

## Оценка репродуктивного потенциала *Hierochloë odorata* (L.) Beauv. и *H. repens* (Host) Beauv. (Poaceae) на разных уровнях организации

Н. К. ШОХИНА, Н. И. ГОРДЕЕВА, Ю. А. ПШЕНИЧКИНА

ФГБУН Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: scutel@yandex.ru

Статья поступила 03.09.2019

После доработки 15.09.2019

Принята к печати 20.09.2019

### АННОТАЦИЯ

Представлены результаты исследования динамики элементов семенной продуктивности амфимикта *Hierochloë repens* (Host) Beauv. ( $2n = 28$ ) и факультативного апомикта *Hierochloë odorata* (L.) Beauv. ( $2n = 42$ ) (Poaceae). Растения выращивались при отсутствии конкуренции в одновидовых искусственных ценозах с низкой (5 растений/м<sup>2</sup>) и высокой (20 растений/м<sup>2</sup>) стартовой плотностью размещения. Установлено, что по классификации экологических стратегий растения относятся к К-видам, затраты на репродукцию составляли 1,8–5,8 % биомассы особи. Репродуктивная способность двухлетних ценозов зависела от стартовой плотности растений. В ценозах низкой плотности растения имели в 2,4–2,7 раза меньше генеративных побегов по сравнению с ценозами высокой плотности. Влияние особенностей видов ( $F_1$ ) на обилие плодоношения изменялось с возрастом. У двухлетних ценозов доля влияния этого фактора на число генеративных побегов на единицу площади составляла 43,11 % ( $F_1=16,12$  %), у трехлетних – 60,04 % ( $F_1 = 31,26$  %), у четырехлетних – 29,19 % ( $F_1 = 7,24$  %;  $F_{05} = 4,49$ ;  $F_{01} = 8,53$ ). Выяснена внутрипопуляционная корреляция показателей репродукции с размерными показателями особей, выраженными через массу и долю массы органов от биомассы особей. Реальная семенная продуктивность растений *H. repens* была выше в 2,2 раза у особей и в 1,4 раза в ценозах по сравнению с *H. odorata*. Нарушение репродуктивного баланса у *H. odorata* связано с полиплоидией и возможностью апомиксиса.

**Ключевые слова:** *Hierochloë*, репродукция, семенная продуктивность, амфимиксис, апомиксис, корреляция.

Особенности репродукции видов с разным типом размножения дают возможность прогнозировать способность их к выживанию и устойчивому развитию в местообитаниях при определенных экологических условиях.

Для вегетативно подвижных многолетников рода *Hierochloë* характерна андромонезия [Годин, 2015]. Исследование суточной периодичности цветения и опыления некото-

рых видов рода показало относительно строгую ритмичность опыления и приуроченность массового цветения к ранним утренним часам, что может обеспечивать высокий уровень завязываемости семян и успешное плодоношение [Гаджиев, 2010].

Менторальный облигатный апомиксис у *Hierochloë odorata* (L.) Beauv. ( $2n = 56$ ) впервые обнаружил К. Norstog [1963]. В дальнейшем

установлено, что тетраплоидные таксоны, образующие редуцированные зародышевые мешки Polygonum-типа, производят семена половым путем [Weimarck, 1975]. Таксоны другого уровня ploидности, образующие нередуцированные зародышевые мешки Hieracium- и Antennaria-типа, являются факультативными или облигатными апомиктами [Shishkinskaya, Yudakova, 2009; Юдакова, 2010, 2013]. Соотношения между формами апомиксиса и размерами фертильности авторами не выяснялись [Соколов и др., 2011].

На основе изучения мейоза в мужской и женской сферах и способности зерновок к прорастанию G. Weimarck [1981] пришел к выводу о нарушении репродуктивного баланса у видов рода в связи с апомиксисом, полиплоидией и клональным способом роста. О низкой семенной продуктивности *H. odorata* писали J. R. Reeder и K. J. Norstog [1961] и M. B. Raisada и R. N. Chatterji [1962], но количественной оценки продуктивности авторы не привели. Низкая завязываемость семян вида установлена в дальнейшем и другими авторами. Так, была определена 30%-я завязываемость семян *H. odorata* при самоопылении в условиях изоляции, при свободном опылении и принудительной гейтоногамии в пределах соцветия [Шохина, 1985]. Показано, что у *H. odorata* степень дефективности пыльцы составила 20,5 %, а репродуктивный успех достигался за счет производства избыточного количества пыльцевых зерен [Кайбелева, Юдакова, 2015], и, несмотря на нормальное развитие генеративных структур, фиксировались лишь единичные закладки семян [Кайбелева и др., 2016]. Также определено, что семенная продуктивность растений *H. odorata* при интродукции ниже на 11–26 % по сравнению с природными популяциями [Конопля и др., 2016].

В природной популяции амфимикта *H. repens* (Host) Beauv. из Кулундинской степи завязываемость семян была в среднем 30 % из-за сильного поражения завязей личинками насекомых [Шохина, 1971, 2003]. У растений этой популяции в условиях культуры в разные годы на изолированных соцветиях формировалось 8–22 % зерновок, при свободном опылении – 36–66 %, при принудительном самоопылении соцветий – 64 % от числа зачатков.

Цель нашего исследования – изучение некоторых аспектов репродуктивной биологии амфимикта *Hierochloë repens* и факультативного апомикта *H. odorata* в зависимости от видовых особенностей и плотности растений в искусственных ценозах.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Семена собраны в природных популяциях в Новосибирской области: *H. odorata* ( $2n = 42$ ) – на песчаном берегу р. Оби в окр. с. Шарап, *H. repens* ( $2n = 28$ ) – на залежи в окр. с. Поповка в Кулундинской степи. Эксперимент проведен на опытном участке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС СО РАН), г. Новосибирск. Семена были посеяны осенью поверхностно на участках, которые в дальнейшем использовались как рассадники. Всходы появились в конце первой декады мая следующего года. Ко времени начала эксперимента двухмесячные особи *H. odorata* и *H. repens* имели в среднем 5–6 листьев и два подземных побега в фазе разворачивания низовых листьев. Для изучения семенной и вегетативной продуктивности растений без конкуренции особи обоих видов были посажены на параллельных участках в шахматном порядке с расстоянием между растениями  $3 \times 3$  м (0,1 шт./м<sup>2</sup>). Одновременно был заложен опыт с двумя вариантами размещения растений в ценозах: 1) с низкой плотностью – 5 шт./м<sup>2</sup> и 2) с высокой – 20 шт./м<sup>2</sup>. Растения высаживали рядами на делянки площадью 28 м<sup>2</sup>, ширина междурядий 50 см, расстояние между растениями в рядах: в первом варианте – 40 см, во втором – 10 см. Повторность опыта пятикратная.

