

Г.А. Чорна

ПОШИРЕННЯ ДІАСПОР ГІДРОФІТІВ І ГЕЛОФІТІВ У ЗВ'ЯЗКУ З ПРОБЛЕМАМИ СІНАНТРОПІЗАЦІЇ

гідрохорія, анемохорія, епізоохорія, антропохорія, генеративні та вегетативні діаспори, туріони, адвентивні види, гідрофіти, гелофіти.

Вивчення способів поширення діаспор рослин різних фітоценозів [14], зокрема водних і болотних [7, 19] не лише залишається актуальним, а і набуває особливої ваги в зв'язку з двома глобальними проблемами сьогодення – збереженням фіторізноманіття, з одного боку, та фітоінвазіями і синантропізацією рослинного покриву в цілому, з іншого [21].

В той час як стосовно окремих фітоценозів, таких як пустельні, степові, лісові [13] вже в середині минулого століття було зроблено певні узагальнення щодо дисемінації видів, що їх населяють, то болотні та водні ценози вивчено в цьому аспекті лише фрагментарно [31].

Мета роботи – охарактеризувати результати досліджень поширення вегетативних і генеративних діаспор гідрофітів і гелофітів у Лісостепу України. Поряд із аналізом способів поширення типових, аборигенних для України, видів, акцентовано увагу на особливостях дисемінації та можливих способах занесення гідрофільних адвентивних видів.

Вегетативні діаспори гідрофітів. Особливістю гідрофітів є те, що на значні відстані завдяки гідрохорії та частково епіорнітохорії можуть поширюватися не лише генеративні діаспори, а і вегетативні, як неспеціалізовані, так і властиві лише їм спеціалізовані – туріони або гібернакули. Саме завдяки вегетативним зачаткам в Європу були занесені та набули значного поширення археофіти *Acorus calamus* L. та *Elodea canadensis* Michx.

Значне зростання серед кенофітів, які розповсюдились в Європі, особливо впродовж останньої чверті ХХ ст., гідрофільних видів обумовлено насамперед поширенням вегетативних діаспор. Це стосується як різноспорових водяних папоротей родів *Azolla* та *Pilularia* [8, 9], які вочевидь не могли бути занесені спорами з огляду на складний цикл розвитку, так і ряду квіткових рослин.

Lemna minuta Kunth [9], як і інші види Lemnaceae, частіше розмножується вегетативно. В силу значної інтенсивності вегетативного розмноження вид набув поширення у придунайських водоймах. Первинними агентами масового занесення вегетативних діаспор виду могли бути водоплавні птахи, тобто вид поширився епізоохорно.

Двodomні види родини Hydrocharitaceae: *Elodea densa* (Planch.) Caspari, *E. nuttallii* (Planch.) St. John [5, 29], які занесені в ряд європейських країн, в тому числі в Україну, вочевидь завдяки розвитку акваріумної культури, саме завдяки вегетативним діаспорам поширюються гідрохорно. Для *Elodea nuttallii* характерно два типи фрагментів, які забезпечують вегетативну регенерацію: апікальні бруньки та частини пагонів із чотирма меживузлями [28]. Про відсутність генеративної репродукції в межах їх вторинного ареалу свідчить той факт, що в окремих країнах зареєстровано лише чоловічі, в інших – лише жіночі екземпляри цих видів.

Первинне занесення названих та інших термофільних видів у водойми за межами їх природних ареалів відбулося насамперед із акваріумної культури, тобто завдяки особливому варіанту антропохорії. Подальше їх поширення пов'язане з гідрохорією.

Дисперсія вегетативних діаспор спостерігається не лише у алохтонних, а і в автохтонних видів гідрофітів у межах їх первинного ареалу. Для *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmberg [26], *Juncus alpinoarticulatus* Chaix ex Vill., *J. articulatus* L. [20] характерна вівіпарія. Метаморфозовані у вегетативні пагони колоски *G. maxima* переносяться гідрохорно в нові екотопи в межах малопроточних водойм або вниз за течією річок.

