

А.С. Назаренко

## РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ *FUMANA PROCUMBENS* (DUNAL) GREN. & GODR. В ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОПУЛЯЦИИ НА ЮГО-ВОСТОКЕ УКРАИНЫ

*Fumana procumbens* (Dunal) Gren. & Godr., охрана, семенное размножение, юго-восток Украины

### Введение

На юго-востоке Украины меловая растительность представлена в основном небольшими по площади относительно изолированными участками. Растения мелов характеризуются узкой эколого-ценотической амплитудой, кроме того, ряд типичных представителей флоры меловых обнажений в регионе находится на северной или южной границе ареала. Все это обуславливает повышенную уязвимость комплекса намеловой флоры и растительности при воздействии антропогенных факторов.

Популяции на границе видového ареала представляют особый интерес для изучения в эволюционном, фитогеографическом, экологическом аспектах. Кроме того, они имеют высокую созологическую ценность не только вследствие сниженной устойчивости к воздействию естественных и антропогенных факторов, но и благодаря их генетической, фенотипической или экологической уникальности. Фрагментация и изоляция пограничноареальных популяций часто, хотя и не всегда, приводит к повышению вероятности случайных флуктуаций численности и неблагоприятных изменений генетической структуры популяции. У растений это может проявляться в снижении жизнеспособности особей, уменьшении их устойчивости к стрессовым воздействиям, угнетению репродукции вследствие различных причин, например, недостаточного опыления, однако это не является общей закономерностью, и данный аспект требует дальнейших исследований [11].

*Fumana procumbens* (Dunal) Gren. & Godr. – европейско-средиземноморско-переднеазиатский вид, ареал которого охватывает Среднюю и Атлантическую Европу, Средиземноморье, Кавказ, Среднюю и Малую Азию, Иран. В пределах Восточной Европы вид естественно произрастает в Бессарабии, в Степном и Горном Крыму [2, 7]. На юго-востоке Украины *F. procumbens* находится на северной границе ареала за пределами основного распространения и рассматривается как автохтонный реликтовый элемент флоры Донецкого края [6]. Вид отнесен к категории находящихся под угрозой исчезновения, требует охраны [8]. Единственное изолированное местонахождение вида на Донецком крае обнаружено в 1987 г. (Донецкая обл., г. Краматорск, с. Беленькое, меловые склоны) [5], ближайшие известные локалитеты находятся на территории Крымского полуострова (Южный берег Крыма, предгорья и яйлы [2]), где вид является обычным. В пределах своего ареала *F. procumbens* встречается на сухих щебнистых склонах, каменистых обнажениях, песках. В изолированном локалитете на Донецком крае встречается только на более-менее открытых меловых склонах как ассектатор в составе намеловых тимьянников [6], но не занимает здесь всех подходящих экотопов и не распространяется на прилегающие территории. Изучены эколого-ценотические особенности, пространственная и возрастная структуры данной популяции, в частности, установлено, что плотность популяции и возрастной спектр зависят от фитоценотической обстановки и могут

изменяться в результате конкурентных взаимодействий между растениями [6]. Повторные популяционные исследования не проводились, репродуктивные особенности *F. procumbens* в этой популяции не изучались.

Для *F. procumbens*, как и для других представителей семейства *Cistaceae*, характерно явление твердосемянности [12]. Присущий твердым семенам экзогенный покой обеспечивает формирование значительного почвенного банка семян. Это явление играет важную роль в семенном возобновлении популяций растений в экосистемах аридных зон, особенно характерно оно для представителей растительности средиземноморского типа [10, 12].

По литературным данным, для изучаемого вида в разных партиях семян процент твердосемянности, определенный по всхожести скарифицированных и нескарифицированных семян, составлял не менее 50%, а в большинстве образцов все семена оказывались твердыми [12]. При исследовании семян *F. procumbens* из крымских популяций отмечалось, что прорастание семян происходило после 5-дневной холодной стратификации [9], влияние скарификации и тепловой обработки, используемых для устранения твердосемянности, по-видимому, не проводилось.