**Организменный уровень.** Семенную и вегетативную продуктивность изучили у 48 двухлетних и 44 трехлетних особей *H. odorata*, двухлетние растения *H. repens* не плодоносили, поэтому оценили только продуктивность 47 трехлетних растений. После созревания семян у каждой одиночно растущей особи собирали отдельно соцветия, срезали вегетативные и генеративные побеги, выкапывали корневища, всю массу сушили до воздушно-сухого состояния. У каждого растения анализировали следующие показатели: массу особи, надземных и подземных органов; массу генеративных и вегетативных побегов; массу

стеблей, соцветий, колосков и зерновок, массу 1000 зерновок; число генеративных и вегетативных побегов у особи; процент генеративных побегов от общего числа побегов особи; число колосков и зерновок у особи; число колосков и зерновок на соцветии; коэффициент семенной продуктивности; долю массы подземных органов от массы особи, долю массы листьев от массы особи (вегетативные побеги розеточные и состоят из листьев); долю массы генеративных побегов и стеблей от массы особи; долю массы метелок и зерновок от массы особи; число зерновок особи на массу особи. Доля массы генеративных побегов от массы особи, выраженная в процентах, характеризует величину репродуктивного усилия – вклад особи в данный акт размножения. Число зерновок, произведенное на 1 г массы, характеризует репродуктивный успех особи. Потенциальная семенная продуктивность особи или побега равна числу семязачатков, в нашем случае – числу колосков, так как колосок имеет один зачаток. Реальная семенная продуктивность определяется числом зерновок. Отношение числа зерновок к числу колосков в процентах – коэффициент семенной продуктивности [Методические указания..., 1980]. Генеративные побеги двухлетних растений *H. odorata* анализировали все. Генеративных побегов у трехлетних растений *H. odorata* и *H. repens* было очень много, поэтому у каждой особи для анализа отбирали по 50 случайно взятых генеративных побегов. Для установления связи между размерными показателями особей и репродуктивными показателями и необходимостью приблизить распределение исходных данных к нормальному типу провели выравнивание данных всех 25 показателей. Для этого все числовые показатели преобразовали по формуле  $A_{ij} = \sqrt{x_{ij}}$ , показатели массы — по формуле  $A_{ij} = \ln x_{ij}$ , долевые показатели – по формуле  $A_{ij} = 2 \arcsin \sqrt{p}$ , где  $p$  – выражено в долях единицы. Парные коэффициенты корреляции между преобразованными показателями рассчитаны в программе Microsoft Excel, корреляционная матрица рассчитана по 15 показателям.

**Популяционный уровень.** В популяциях двухлетних и трехлетних растений *H. odorata* и трехлетних растений *H. repens* вычисляли интервальные оценки средних показателей потенциальной и реальной семенной продук-

тивности, репродуктивного усилия и репродуктивного успеха и определяли численность групп с низким, средним и высоким значениями показателей.

**Ценотический уровень.** Особенности репродукции растений в ценозах с низкой и высокой стартовой плотностью размещения растений изучали в течение 3 лет. Семенную и вегетативную продуктивность учитывали на площадках 0,25 м<sup>2</sup>, взятых по диагоналям делянок. Так как особь выделить невозможно, оценку всех показателей проводили на генеративный побег и единицу площади ценоза. Анализировали все генеративные побеги с пяти учетных площадок по каждому варианту опыта.

Полноценность семян оценивали по морфологии зерновок, массе 1000 зерновок и жизнеспособности. Зерновки взвешивали по 100 шт. в 10–20-кратной повторности через 7 месяцев после уборки. Зерновки проращивали в чашках Петри на кварцевом песке без заделки; проба содержала 100 семян; повторность трехкратная.

Статистическая обработка проведена по Г. Н. Зайцеву [1991] с использованием пакетов программ StatSoft STATISTICA и MS Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Для видов *Hierochloë* свойственны прегенеративное кущение и озимый тип развития генеративных побегов, поэтому первое плодоношение в онтогенезе особи наблюдается у двухлетних или трехлетних растений. Сравнение средних параметрических показателей продуктивности двух- и трехлетних особей *H. odorata* показало, что число генеративных побегов у трехлетних растений увеличилось почти в 20 раз, но доля генеративных побегов от общего числа побегов особи осталась той же (17:18 %), потенциальная семенная продуктивность особи была выше в 15,2 раза, реальная – в 18,4 раза. Репродуктивное усилие трехлетних растений в среднем 2,4 %, масса зерновок составляла 0,1 % от массы особи (табл. 1).

Трехлетние растения *H. odorata* и *H. repens* достоверно не различались по средней биомассе особей, но репродуктивное усилие *H. odorata* было в 1,3 раза больше ( $p = 0,01$ ). И хотя особь *H. odorata* имела в сред-

Показатели репродукции двух- и трехлетних особей *H. odorata* и трехлетних особей *H. repens*

