



УДК 581.522.4 + 582.681.16 -13

ИЗОЛИРОВАННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ *HELIANTHUM* MILL НА УРАЛЕ

Е.Н. Миногина¹⁾

С.А. Зимницкая²⁾

Л.А. Семкина¹⁾

¹⁾ Ботанический сад УрО РАН,
620144, г. Екатеринбург,
8-Марта 202а

e-mail: minogina71@mail.ru
lidia.semkina@botgard.uran.ru

²⁾ Уральский государственный
университет, 620083,
г. Екатеринбург,
ул. Куйбышева, 48

e-mail: zimn@list.ru

Изучены ценопопуляции редких видов *H.nummularium* и *H.baschkirorum* на Урале. Уточнены ареалы описываемых видов и приведены карты. При исследовании семенного размножения выявлены нарушения на ранних этапах археоспорогенеза, заключающиеся в стерилизации женского гаметофита. Благодаря специфичной стратегии развития эти нарушения не снижают семенную продуктивность и ценопопуляции солнцезвцов являются устойчивыми.

Ключевые слова: солнцезвцов, ареал, ценопопуляции, андроцей, гинецей.

Введение

Уральская равнинно-горная страна расположена в географических зонах: тундре, лесотундре, тайге, смешанных хвойно-широколиственных лесах, лесостепи и степи, поэтому здесь в конце неогена и в четвертичном периоде пересекались миграционные пути растений. В отдельных регионах Урала в периоды обледенения смогли сохраниться многие реликтовые и эндемичные виды. Благодаря их изучению воссоздаются фрагменты истории формирования флоры и растительности региона. Эндемичные виды придают лишь своеобразный оттенок уральской флоре, не являясь активными фитоценообразователями; они не определяют характера растительного покрова. В большинстве случаев уральские эндемики встречаются редко, распространены прерывисто и часто связаны со скалистым субстратом, где ослаблена конкуренция со стороны других видов растений. Значительная часть уральских эндемиков – это виды, которые в прошлом были распространены гораздо шире, но теперь находятся в состоянии угасания и сохранились в немногих местах с особыми эдафическими условиями. [4]. Сохранение и обогащение флористического разнообразия является одной из актуальнейших проблем в настоящее время. Очередной задачей является изучение эколого-биологических особенностей редких видов, что не только представляет теоретический интерес, но и может быть необходимым для разработки способов охраны этих видов в природных обитаниях. К числу редких недостаточно изученных цветковых растений, произрастающих на Урале, относятся реликт *Helianthum nummularium* (L) Mill и эндемичный вид *Helianthum baschkirorum* (Juz. ex Kupatadze) Tzvel, внесенные в Красную книгу Среднего Урала [5] и Красную книгу республики Башкортостан [6].

Объект и методы исследования

Жизненная форма этих растений – стелющиеся вечнозеленые полукустарнички с приподнимающимися побегами, высотой 20-30 см, сильно ветвистые, с опушенными, почти войлочными стеблями и деревянистыми основаниями. Листья супротивные, короткочерешковые, 5-30 мм длиной, овальные или линейно-ланцетные, сверху зеленые, почти голые, снизу сизовато-войлочные, с линейно-ланцетными прилистниками. Плод - темно-желтая коробочка 5-7 мм длиной, короткойлопчатая. Цветки 1,5-2,3 см в диаметре, собраны по 3-8 в завитке, обычно с желтыми лепестками, раскрываются при



ясной солнечной погоде, обращены к солнцу и нередко поворачиваются вслед за ним, и поэтому, это растение и получило свое название (от греч. *helios* – солнце и *anthos* – цветок). Растения с продолжительным сроком цветения. Размножаются в основном семенами. Произрастает на каменисто-степных участках, на обнажениях горных пород, содержащих кальций (известняк, доломит, гипс), засухоустойчив, светолюбив.