**Цель работы** – изучить репродуктивные показатели *F. procumbens*, в частности, особенности дисперсии семян, семенную продуктивность и качество семян в дизъюнктивной пограничноареальной популяции на юго-востоке Украины.

#### **Объекты и методики исследований**

Для изучения репродуктивных характеристик в 2013 году обследованы фрагменты популяции *F. procumbens* в указанном локалитете в нижней части меловых склонов южной экспозиции, в сообществах формаций *Thymeta cretacea* и *Helianthemeta cretophili*. Исследование фитоценотического окружения, пространственного размещения особей и особенностей дисперсии плодов и семян проводили на 20 пробных площадках площадью 1 м<sup>2</sup>. Сбор плодов разной степени зрелости проводили в августе 2013 г. Для оценки семенной продуктивности обследованы 25 средневозрастных генеративных особей. Подсчитано количество вызревших плодов на растении, в нераскрывшихся плодах определено количество семян, количество завязавшихся семян, количество шуплых и выполненных, внешне полноценных семян. Жизнеспособность выполненных семян оценивали по их способности прорасти, все непроросшие семена вскрывали для оценки состояния зародыша. Проращивание семян проводили в лабораторных условиях в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при температуре 20-22°C в течение 1 месяца. Скарифицированные и интактные семена высевали после 6 месяцев сухого хранения в 4 повторностях по 50 штук. Полученные данные обработаны статистически.

#### **Результаты исследований и их обсуждение**

В указанном локалитете в сообществах формаций *Thymeta cretacea* и *Helianthemeta cretophili* на склонах южной экспозиции непосредственно на пробных площадках, где встречаются группы особей *F. procumbens*, чаще всего отмечались виды *Festuca valesiaca* Gaudin, *Teucrium polium* L., *Koeleria talievii* Lavrenko, *Helianthemum cretophilum* Klokov & Dobroc., *Thymus cretaceus* Klokov & Des.-Shost. (локально доминируют), а также *Euphorbia cretophila* Klokov, *E. seguierana* Neck., *Stipa capillata* L., *Asperula tephrocarpa* Czern. ex M.Pop. & Chrshan., *Linaria vulgaris* L., *Salvia tesquicola* Klokov & Pobed., *Cephalaria uralensis* (Murray) Roem. & Schult., *Linum ucranicum* (Griseb. ex Planch.) Czern., *Odontites luteus* (L.) Clairv.

Размещение особей в исследованной популяции *F. procumbens* групповое. Скопления особей встречаются на ограниченных небольших участках с невысоким общим проективным покрытием (до 30–40%). В основном популяция представлена одновозрастными группами. Наиболее плотные группы состоят из прегенеративных растений (большой частью виргинильных, иногда с единичными молодыми генеративными особями) и встречаются на практически лишенных растительности участках в нижней части склонов. Группы, состоящие из средневозрастных и старых генеративных растений, меньшей плотности – до 10 особей на 1 м<sup>2</sup> – и отмечаются также на участках с более густым растительным покровом.

Диаспору *F. procumbens* составляет плод-коробочка вместе с неопавшими чашелистиками и плодоножкой. Полное раскрытие плодов и дисперсия семян происходит уже после опадания целых плодов. Основным механизмом распространения плодов и семян – барохория, в дальнейшем возможен перенос коробочек по поверхности почвы с помощью ветра, чему способствует наличие чашелистиков; ряд особенностей диаспоры (упругая изогнутая плодоножка, упругие створки коробочки, пружинящие при раскрытии) может обеспечить баллистическое и автомеханохорное распространение семян [3]. Однако наблюдения подтверждают, что все эти дополнительные механизмы дисперсии семян оказываются не слишком эффективными для их переноса на значительные расстояния от материнского растения. В конце периода плодоношения *F. procumbens* большая часть плодов и семян находится вблизи материнского растения, на расстоянии не более 20 см от него. Наибольшие скопления осыпавшихся плодов отмечались на небольших, свободных от растительности участках, что может отчасти способствовать формированию групповой пространственной структуры популяции.