Показатель	<i>H. odorata</i>		<i>H. repens</i>
	2-летние	3-летние	3-летние
Масса особи в воздушно-сухом состоянии, кг	0,17 ± 0,01	3,6 ± 0,4	3,8 ± 0,4
Масса генеративных побегов, г	10,4 ± 1,2	103,3 ± 11,0	64,6 ± 9,1
Масса зерновок, г	0,24 ± 0,03	4,51 ± 0,67	6,77 ± 0,84
Масса 1000 зерновок, мг	448 ± 5	425 ± 6	327 ± 5
Число генеративных побегов, шт.	23 ± 2	452 ± 57	220 ± 21
Число у особи	семянчатков, тыс. шт.	3,0 ± 0,3	45,6 ± 6,1
	зерновок, тыс. шт.	0,52 ± 0,07	9,56 ± 1,4
Число на соцветии	семянчатков, шт.	122 ± 3	97 ± 2
	зерновок, шт.	20 ± 1	18 ± 1
Коэффициент продуктивности, %	15,8 ± 0,7	18,6 ± 0,8	61,1 ± 2,3
Доля генеративных побегов, %	17 ± 1	18 ± 1	10 ± 1
Репродуктивное усилие, %	5,8 ± 0,4	2,4 ± 0,2	1,8 ± 0,1
В том числе доля	стеблей	3,9 ± 0,3	1,3 ± 0,1
	метелок	1,8 ± 0,1	1,05 ± 0,1
	зерновок	0,1 ± 0,01	0,1 ± 0,01
Репродуктивный успех, шт./г	2,8 ± 0,3	2,1 ± 0,2	5,7 ± 0,5

нем в 2 раза больше генеративных побегов, по потенциальной семенной продуктивности виды достоверно не различались, а реальная семенная продуктивность особи *H. odorata* была в 2,2 раза ниже продуктивности особи *H. repens*. Установлено, что на соцветиях *H. repens* было сформировано в среднем больше семянчатков и зерновок (достоверно при  $p = 0,001$ ). У *H. repens* завязывалось семян 61,1 % от потенциальных возможностей, у *H. odorata* – 18,6 %. Репродуктивный успех трехлетних растений *H. repens* был почти в 3 раза больше, чем у трехлетних особей *H. odorata* ( $p = 0,001$ ). Зерновки *H. repens* отличались меньшей величиной ( $p = 0,001$ ).

Репродуктивные показатели однолетних растений в одинаковых условиях среды отличались большой внутривидовой изменчивостью (табл. 2). Низкие значения четырех репродуктивных показателей отмечены у 44–46 % двухлетних особей *H. odorata*, высокие – у 27–34 %. Показатели репродуктивного усилия и потенциальной семенной продуктивностью были высоки у 50–54 % трехлетних растений *H. odorata*, а у *H. repens* – только у 19–21 % растений. Однако по величине реальной семенной продуктивности и репродуктивному успеху распре-

деление растений этих видов было другое: высокая реальная продуктивность отмечена у 11 % особей *H. odorata* и у 38 % особей *H. repens*, к группе с высоким репродуктивным успехом относились 7 % растений *H. odorata* и 54 % растений *H. repens*.

В литературе приводятся данные о формировании равномерного плотного травостоя на второй год после посадки и посева, насчитывающего от 398 шт./м<sup>2</sup> побегов у *H. odorata* до 472 шт./м<sup>2</sup> у *H. stepporum* P. Smirn. [Курдюкова и др., 2017]. Урожайность сырой массы у *H. odorata* составляла около 760 г/м<sup>2</sup>, у *H. stepporum* – 890–930 г/м<sup>2</sup>. Нашими исследованиями установлено, что стартовая плотность растений в ценозах влияла на репродуктивную способность двухлетних ценозов (табл. 3). Двухлетние растения *H. odorata* и *H. repens* в ценозах низкой плотности имели в 2,4–2,7 раза меньше генеративных побегов по сравнению с ценозами высокой плотности. Трехлетние особи *H. repens* обильно плодоносили в ценозах обоих вариантов плотности (12,8–15 %). У *H. odorata* обильно плодоносили растения двух- и трехлетних ценозов (18,2–26,4 %).

Динамика показателей семенной продуктивности побега у видов была различна. Максимум семенной продуктивности побега

Распределение двухлетних и трехлетних особей *H. odorata* и трехлетних особей *H. repens* по величине репродуктивных показателей, %

Показатель	Группа	Границы изменчивости	<i>H. odorata</i>	<i>H. repens</i>
Репродуктивное усилие, %	Низкое	2-4,9*	44**	—
		0,2-1,8	34	62
	Среднее	5-6,6	29	—
		1,9-2,4	12	19
	Высокое	6,7-14,2	27	—
		2,5-5,6	54	19
Репродуктивный успех, шт./г	Низкий	0,3-2,1	46	—
		0,2-3,1	79	23
	Средний	2,2-2,4	27	—
		3,2-4,8	14	23
	Высокий	2,5-9	27	—
		4,9-17	7	54
Потенциальная семенная продуктивность, тыс. семян/зачатков	Низкая	0,3-2,4	46	—
		1,4-31,7	43	64
	Средняя	2,5-3,4	23	—
		31,8-44,8	7	15
	Высокая	3,5-11,5	31	—
		44,9-176,1	50	21
Реальная семенная продуктивность, тыс. зерновок	Низкая	0,01-0,39	46	—
		0,2-10,1	59	28
	Средняя	0,4-0,6	20	—
		10,2-20,2	30	34
	Высокая	0,7-2,7	34	—
		20,3-108,5	11	38

\* Над чертой – значения для *H. odorata*, под чертой – *H. repens*.

\*\* Над чертой – значения для двухлетних особей, под чертой – для трехлетних особей *H. odorata*.

у *H. odorata* отмечен у двухлетних растений, с увеличением возраста ценозов потенциальная продуктивность побега снизилась в 1,5–1,8 раза, а реальная удерживалась на уровне 15–18 зерновок. Максимум семенной продуктивности побега *H. repens* наблюдали у трехлетних растений. Средняя потенциальная продуктивность побега *H. repens* у двухлетних растений в ценозе низкой плотности была меньше продуктивности побега *H. odorata* (достоверно при  $p = 0,01$ ), но у трех- и четырехлетних растений ценозов высокой плотности побеги *H. repens* имели больше семян/зачатков ( $p = 0,05$ ). По реальной продуктивности побега растения *H. repens* также превосходили *H. odorata* во все годы, за исключением первого плодоношения растений в ценозах низкой плотности ( $p = 0,05$ ;  $p = 0,01$ ;  $p = 0,001$ ).

