изученной западно-сибирской части ареала растения ежегодно цветут и плодоносят [14]. Многочисленные опылители (мухи и жуки) часто посещают богатые некотором пестичные и тычиночные цветки. Семенная про-

дуктивность в целом достаточно высока – $21,6 \pm 4,3$ семени на рамету. Наряду с типичными у *S. aloides* известны и партенокарпические плоды, играющие особую роль в гиномоноэтических популяциях [7]. Крупные семена обладают хорошей всхожестью – до 100% при 18°C [15]. Такого рода термофильность на стадии

прорастания семян и, вероятно, отсутствие выраженного периода покоя могут быть связаны с реликтовой природой данного вида. Проростки изредка встречаются на отдельных не занятых крупными раметами участках водоёмов. Полученные данные говорят о достаточной эффективности асконального размножения и его постоянном присутствии в пределах полночленных полновозрастных ценопопуляций изучаемого вида.

У *S. aloides*, как и у большинства многолетних водных растений, превалирует клональное возобновление специализированными и неспециализированными диаспорами в результате полной или частичной морфологической дезинтеграции. Аскональное возобновление имеет особое значение в экстремальных условиях существования популяции (при возобновлении после резкого падения уровня воды и обсыхания водоёма, при заселении новых местообитаний). Клональное размножение носит агрессивный, эксплентный характер, позволяя в короткие периоды времени захватывать большие площади. Отдельная диасpora вегетативного происхождения при попадании в благоприятные условия приводит к формированию сложной системы побегов соподчиненного характера, образуя клоны, занимающие обширные площади. В среднем за вегетационный сезон рамета образует до 7–15 новых диаспор вегетативного происхождения.

Зимующим турионам требуется продолжительное (2–3 месяца) воздействие низких температур [16]. Данный факт наряду с защитными свойствами слизи, покрывающей турионы и обеспечивающей сохранность даже при вмерзании в лед, способствует их прорастанию ранней весной при отсутствии видимой конкуренции.

В сообществах *S. aloides*, в которых общее проективное покрытие может достигать 90–100%, отдельные раметы ограничены в расселении.

Это затрудняет транспорт диаспор и возможность существования полночленных популяций, что в конечном итоге приводит к пространственной дезинтеграции рамет разного полового типа.

В таких случаях лишь специализированные диаспоры (семена или турионы) при попадании на незаселенные участки могут способствовать эффективному расселению.

Явной отрицательной корреляции между клональным и аскональным размножением не наблюдается. Относительная специфичность среды обитания пойменных водоёмов (илистые грунты, значительное количество биогенных элементов, хорошая прогреваемость водной толщи, умеренное колебание уровня воды) приводит к сбалансированному соотношению клонального и асконального размножения при большей биологической продуктивности первого. О стабильности асконального размножения на всем протяжении геологической истории *S. aloides* свидетельствуют и многочисленные палеонтологические находки семян вида [7, 17].

Таким образом, в пределах изученной территории юга Западной Сибири преобладают дихотимические популяции (90,0%), в которых доминируют растения с тычиночными цветками, однако доля нецветущих дефинитивных рамет значительна – 16,8±4,8%. Фертильность пыльцы в среднем составляет 62,1±17,8%. Этот показатель мало изменяется в течение нескольких лет, что обуславливает сравнительно высокую семенную продуктивность – 21,6±4,3 семени на рамету. Клональное размножение по сравнению с аскональным характеризуется большой биологической продуктивностью, способствует агрессивному захвату новой акватории и «растеканию» клона. Полученные факты свидетельствуют об относительной устойчивости исследованных ценопопуляций и филогенетически сложившемся соотношении клонального и асконального возобновления в жизненном цикле *S. aloides*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Prasad N.G., Bedhomme S. Sexual conflict in plants // Journal of Genetics. 2006. Vol. 85, № 3. P. 161–164.
2. Dellaporta S.L., Calderon-Urrea A. Sex determination in flowering plants // The Plant Cell. 1993. Vol. 5. P. 1241–1251.
3. Хрянин В.Н. Дифференциация пола у растений // Вестник Башкирского университета. 2001. № 2 (I). С. 170–173.
4. Willson M.F. Sexual selection, sexual dimorphism and plant phylogeny // Evolutionary Ecology. 1991. Vol. 5, iss. 1. P. 69–87.
5. Комаров В.Л. Учение о виде у растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 232 с.
6. Воронихин Н.Н. Растительный мир континентальных водоёмов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 411 с.
7. Cook C.D.K., Urmil-König K. A revision of the genus *Stratiotes* (Hydrocharitaceae) // Aquatic Botany. 1983. Vol. 16. P. 213–249.
8. Ефремов А.Н. Половой диморфизм *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae Juss.) // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы I (III) Всерос. молодежной науч.-практ. конф. Новосибирск, 2007. С. 44–47.
9. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д. и др. Справочник по ботанической микротехнике: Основы и методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
10. Arber A. Water plants: a study of aquatic Angiosperms. Cambridge: Cambridge University Press, 1920. Reprinted 1963. Cramer. Weinheim. 436 p.
11. Kaul R.B. Evolution and adaptation of inflorescences in the Hydrocharitaceae // American Journal of Botany. 1970. Vol. 57. P. 708–715.
12. Петухова Д.Ю. Строение генеративных особей *Hydrocharis morsus-ranae* L. (Сем. Hydrocharitaceae L.) // Материалы VI Всероссийской школы-конференции по водным макрофитам «Гидроботаника-2005». Рыбинск, 2006. С. 334–336.
13. Кутлунина Н.А., Жеребцова М.И., Зимницкая С.А. Размер и качество пыльцевых зерен видов родов *Tulipa* (Liliaceae) и *Saxifraga* (Saxifragaceae) разной плодности // Ботанический журнал. 2006. Т. 91, № 11. С. 1695–1704.
14. Ефремов А.Н., Свириденко Б.Ф. Экобиоморфа телореза обыкновенного *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) в Западно-Сибирской части ареала // Биология внутренних вод. 2008. № 3. С. 29–34.
15. Белавская А.П. Водные растения России и сопредельных государств. СПб., 1994. 64 с.
16. Зауралова Н.О. Исследование периода покоя и прорастания турионов некоторых гидрофитов. Л., 1980. 18 с.
17. Chandler M.E.J. The geological history of the genus *Stratiotes*: an account of the evolutionary changes which have occurred within the genus during Tertiary and Quaternary times // Quarterly Journal of the Geological Society of London. 1923. Vol. 79. P. 117–138.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 16 марта 2009 г.