

О. В. Сметанина

ЯВЛЕНИЕ ЧАСТИЧНОЙ АНДРОСТЕРИЛЬНОСТИ У ЭНДЕМИКА СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ *DIANTHUS VOLGICUS* JUZ. (CARYOPHYLLACEAE)

Половая дифференциация является одной из важнейших характеристик состояния и развития локальных популяций вида на разных участках его ареала. Накопление материала по этой проблеме способствует пониманию микроэволюционных процессов, связанных с половым диморфизмом и полиморфизмом, а также более объективному суждению о степени постоянства или подвижности половой дифференциации вида в пределах занимаемого им ареала. Половая дифференциация — один из важнейших составных элементов системы семенного размножения вида в популяции, поэтому ее детальное изучение имеет особое значение для редких видов или видов, имеющих тенденцию к сокращению численности [1].

По мнению А. П. Меликяна [2], в процессе эволюции у цветковых растений выработались наследственно устойчивые морфо-физиологические различия, связанные с дифференциацией особей, которые способствуют успеху перекрестного опыления, и, как результат, приводят к расширению ареалов видов.

Среди различных половых форм достаточно большое внимание исследователей привлекает гинодиэция (женская двудомность), которая была открыта и впервые изучена Чарльзом Дарвином. Кроме того, она является достаточно устойчивой формой полового диморфизма.

Гинодиэция (ГДЭ) характеризуется наличием женских и обоеполых цветков на разных особях (многие губоцветные, гвоздичные и др.).

К сожалению, за последние десять-пятнадцать лет имеется очень малое количество публикаций, касающихся проблемы пола у растений вообще и гинодиэции в частности. Наиболее последовательно и систематически явление гинодиэции изучалось в 70-е — 80-е гг. XX в. А. Н. Пономаревым и Е. И. Демьяновой [3]. У каждого изученного ими вида пропорция женской формы в видовой популяции представляет характерный видовой признак. Авторы выделили несколько групп видов по процентному соотношению женских и обоеполых особей в общем составе популяции. В этих группах доля женских особей возрастает от единичных процентов и даже долей до 48%. У немногих видов отмечено преобладание женских особей, а также сильное колебание их относительного количества в разных условиях местообитания [3]. Авторы в своих исследованиях приходят к выводу, имеющему общее значение: половая структура популяции у растений относительно специфична для вида, но не фиксирована строго и подвержена колебаниям [4].

С гинодиэцией часто связано явление частичной андростерильности (ЧА), также впервые отмеченное Ч. Дарвином, которое заключается в том, что в популяциях встречаются обоеполые особи с цветками на различных стадиях редукции андроеца, полной стерильностью пыльцы, уменьшением размеров околоцветника (особенно венчика). Ч. Дарвин такие цветки считал переходными, а также свидетельством

эволюционного происхождения женских особей от гермафродитных путем редукции андроцея. Сегодня не вызывает сомнения происхождение женских цветков от обоеполюх. Цитоэмбриологические исследования показали, что первоначально женские цветки закладываются как потенциально обоеполюе. В дальнейшем наблюдается целая гамма отклонений от нормального течения эмбриологических процессов на разных стадиях формирования андроцея в пределах всего растения [5].

После Ч. Дарвина ЧА изучалась в различных аспектах: в связи с апомиксисом, цитоэмбриологией разных половых форм, механизмами определения и контроля пола, полиплоидией, цитоплазматической и ядерной мужской стерильностью. Важное место явление ЧА занимает при определении типов сексуализации и соотношения половых форм особей в популяциях [6].

Как справедливо отмечает Е. И. Демьянова [5], интерпретация соотношения полов у гинодиэичных видов крайне затруднена из-за почти полного отсутствия данных по генетике женской двудомности, в том числе и по наследованию пола. На примере немногих изученных в этом плане видов становится ясно, что характер наследования мужской стерильности у гинодиэичных видов довольно разнообразен и может быть неодинаков у представителей одного семейства и даже рода.

Проанализировав распространение частичной андростерильности у ряда гвоздичных, Н. П. Старшова [6] приходит к выводу о том, что, возможно, ЧА у них не является эволюционным этапом на пути становления ГДЭ, а только сопровождает половую дифференциацию, являясь побочным эффектом, своего рода «генетическим браком». Этот «брак» сохраняется в популяциях либо в силу его нейтральности, либо из-за некоторого генетического и селективного преимущества, а значительная доля ЧА-цветков во флоральном соотношении, вероятно, влияет на выбор пыльцы при оплодотворении и на генетический характер потомства, тем самым, усиливая эффект ГДЭ.