Величина коэффициента семенной продуктивности колебалась по годам у *H. repens* от 29,6 до 67,5 %, у *H. odorata* – от 15,8 до 34,4 %. Низкий коэффициент семенной продуктивности *H. repens*, 29,7 %, был обусловлен недо-

статочным опылением при 16 генеративных побегах на 1 м<sup>2</sup>, так как в условиях ценоза высокой плотности при 44 побегах на 1 м<sup>2</sup> зерновок завязалось 59,5 %. Перекрестное опыление растений в ценозах увеличило коэффициент продуктивности у *H. repens* на 4–6 % по сравнению с одиночно растущими одно-возрастными особями, у которых самоопыление было более вероятно. Двухлетние растения *H. odorata* в ценозах высокой плотности также завязали больше зерновок по сравнению с одиночно растущими особями ( $p = 0,05$ ), у трехлетних растений величины коэффициента семенной продуктивности в ценозах и при одиночном росте не различались. Увеличение коэффициента продуктивности у четырехлетних растений *H. odorata*, вероятно, связано со снижением в 1,6–1,8 раза потенциальной продуктивности побега, так как среднее число зерновок на побеге осталось на том же уровне.

В годы слабого плодоношения *H. repens* (16–44 генеративных побега/1 м<sup>2</sup>) репродуктивное усилие, репродуктивный успех и чис-

Репродуктивная характеристика *H. odorata* и *H. repens* в ценозах разной плотности и при свободном росте особей

Показатель	Число особей на 1 м <sup>2</sup>							
	20			5			0,1	
	Возраст, лет							
	2	3	4	2	3	4	2	3
Биомасса, г/м <sup>2</sup>	<u>922*</u>	<u>993</u>	<u>1229</u>	<u>748</u>	<u>1195</u>	<u>1356</u>	<u>171</u>	<u>460</u>
	907	794	992	772	904	1033	—	567
Масса генеративных побегов, г/м <sup>2</sup>	<u>155,6</u>	<u>83,8</u>	<u>36,1</u>	<u>73,8</u>	<u>122,8</u>	<u>23,4</u>	<u>10,4</u>	<u>12,8</u>
	19,1	74,3	9,6	4,1	60,1	9,9	—	9,6
Масса зерновок, г	<u>3,4</u>	<u>1,6</u>	<u>1,2</u>	<u>1,4</u>	<u>2,5</u>	<u>0,7</u>	<u>0,23</u>	<u>0,56</u>
	0,7	6,0	0,5	0,2	4,8	0,6	—	1,0
Масса 1000 зерновок, мг	<u>405</u>	<u>344</u>	<u>363</u>	<u>423</u>	<u>367</u>	<u>337</u>	<u>448</u>	<u>425</u>
	376	317	265	379	308	289	—	327
Число генеративных побегов, шт./м <sup>2</sup>	<u>304</u>	<u>364</u>	<u>188</u>	<u>128</u>	<u>504</u>	<u>116</u>	<u>23</u>	<u>56</u>
	44	260	44	16	216	44	—	33
Число семязачтков, тыс. шт./м <sup>2</sup>	<u>37,1</u>	<u>29,2</u>	<u>9,2</u>	<u>17,0</u>	<u>45,4</u>	<u>5,8</u>	<u>3,0</u>	<u>5,7</u>
	4,0	29,9	3,6	1,1	26,1	3,3	—	4,7
Число зерновок, тыс. шт./м <sup>2</sup>	<u>8,2</u>	<u>5,4</u>	<u>3,2</u>	<u>3,3</u>	<u>8,1</u>	<u>2,0</u>	<u>0,52</u>	<u>1,19</u>
	1,8	20,1	1,9	0,4	17,1	1,9	—	3,05
Число на соцветии: зерновок	<u>122</u>	<u>80</u>	<u>49</u>	<u>133</u>	<u>90</u>	<u>50</u>	<u>122</u>	<u>97</u>
	91	115	82	72	121	74	—	141
семязачтков	<u>27</u>	<u>15</u>	<u>17</u>	<u>26</u>	<u>16</u>	<u>17</u>	<u>20</u>	<u>18</u>
	54	77	48	20	79	44	—	88
Коэффициент продуктивности, %	<u>21,3</u>	<u>18,8</u>	<u>31,9</u>	<u>17,3</u>	<u>17,7</u>	<u>34,4</u>	<u>15,8</u>	<u>18,6</u>
	59,5	67,0	59,5	29,7	65,6	60,0	—	61,1
Доля генеративных побегов, %	<u>26,2</u>	<u>24,4</u>	<u>9,8</u>	<u>18,2</u>	<u>26,4</u>	<u>5,8</u>	<u>17,6</u>	<u>18,6</u>
	4,2	12,8	3,6	1,8	15,0	5,6	—	10,3
Репродуктивное усилие, %	<u>15,6</u>	<u>8,2</u>	<u>2,9</u>	<u>8,8</u>	<u>10,5</u>	<u>1,6</u>	<u>5,8</u>	<u>2,4</u>
	2,0	9,2	0,9	0,6	7,0	1,1	—	1,8
Репродуктивный успех, шт./г	<u>9</u>	<u>5</u>	<u>2</u>	<u>5</u>	<u>7</u>	<u>1</u>	<u>3</u>	<u>2</u>
	2	25	2	0,4	20	2	—	6
Урожай семян, ц/га	<u>3,84</u>	<u>2,44</u>	<u>0,75</u>	<u>1,74</u>	<u>3,79</u>	<u>0,46</u>	<u>—</u>	<u>—</u>
	0,3	2,25	0,25	0,11	1,97	0,25	—	—

\* Над чертой – значения для *H. odorata*, под чертой – *H. repens*.

ло зерновок с единицы площади ценозов у *H. odorata* были выше ( $p = 0,05$ ;  $p = 0,01$ ). В год обильного плодоношения *H. repens* виды не различались достоверно по репродуктивному усилию растений в ценозах, а репродуктивный успех *H. repens* был в 2,9–5 раз выше. Репродуктивный успех растений в ценозах был выше успеха одиночно растущих растений у *H. odorata* в 2,5–3,5 раза, у *H. repens* – в 3,3–4,3 раза. За три плодоношения реальная семенная продуктивность 1 м<sup>2</sup> ценозов низкой и высокой плотности наблюдалась у *H. odorata* в 1,4 раза меньше, чем

у *H. repens* (13,4:19,4; 16,4:23,8 тыс. зерновок). Зерновки *H. odorata* оказались крупнее зерновок *H. repens* у трех- и четырехлетних растений в ценозах и при одиночном росте особей (достоверно при  $p = 0,05$ ;  $p = 0,01$ ). Величина зерновок уменьшилась у обоих видов в трех- и четырехлетних ценозах.