Для ряду еугідатофітів і плейстофітів, зокрема *Potamogeton crispus* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid., *Stratiotes aloides* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L. характерні спеціалізовані вегетативні бруньки – туріони або гібернакули, що забезпечує вегетативне розселення цих видів [16, 25]. На далекі відстані завдяки течії та вітру в *Hydrocharis morsus-ranae* переносяться не лише гібернакули, а і рамети. Формування останніх відбувається протягом вегетаційного періоду та обмежується лише температурою. Гібернакули *Hydrocharis* впадають в глибокий спокій і лише після природної стратифікації, починаючи з грудня, залежно від температури води починають проростати [11].

Утворення рамет і гібернакул не лише сприяє гідрохорному розселенню плейстофітів, а і призводить до того, що на поверхні водойм протягом вегетаційного сезону формуються їх потужні клони.

Інтенсивне клоноутворення характерне також для ряду гелофітів, зокрема *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, у якого воно відбувається внаслідок розростання горизонтальних кореневищ із наступним відмиранням їх частин, що старіють.

Кількісні показники темпів вегетативного розмноження базуються на підрахунку кількості нових бульбоцибулин, які утворилися протягом одного вегетаційного періоду на одиниці площі. На плантаціях рису *Bolboschoenus maritimus* утворює до 1000 бульбоцибулин на 1 м² в орному шарі ґрунту [1].

У літоралі водосховищ, на мілководдях ставків, уздовж берегів річок виключно вегетативно – частинами середньовікових генеративних клонів розмножується також *Glyceria maxima*. Утворення плавів на ділянках із виявленою течією сприяє відділенню ізольованих пагонів або груп пагонів, які переносяться течією на нове місце та вкорінюються [26].

Незважаючи на те, що головну роль в становленні та збереженні популяцій гідрофільних видів відіграють органи вегетативного розмноження, генеративні діаспори водних рослин важливі для їх поширення на далекі відстані та забезпечення безперервного відновлення виду, особливо в екстремальних умовах тривалого пересихання водойм [12].

Генеративні діаспори гідрофітів і гелофітів. Розсіювання насіння є важливим фактором для освоєння гідрофітами території, особливо новостворених водойм, накопичення діаспор у ґрунті при різких змінах гідрологічного режиму, єдиним способом поширення малочисельних у водоймах видів однорічників.

В той час як заболочування водойм, заселення низинних боліт відбувається головним чином завдяки вегетативним діаспорам гелофітів, на верхових болотах зростає роль генеративних діаспор при заселенні ділянок, що звільнилися від сфагнуму [17].

Діаспори більшості видів не мають очевидних морфологічних ознак – свідчень адаптації до певного агента дисемінації. Як правило, у кожному конкретному випадку спостерігається поєднання 2-4 способів поширення генеративних діаспор – поліхорія (барохорія, гідрохорія та епі- і ендозоохорія; барохорія та анемохорія тощо).

У зв'язку з різними способами дисемінації у різних видів гідрофітів і гелофітів сформувались однонасінні нерозкривні плоди, як сухі кістянки у *Trapa natans* L.s.l., сім'янки з видозміненою приквіткою, що утворює мішечок у видів роду *Carex*; супліддя, які розпадаються на окремі діаспори у міру досягання, у видів родів *Sparganium*, *Typha*; багатонасінні розкривні плоди у видів родів *Iris*, *Juncus*, *Menyanthes* тощо.

Діаспори видів роду *Rumex*, найбільш гідрофільними з яких є *Rumex aquaticus* L. та *R. hydrolapathum* Huds., це однонасінні плоди – горішки із залишками оцвітини та плодоніжки. Завдяки барохорії восени, взимку та навесні плоди поширюються на десятки сантиметрів. Листочки оцвітини збільшують парусність діаспор, які по сніговому насту значно далі переносяться вітром (анемохіонохорія).

Гідрохорія у видів роду забезпечується завдяки жовнам на листочках оцвітини, які складаються з мертвих клітин губчастої паренхіми, заповненої повітрям. Плоди *Rumex* залишаються на плаву до 1,5-2,0 місяців, розносяться повеневими водами в заплавах річок [4].