Автор работы [7] выделяет 3 формы стерильности андроцея: 1) абортивность пыльцы; 2) деформация или отсутствие тычинок; 3) функциональная стерильность в результате отсутствия вскрывания пыльников (последнее нередко сочетается с частичной стерильностью пыльцы).

Наше исследование отражает ряд аспектов сексуализации *Dianthus volgicus* Juz. (*Caryophyllaceae*) — поволжского неозндемика, занесенного в Красные книги нескольких областей Среднего Поволжья. В данной работе были поставлены следующие задачи:

- провести детальный количественный анализ распространения частичной андростерильности в различных популяциях *D. volgicus*;
- выяснить постоянство данного признака как в географическом аспекте, так и во времени;
- выявить влияние доли ЧА-цветков на флоральное соотношение полов, как одну из характеристик половой тенденции, влияющей, в том числе и на семенную продуктивность популяции.

Методика исследований

Исследования проводились в природных популяциях Ульяновской области (в Тереньгульском районе, к северо-востоку от с. Красноборск в 1997, 2008, 2009 гг., в Ульяновском районе, к югу от с. Большие Ключищи в 2008 г.) и в г. Тольятти в 2009 г.

По традиционным и общепринятым методикам [8, 9] в популяциях закладывали пробные площадки в виде трансект размером 10 м² (1×10 м). На каждой площадке в пределах трансекты срезали со всех цветущих подушек по 5 генеративных побегов, которые связывали в пучки. В лаборатории определяли пол каждого цветка и наличие частичной андростерильности, заполняли соответствующие таблицы после математической обработки. У изучаемого вида ЧА-цветками считались только те, у которых в той или иной степени структурно проявлялась мужская стерильность, т. е. имелись одна или несколько тычинок с укороченной тычиночной нитью и редуцированным пыльником. Для получения представлений о степени структурной редукции андроеца в каждом отдельном ЧА-цветке подсчитывали число редуцированных тычинок.

Результаты исследований

ЧА-цветки являются обоеполыми, но их мужская функция снижена из-за редукции одной или нескольких тычинок. У *D. volgicus* может быть редуцировано от одной до девяти тычинок. Как видно из табл. 1, среднее число таких тычинок равно трем, что соответствует литературным данным по частичной андростерильности у некоторых других видов [6, 10].

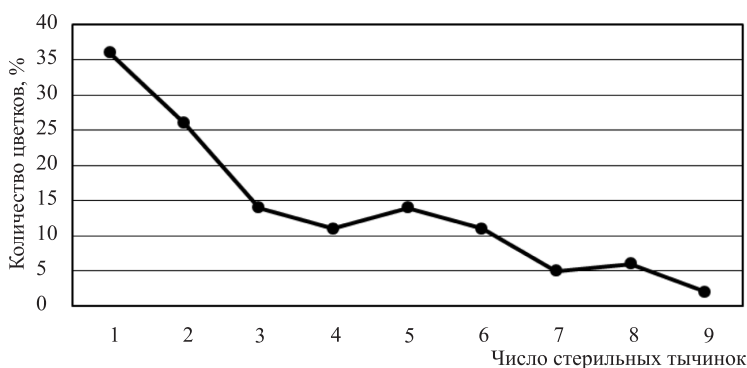
Таблица 1. Степень редукции андроеца ЧА-цветков у *D. volgicus*

Популяции		Всего исследовано ЧА-цветков	Распределение по числу стерильных тычинок			$M \pm m_m$, шт.	V, %	P, %
			1-3	4-6	7-9			
I	с. Красноборск 1997 г.	144	101	31	13	2,69 ± 0,16	72,49	6,0
	с. Красноборск 2008 г.	121	80	31	10	3,03 ± 0,19	71,29	6,47
	с. Красноборск 2009 г.	125	76	36	13	3,29 ± 0,19	67,78	6,05
II	с. Б. Ключищи 2008 г.	49	29	13	7	3,31 ± 0,32	67,37	9,60
III	г. Тольятти 2009 г.	33	22	8	3	2,88 ± 0,40	80,56	1,20

П р и м е ч а н и е. $M \pm m_m$, шт. — среднее арифметическое и ошибка среднего арифметического; V, % — коэффициент вариации; P, % — показатель точности [11].

Однако наибольшую долю составляют цветки с одной или двумя редуцированными тычинками, что ясно видно из рисунка, который отражает вариационный ряд по числу стерильных тычинок в красноборской популяции в 2009 г. Отметим, что в разные годы наблюдений в различных популяциях изучаемого вида вариационные ряды сходны.

Есть данные, что естественный отбор не стимулирует, а, скорее, сдерживает уровень ЧА до определенных пределов [6]. Из табл. 2 видно, что доля ЧА-цветков в исследованных популяциях колебалась от 8,2 до 11,38%, т. е. составила в среднем около 10% от всех гермафродитных. Для *D. volgicus* это можно считать достаточно постоянным



Вариационный ряд по числу стерильных тычинок у *D. volgicus* (с. Красноборск, 2009 г.)