Единицей расселения у видов *Hierochloë* являются колоски, которые отделяются от оси на уровне расположения колосковых чешуй или выше их и разносятся мышевидными грызунами, водой и ветром. Урожай семян (колосков с зерновками) колебался по го-

Морфологическая характеристика и жизнеспособность семян *H. odorata* и *H. repens*

Вид	Изучено семян, шт.	Доля зерновок, %					жизне- способных в год сбора	Проростки- близнецы, %
		без зародыша	с недифферен- цированным зародышем	с одним зароды- шем	с двумя зароды- шами	с тремя зароды- шами		
<i>H. odorata</i>	15884	3,5	1,3	63,3	29,3	2,6	82	14,5
<i>H. repens</i>	6900	0,4	2,0	97,0	0,6	–	87	–

дам у *H. odorata* от 0,46 до 3,84 ц/га, у *H. repens* – от 0,11 до 2,25 ц/га. Максимум у *H. odorata* наблюдали у двухлетних растений в ценозах высокой плотности и у трехлетних растений в ценозах низкой плотности, у *H. repens* – у трехлетних растений обоих ценозов.

При морфологическом анализе зерновок *Hierochloë* обнаружены следующие аномалии строения: беззародышевость, морфологически недифференцированный зародыш, полиэмбриония (табл. 4).

Беззародышевость является следствием нарушения двойного оплодотворения из-за дефектности яйцеклетки, пыльцы или молодого зародыша. Морфологически недифференцированный зародыш встречался двух типов: у *H. repens* не была закончена дифференциация корешка, а у *H. odorata* зародыш представлял собой многоклеточное образование без каких-либо признаков дифференциации или с едва наметившейся семядолей. Были ли это апомиктические зародыши или остановившиеся в развитии сексуальные зародыши, сказать трудно. У двухлетних особей *H. odorata* изучена изменчивость частоты встречаемости двоен (коэффициент вариации  $V = 8\%$ ) и троен ( $V = 50\%$ ).

Мысль о связи полиэмбрионии с апомиксисом неоднократно высказывалась разными авторами [Baker, 1960; Шишкинская, Юдакова, 2009; Алаторцева и др., 2017], но до сих пор причины и механизмы этого явления до конца не установлены [Hörandl, Greilhuber, 2002; Батыгина, Виноградова, 2007; Юдакова, 2017]. Полиэмбрионии можно использовать в качестве морфологического критерия для выделения растений, гомозиготных по генам, контролирующим образование апоспорических зародышевых мешков. Параллельное исследование частоты полиэмбрионии при

анализе морфологии семян и прорастивании показало, что только 14,5 % полиэмбрионов способны к прорастанию. Зародыши *H. odorata* часто различались по величине, и эти различия сказывались на сроках прорастания и размерах проростков-близнецов. Гаплоидное происхождение близнецов можно предположить, если размеры зародыша и щитка меньше половины размеров, типичных для данного материала, и если при прорастании зародышей-близнецов один будет более развит, чем другой [Хохлов, 1976]. У *Hierochloë* наблюдается формирование двух и более зародышевых мешков в одной семяпочке и образование нескольких зародышей в одном зародышевом мешке. Сочетание элементов амфи- и апомиксиса нарушает процесс репродукции у *H. odorata* ( $2n = 42$ ), и поэтому она формирует от 16 до 34 % зерновок от числа зачатков.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

По устойчивости к факторам внешней среды и распределению ресурсов в классификации экологических стратегий условно выделяются два типа видов [Pianka, 1970; Grime, 2001]. К-виды существуют в более-менее стабильных местообитаниях, с сильной конкуренцией взрослых особей, доля ресурсов, направляемых на размножение, мала. Для r-видов характерны нестабильные местообитания, быстрое размножение, широкое расселение.

Затраты на репродукцию у факультативного апомикта *H. odorata* и амфимикта *H. repens* составили от 1,8 до 5,8 % биомассы особи. Индивидуальная реальная семенная продуктивность растений *H. repens* была в 2,2 раза выше продуктивности *H. odorata* (20,6: 9,6 тыс. зерновок). *H. odorata* отличалась от

*H. repens* однолетним прегенеративным периодом, большими потенциальными репродуктивными возможностями (репродуктивное усилие, потенциальная семенная продуктивность), но реальная семенная продуктивность у 72 % растений *H. repens* была среднего и высокого уровня, а у *H. odorata* такие показатели отмечены у 41 % особей. Таким образом, изученные вегетативно подвижные многолетники относятся к К-видам.

