

О.В. Зыбенко, А.С. Назаренко

АНОМАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ВИДОВ РОДА *VERONICA* L.

аномальная изменчивость, популяция, *Veronica barrelieri*, *Veronica incana*

Комплексное воздействие антропогенных и природно-климатических факторов на природные популяции степных видов влечет за собой ряд сложных ответных реакций отдельных организмов и надорганизменных популяционных систем, что вызывает необходимость их анализа с целью мониторинга и выяснения направления процессов, происходящих в этих системах. На основе популяционного мониторинга осуществляется слежение за состоянием вида в пределах ареала, что дает оценку его экологических возможностей и изменений генетической структуры [8].

Мониторинговые исследования популяционных структур невозможны без изучения аспекта неоднородности популяций растений. В структуре популяционной изменчивости растений особое место занимает тератогенез как крайнее проявление нормальной изменчивости организмов [19] и показатель неблагоприятного влияния экологических факторов различного происхождения на популяции. Аддитивный эффект различных видов антропогенного воздействия и неблагоприятных природных условий может вызывать усиление аномальной изменчивости вегетативных и генеративных органов растений [5]. Многочисленными исследованиями установлено, что морфогенетические отклонения от нормы могут носить массовый характер, иногда охватывая целые популяции, особенно в фитоценозах, подвергающихся антропогенному влиянию [1, 15]. Подобные массовые проявления тератогенеза в природных популяциях были обнаружены у представителей видов рода *Veronica* L. (*Veronica barrelieri* Schott и *Veronica incana* L.).

Целью данной работы является анализ особенностей аномальной изменчивости растений видов рода *Veronica* в природных популяциях на юго-востоке Украины.

Материал собирали методом стационарного и полустационарного обследования популяций. Были обследованы 11 природных популяций *V. barrelieri* и 5 популяций *V. incana* в степных фитоценозах на юго-востоке Украины. Некоторые популяции были повторно обследованы в течение трех вегетационных сезонов (2003 – 2005 гг.).

Степные фитоценозы, в которых были исследованы популяции названных видов, характеризуются различной видовой насыщенностью и проективным покрытием, подвергаются антропогенным воздействиям разного типа и интенсивности.

В результате обследований были обнаружены две популяции *V. barrelieri*, в которых было отмечено массовое появление особей с аномальными изменениями в строении соцветий.

Популяция № 1 (в дальнейшем изложении «Балка Сухая»). Ботанический памятник природы местного значения «Балка Сухая» (Донецкая обл., Константиновский р-н). Естественные фитоценозы южного склона балки с уклоном в 3–5°. Ассоциация: *Festucetum (valesiacaе) stiposum (capillataе)*. В составе сообщества представлены: *Bromopsis riparia* (Rehman) Holub, *Filipendula vulgaris* Moench, *Salvia tesquicola* Klokov et Pobed., *S. verticillata* L., *Verbascum lychnitis* L., *Centaurea diffusa* Lam. Проективное покрытие 70 – 80%.

Популяция № 2 (в дальнейшем «Донское»). Окрестности с. Донское (Донецкая обл., Волноватский р-н). Степной участок между авторассой и железнодорожным полотном. Ассоциация: *Stipetum (capillatae) festucosum (rupicolae)*, *Stipetum (capillatae) elytrigosum (intermediae)*. В составе сообществ отмечены: *Poa compressa* L., *Crinitaria villosa* (L.) Cass., *Stachys transsilvanica* Schur, *Eryngium campestre* L., *Phlomis tuberosa* (L.) Moench, *Plantago lanceolata* L., *Teucrium polium* L. Проективное покрытие 55 – 60%.

Массовый тератогенез *V. incana* отмечен только в одной популяции (в дальнейшем изложении «Кучеров Яр»): Урочище «Кучеров Яр» (Донецкая обл., Добропольский р-н). Участок естественной степной растительности. Ассоциация *Caraganetum (fruticis) stiposum (lessingiana)*. В состав сообщества входят: *Amygdalus nana* L., *Achillea nobilis* L., *Agrimonia eupatoria* L., *Stipa capillata* L., *Origanum puberulum* (G. Beck) Klokov, *Salvia nutans* L., *Trifolium montanum* L., *Potentilla argentea* L. Проективное покрытие 70 – 80%. В остальных популяциях *V. incana* особи с аномальными изменениями вегетативных и генеративных органов отсутствовали или встречались единично.