Один з найбільш розповсюджених способів поширення плодів – анемохорія широко представлений у рослин водойм і боліт. Цьому сприяє відсутність перешкод для поширення анемохорних діаспор на відкритих просторах боліт, розміщення багатьох боліт та водойм у зниженнях рельєфу, поєднання у окремих видів анемохорії з гідрохорією – ковзання по водній поверхні анемохорних діаспор *Phragmites*, *Typha* до їх намокання.

Плоди видів родів *Typha* та *Eriophorum* мають волоски, розміщені при їх основі, у складі суплідь тривалий час утримуються на материнській рослині та здатні поширюватись пізно восени і навіть взимку по сніговому насту, що сприяє поширенню на значні відстані.

В той же час, завдяки анемохорії, екотопи боліт поповнюються значним запасом діаспор синантропних видів із розміщених неподалік антропогенно змінених екотопів. А у порушенні внаслідок пасквальної дигресії екотопи впроваджуються еуанемохори родини Asteraceae: *Carduus crispus* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., види родів *Senecio*, *Crepis*.

Показові щодо особливостей поширення діаспор види родів *Carex*, *Juncus*. Особливі пристосування до гідрохорного перенесення діаспор характерні для осок, їх плоди оточені мішечком, здутим у *Carex rostrata*, Stokes, *C. vesicaria* L. або з товстими губчастими стінками у *C. atherodes* Spreng., *C. riparia* Curtis, що забезпечує їх плавучість [10, 13, 15, 18, 30]. Ефективність гідрохорії забезпечується тривалістю плавання діаспор у воді. За спостереженнями в природі плоди *C. atherodes* зберігали плавучість 8-11 днів, в лабораторії різні види *Carex* – 2,5 – 12 місяців [18, 30].

При утворенні плавів, що заростають на водоймах, однонасінні плоди осок, особливо *Carex vesicaria*, *C. riparia*, *C. pseudocyperus* L., затримуються біля них і проростають. Тому *Carex pseudocyperus*, зокрема, часто поселяється далеко від берега, вкорінюючись на плавах.

Оскільки первинний спосіб поширення діаспор осок – барохорія [10], коли безпосередньо після досягання мішечки досить швидко осипаються під впливом сили тяжіння на поверхню ґрунту, в екотопах щорічно утворюється потужний банк діаспор [27]. Барохорія таким чином виступає передумовою епізоохорії – мішечки розносяться з частками болотистого ґрунту на лапках водоплавних птахів. Діаспори *Carex pseudocyperus*, *C. bohemica* Schreb, завдяки епіморфологічним особливостям носика мішечка, можуть прикріплюватися до оперення птахів. Гідрохорні осоки можуть поширюватися також ссавцями (ондатра, лось, домашні тварини) [18]. Для ряду видів характерна ендорнітохорія, зокрема поширення багатьма видами качок, які використовують плоди осок як корм. Встановлено, що життєздатність зачатків осок в травному тракті качок зберігається протягом тривалого часу.

Експериментально доведено наявність гідрохорії у видів із губчастим оплоднем: види родів *Alisma*, *Sagittaria*; *Ranunculus lingua* L., *Comarum palustre* L.; мерикарпіями: види родів *Sium*, *Oenanthe*, *Siella*, *Cicuta*; арилусом: види роду *Nymphaea* [2, 3].

За своїми анатомо-морфологічними особливостями плоди та насіння з плавальними пристосуваннями подібні до анемохорних. Для них також характерне зменшення ваги зачатка, однак додатковою адаптивною ознакою є пристосування до захисту зародка від намокання. Незначна вага та незмочуваність забезпечують плавучість діаспор. У видів родів *Alisma*, *Oenanthe*, *Potamogeton* діаспори плавають після осипання від 2 до 10 днів, у *Sagittaria*, *Sium* – до кількох тижнів і навіть місяців.