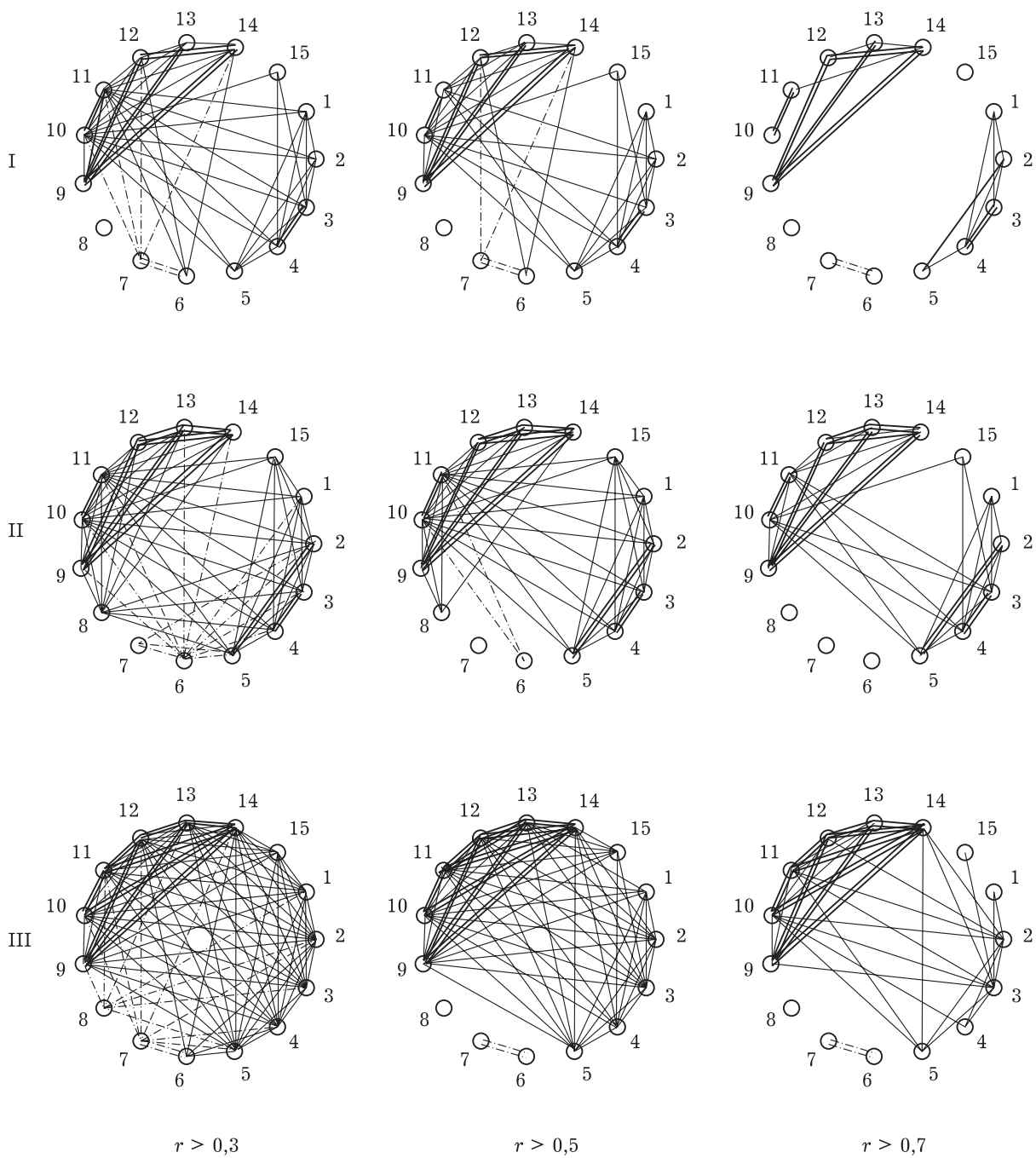
Рассчитаны парные коэффициенты корреляции показателей репродукции с размерными показателями особей по 15 признакам при уровнях связи  $r > 0,3$ ,  $r > 0,5$ ,  $r > 0,7$  (рисунок). Количественные репродуктивные показатели особей *H. odorata* (число и масса генеративных побегов, число и масса колосков, число и масса зерновок) коррелировали с массой особи (9) у двух- и трехлетних растений ( $r = 0,71-0,81$  и  $r = 0,88-0,93$  соответственно). Связь массы вегетативных побегов (12) и массы подземных органов (13) с количественными репродуктивными показателями особей также прослеживается,  $r = 0,7-0,9$ . Аллометрические репродуктивные показатели (1-3 признака) двухлетних особей *H. odorata* коррелировали только с массой генеративных побегов ( $r = 0,6-0,7$ ), у трехлетних – со всеми размерными показателями особей (9-14) ( $r = 0,53-0,7$ ). Число колосков и зерновок у генеративного побега зависело от размера двух- и трехлетних особей ( $r = 0,68-0,54$ ;  $r = 0,43-0,65$ ). Коэффициент семенной продуктивности связан с массой двух- и трехлетних особей ( $r = 0,54-0,65$ ). Связь массы 1000 семян с размерами двухлетних особей была положительной ( $r = 0,5-0,6$ ), с размерными показателями трехлетних особей – отрицательной ( $r = -0,33 - (-0,39)$ ). У трехлетних особей *H. repens* генеративные побеги составляли только 10 % общего числа побегов. У этого вида число корреляций и сила связи между показателями были меньше по сравнению с трехлетними особями *H. odorata*.

Между количественными репродуктивными показателями (10, 11) и размерными показателями особей (9, 12, 13) существовала корреляция с силой связи  $r = 0,5-0,69$ . Аллометрические репродуктивные показатели (1-3) зависели только от массы генеративных побегов ( $r = 0,5-0,6$ ). Коэффициент семенной продуктивности связан только с массой зерновок

у особи ( $r = 0,6$ ). Признаки продуктивности генеративного побега и масса 1000 семян от размерных показателей не зависели.

В условиях одиночного роста особи не соприкасались друг с другом и конкуренции за ресурсы между особями не было, взаимоотношения между вегетативными и генеративными побегами и между подземными органами происходили на организменном уровне. В связи с этим парные коэффициенты корреляции репродуктивных показателей определены не только с массой органов, измеряемой в граммах, но и с долевыми показателями (подземных органов, вегетативных побегов, генеративных побегов, зерновок), измеренных в долях единицы от массы особи. При учете долей массы различных органов растений в популяциях вегетативно подвижных *H. odorata* и *H. repens* обнаружена отрицательная корреляция между репродуктивными показателями и долями массы подземных органов и вегетативных побегов и положительная связь с долей массы генеративных побегов. Доля массы подземных органов характеризует степень вегетативного разрастания особей, так как изученные виды относятся к длиннокорневищным многолетникам. Отрицательная корреляция доли массы подземных органов наблюдалась у двухлетних растений *H. odorata* только с репродуктивным усилием ( $r = -0,33$ ), у трехлетних растений *H. odorata* и *H. repens* – еще с массой генеративных побегов и зерновок ( $r = -0,34-(-0,48)$ ). Связь между подземными органами и вегетативными побегами у двухлетних растений была слабой ( $r = -0,47$ ), у трехлетних растений *H. odorata* и *H. repens* связь усилилась ( $r = -0,98 - (-0,99)$ ). Вегетативные и генеративные побеги у видов *Hierochloë* растут весной одновременно, цветение и формирование семян происходят при небольшой листовой поверхности, с этим связана отрицательная корреляция доли массы листьев с размерными признаками небольших двухлетних растений ( $r = -0,34 - (-0,48)$ ) и с количественными репродуктивными показателями (10, 11) ( $r = -0,52 - (-0,55)$ ). У трехлетних растений *H. odorata* наблюдалась положительная связь доли массы листьев с репродуктивным усилием ( $r = 0,33$ ), а у *H. repens* – с массой генеративных побегов ( $r = 0,39$ ). Слабость отрицательных связей репродуктивных и раз-