Анализ аномальной морфологической изменчивости проводили в группе особей генеративного возрастного состояния.

Статистический анализ особей с аномальными и нормальными соцветиями был проведен на примере *V. barrelieri* в ботаническом памятнике природы местного значения «Балка Сухая» по ряду морфологических признаков побега. Для статистического анализа аномальной морфологической изменчивости в каждой популяции было отобрано по 25 растений с аномальными и нормальными соцветиями.

Часть особей *V. barrelieri* с обнаруженными отклонениями была перенесена в условия культивирования в Донецкий ботанический сад НАН Украины, где на протяжении 3 лет проводили изучение их морфогенеза, феноритмики, особенностей репродуктивной сферы. В частности, были исследованы морфометрические признаки растений: длина стебля, длина соцветия, количество соцветий, длина междоузлий, индекс листовой пластинки, длина листовой пластинки, ширина листовой пластинки; отмечали стабильность проявления и характер аномальных изменений особей; проанализированы качество семян и жизнеспособность семенного потомства аномальных растений.

Сравнительный анализ морфобиологических свойств семян проводили согласно общепринятым методикам [3, 10]. Семена отбирали отдельно с каждого растения. Проращивали на свету в чашках Петри на фильтровальной бумаге при температуре 20 – 22° С. Вес 1000 семян определяли путем взвешивания 200 семян в трехкратной повторности с последующим перерасчетом на 1000 семян. Ростовые показатели проростков определяли на 30 день.

Материал был обработан методами вариационной статистики [9].

У видов ряда *Spicatae* Boiss., к которым относятся исследуемые виды, соцветия в норме верхушечные колосовидные, иногда развиваются боковые соцветия в количестве от одного до шести в пазухах верхних листьев [7, 14]. Рост соцветий достаточно растянут – они продолжают расти и во время созревания плодов [2], в результате чего в строении соцветия иногда отмечается чередование бесплодных и плодных участков. Такая особенность роста соцветий может способствовать образованию аномалий.

Согласно данным литературных источников и наших наблюдений, представители семейства *Scrophulariaceae* Juss. характеризуются высокой склонностью к проявлению аномальной изменчивости [15, 18], тератологические изменения у представителей рода *Veronica* встречаются довольно часто и выражаются в фасциации стебля, соцветий, цветков и плодов, необычном ветвлении соцветий, варьировании в числе частей цветка, срастании листьев [13, 20].

У растений изучаемых видов рода *Veronica* нами выделены три основных типа аномалий соцветий (рис. 1): фасциация оси соцветия и связанное с ней ложное ветвление соцветий; истинное ветвление соцветий; пролификация цветков соцветия.

Образование фасциаций у изученных растений наблюдали только в соцветиях, в нижней части стебель всегда имел нормальное строение и ненарушенное листорасположение. Нижняя часть соцветий также чаще оставалась нормальной, а фасциированный участок начинался в средней части или в верхней трети соцветия. Нередко непосредственно под фасциированной частью соцветие прерывается (имеется участок без цветков длиной в несколько миллиметров) или становится разреженным (цветки здесь располагаются менее плотно, часто недоразвиты).

Фасциированный лентовидный участок оси соцветия часто выражен слабо, небольшой по протяженности, в ширину в основном достигает 2-3 мм (редко – до 6 мм). В наиболее типичных случаях фасциированная ось соцветия разделяется на несколько нормальных (ложное ветвление соцветий), реже она остается расширенной до самой верхушки, и в этом случае здесь располагаются в один ряд несколько сближенных точек роста или формируется сплошная гребневидная линия роста. Такой лентовидный стебель в верхней части иногда улитковидно скручен.

В ряде случаев после расщепления фасциированной оси образуются как лентовидно расширенные, так и нормальные разветвления, которые могут в дальнейшем в верхней части опять становиться лентовидными.