Плавучість забезпечується розвитком у спермодермі або оплодні аеренхіми та зкорковінням. Незмочуваність діаспор досягається завдяки восковому нальоту, густому короткому опушенню, ямчастій поверхні. Однонасінні нерозкриті плодики видів роду *Alisma* вкриті одношаровою епідермою з ямчастою поверхнею. Горішки *Ranunculus lingua*, *R. sceleratus* L. вкриті багатошаровим ендокарпом із товстонасінних клітин. У гідрофільних таксонів родини Аріасеае (види родів *Sium*, *Cicuta*, *Oenanthe*, *Hydrocotyle*) аеренхіма зосереджена в ребрах мерикарпіїв, а у *Bolboschoenus maritimus* плавальний пояс із коркової тканини складає до двох третин від загальної маси горішка.

Антропохорно діаспори можуть поширюватися транспортними засобами, з сіном, вуттям та одягом людей. Ряд європейських за основним ареалом видів осок насамперед завдяки антропохорії в останні десятиріччя знайдено як адвентивні у Східному Сибіру та на Далекому Сході. В Західну Європу занесено кілька північноамериканських осок, зокрема *C. vulpinoidea* Michx., що повільно розширює свій вторинний ареал. Антропохорно розширює вторинний ареал *Bidens frondosa* L. [23].

Ми спостерігали за антропохорним поширенням рідкісного галофільного виду *C. secalina* Willd. ex Wahlenb. в заплаві р. Свинківка, басейн Ворскли на вторинних екоотопах перелогів, *C. hordeistichos* Vill. у штучних водоймах басейну Дністра.

Анемохорно, епізоохорно та антропохорно поширюється дрібне насіння видів роду *Juncus* (спермодерма набухає і ослизнюється), характерних для відкритих, слабо задернованих екоотопів, де їх діаспори здатні проростати в умовах послабленої конкуренції. Для видів роду властива значна насіннєва продуктивність. Дернинний вид *Juncus effusus* L., кожен генеративний пагін якого продукує 4-5 тисяч насінин, має загальну насіннєву продуктивність дернини до 100 тисяч насінин [20]. Здатність до тривалого зберігання схожості насіння забезпечує наявність значного насіннєвого банку в ґрунті та спалахи чисельності видів роду при порушенні трав'яного покриву. На площі в 0,5 га нараховується до 20-25 (60) млн. насінин *Juncus effusus*. В той же час види секції *Articulati* здатні до ефективного гідрохорного поширення вегетативних діаспор – напливаючих пагонів із додатковими коренями у вузлах, які відділяються від материнської рослини. Хоча чисельність останніх в 500 разів нижча за чисельність генеративних діаспор, проте вони – це вже сформовані рослини, більш життєздатні.

Вивчення біологічних особливостей *Glyceria maxima* показало, що зернівки, які поширюються гідрохорно, плавають на поверхні води до утворення додаткових коренів; на новостворені екотопи вид потрапляє завдяки епізоохорії.

Факультативними епізоохорами є також ряд інших гідрофільних видів із невеликими за розмірами діаспорами. В мулі з поверхні тіла птахів знайдено насіння *Veronica anagallis-aquatica*, *V. beccabunga* L., *Callitriche stagnalis* Scop., *Cardamine pratensis* L. тощо.

Епізоохорно поширюються у прибережних ценозах види, плоди яких мають різноманітні причепки, крючечки або шипи, зокрема види родів *Bidens* (в тому числі адвентивні), *Galium*, *Geum*. На трансформованих прибережних екоотопах виявлено рудеральні ценози епізоохора *Xanthium strumarium* L.

Ендозоохорія характерна насамперед для видів мезотрофних і евмезотрофних боліт із соковитими плодами, зокрема *Oxycoccus quadripetalus* Gilib. Малопоширена на заболочених ділянках і мірмекохорія, хоча у окремих гелофільних видів (*Viola palustris* L., *Caltha palustris* L.) розвиваються м'ясисті придатки насінини – елайосоми.

Своєрідний спосіб поширення насіння дощовою водою – гідрохазія – характерний для гідрофільних видів тимчасово пересихаючих екотопів: *Limosella aquatica* L., *Veronica scutellata* L., *Caltha palustris*. Водночас гідрохазія забезпечує сприятливі для проростання насіння умови і обумовлює періодичність розвитку видів, що поширюються саме таким способом.