Корреляционные связи признаков продуктивности с репродуктивными признаками у *Hierochloë odorata* (I, II ряд) и *H. repens* (III ряд)

I ряд – первое плодonoшение *Hierochloë odorata*, II ряд – второе плодonoшение *H. odorata*, III ряд – первое плодonoшение *Hierochloë repens*. Сплошные линии – положительные корреляции, штрихпунктирные линии – отрицательные корреляции; двойные линии –  $r > 0,9$ ; сплошные линии  $0,3 < r < 0,9$ .

Признаки: 1 – процент генеративных побегов, 2 – репродуктивное усилие, 3 – репродуктивный успех, 4 – доля массы зерновок от массы особи, 5 – доля массы стеблей от массы особи, 6 – доля массы листьев от массы особи, 7 – доля массы корней от массы особи, 8 – масса 1000 семян, 9 – масса особи, 10 – масса зерновок, 11 – масса генеративных побегов, 12 – масса вегетативных побегов, 13 – масса подземных органов, 14 – масса надземных органов, 15 – коэффициент семенной продуктивности

мерных показателей особой объясняется, вероятно, одновременностью осуществления функций размножения (май–июнь) и разрастания (сентябрь–октябрь). После завершения роста листьев вегетативных побегов, во второй половине августа начинается формирование генеративных побегов, в октябре зачаточные соцветия дифференцированы до колосков и цветков. То есть потенциальные возможности репродукции определяются осенним состоянием растений и среды, а реализуются весной.

*H. odorata* отличается от *H. repens* большей вегетативной подвижностью и интенсивностью внутривлагалищного ветвления, большим числом генеративных побегов, большей зависимостью репродукции от размера растений.

Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что влияние особенностей видов ( $F_1$ ) на обилие плодоношения изменялось с возрастом. Доля влияния этого фактора на число генеративных побегов на единицу площади составляла у двухлетних ценозов 43,11 % ( $F_1 = 16,12$  %), у трехлетних – 60,04 % ( $F_1 = 31,26$  %), у четырехлетних – 29,19 % ( $F_1 = 7,24$  %;  $F_{05} = 4,49$ ;  $F_{01} = 8,53$ ). Влияние стартовой плотности растений в ценозах ( $F_2$ ) на обилие плодоношения не подтверждено, доля влияния этого фактора в двухлетних ценозах не превышала 7–10 %. Установлено, что число генеративных побегов на единицу площади зависит на 31,5 % от особенностей видов ( $F_1 = 46,33$ ,  $F_{05} = 4,02$ ) и на 28,27 % от возраста ценозов ( $F_2 = 20,79$ ,  $F_{05} = 3,16$ ). Число побегов и показатели продуктивности генеративного побега являлись основными варьирующими показателями.

Растения *H. repens* в ценозах затратили меньше массы на репродукцию, но произвели больше зерновок. Низкий коэффициент семенной продуктивности *H. odorata*, вероятно, обусловлен ограниченным числом жизнеспособных мужских и женских гамет, что вызвано нарушениями, связанными с полиплоидией и апомиксисом.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, вегетативно подвижные многолетники *H. odorata* и *H. repens* относятся по стратегии распределения ресурсов к К-видам, так как затрачивают на репродукцию в среднем от 1,8 до 5,8 % массы особи. Для

*H. repens* характерны двухлетний прегенеративный период одиночно растущих особей и слабое плодоношение двух- и четырехлетних растений в ценозах. *H. odorata* отличается от *H. repens* однолетним прегенеративным периодом, большей вегетативной подвижностью и интенсивным внутривлагалищным ветвлением, обилием генеративных побегов, значительной зависимостью количественных репродуктивных показателей от размера растений. Реальная семенная продуктивность растений амфимикта *H. repens* была выше продуктивности растений факультативного апомикта *H. odorata* в 2,2 раза у особей и в 1,4 раза в ценозах. Низкая реальная семенная продуктивность *H. odorata* обусловлена нарушениями репродуктивного баланса, связанными с полиплоидией и возможностью апомиксиса.

Работа выполнена в рамках проекта “Выявление путей адаптации растений к контрастным условиям обитания на популяционном и организменном уровнях” (рег. номер 0312-2018-0003, номер гос. регистрации проекта: № АААА-А17-117012610053-9). Использовался материал УНУ (USU\_440534) “Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте” ФГБУН Центральный сибирский ботанический сад СО РАН.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алаторцева Т. А., Апанасова Н. В., Лобанова Л. П. Явление полиэмбрионии *in vivo* и *in vitro* у апомиктической линии кукурузы // Изв. Саратов. ун-та. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 4. С. 397–404. DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-4-397-404
- Батыгина Т. Б., Виноградова Г. Ю. Феномен полиэмбрионии. Генетическая гетерогенность семян // Онтогенез. 2007. Т. 38, № 3. С. 166–191.
- Гаджиев А. Р. Экология цветения и опыления злаков листовенных сообществ Хасынского хребта // Вестн. Сев.-Вост. гос. ун-та. 2010. № 13. С. 76–78.
- Годин В. Н. Половые формы и их экологические корреляции у растений класса Liliopsida в Сибири // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2015. № 2 (30). С. 46–69.
- Зайцев Г. Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 184 с.
- Кайбелева Э. И., Архипова Е. А., Юдакова О. И. К вопросу о произрастании зубровки душистой (*Hierochloa odorata* (L.) Wahl., Poaceae) в Саратовской области // Бюл. Ботан. сада Саратов. гос. ун-та. 2016. Т. 14, вып. 1. С. 28–32.
- Кайбелева Э. И., Юдакова О. И. Соотношение количества пыльцы и семязачатков у дикорастущих злаков с разным способом репродукции // Бюл. Ботан. сада Саратов. гос. ун-та. 2015. Т. 13, вып. 1. С. 148–154.
- Конопля Н. И., Васюра Е. А., Титаренко А. И. Семенная продуктивность полезных дикорастущих растений // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования. 2016. № 12. С. 232–235.