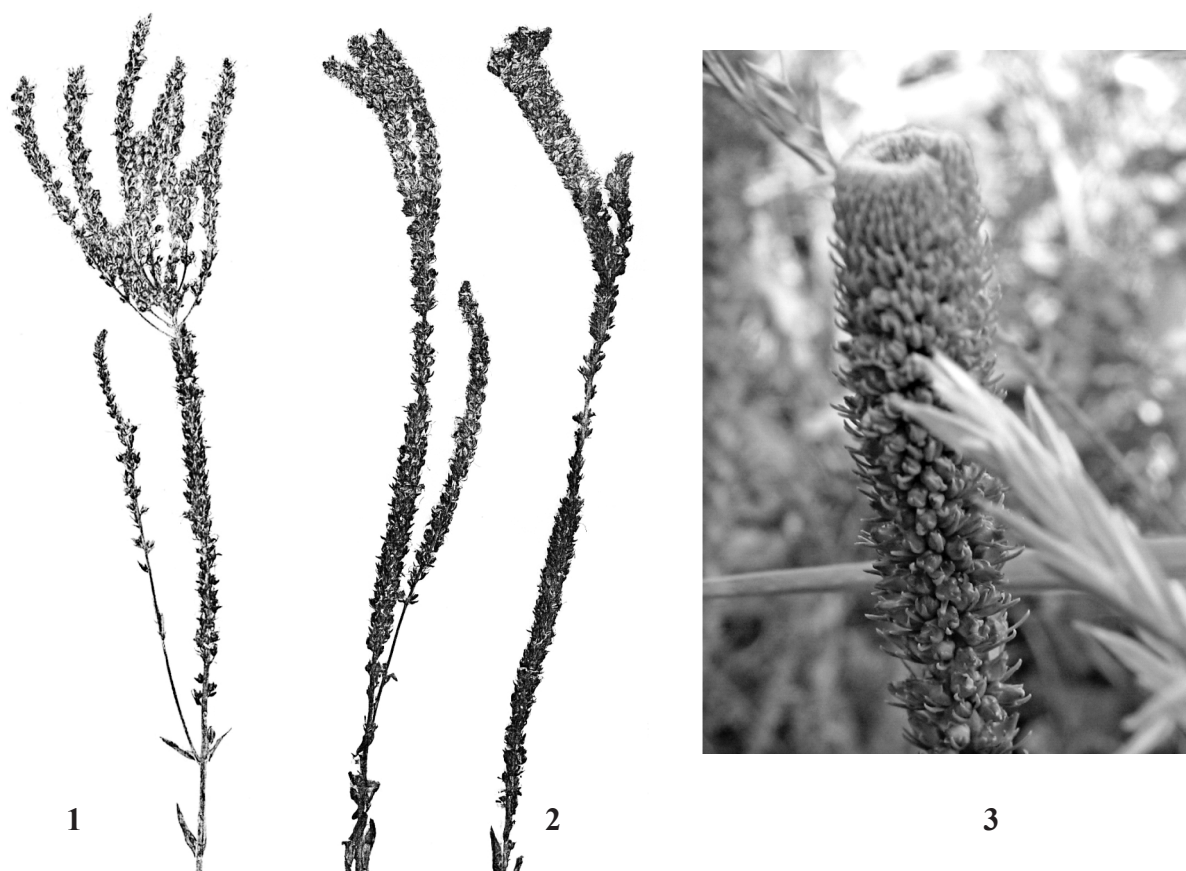


Рис. 1. Типы аномальных соцветий в природных популяциях *Veronica barrelieri* Shott:

- 1 – истинное аномальное ветвление соцветий;
- 2 – лентовидная фасциация и ложное ветвление соцветий;
- 3 – кольцевая фасциация.

Цветки на фасцированных участках соцветия развиваются нормально, отмечено формирование нормальных по строению плодов.

В большинстве случаев (до 43% аномальных растений) фасциация охватывает главное соцветие, при этом боковые соцветия чаще остаются нормальными, но могут быть и фасцированы (все или часть из них). Фасциация боковых соцветий при сохранении нормального строения главного соцветия наблюдается в среднем у 18% фасцированных растений.