Полевые работы в районах исследования проводились маршрутным способом. По основным параметрам устанавливались фитоценотические и экологические особенности местообитания. Описание растительных сообществ выполняли в соответствии с общепринятыми рекомендациями [2]. Закладывались пробные площадки от 1 м² до 4 м², изучался полный флористический состав, определялась численность и проективное покрытие [10]. Проводился сбор семян изучаемых видов. Исследовалось количество семян в коробочках с помощью препаровальной иглы и микроскопа сравнения МБС-9. Эмбриологический анализ проводился методами световой и люминесцентной микроскопии (микроскоп LEICA DM 5000 B). Состояние мужской и женской генеративной сферы определяли через показатели стерильности пыльцевых зерен и семязачатков, особенностей строения стенки пыльника, развития рыльцевой поверхности, взаимного расположения элементов андроеца и гинецея, эффективности опыления. Стерильность пыльцевых зерен определяли ацетокарминовым методом, и после окрашивания раствором ИК1 для выявления крахмала [9]. Строение и уровень стерилизации семязачатков определяли после их просветления и мацерации в этилсалицилате [8]. Строение репродуктивной сферы и эффективность опыления изучались методом люминесцентной микроскопии с использованием красителя флуорохром анилиновый синий. [1]

Результаты и обсуждения

Изучены ценопопуляции *Helianthemum nummularium* и *H. baschkirorum*, расположенные в сообществах с разной долей общего проективного покрытия. Во всех заложенных пробных площадях солнцезвезд монетолистный и башкирский создают основной фон и очерчивают практически весь спектр свойственных им местообитаний. В целом микроклимат и почвенные условия для того и другого вида сходны.

Helianthemum nummularium. Редкий вид с разорванным ареалом, имеющий статус 3-ей категории. Общее распространение: Средняя Европа, Балканы. Описан из Европы. Тип в Лондоне [11]. В пределах Урала встречается по известняковым и доломитовым скалам в долинах рек Южная Сосьва близ д. Денежкино; близ д. Старая Сама, в 3 км выше устья р. Калья (Камень Полярный); по реке Туре близ д. Ёлкино; на скалах р. Нейва выше г. Алапаевска (Камни Старики); на западном склоне Среднего Урала по гипсовым обнажениям в долинах р. Сылва и Ирень; на горе Ледяная близ города Кунгур; в Башкортостане, в Белорецком районе близ д. Ломовка, базы Арский камень; в Бурзянском районе близ д. Новосубхангулово [рис.1].

Helianthemum baschkirorum. Эндемик Южного Урала, присвоен статус 2-ой категории. Ареал его проходит в Челябинской области, вдоль р. Увелька, левого притока р. Уй, близ с. Коелга; в Кизильском районе близ с. Новинка; в Башкортостане в Учалинском районе близ д. Поляковка и к югу от горы Аушкуль известняковые бугры по левому берегу ручья Шардатма (впадает в р. Уй); в Бурзянском районе близ д. Ишдавлево [рис.2]. В Зауралье солнцезвезды произрастают в петрофитных сообществах с преобладанием сибирских по происхождению видов. Такие сообщества встречаются только на Урале - физиономически сибирские, но со значительным участием представителей средиземноморского по происхождению рода. Рассматриваемые виды солнцезвезды — экологические двойники и имеют перекрывающиеся ареалы на Южном Урале; в то же время, они ни разу не отмечены совместно в одном местонахождении. Особенно любопытно регулярное чередование местонахождений двух видов в долине реки Белой и сопредельных с ней территориях. Так в 20-40 км к северо-востоку от истоков



реки Белая выявлена серия популяций *H. baschkirorum* в долине реки Белая, на протяжении первых 100 км течения, на известняковых обнажениях у поселков Тирлян, Серменево отмечаются популяции *H. nummularium*, еще ниже по течению на протяжении 50 км от села Тимирово до села Киекбаево он совершенно замещается *baschkirorum*: несколько ниже, на территории заповедника «Шульган-Таш» *H. baschkirorum* исчезает, но появляется *H. nummularium*, который вновь замещается *H. baschkirorum*, на участке течения ниже заповедника [7]. Как нам представляется, наиболее естественным объяснением этого взаимного избегания двух близких экологических видов — проявление принципа Г.Ф. Гаузе. Он предложил свою концепцию экологической ниши, в которой объединил положение вида в пространстве и его функциональную роль в сообществе: два вида принадлежащие к одной нише, не могут длительное время совместно существовать [3]. Карты ареалов солнцезвета составлены по экспериментальным исследованиям, литературным данным и гербарным образцам.