признаком, так как его показатели сходны в разных популяциях и слабо варьируют в пределах одной популяции.

Таблица 2. Доля ЧА-цветков от общего числа обоеполых (σ°) у *D. volgicus*

Популяции		Сумма (σ°) и ЧА-цветков	Доля ЧА-цветков	
			абс.	%
I	с. Красноборск 1997 г.	1434	144	10,04
	с. Красноборск 2008 г.	1063	121	11,38
	с. Красноборск 2009 г.	1523	125	8,20
II	с. Б. Ключищи 2008 г.	471	49	10,40
III	г. Тольятти 2009 г.	335	33	9,85

Таким образом, в частичной андростерильности можно видеть подтверждение представлений о том, что у растений пол — явление не только и не столько качественное, сколько количественное.

Анализ другого популяционного аспекта: флорального соотношения полов и связанного с ним опылительного потенциала [12], позволяет определить половую тенденцию в популяции: сдвиг половой функции в мужскую или женскую сторону и участие ЧА-цветков в реализации этих функций, общую картину передачи информации по отцовской и материнской линиям. При ГДЭ пыльцевая продукция распределяется между гермафродитными и женскими цветками и особями, поэтому при увеличении числа последних опылительный потенциал падает.

Опылительный потенциал (X) рассчитывался по формуле [13]:

$$X = \frac{n_{\sigma^{\circ}\text{цв.}} + n_{\text{ЧАцв.}}}{n_{\sigma^{\circ}\text{цв.}} + n_{\text{ЧАцв.}} + n_{\text{♀цв.}}},$$

где $n_{\sigma^{\circ}\text{цв.}}$ — количество гермафродитных, $n_{\text{ЧАцв.}}$ — частично андростерильных, и $n_{\text{♀цв.}}$ — женских цветков.

Из приведенной формулы следует, что опылительный потенциал при ГДЭ всегда меньше единицы, что объясняется определенной долей ♀ цветков.

Ведущее место в популяциях *D. volgicus* занимают ♂ цветки (табл. 3). Так, в красноборской популяции (I) в 2008 г. их доля составила 82,7%, а в популяции у села Б.Ключищи (II) — 86,7%. Доля ♀ и ЧА-цветков по сравнению с ♂ значительно меньше. А по отношению друг к другу их количество может меняться. Так, в популяции II в 2008 г. на один ♀ цветок приходилось три ЧА-цветка, а в популяции III в 2009 г. — 1,2 ЧА-цветка. Увеличение доли ♂ цветков и уменьшение доли ♀ цветков во всех популяциях в конечном счете приводит к увеличению опылительного потенциала.

Данные табл. 3 показывают, что количество женских и ЧА-цветков сдерживается на определенном уровне и обычно не превышает 10%. Например, доля ♀ цветков в исследованных популяциях колебалась от 3,3 до 7,5% (исключение составила популяция I в 1997 г. — 15,6%). Доля ЧА-цветков колебалась от 7,7 до 10,6%. Вследствие этого опылительный потенциал высок и его величина изменяется незначительно: от 0,84 (в популяции I в 1997 г.) до 0,97 (в популяции II в 2008 г.).

Таблица 3. Флоральное соотношение полов в популяциях *D. volgicus*

Популяции		Исследовано цветков		Половые формы цветков			Флоральное соотношение 1♀:n♂:nЧА	Опылительный потенциал (X)
				♀	♂	ЧА		
I	с. Красноборск 1997 г.	1700	абс.	265	1290	144	1:5:0,6	0,84
			%	15,6	75,9	8,5		
	с. Красноборск 2008 г.	1139	абс.	76	942	121	1:12:1,6	0,93
			%	6,7	82,7	10,6		
	с. Красноборск 2009 г.	1624	абс.	101	1398	125	1:14:1,2	0,94
			%	6,2	86,1	7,7		
II	с. Б. Ключищи 2008 г.	487	абс.	16	422	49	1:26:3	0,97
			%	3,3	86,7	10,0		
III	г. Тольятти 2009 г.	362	абс.	27	302	33	1:11:1,2	0,93
			%	7,5	83,4	9,1		

Заключение

Таким образом, необходимо отметить, что для *D. volgicus* характерно наличие цветков трех половых форм: обоеполых (♂), женских (♀) и частично андростерильных (ЧА), что характеризует гвоздику волжскую как типичный гинодиэцичный вид. Доля ЧА-цветков в популяциях *D. volgicus* составляет в среднем 10% от всех гермафродитных, что можно считать достаточно постоянным признаком вида. Анализ флорального соотношения полов показал, что ведущее место в популяциях гвоздики волжской занимают обоеполые цветки, количество женских и ЧА-цветков сдерживается на определенном уровне (не выше 10%), что, в свою очередь, приводит к высоким значениям опылительного потенциала, колеблющегося в пределах 0,84–0,97 и способствующего

успешному самовозобновлению и размножению вида в условиях Среднего Поволжья. Данные параметры сохраняются постоянными как во времени, так и в географически удаленных друг от друга популяциях, и могут служить одной из характеристик повожского неэндемика *D. volgicus*.