Основна роль більшості пристосувань до поширення діаспор – віддалити проростаючу насінину від материнської рослини, щоб проросток не відчував затінення [6]. Це особливо актуально для гідрофільних рослин, які здебільшого розвиваються в умовах розсіяного світла. У сформованих, закритих для проростання діаспор і особливо наступного розвитку проростків, ценозів класу *Phragmito-Magnocaricetea* розвинена анемохорія або гідрохорія, які забезпечують винесення діаспор за межі угруповання. При освоєнні новостворених водойм частіше спостерігаються комбіновані способи поширення діаспор, пов'язані з різнобічною діяльністю людини, зокрема гідрохори перетворюються на антропогідрохори при проведенні гідромеліорації [3]. *Trapa natans*, після втрати природних агентів перенесення плодів [24], став переноситися з водойми у водойму з риболовецькими сітками.

Ефективним способом поширення діаспор для однорічних видів ергазіофітів, які виявляють схильність до інвазій, поширюючись берегами водойм, є автохорія. *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray поширюється завдяки барохорії, а *Impatiens glandulifera* Royle належить до механохорів – балістів [22].

Таким чином, проведений аналіз поширення діаспор гідрофітів і гелофітів показав наявність як в одних, так і в інших, поліхорії, у перших також досить ефектively гідрохорне поширення вегетативних діаспор. Саме завдяки перенесенню вегетативних зачатків у водойми Європи було занесено ряд еугідатофітів і плейстофітів. Акваріумна культура гідрофітів є одним із джерел поширення в природні водойми адвентивних видів.

1. Алексеев Ю.Е. Клубнекамыш приморский // Биологическая флора Московской области. – М.: Аргус, 1995. – Вып.11. – С.91-107.
2. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. – Л.: Наука, 1990. – 204 с.
3. Артюшенко З.Т., Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. – Л.: Наука, 1986. – 392 с.
4. Былова А.М. Щавель туполистный // Биологическая флора Московской области. – М.: Аргус, 1995. – Вып.11. – С.132-153.
5. Бялт В.В., Орлова Л.В. *Egeria densa* Planch. (Hydrocharitaceae) – новый адвентивный вид для флоры Украины // Новости систематики высших растений. – СПб.: 2003. – 35. – С.211-217.
6. Даддингтон К. Эволюционная ботаника. – М.: Мир, 1972. – 307 с.
7. Дубина Д.В. Сучасний стан та основні завдання гідроботаніки в Україні // Ботан. журн. – 2005. – 1, № 1. – С.19-38.
8. Дубина Д.В., Протопопова В.В. Знахідка *Pilularia globulifera* L. в УРСР // Укр. ботан. журн. – 1981. – 38, № 6. – С.56-59.
9. Дубина Д.В., Протопопова В.В. Новые адвентивные виды флоры УССР, причины их проникновения и расселения // Тез. докл. VII делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. – Л.: Наука, 1983. – С. 44.
10. Егорова Т.В. Распространение плодов // Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств. – СПб.: Сент-Луис, 1999. – С.79-80.
11. Кривохарченко И.С., Жмылев П.Ю., Белякова Г.А. Водокрас лягушачий // Биологическая флора Московской области. – М.: Аргус, 1995. – Вып.11. – С.56-71.
12. Лапиров А.Г. Рдест гребенчатый // Биологическая флора Московской области. – М.: Аргус, 1995. – Вып.11. – С.37-55.

13. Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1957. – 358 с.
14. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. – М.: Наука, 1981. – 96 с.
15. Левина Р.Е. Морфология и биология плодов. – Л.: Наука. 1987. – 195 с.
16. Лукина Г.А. Рясковые в природных и лабораторных условиях. – Бот. журн. – 1984 – 69, № 1. – С.81-83.
17. Мазинг В.В. О размножении и распространении растений верховых болот при помощи семян // Ежегодник о-ва естествоиспытателей при АН ЭССР, 1955. – С.141-161.
18. Нечаев А.П., Чекань В.С. Типы дисперсии осок Нижнего Приамурья // Растительн. мир Дальн. Вост. – Хабаровск: Б.и. 1976. – С.13-22.
19. Николаев И.И. Последствия непредвиденного антропогенного расселения водной фауны и флоры // Экологическое прогнозирование. – М.: Наука, 1979. – С.76-93.
20. Новиков В.С. Род ситник // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1978. – Вып.4. – С.3-51.
21. Протопопова В.В., Мосякін С.Л., Шевера М.В. Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє. – К.:Б.в., 2002. – 32 с.
22. Проць Б.Г., Крешер А. *Impatiens glandulifera* Royle у Південно-Східній Австрії та на Закарпатті (Україна) // Проблеми. ботан. і мікології на порозі третього тисячоліття. – К.; Полтава: Б.в., 1997. – С.44.
23. Радькова Н.А. Внедрение *Bidens frondosa* в черноольшаники Хоперского заповедника // Тез. VI Молодежной конф. ботаников в Санкт-Петербурге, 12-16 мая 1997г. – СПб.: Б.и., 1997. – С.86.
24. Цвелев Н.Н. О способе распространения водяного ореха *Trapa* L. в прошлом и вымирании его в историческое время // Ботан. журн. – 1964. – 49, № 9. – С.1338-1340.
25. Чорна Г.А. Еволюція життєвих форм гідрофітів в системах Пачоського-Раункієра // Пачоський та сучасна ботаніка. – Херсон: Айлант, 2004. – С.35-39.
26. Экзерцева В.В. Манник большой // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1976. – Вып.3. – С.90-104.
27. Лье К.А. Diaspore production in Norwegian Cyperaceae // Lidia, 1993. – 3, № 3. – P. 81-108.
28. Mony C., Desgranges C., Tremolieres M. Regenerative capacities of two exotic Hydrocharitaceae, *Elodea nuttallii* and *E. ernstiae* in response to flooding regimes // 8th International Conference on the Ecology and Management of Alien Plant Invasions. – Katowice, 2005. – P. 73.
29. Perring F.H. *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. // Bot. Soc. Brit. Isles proc. – 1976. – №12. – P.14-16.
30. Rigley H.N. The dispersal of plants throughout the world. – Ashford; Kent. – 1930. – 744 p.
31. Vlaming V., Proctor V. Dispersal of aquatic organisms: viability of seeds recovered from the droppings of captive killdeer and mallard ducks // Amer. J. Bot. – 1968. – 55, № 1. – P.20-26.

Уманський державний педагогічний
університет імені Павла Тичини

Надійшла 1.06.2006

УДК 581.526.3: 582

ПОШИРЕННЯ ДІАСПОР ГІДРОФІТІВ І ГЕЛОФІТІВ У ЗВ'ЯЗКУ З ПРОБЛЕМАМИ СІНАНТРОПІЗАЦІЇ

Г.А. Чорна

Уманський державний педагогічний університет ім. Павла Тичини

Розглянуто основні способи поширення генеративних діаспор гідрофітів і гелофітів: гідрохорію, анемохорію, епізоохорію тощо. Встановлено, що для більшості видів флори водойм і боліт властиве поєднання кількох способів поширення діаспор – поліхорія. Для гідрофітів, особливо адвентивних, характерне також гідрохорне поширення вегетативних діаспор, зокрема туріонів. Окремі адвентивні види гідрофітів, як неофіт *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John, потрапляють у природні водойми з акваріумної культури.

UDC 581.526.3: 582

THE PECULIARITY OF HYDROPHYTES AND HELOPHYTES DIASPORS DISTRIBUTION IN DEPENDENT OF SYNANTHROPIC PROBLEM

G.A Chorna.

Uman' State Pedagogical University named after Pavlo Tychyna

The article gives principal means of generative diaspores of hydrophytes and helophytes distribution: hydrochory, anemochory, epizoochory, etc. It was determined, that for most species of ponds and bogs flora inherent several means of distribution – polychory. For hydrophytes especially alien it was inherent also hydrochory distribution of vegetative diaspors – turions. Some alien of hydrophytes for instance – the neophyte *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John get to natural ponds from aquarium culture.