В соцветиях *V. barrelieri* было отмечено формирование не только более обычной лентовидной фасциации, но и достаточно редкие разновидности фасциации – кольцевая и радиальная, которые почти всегда сочетаются с лентовидной. Частота их образования не превышает 13% всех фасцированных соцветий.

Кроме фасциаций и ложного ветвления, в строении соцветий *V. barrelieri* было отмечено истинное ветвление. В этих случаях из пазух прицветников на месте цветков развиваются нормальные по строению колосовидные соцветия. На одном главном соцветии может формироваться до 10 таких боковых соцветий. Обычно все они образуются на одном ограниченном участке оси главного соцветия, а на остальной его части располагаются нормально развитые цветки.

Небольшая часть аномальных растений (до 15%) в своем строении сочетала оба описанных типа тератологических изменений.

У растений *V. barrelieri* наблюдали ранее не отмечавшееся в регионе для данного вида и не описанное для него в известной нам литературе образование сложно разветвленных метелковидных соцветий. При этом формировались ветви II и III порядков. Данная аномалия может быть результатом пролификации всех цветков соцветия. В таких соцветиях нормальных цветков нет, все они заменены выходящими из пазух прицветников боковыми веточками, в свою очередь покрытыми прицветниками и ветвящимися. Такие аномальные формы полностью стерильны.

В изученных популяциях обоих видов в основном распространена фасциация. В популяции «Балка Сухая» она отмечена у 92% всех аномальных растений *V. barrelieri*, в то время как ветвление отмечалось лишь у 23% растений, а в других популяциях с массовым проявлением тератогенеза отмечалось только образование фасциаций. Явление пролификации не носило массового характера.

Установлено, что из двух исследованных видов *V. barrelieri* более склонна к образованию аномальных соцветий. Для этого вида вообще характерна большая полиморфность [11, 12, 16].

Морфометрические исследования аномальных и нормальных особей показали, что они достоверно различаются только по признаку «длина междоузлия» (табл. 1). Особи с аномалиями в соцветии имеют достоверно меньшую длину междоузлий. Такая особенность фасцированных растений иногда отмечается визуально [6], а нами подтверждена статистически.

При сравнении популяций изучаемых видов по процентному соотношению нормальных и тератологически измененных особей можно отметить, что доля аномальных растений в разных местообитаниях значительно варьирует (табл. 2). Кроме того, наблюдается погодичное колебание доли особей с аномальной изменчивостью генеративных органов. Так, в популяции «Донское» массовое образование тератологически измененных растений *V. barrelieri* фиксировали на протяжении двух лет, в 2003 г. доля аномальных растений составила 19,1%, а в 2004 г. – 10,1%. Это свидетельствует о непостоянстве факторов, вызвавших подобные аномалии. Вероятно, наибольшее

Таблица 1. Статистическая характеристика морфологических признаков побегов особей с нормальными и тератными соцветиями у *Veronica barrelieri* Shott, при $n=25$, $T_{st}=2,02$, $\alpha=0,05$.

Признак	Особь с нормальными соцветиями, $M \pm m$	Особь с тератными соцветиями $M \pm m$	$T_{факт}$
Длина стебля, см	25,35±1,09	23,21±0,99	1,65
Длина соцветия, см	16,38±1,41	17,65±0,91	0,85
Количество соцветий, шт.	1,64±0,25	2,33±0,29	1,81
Длина междоузлия, см	3,93±0,21	2,83±0,22	3,56
Индекс листовой пластинки	0,22±0,01	0,21±0,02	0,73
Длина листовой пластинки, см	3,50±0,17	3,38±0,21	0,46
Ширина листовой пластинки, см	0,71±0,03	0,73±0,08	0,20

Примечание: $M \pm m$ – среднее и ошибка среднего.

Таблица 2. Соотношение особей с нормальными и аномальными соцветиями в природных популяциях *Veronica barrelieri* Schott и *Veronica incana* L. (2003 г.)