Эффективность возобновления вида — это один из факторов его адаптации в конкретных условиях естественных местообитаний, определяющий численность ценопопуляций, их способность к возобновлению, поддержанию и сохранению биоразнообразия. Возобновление обоих изученных видов определяется семенным размножением. Детальное эмбриологическое исследование выявило, что у солнцезвета башкирского андроцей состоит из 30-40 тычинок с тычиночными нитями разной длины. Большая часть их длиннее пестика, выносит пыльники на уровень выше рыльца. Андроцей солнцезвета монетного состоит из 40-50 тычинок, большая часть которых немного короче или находятся на одном уровне с рыльцем. Пыльники четырехгнездные, с хорошо развитой стенкой из фиброзного эндотелия, тапетума и эфемерного среднего слоя. Пыльцевые зерна двухклеточные. Вегетативная клетка с крахмальными зернами. Фертильность пыльцевых зерен больше 90%. Стерильные зерна единичны, кроме того, встречаются единичные диады и триады микроядер в каллозной оболочке. В целом, стерилизация мужского гаметофита очень незначительна [рис.3.а, b]. В зрелых пыльниках часть пыльцевых зерен с набухшими апертурами, начинается прорастание пыльцевых трубок, особенно много прорастающих пыльцевых зерен в пыльниках у солнцезвета монетного. Преобладающий тип опыления — энтомофилия, однако, взаимное расположение пыльников и рыльца пестика солнцезвета башкирского допускает возможность автогамии. Часть тычинок с самыми длинными тычиночными нитями имеют пыльники, которые располагаются над рыльцем пестика (возможно высыпание пыльцевых зерен на рыльце — гравитационная автогамия). Тычинки с тычиночными нитями средней длины имеют пыльники, расположенные на одном уровне с рыльцем пестика и прижатые к нему (возможна контактная автогамия). Признаков автогамии у солнцезвета монетного не обнаружено. Анализ мужской репродуктивной сферы свидетельствует о ее благополучном состоянии у обоих видов.

Гинецей представлен 1 пестиком, синкарпный. Состоит из трех плодолистиков. Рыльце головчатое, с железистой поверхностью. Два изученных вида отличаются по степени развития рыльца. У солнцезвета башкирского рыльцевая поверхность развита очень сильно, [рис.3.с.] у солнцезвета монетного — значительно слабее [рис.3.д.]. Число семязачатков у солнцезвета башкирского — 12-15, у солнцезвета монетного — 30 - 35. Семязачатки ортотропные на очень длинных фуникулюсах. Интегументов два. Наружный интегумент немногослойный, расширяется к верхушке (до 3-5 слоев). Микропиле образовано обоими интегументами, неплотно прижатыми друг к другу на верхушке. Семязачатки крассиуцеллятные. Parietalные ткани нуцеллуса (не менее трех слоев) хорошо развиты в латеральной и базальной областях, в микропиллярной части образуется нуцеллярный колпачок. Хорошо развита гипостаза. Развитие зародышевого мешка соответствует *Polygonum*-типу.

