

К БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ ЯСТРЕБИНКИ ИРЕМЕЛЬСКОЙ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Ястребинка иремельская (*Hieracium igemelense Juxip.*) — высокогорный эндемик флоры Урала, распространение и экология которого еще недостаточно выявлены (Горчаковский, 1966). Впервые ястребинка иремельская для флоры СССР описана А.К. Диксином (1959) по сборам с горы Иремель (Южный Урал) и отнесена к подроду *Euhieracium* Togg et Gray, секции *Alpina* Fz., подсекции *Nigrescentia* Juxip. Ареал вида охватывает северный (хр. Уральский, гора Денежкин Камень), Средний и Южный (горы Иремель, Ямантау, Шатак, хр. Зигальга) Урал, где он встречается довольно редко в горных тундрах, на подгольцовых лугах и нуждается в охране (Флора СССР, 1960; Горчаковский, 1976). Биология ястребинки иремельской до сих пор остается не изученной. Изучение же биологии эндемичных

форм чрезвычайно важно для целей биосистематики, видообразования и видовой охраны растений.

В статье представлены результаты трехлетнего (1980-1982 гг.) изучения экологии цветения и плодоношения ястребинки ирмальной при интродукции в Ботанический сад Уральского университета (г. Свердловск). Подробные исследования цветения, опыления, плодоношения и особенностей размножения ястребинки ирмальной до настоящего времени в литературе отсутствуют.

Антропологические исследования проводили по общепринятой методике А.Н. Пономарева (1960). Возможность прорастания пыльцы на рыльце пестика определяли методом А.С. Татарничева (Голубинский, 1974). Семенную продуктивность изучали на 50 модельных одновозрастных растениях по методике Т.А. Работнова (1960) с дополнениями И.А. Вайнагия (1974). В гинеее сложноцветных один семязачаток, поэтому процент плодотворения (Работнов, 1960) и процент семенификации (Вайнагий, 1974) совпадают. Данные по семенной продуктивности обработаны статистически с учетом методических указаний И.В. Вайнагия (1973). Всхожесть семян определяли по методике М.К. Фирсовой (1955). Многим видам ястребинок подрода *Euhizacium* свойственен автономный апомиксис в форме апоархаспоровой апозитотии (Хохлов, 1968). В связи с этим при изучении вопросов репродуктивной биологии ястребинки ирмальной обращали внимание на признаки, указывающие на возможность полового и апомиксического размножения (Хохлов, 1968 а; Хохлов, Зайцева, 1971).

Семенной материал для интродукции собран в классическом местонахождении вида в горных тундрах горы Ирмаль. Опытные растения занимают открытый на полном солнечном освещении участок, имеющий дерново-подзолистую, среднесуглинистую, окультуренную почву.

В условиях культуры ястребинка ирмальная успешно проходит этапы роста, цветения и плодоношения, дает зрелые семена и обильный самосев в пределах обрабатываемого участка. При семенном размножении в первый год жизни растения формируют прикорневую розетку листьев, цветонос и плодоносить начинают со второго года жизни. В культуре цветение и плодоношение вида сдвигается на более ранние сроки по сравнению с природой. В природных местообитаниях ястребинка ирмальная цветет в июле-августе (Флора, СССР, 1960). В новых условиях цветение ее начиналось в середине июня, становилось массовым через 4-6 дней и заканчивалось в первой декаде июля (табл. I). Ритм цветения устойчив, сроки по годам наблюдений колебались незначительно. Цветение протекало дружно в течение 19-22 дней. Цветение одного растения продолжалось 6-18, чаще 10-13 дней, коррелируя с числом соцветий. Цветки в соцветии раскрывались центrostремительно в течение 3-6 дней по

типу одовершинной кривой. Цветение отдельного соцветия длилось 4-8 дней. Соцветия ежедневно открывались в ранние утренние часы и закрывались к 16-17 часам. В течение дня открывания и закрывания соцветий не происходило.