- Курдюкова О. Н., Остапенко И. В., Назарова А. А. Виды рода *Hierochloë* R. Br. в природе и культуре // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования. 2017. № 12. С. 228–230.
- Методические указания по семеноведению интродуцентов. М., 1980. 64 с.
- Соколов В. А., Панихин П. А., Тараканова Т. К. Существует ли гаметофитный апомиксис у диплоидных цветковых растений? // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2011. Т. 15, № 1. С. 80–101.
- Хохлов С. С. Эволюционно-генетическое значение гаплоидии // Гаплоидия и селекция. М., 1976. С. 152–163.
- Шишкинская Н. А., Юдакова О. И. Апомиксис и эволюция растений // Изв. Саратов. ун-та. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2009. Т. 9, № 1. С. 55–60.
- Шохина Н. К. Репродуктивная способность зубровки душистой // Биология семян интродуцированных растений. М., 1985. С. 49–55.
- Шохина Н. К. Продуктивность *Hierochloë odorata* и *Hierochloë repens* (Poaceae) в сообществах разной плотности // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 9. С. 119–127.
- Шохина Н. К. Семенная продуктивность и качество семян зубровки степной // Качество семян в связи с условиями их формирования при интродукции. Новосибирск, 1971. С. 39–46.
- Юдакова О. И. Апомиктичные виды рода *Hierochloë* R. Br. // Бюл. Ботан. сада Саратов. гос. ун-та. 2013. Вып. 13. С. 201–208.
- Юдакова О. И. Апомиксис у дикорастущих злаков // Апомиксис и репродуктивная биология. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2010. С. 17–25.
- Юдакова О. И. Системы репродукции растений. Апомиксис. Саратов, 2017. 48 с.
- Baker H. G. Apomixis and Polyembryony in *Pachira oleaginea* (Bombacaceae) // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47, N 4. P. 296–302.
- Grime J. P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2nd Ed. Chichester: Wiley, 2001. 417 p.
- Hörandl E., Greilhuber J. Diploid and autotetraploid sexuals and their relationships to apomicts in the *Ranunculus cassubicus* group: insights from DNA content and isozyme variation // Plant Syst. Evol. 2002. Vol. 234, N 1–4. P. 85–100.
- Norstog K. J. Apomixis and polyembryony in *Hierochloë odorata* // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50, N 8. P. 815–821.
- Pianka E. R. On r- and K-selection // American Naturalist. 1970. Vol. 104, N 940. P. 592–597.
- Raisada M. B., Chatterji R. N. An unrecorded *Hierochloë* (*H. odorata* (L.) Beauv.) from the central Himalayas // Indian Forester. 1962. Vol. 88, N 6. P. 428–430.
- Reeder J. R., Norstog K. J. The status of *Hierochloë nashii* and its relationship to *H. odorata* // Bull. Torrey Bot. Club. 1961. Vol. 88, N 2. P. 77–84.
- Shishkinskaya N. A., Yudakova O. I. Classification of Apomixis // Embryology of flowering Plant: Terminology and concepts. Reproductive Systems / Ed. T. B. Batyгина. USA: Science Publishers, 2009. P. 160–172.
- Weimarck G. Karyotypes of eight taxa of *Hierochloë* (Gramineae) // Hereditas. 1975. N 81. P. 19–22.
- Weimarck G. Numerical analysis of the floristic composition of localities including *Hierochloa* (Poaceae) species in Northern Europe // Vegetatio. 1981. Vol. 44, N 2. P. 101–135.

## Assessment of reproductive potential of *Hierochloë odorata* (L.) Beauv. and *H. repens* (Host) Beauv. (Poaceae) at different levels of organization

N. K. SHOKHINA, N. I. GORDEEVA, Yu. A. PSHENICHKINA

*FSFIS Central siberian Botanical Garden of SB RAS*  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya, 101  
E-mail: scutel@yandex.ru

The results of the study of the dynamics of elements of seed productivity among *Hierochloë repens* (Host) Beauv. ( $2n = 28$ ) and the optional apomict *Hierochloë odorata* (L.) Beauv. ( $2n = 42$ ) (Poaceae) are presented. The plants were grown in the absence of competition and in single-species artificial cenoses with low (5 plants/m<sup>2</sup>) and high (20 plants/m<sup>2</sup>) starting density. It was found that plants according to the classification of ecological strategies belong to K-species, the expenses of reproduction was 1.8–5.8 % of the biomass of an individual. The reproductive capacity of two-year cenoses depended on the starting density of plants. In low-density cenoses, plants had 2.4–2.7 times fewer generative shoots compared to high-density cenoses. The influence of species features ( $F_1$ ) on fruiting abundance varied with age. At two-year coenosis proportion of influence of this factor on the number of generative shoots per unit area was 43,11 % ( $F_1 = 16,12$  %), from three-year – 60,04 % ( $F_1 = 31,26$  %) have a four-year – of 29,19 % ( $F_1 = 7,24$  %;  $F_{05} = 4,49$ ;  $F_{01} = 8,53$ ). Intrapopulation correlation of indicators of reproduction of the dimension indicators individuals clarified, expressed through the mass and proportion of organ weight from the biomass of individuals. The real seed productivity of *H. repens* plants was 2.2 times higher in individuals and 1.4 times higher in cenoses compared to *H. odorata*. Reproductive imbalance in *H. odorata* is associated with polyploidy and the possibility of apomixis.

**Key words:** *Hierochloë*, reproduction, seed productivity, amphimixis, apomixis, correlation.