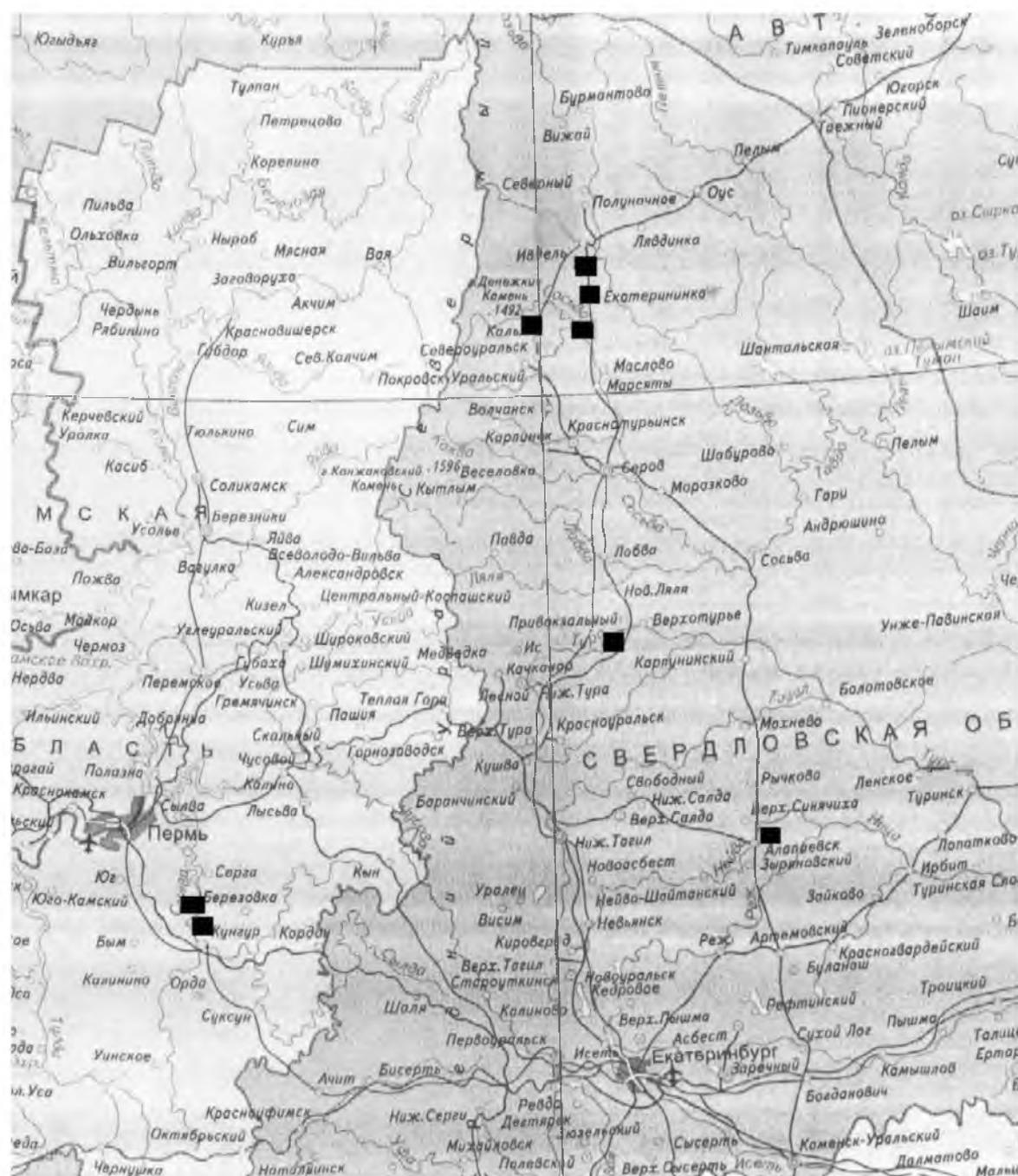


Рис.1. Распространение *Helianthemum nummularium* на северном и среднем Урале

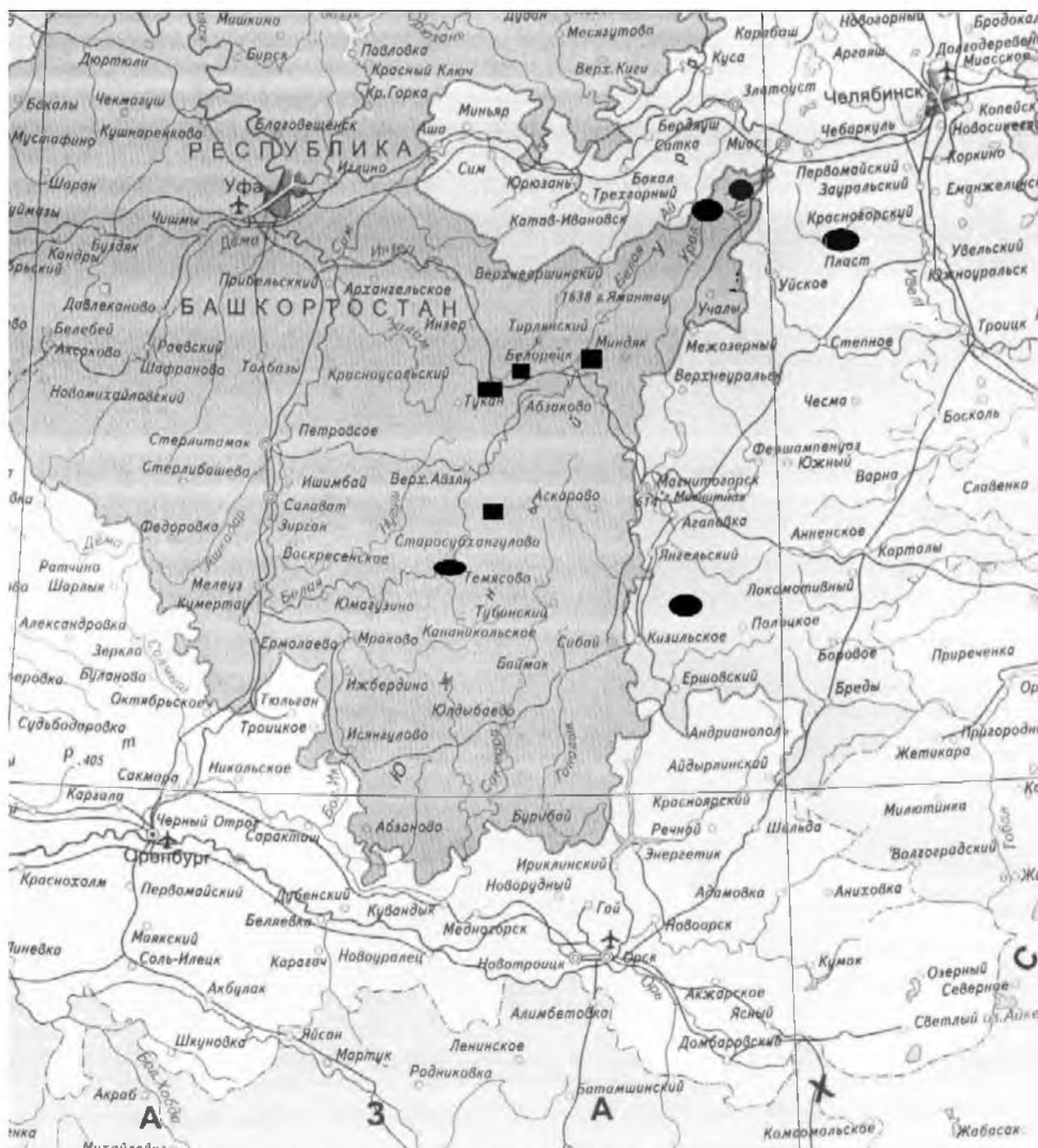


Рис. 2. Распространение видов рода *Helianthemum* на Южном Урале.



H. nummularium



H. baschkirorum

Признаки дегенерации имеются примерно в 20% (12-34%) семязачатков солнцезвета башкирского и почти в 50% (37-58%) семязачатков солнцезвета монетного. Основные типы нарушений в развитии женского гаметофита солнцезвета монетного - это стерилизация на ранних стадиях развития. Стерилизуются археспориальные клетки (до 44% семязачатков). В таких семязачатках нуцеллус не развит, размеры семязачатка значительно меньше нормы, тургор покровных тканей семязачатка снижен - это «щуплые» семязачатки. Второй по встречаемости тип нарушений - это нарушения во время макроспорогенеза. Нуцеллус в таких семязачатках присутствует, но зародышевый мешок не развивается (около 6%). Семязачатки этой группы по размерам также