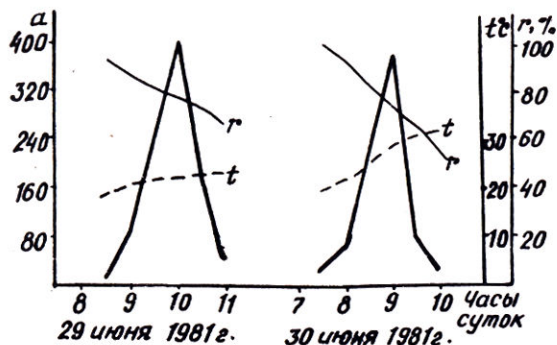
Таблица I

Фенология цветения ястребинки крамельской

Показатель	Годы наблюдений		
	1980	1981	1982
Начало цветения	16 июня	19 июня	17 июня
Конец цветения	7 июля	9 июля	5 июля
Продолжительность периода цветения образца, дни	22	21	19
Продолжительность периода цветения особи, дни	6-17	10-18	9-16
Продолжительность периода цветения соцветия, дни	4-8	4-6	4-7
Сумма положительных температур выше 0° на начало цветения	749	650	710
Сумма положительных температур выше 0° за период цветения	366	435	405

Ястребинке крамельской свойствен четко выраженный утренний суточный ритм раскрывания цветков дружно в течение 1,5 - 3 часов после обсыхания соцветий от росы. Наблюдения за суточной ритмикой цветения летом 1980 г. проводили в ясную, сухую, умеренно теплую погоду. В этих условиях первые цветки открывались в 8-9 час. утра при температуре 13-16° и относительной влажности воздуха 80-100%. Цветение быстро нарастало, достигая максимума в 9-9.30 час. (температура воздуха 14-20°C, относительная влажность 67-96%), и заканчивалась к 9-10.30 час. (температура 15-24°, относительная влажность воздуха 60-96%). Летом 1981 г. в период цветения стояла сухая, жаркая и солнечная погода. Цветение начиналось раньше - в 7.30 - 8.30 час. при температуре воздуха 15-20° и относительной влажности 74-94%. Максимум цветения наступал в 9-10 час. утра при температуре 18-28° и относительной влажности воздуха 60-85%. Последние цветки распускались в 10-11 час., когда температура достигала 22-31°, а относительная влажность снижалась до 50-75% (см. рисунок).

Все особи изучаемого образца имели крупные, правильной формы однополые соцветия-корзинки с женскими хаммогамными цветками.



Суточный ритм распускания цветков ястребики кремельской:

- а - количество распустившихся цветков,
- t - температура воздуха на уровне соцветий,
- r - относительная влажность воздуха на уровне соцветий

Цветки язычковые, на верхушке пятизубчатые. Яржелтый венчик хорошо развит и не обнаруживает признаков редукции, отмечанной у женских цветков других апомикотичных видов сложнопетловых (Невский, 1937; Хозлов, 1968-6). У ястребики кремельской ярко выражена редукция андроцея. Вместо 10 пыльцевых гнезд развивается 5-6 гнезд, длинных пыльников. Гибель пыльника, вероятно, происходит на ранних стадиях ее формирования, что характерно для других видов ястребики. По данным Л.К. Пеновой (1978), у ястребики волосистой основная масса пыльника гибнет в период вакуолизации микросперм на одноядерной стадии вследствие гипертрофического разрастания клеток тапетума. Столбы и рыльца пестика в цветке ястребики кремельской не проявляют признаков редукции. Пестик с двуллобным рыльцем, лопасти его якоревидно закручены, внутренняя поверхность их довольно густо покрыта сосочками. Наружная поверхность лопастей и верхняя часть столбика покрыты вверх направленными редкими короткими темноокрашенными выметающими волосками. В основании завязи есть образование, напоминающее редуцированный нектарный диск, но обнаружить нектар в цветках не удалось.