Е.И. Демьянова [5] проанализировала взгляды различных авторов на место гинодиэзии в эволюции пола у растений. Одни, вслед за Ч. Дарвином, рассматривают гинодиэзию в качестве промежуточного этапа на пути от гермафродитизма к истинной двудомности. Другие, напротив, считают, что, будучи вполне устойчивой половой формой, с хорошо сбалансированной системой скрещивания, она не обнаруживает тенденции к двудомности. Полученные нами данные на примере *D. volgicus* говорят в пользу второй точки зрения, так как количество женских и частично андростерильных цветков в разных популяциях в различные годы сдерживается на постоянном уровне и не превышает 10%.

Исследование вопроса, касающегося частичной андростерильности, сопутствующей гинодиэзии, флорального соотношения полов вскрывает и еще одну проблему. Поскольку у женских растений перекрестное опыление служит единственным способом опыления, это обстоятельство значительно усиливает гибридизационные процессы, часто «размывая» границы между близкими видами [5]. Вероятно, в том числе и в этом кроется причина не до конца ясного систематического положения *D. volgicus*. В силу своей малой изученности данный вид иногда считают произошедшим от *D. arenarius* L. [14–16], а иногда указывают как *D. squarrosus* Bieb. [17, 18]. В сводке сосудистых растений С.К. Черепанова [19] все три вида отмечаются как самостоятельные таксоны.

Оспаривая мнение некоторых авторов [6], автор настоящей работы считает, что частичная андростерильность не является генетическим «браком», поскольку все, что существует в природе (и достаточно устойчиво существует), неслучайно. Вероятно, роль частичной андростерильности заключается в том, что она дополняет генетическое разнообразие, способствует усилению гибридизационных процессов, что очень важно для успешного существования и выживания такого редкого эндемика, как *D. volgicus*, — вида, имеющего достаточно небольшой ареал.

Литература

1. Старшова Н.П., Баранникова Н.Н. Половая дифференциация ценопопуляций *Dianthus stenocalyx* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 3. С. 79–90.
2. Меликян А.П. Половой полиморфизм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 73–75.
3. Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 7. С. 1017–1024.
4. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с.
5. Демьянова Е.И. Гинодиэция // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 78–82.
6. Старшова Н.П. Частичная андростерильность популяций некоторых представителей семейства *Caryophyllaceae* // Бот. журн. 1996. Т. 81, № 1. С. 64–74.
7. Gabelman W.H. Male sterility in vegetable breeding // Genetics in plant breeding. Brookhaven Symp. Biol. 1956. Vol. 9. P. 113–122.
8. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань, 1989. 148 с.

9. Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1988. 183 с.
10. Демьянова Е. И. К изучению гинодиэции в роде *Dianthus* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1981. № 1. С. 65–74.
11. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1990. 296 с.
12. Старшова Н. П. Популяционные аспекты детерминации пола // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 88–93.
13. Старшова Н. П. Программно-методические подходы к исследованию половой дифференциации (на примере *Silene borystenica* (Grun) Wales) // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. Тр. БИН РАН им. В. Л. Комарова. Вып. 8. СПб., 1993. С. 64–75.
14. Красная книга Пензенской области: в 2 т. // Растения и грибы. Пенза: ИПК «Пензенская правда», 2002. Т. 1. 160 с.
15. Красная книга Республики Мордовия: в 2 т. // Редкие виды растений, лишайников и грибов. Саранск: Мордов. кн. изд-во, 2003. Т. 1. 288 с.
16. Особо охраняемые природные территории Ульяновской области / под ред. В. В. Благовещенского. Ульяновск: «Дом печати», 1997. 184 с.
17. Маевский П. Ф. Флора средней полосы Европейской России. Изд. 10-е. М.: КМК, 2006. 880 с.
18. Сенатор С. А., Саксонов С. В. Обзор гвоздичных (*Caryophyllaceae*) флоры Самарской Луки. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии // Самарская Лука. 2009. Т. 18, № 2. С. 109–125.
19. Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Статья поступила в редакцию 15 марта 2012 г.