отличаются от нормальных. Из нормально развитых к моменту цветения семязачатков, только единичные имеют признаки дегенерации зародышевых мешков. У солнцезвета башкирского характер стерилизации другой. Происходит стерилизация непосредственно элементов зародышевого мешка. В норме зародышевый мешок, по-видимому, четырехклеточный. Антиподы к моменту цветения или уже отсутствуют, или дегенерируют. Основные нарушения связаны или с дегенерацией клеток яйцевого аппарата (15%), или лизисом полярных ядер (4%). В яйцевом аппарате может дегенерировать и яйцеклетка, и синергиды. В единичных семязачатках нуцеллус не содержит зародышевого мешка. У обоих видов уровень стерилизации женского и мужского гаметофита не изменяется в течение вегетационного сезона. Исключение составляют только последние по срокам цветения цветки, в которых значительно усиливается стерилизация. Стерильность мужского гаметофита увеличивается до 25%, что больше, чем в предыдущие сроки, но по-прежнему не может являться лимитирующим фактором для образования семян, тем более, учитывая, что времени для созревания семян в условиях Урала, видимо, уже нет. Значительно усиливается стерилизация и семязачатков (до 60%). Основные типы нарушений связаны и со стерилизацией на ранних стадиях развития (до макроспорогенеза), и с дегенерацией женского гаметофита, главным образом, элементов яйцевого аппарата. Усиление стерилизации репродуктивной сферы, особенно зрелых гаметофитов, по-видимому, происходит на фоне неблагоприятного воздействия факторов внешней среды.

Таким образом, у двух видов солнцезвета снижение семенной продуктивности происходит за счет стерилизации семязачатков. Однако динамика семенной продуктивности у этих видов имеет разный характер. У солнцезвета монетолистного массовая стерилизация семязачатков происходит на ранних этапах развития (до 70%). У солнцезвета башкирского стерилизация на ранних этапах незначительна, однако, до 50% семязачатков прекращают развитие, почти половина из них - из-за нарушений гаметофитогенеза.

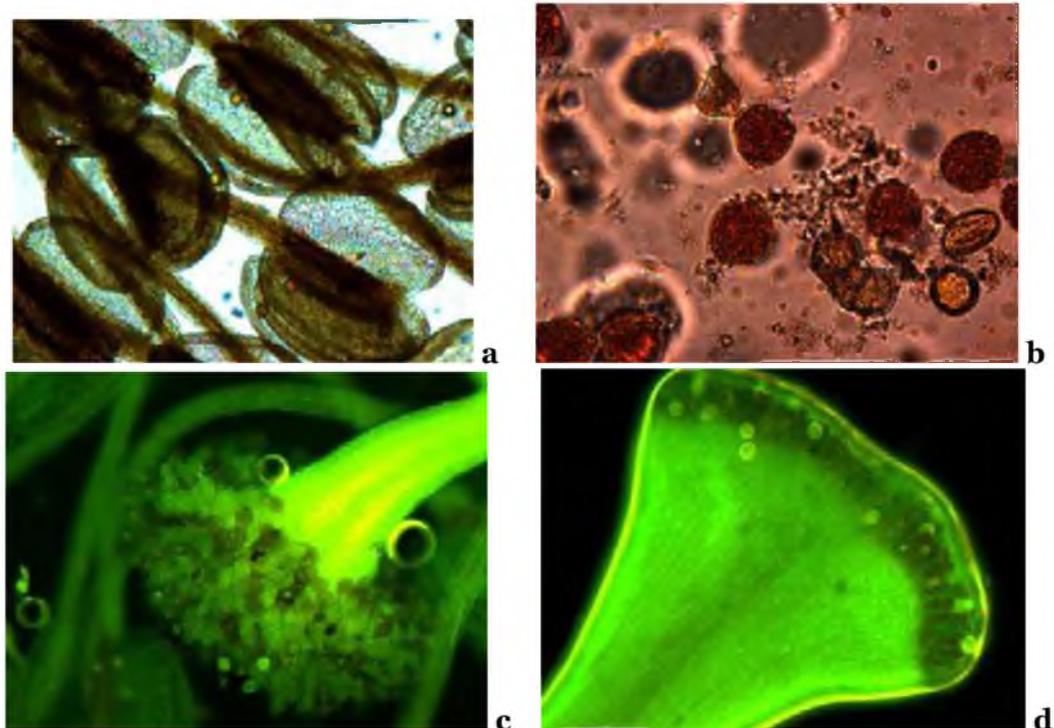


Рис.3. Виды *Helianthum* Mill: *a* – пыльцевые зерна *H. baschkiroorum*; *b* – пыльцевые зерна *H. nummularium*; *c* - прорастание пыльцевых зерен *H. baschkiroorum*; *d* – зрелое рыльце пестика *H. nummularium*



Заключение

H. nummularium и *H. baschkirorum* имеют дизъюнктивные ареалы, приуроченные к выходам известняковых отложений по берегам рек. Популяции этих двух видов дискретны, совместно не встречающиеся, несмотря на эдафическую, петрофильную близость. Редкость наблюдаемого вида объясняется его узкой географической, экологической приуроченностью.