Семена *F. procumbens* диморфные вследствие взаимного расположения семян в коробочке [1]. Верхние семена в гнезде (морфа 1) образуются из анатропных семязачатков, яйцевидные, уплощенные, с хорошо выраженным рафем, проходящим почти по всей длине семени. Нижние семена (морфа 2) образуются из гемитропных семязачатков, трехгранные, рафем доходит до середины семени. Соотношение семян разных морф в совокупной выборке составляет приблизительно 1:3. Семена обеих морф различаются только по соотношению ширины и толщины семени, достоверных различий по длине семени и показателю массы 1000 семян не выявлено (табл. 1). Не различались они также по жизнеспособности, всхожести и степени выраженности твердосемянности, т.е. в данном случае проявляется топографическая неоднородность семян в отличие от истинного гетероморфизма [4].

Таблица 1. Размеры и масса семян *Fumana procumbens* (Dunal) Gren. & Godr. в изолированной популяции на юго-востоке Украины

Признаки семян	Морфа 1, M±m	Морфа 2, M±m	p
Длина, мм	2,3 ± 0,02	2,3 ± 0,02	>0,05
Ширина, мм	1,8 ± 0,02	1,6 ± 0,02	<0,001
Толщина, мм	1,2 ± 0,01	1,5 ± 0,01	<0,001
Масса 1000 семян, г	2,90 ± 0,025	2,87 ± 0,017	>0,05

П р и м е ч а н и е: M±m – среднее значение ± ошибка, p – уровень достоверности различий

Исследована семенная продуктивность растений *F. procumbens* в изучаемой популяции. На растениях средневозрастной генеративной группы образуется от 4–6 до 35–38 плодов. В среднем не более 4% плодов являются полностью стерильными и не дают полноценных семян. В 26% плодов завязывались семена из всех семяпочек, для 22% плодов отмечена полная реализация всех образовавшихся семяпочек. В среднем в плоде из 79% семяпочек завязываются семена, из них вызревает более 95%. В итоге 77% семяпочек реализуется в вызревшие семена. Потенциальная семенная продуктивность в расчете на особь составляет в среднем 178 семян, фактическая, с учетом формирования внешне нормальных, но пустых или нежизнеспособных семян – 123 семени.

Семена *F. procumbens* после скарификации показали высокую всхожесть в лабораторных условиях (табл. 2). Снижение всхожести происходит большей частью за счет формирования пустых семян (8,3%), в меньшей степени – за счет образования выполненных, но нежизнеспособных семян (1,1%).

Это свидетельствует о высокой эффективности опыления и благоприятных условиях для вызревания семян, которое в подавляющем большинстве случаев протекает без нарушений.

Таблица 2. Семенная продуктивность растений и качество семян *Fumana procumbens* (Dunal) Gren. & Godr. в изолированной популяции на юго-востоке Украины

Показатели семенной продуктивности и качества семян	Среднее значение, $M \pm m$	Лимиты
Количество плодов на растении, шт.	$20,3 \pm 2,48$	6–35
Количество семяпочек в завязи, шт.	$8,8 \pm 0,10$	7–11
Количество завязавшихся семян в плоде, шт.	$7,0 \pm 0,27$	3–10
Количество вызревших семян в плоде, шт.	$6,7 \pm 0,32$	0–10
Жизнеспособность семян, %	$90,7 \pm 0,14$	-
Пустосемянность, %	$8,31 \pm 0,09$	-

Примечание:  $M \pm m$  – среднее значение  $\pm$  ошибка

Семена *F. procumbens* из исследуемой популяции характеризовались выраженной твердосемянностью, другие типы покоя семян для них были не характерны. Прорастание семян наблюдалось только после скарификации. Скарифицированные семена *F. procumbens* быстро набухают и начинают прорастать уже на второй день после посева, максимум прорастания наблюдается на второй–третий день после начала прорастания, таким образом через три дня после начала прорастания прорастает в среднем 72% всхожих семян. В течение 20 дней после начала прорастания проросли все всхожие семена.