Вид	Местонахождение популяции	Нормальные особи, %	Аномальные особи, %
<i>V. barrelieri</i>	Балка Сухая	66,04	33,96
	Донское	80,90	19,10
<i>V. incana</i>	Кучеров Яр	88,89	11,11

значение и влияние на проявление аномальной изменчивости у этих видов оказывают погодные условия, а также особенности роста самого соцветия. Колеблущееся количество аномалий, видимо, можно объяснить сложным характером взаимодействия природных и антропогенных факторов в разные вегетационные сезоны. По имеющимся литературным данным, тератогенез у разных видов рода *Veronica* наблюдался только при интродукции [13, 20], именно перенос в культуру и считался причиной образования аномальных форм. Однако нами тератоморфы у представителей рода были обнаружены только в природных популяциях, а при интродукции особей нормального строения в ботанический сад тератогенез у них не фиксировался. Вероятно, тератогенез у данных видов обусловлен в большей степени естественными факторами, в частности, особенностями экологических условий отдельных местообитаний, а интродукция в новые условия, по-видимому, не является решающим фактором тератогенеза у изучаемых видов.

Для дальнейшего наблюдения особи *V. barrelieri* с фасцированными соцветиями были перенесены в Донецкий ботанический сад. Аномалии в строении соцветий у этих растений проявляются стабильно на протяжении нескольких вегетационных периодов, что свидетельствует о глубоких перестройках растительного организма.

Установлено, что в условиях культуры аномальные растения проходят все стадии онтогенеза вплоть до плодоношения. Однако всхожесть и скорость прорастания семян тератологически измененных растений значительно снижена по сравнению с этими показателями для семян, полученных от нормальных растений (рис. 2). Анализ семенного потомства, сформированного аномальными особями, выявил, что оно достоверно уступает

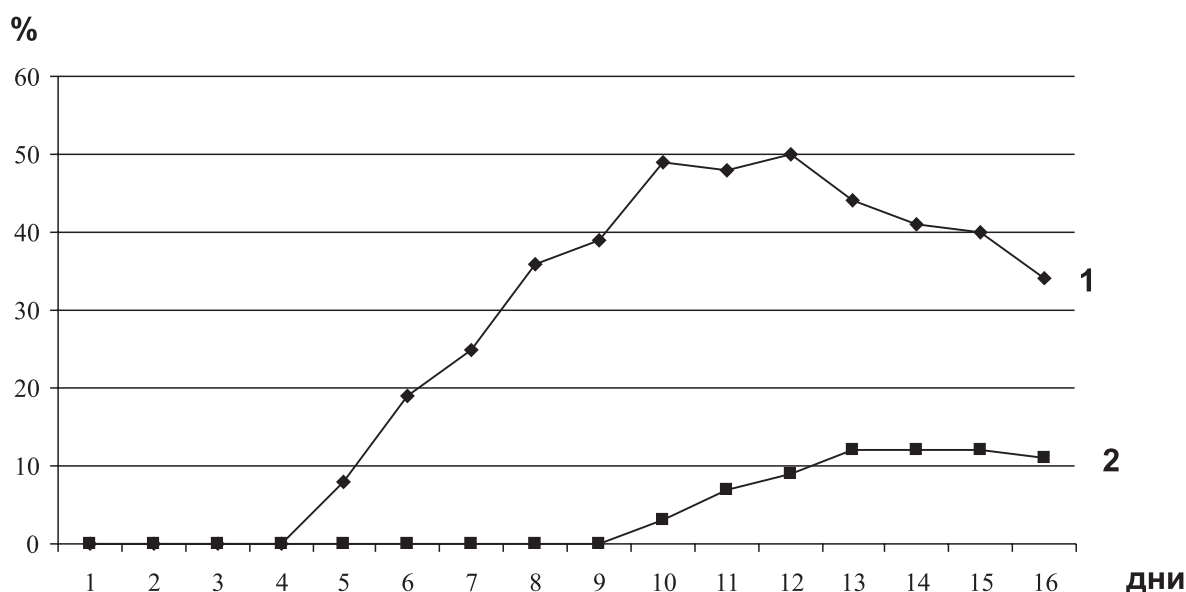


Рис. 2. Динамика прорастания семян *Veronica barrelieri* Shott:
 1 – семена, полученные от нормальных растений;
 2 – семена, полученные от тератологически измененных растений.