В умеренно теплую погоду, когда максимальные температуры воздуха в дневные часы не превышали 19-22°, раскрытие цветков проис-

ходило следующим образом. Накануне цветения бутон заметно набухает, в нем вдоль сложенные лопасти рыльца достигают вершины пыльниковой трубки. На следующий день утром бутон раскрывается быстро в течение 15 мин. Одновременно с разворачиванием венчика лопасти рыльца входят из пыльниковой трубки. В течение часа идет интенсивный рост венчика, тычиночных нитей и столбика. Через 2 - 2,5 часа после разворачивания венчика происходит полное обособление и закручивание лопастей рыльца, расправляются сосочки на внутренней поверхности лопастей. Рыльце выглядит морфологически зрелым к 12 час. первого дня цветения, остается свежим в течение 47-49 часов, увядая к 12-14 час. третьего дня цветения. Увядание рылец проявляется в побурении их с внутренней стороны лопастей и подонхании. Венчик увядает на четвертый день цветения к 16-17 час., ко времени закрытия соцветия. Продолжительность жизни цветка 3,3 сут. В сухую и жаркую погоду продолжительность жизни цветка чуть больше двух сут., они обычно увядают к 11-12 час. третьего дня цветения. Рыльца функционируют в течение суток, увядая на второй день жизни цветка к 11-12 час.

Насекомые-специальные опылители посещали цветки ястребинки кремлевской не очень активно. Вероятно, в связи с этим при просмотре цветков в конце первого и в конце второго дня цветения пыльцевые зерна на рыльцах встречались довольно редко. У 10 начавших цветение соцветий удаляли распустившиеся цветки и помещали соцветия под изоляторы. На следующий день в послеполуденные часы, когда рыльце вновь распустившихся цветков выглядели морфологически зрелыми, проводили искусственное опыление свежесобранной пылью неродственных видов сложноцветных, встречающихся в природе совместно с ястребинкой кремлевской (*Scogzonega zupzechtiana* Lipsch. et Krasch., *Saussurea uzalensis* Lipsch.). Оставшиеся бутоны удаляли. Соцветия снова помещали под изоляторы. Часть соцветий оставалась под изоляторами до образования семян. У цветков другой части соцветий проверяли возможность прорастания пыльцы на рыльце вечером в день опыления и утром следующего дня. Прорастания пыльцевых зерен на рыльцах не наблюдалось как при естественном переносе пыльцы, так и при искусственном опылении, что ставит под сомнение возможность псевдогамии.

Для выявления возможности образования семян без опыления были поставлены опыты по изоляции цветков с травмированными и неповрежденными рыльцами. У пяти соцветий разных особей по мере распускания цветков обрезали столбики на уровне пыльниковой трубки в стадии начала расхождения лопастей рыльца. На каждой особи образца до начала цветения изолировали одно-два соцветия без повреждения цветков,

соцветия оставались под изолятерами до созревания семян.

При искусственном опылении из 358 опыленных цветков семянки образовали 70,2%, из 754 цветков с травмированными рыльцами - 70,8% цветков. При изоляции неповрежденных цветков процент плодоцветения отдельных соцветий в 1980 г. варьировал от 69,5% до 92,2%, составляя в среднем 81,3%. В 1981 г. процент плодоцветения изолированных соцветий колебался от 76,4 до 94%, в среднем 85,8% цветков образовали семянки. При свободном цветении размах варьирования процента плодоцветения шире 27,3 - 95,7%, а средний процент плодоцветения 66,9 - 70,2% - немного ниже, чем при изоляции (табл.2). Выход семянок образовался как при свободном цветении, так и при изоляции. Нет существенных различий в весе и длине семянок, сформировавшихся при свободном цветении и при изоляции, вес 1000 семянок соответственно составляет 0,792 г и 0,669 г, а длина семянок - $4,0 \pm 0,1$ мм и $4,0 \pm 0,07$ мм. Таким образом, опыты с изоляцией цветков и травмированием рылец показали, что семянки успешно формируются без опыления и оплодотворения. Отсутствие пыльцы, формирование семянок без опыления позволяет считать ястребинку кремлевскую автономным апомиктом.

У ястребинки кремлевской за четыре года наблюдений не обнаружено способности к вегетативному размножению, воспроизведение вида происходит исключительно семенным путем.