По особенностям динамики прорастания скарифицированных семян *F. procumbens* может быть отнесена к группе растений с быстрым и дружным прорастанием семян, однако такой тип прорастания в естественных условиях может реализоваться после воздействия пирогенного фактора, когда из состояния покоя выводится одновременно большое количество семян. При отсутствии регулярных пожаров семенной банк реализуется постепенно, и твердосемянность способствует

колонизации открытых участков, не занятых растительным покровом, где амплитуда колебаний температур на поверхности почвы достигает максимальных значений.

Таким образом, для эффективного семенного возобновления изучаемой популяции *F. procumbens* важную роль играет наличие открытых участков. Формирование пространственной структуры популяции *F. procumbens* с преобладанием групп особей одного возрастного состояния, по-видимому, обусловлено скорее особенностями жизненного цикла растений (большой длительностью отдельных возрастных состояний и повышенной смертностью особей определенного возраста) и перемещением диаспор после диссеминации (например, смыванием плодов к нижней части склонов и их накоплением в понижениях микрорельефа), чем одновременным массовым прорастанием семян урожая одного года.

### **Выводы**

Фрагменты популяции *F. procumbens* на Донецком кряже в сообществах *Thymeta cretacea* и *Helianthemeta cretophili* характеризуются групповой пространственной структурой с преобладанием групп из особей одного возрастного состояния. Особенности диссеминации *F. procumbens*, обеспечивающие распространение семян на небольшие расстояния, наряду с другими факторами, способствуют формированию групповой мозаичной пространственной структуры популяции.

Средневозрастные генеративные растения *F. procumbens* в исследуемой популяции характеризуются высокими показателями семенной продуктивности как на уровне особей (количество плодов на растении), так и на уровне отдельных цветков и плодов (процент завязавшихся и вызревших семян). Кроме того, растения продуцируют семена высокого качества. Это говорит о том, что, несмотря на изолированное периферическое положение исследуемой популяции в ареале вида, все этапы репродуктивного процесса протекают без значительных нарушений, по меньшей мере в отдельные благоприятные годы.

В исследуемой популяции реализуется одна из стратегий семенного возобновления популяций, присущих представителям средиземноморских флор. Семена характеризуются максимально выраженной твердосемянностью, что позволяет предположить наличие в популяции значительного почвенного банка семян, который может обеспечить долговременное возобновление популяции, однако для его реализации важную роль играет ценотический фактор – наличие открытых, не занятых растительным покровом участков.

1. **Вышенская Т.Д.** Семейство Cistaceae // Сравнительная анатомия семян. – СПб.: Наука, 1992. – Т. 4. – С. 239–249.  
**Vyshenskaya, T.D.**, Cistaceae family, in *Sravnitel'naya anatomiya semyan* (Comparative seed anatomy), St. Petersburg: Nauka, 1992, vol. 4, pp. 239–249.
2. **Екофлора України** / [Дідух Я.П., Коротченко І.А., Фіцайло Т.В. та ін.]; відпов. ред. Я.П. Дідух. – Київ: Фітосоціоцентр, 2010. – Т. 6. – 422 с.  
**Ekoflora Ukrainy** (Ecoflora of Ukraine), Didukh, Ja.P., Korotchenko, I.A., Fitsaylo, T.V. et al., Eds., Kyiv: Fitosotsiocenter, 2010, vol. 6.
3. **Левина Р.Е.** Способы распространения плодов и семян / Роза Ефимовна Левина. – М., 1957. – 358 с.  
**Levina, R.Ye.**, *Sposoby rasprostraneniya plodov i semyan* (The ways of fruit and seed dispersal), Moscow, 1957.
4. **Левина Р.Е.** Морфология и экология плодов / Роза Ефимовна Левина. – Л.: Наука, 1987. – 160 с.  
**Levina, R.Ye.**, *Morfologiya i ekologiya plodov* (Fruit morphology and ecology), Leningrad: Nauka, 1957.