по весу и скорости ростовых процессов потомству от нормальных растений (табл. 3). Это ограничивает или значительно снижает возможность распространения таких особей в природе.

Следовательно, аномалии соцветия *V. barrelieri* могут приводить к нарушениям формирования зародышей и семени в целом, что в свою очередь обуславливает снижение репродуктивных свойств растения [17]. Подобное явление отмечалось и для других видов растений [1]. Раннее отмирание особей с морфологическими аномалиями обуславливает их редкую встречаемость в ценопопуляциях растений. Воздействие тератогенных факторов на фоне экстремальных природных условий может способствовать элиминации наименее устойчивых форм растений и таким образом оказывать нормализующее воздействие на популяции растений в антропогенно измененной среде [4].

Таким образом, установлено, что морфологическая поливариантность у двух видов рода *Veronica* – *V. barrelieri* и *V. incana* – может проявляться в аномальной изменчивости соцветий. Отмечены следующие виды аномалий соцветий – фасциация (лентовидная,

Таблица 3. Статистический анализ некоторых признаков семенного потомства особей с нормальными и тератными соцветиями у *Veronica barrelieri* Shott в условиях культуры

Признак	Потомство аномальных растений	Потомство нормальных растений	T st	T факт
Вес 1000 семян, г	0,057	0,099	2,77	10,05
Длина корешка проростка, мм	5,01	7,28	2,02	3,13
Длина семядоли проростка, мм	1,78	1,86	2,01	0,45

радиальная и кольцевая) и связанное с ней ложное ветвление соцветий; истинное аномальное ветвление соцветий; формирование сложно разветвленных метелковидных соцветий в результате пролификации цветков. Фасциации являются наиболее характерным типом аномалий для обоих изученных видов. Особи с фасцированными соцветиями по ряду морфометрических параметров вегетативной и генеративной сферы не отличаются от нормальных, но характеризуются укороченными междоузлиями. Выявлено, что к массовому проявлению аномалий более склонна *V. barrelieri*, которая может образовывать целые локусы тератологической изменчивости в природных популяциях. Появление многочисленных аномалий соцветий в природных популяциях *V. barrelieri* и *V. incana*, вероятно, обусловлено как погодичной флуктуацией погодных условий, так и комплексом экологических условий отдельных местообитаний. Аномалии генеративной сферы приводят к тому, что особи продуцируют слабо развитые или нежизнеспособные семена или становятся полностью стерильными, результатом чего становится ограничение их распространения в природных популяциях.

1. Барабаш Г. И., Камаева Г. М. Тератологические популяции рудеральных растений // Современные проблемы популяционной экологии: (Матер. IX Междунар. научно-практической экологической конф. – Белгород: Б. и., 2006. – С. 13 – 14.
2. Берг Р. Л., Калинин О. М., Колосова Л. Д. Сопоставление внутривидовой и межвидовой изменчивости вероник (род *Veronica*) // Журн. общ. биол. – 1973. – 34. – № 2. – С. 216 – 226.
3. Вайнагий И. В. О методе изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. – 1974. – 59. – С. 826.
4. Глазунова К.П. Популяционный подход к изучению реакций растений на комплексное воздействие естественного и антропогенного факторов // Общебиологические аспекты филогении растений: Матер. 8 Моск. совещ. – М.: Б.и., 1991. – С. 35 – 38.
5. Глухов А. З., Хархота А. И., Назаренко А. С., Лиханов А. Ф. Тератогенез растений на юго-востоке Украины. – Донецк: Норд-Пресс, 2005. – 179 с.
6. Данилова М.Ф. О природе фасциации у растений // Ботан. журн. – 1961. – 46, № 10. – С. 1545 – 1549.
7. Еленевский А. Г. Систематика и география вероник СССР и прилегающих стран. – М.: Наука, 1978. – 260 с.
8. Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Комаров А. С. и др.. Мониторинг фитопопуляций // Успехи совр. биологии, 1993. – 113, вып. 4. – С. 402 – 414.
9. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 423 с.
10. Зорина М. С., Кабанов С. П. Определение семенной продуктивности и качества семян интродуцентов // Методики интродукционных исследований Казахстана. – Алма-Ата: Наука, 1979. – С. 75 – 85.
11. Зыбенко О. В. Изменчивость количественных морфологических признаков в популяциях *Veronica barrelieri* Schott в условиях антропогенного влияния // Промышленная ботаника, 2004. – Вып. 4. – С. 135 – 140.
12. Зыбенко О. В., Остапко В. М. Фенотипическое разнообразие *Veronica barrelieri* Schott на юго-востоке Украины // Збереження біорізноманітності на південному сході України: Матер. наук.– практ. конф. – Донецьк: ТОВ „Лебідь”. 2004. – С. 26.
13. Ильенко О.О. Біологічні властивості деяких видів родини Scrophulariaceae L. при вирощуванні їх у культурі // Укр. ботан. журн. – 1982. – 39, № 5. – С. 24 – 28.
14. Карнаух С. Д. Рід *Veronica* L. // Флора УРСР: В 12 т. – К.: Вид-во АН УРСР, 1961. – Т. IX. – С. 476 – 539.
15. Кондратюк Е.Н., Бурда Р. И. Охрана фитогенофонда в условиях синантропизации растительного покрова // Генетические ресурсы растений и животных Украинской ССР. – Киев. Наук. думка, 1987. – С. 23 – 30.
16. Кондратюк Е.Н., Бурда Р. И, Остапко В. М. Конспект флоры юго-востока Украины. – Киев: Наука. думка, 1985. – 272 с.
17. Макрушина С. М. Зв'язок морфологічних пропорцій ембріонів з життєздатністю організмів нового покоління // Матер. наук. читань, присвячених 100-річчю відкриття подвійного запліднення у покритонасінних рослин професором університету Святого Володимира С. Г. Навашиним. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – С. 38 – 41.