Снижение семенного размножения происходит за счет стерилизации женского гаметофита обоих видов. Особенно обращает на себя внимание ранняя стерилизация, ее стабильность, что свидетельствует о глубоких нарушениях ранних этапов археоспорогенеза. Однако, благодаря тому, что в завязи закладывается очень большое число семязачатков, даже такое сильное снижение семенной продуктивности не может оказать влияние на эффективность семенного размножения. По-видимому, это отражение специфичной для изученных видов стратегии развития, которая регулирует перераспределение транспортных потоков (обеспечение питательными веществами) в пользу фертильных семязачатков. В целом же система семенного размножения изученных видов, вполне благополучна. Следовательно, изученные ценопопуляции солнцезверов является устойчивыми и семенное самовозобновление происходит регулярно.

Список литературы

1. Абрамова Л.И. и др. Цитологическая и цитозембриологическая техника (для исследования культурных растений). - Л.: 1982. - 80 с.
2. Воронов А.Г. Геоботаника. - М.: Изд-во «Высшая школа», 1973. - 384с.
3. Гаузе Г.Ф. Борьба за существование / Электронная версия. 1999. <http://www.ggause.com/titpagru.htm>.
4. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. // Труды Института экологии растений и животных, УФАН СССР. - Свердловск. - 1969. - Вып.66. - С. 151-154.
5. Красная книга Республики Башкортостан. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений / Е.В. Кучеров, А.А. Мулдашев, А.Х. Галеева. - Уфа: Китап, 2001. - Т.1 - С.207.
6. Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. / Под ред. Большакова В.Н. и П.Л. Горчаковского. - Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 1996. - С.122.
7. Миногина Е.Н., Семкина Л.А., Князев М.С. Распространение и характерные растительные сообщества представителей рода *Helianthemum* на Урале. // Материалы Всероссийской конференции, посвященной 60 - летию Центрального сибирского ботанического сада. - Новосибирск: Изд-во «Сибтехнорезерв», 2006. - С. 190-193.
8. Орел Л.И., Константинова Л.Н., Дзюбенко Н.И., Казачковская Е.Б. Экспресс-методы определения фертильности зародышевых мешков люцерны. Методические указания. - Л.: 1988. - С.4-9.
9. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1980. - 304с.
10. Полевая геоботаника. / Под ред. Лавренко Е.М., Корчагина А.А. - М.: Изд-во Академии Наук СССР. - 1964. - Т.III - 530с.
11. Юзепчук С.В. Семейство Ладанниковые (*Cistaceae* Lindl). // Флора СССР. М-Л.: Изд-во АН СССР. - 1949. - Т.XV - С.327-347.

ISOLATION POPULATIONS OF RARE *HELIANTHEMUM* MILL SPECIES IN THE URALS

E. N. Minogina¹

S. A. Zimnitskaya²

S. L. Semkina¹

¹⁾ Ekaterinburg, Russian Academy of Science, Ural Branch: Institute Botanic Garden 8-Marta 202-a

e-mail: minogina71@mail.ru, lidia.semkina@botgard.uran.ru

²⁾ Ekaterinburg, The Ural state University, Kuibusheva str, 48

e-mail: zimm@list.ru

Coenopopulations of rare *Helianthemum* Mill species have been studied in the Urals. The area of the species is described with greater accuracy, maps are enclosed. Studies of seed reproduction have revealed a disturbance at the early stages of archeosporogenesis – sterilization of female gametophyte. Thanks to specific development strategy this disturbance does not reduce seed productivity, *Helianthemum* Mill coenopopulations are stable.

Key words: *Helianthemum* Mill, area, coenopopulation, androecium, gynoecium.