5. **Остапко В.М.** Нове місцезнаходження *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr. на Донецькому кряжі / В.М. Остапко // Укр. ботан. журн. – 1989. – 46, № 2. – С. 88–89.  
**Ostapko, V.M.**, A new locality of *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr. in the Donets Ridge, *Ukr. Botan. Zhurn.* (Ukr. Bot. Journal), 1989, vol. 46, no. 2, pp. 88–89.
6. **Остапко В.М.** Эйдологические, популяционные и ценотические основы фитосоэологии на юго-востоке Украины / Владимир Михайлович Остапко. – Донецк: ООО «Лебедь», 2005. – 408 с.  
**Ostapko, V.M.**, *Eydologicheskiye, populyatsionnye i tsenoticheskiye osnovy fitosozologii na yugo-vostoke Ukrainy* (Eidological, population and coenotic foundations of phytosozology in the south-east of Ukraine), Donetsk, 2005.
7. **Цвелев Н.Н.** Семейство Cistaceae Juss. / Н.Н. Цвелев // Флора Восточной Европы. – СПб.: Мир и семья, 1996. – Т. 9. – С. 206–216.  
**Tsvelyov, N.N.**, Cistaceae Juss. family, in *Flora Vostochnoy Yevropy* (Flora of Eastern Europe), St. Petersburg: Mir i Semya, 1996, vol. 9, pp. 206–216.
8. **Червона** книга Донецької області: рослинний світ (рослини, що підлягають охороні в Донецькій області) / [Під заг. ред. В.М. Остапка]. – Донецьк: Новая печать, 2010. – 432 с.  
**Chervona knyga Donetskoj oblasti: roslynny svit (roslyny, shcho pidlyagayut okhoroni u Donetskiy oblasti** (Red book of the Donetsk Region: plants (Protected plants in the Donetsk region), Ostapko, V.M., Ed., Donetsk: Novaya pechat, 2010.
9. **Шевченко С.В.** Гафарова М.А. Некоторые особенности эмбриологии *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr. (сем. Cistaceae) / С.В. Шевченко, М.А. Гафарова // Чорноморський ботан. журнал. – 2012. – 8, № 4. – С. 379–385.  
**Shevchenko, S.V.**, and Gapharova, M.A., Some embryology features of the *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr. (fam. Cistaceae), *Chornomors'k. bot. zhurn.* (Chornomorsky Bot. Journ.), 2012, vol. 8, no. 4, pp. 379–385.
10. **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities**, Fenner, M., Ed., Wallingford, UK: CABI Publishing, 2000.
11. **Sexton, J.P.**, McIntyre, P.J., Angert, A.L., and Rice, K.J., Evolution and ecology of species range limits, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2009, vol. 40, p. 415–436.
12. **Thanos, C.A.**, Georghiou, K., Kadis, C., and Pantazi, C., Cistaceae: a plant family with hard seeds, *Israel J. Bot.*, 1992, vol. 41, p. 251–263.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Поступила 03.07.2014

УДК 502.75: 581.162(477.60)

## РЕПРОДУКТИВНІ ПОКАЗНИКИ *FUMANA PROCUMBENS* (DUNAL) GREN. & GODR. В ІЗОЛЬОВАНІЙ ПОПУЛЯЦІЇ НА ПІВДЕННОМУ СХОДІ УКРАЇНИ

Г.С. Назаренко

Донецький ботанічний сад НАН України

Рослини *F. procumbens* в ізольованій пограничноареальній популяції на Донецькому кряжі характеризуються високою насінневою продуктивністю та утворюють насіння високої якості, яке має виражений екзогенний спокій (твердонасінність). Це може забезпечити регулярне насіннєве поновлення популяції за наявності сприятливих еколого-ценотичних умов.

*Fumana procumbens* (Dunal) Gren. & Godr., охорона, насіннєве розмноження, південний схід України

UDC 502.75:581.162(477.60)

REPRODUCTIVE PARAMETERS OF *FUMANA PROCUMBENS* (DUNAL) GREN. & GODR. IN ISOLATED POPULATION IN THE SOUTH-EAST OF UKRAINE

A.S. Nazarenko

Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine

The plants of *F. procumbens* in isolated peripheral population in the South East Ukraine are characterized by a high seed production and form seeds of a high quality with expressed physical dormancy (hardseededness). This can provide regular population regeneration from seed under favorable ecological and coenotic conditions.

*Fumana procumbens* (Dunal) Gren. & Godr., rare species conservation, seed reproduction, South East Ukraine