18. Назаренко А. С. Исследование систематической предрасположенности растений под влиянием антропогенных факторов к формированию тератологических отклонений // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку: Матер. IV Міжнар. наук. конф., – Донецьк: ТОВ „Лебідь”, 2003. – С. 213 – 215.
19. Федоров Ал.А. Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений // Проблема вида в ботанике. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – С. 213 – 292.
20. Шавров Л.А. Морфологическая изменчивость растений, переселенных в Полярно-альпийский ботанический сад // Переселение растений на Полярный север. – Л.: Наука, 1967. – С. 67 – 129.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 14.05.2007

УДК 581.2:581.4:581.9

АНОМАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ВИДОВ РОДА *VERONICA* L.

О.В. Зыбенко, А.С. Назаренко

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Исследована аномальная изменчивость в популяциях двух видов рода *Veronica* L. – *Veronica barrelieri* Schott и *Veronica incana* L. Выявлены популяции исследуемых видов с массовым проявлением тератогенеза. Выделены три основных типа аномалий соцветий, один из которых описан для рода впервые. Проанализирована встречаемость аномалий в отдельных популяциях изучаемых видов и соотношение различных типов аномалий соцветий в популяциях. Установлено, что появление многочисленных аномалий, вероятно, обусловлено погодичной флуктуацией погодных условий. Выявлено, что аномальные растения, не отличаясь по ряду морфометрических показателей от нормальных растений, продуцируют семена сниженного качества, что способствует ограничению распространения потомства аномальных особей в популяциях.

UDC 581.2:581.4:581.9

ABNORMAL VARIABILITY OF *VERONICA* L. SPECIES IN NATURAL POPULATIONS

O.V. Zybenko, A.S. Nazarenko

Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. of Sci. of Ukraine

Abnormal variability in populations of two species of the genus *Veronica* L.: *Veronica barrelieri* Schott and *Veronica incana* L. is researched. Populations of the investigated species with the mass manifestation of teratogenesis are revealed. Three basic types of inflorescence abnormality are singled out. One of them is described for the genus for the first time. Occurrence of abnormality from some populations of the species under study is analysed as well as ratio of the various types of inflorescence abnormality in the populations. Occurrence of numerous abnormalities is revealed to be the cause of year-by-year fluctuation of the weather conditions. Abnormal plants which do not differ by an array of morfometric indices from the normal ones produce low quality seeds, and this is the cause of limited distribution of abnormal individual progeny in the populations.