Ястребинка кремлевская обладает большими потенциальными возможностями образования семян. На одном растении может насчитываться от 466 до 4735 цветков. С возрастом увеличивается число цветков в соцветии, число соцветий на побеге не изменяется (табл.2). На генеративном побеге, как правило, образуется одно, редко два-три соцветия. Семена формируются в каждом соцветии, но процент плодоцветения отдельных соцветий варьирует от 27,3 до 95,7%. Средний процент плодоцветения (69,5 - 70,2%) изучаемого образца не изменяется по годам наблюдений, несмотря на их различия по метеорологическим условиям, и не зависит от возраста растений.

В связи с постоянством процента плодоцветения, обусловленным независимостью интенсивности плодоношения от погодных условий во время цветения, реальная семенная продуктивность ястребинки кремлевской находится в прямой зависимости от потенциальной плодovitости. Погодичные изменения потенциальной плодovitости определяются, с одной стороны, возрастом растений, с другой, - погодными условиями в период заложения генеративных побегов. Наименьшая потенциальная и реальная семенная продуктивность отмечена у впервые плодоносивших двухлетних растений, несмотря на довольно теплый и влажный вегета-

Таблица 2
Семейная продуктивность ястребики зрелой при интродукции

Показатель	Годы наблюдения, возраст растений				
	1980		1981		1982
	второй год жизни	третий год жизни	четвертый год жизни	пределы значений	пределы значений
	$\bar{x} \pm m\bar{x}$	Пределы значений	$\bar{x} \pm m\bar{x}$	Пределы значений	$\bar{x} \pm m\bar{x}$
Число цветков в соцветии	93,3 $\pm$ 2,5	43-184	121,4 $\pm$ 3,9	69-211	141,2 $\pm$ 2,6
Число плодов в соцветии	66,0 $\pm$ 2,5	18-162	84,3 $\pm$ 3,5	14-180	99,1 $\pm$ 7,8
Число генеративных побегов на особь	6,2 $\pm$ 0,6	2-12	17,5 $\pm$ 0,2	8-31	26-198
Число соцветий на генеративный побег	1,0 $\pm$ 0		1,1 $\pm$ 0,01	1-3	5-20
Число соцветий на особь	6,2 $\pm$ 0,6	2-12	19,4 $\pm$ 1,5	8-39	1-3
Число цветков на особь	578 $\pm$ 54,3	466-1120	2365 $\pm$ 185,9	971-4735	14,1 $\pm$ 1,1
Число плодов-семян на особь	212 $\pm$ 38,7	132-792	1649 $\pm$ 129,6	679-3308	1990 $\pm$ 160,8
Процент плодосетения	69,5 $\pm$ 1,5	37,3-90,2	69,9 $\pm$ 1,8	27,3-95,7	706-3953
					1397 $\pm$ 112,9
					495-2775
					30,5-93,4

ционный период, благоприятный для развития растений. Наиболее высокая потенциальная и реальная семенная продуктивность характерна для трехлетних растений в 1981 г. У четырехлетних растений потенциальная плодovitость понижена в связи с уменьшением числа генеративных побегов (табл.2), что обусловлено по нашим наблюдениям не столько возрастными особенностями, сколько жарким и засушливым летом 1981 г. и прохладной сухой весной 1982 г., отрицательно повлиявшими на степень развития особей и закладывание генеративных побегов. Из полученных данных видно, что ястребинке кремельской в культуре свойственна довольно высокая и устойчивая семенная продуктивность.

Семена ястребинки кремельской обладают высокой жизнеспособностью и хорошей всхожестью. Они формируют сильные, быстро растущие проростки. Жизнеспособность семян, сформировавшихся при свободном цветении и при изоляции одинакова. При пониженной температуре (5°) в темноте за 55 дней опыта прорастает не более 16,5% семян. Семена, не проросшие при этой температуре за время опыта, не теряют всхожести и при переносе в комнатные условия на естественное освещение прорастают, давая 60–65% проростков. При постоянных температурах 22° и 30° свет оказывает стимулирующее влияние на прорастание семян, что выражается в увеличении всхожести, ускорении начала прорастания, возрастании скорости прорастания семян (табл. 3).

Таблица 3
Влияние температуры и света на прорастание семян
ястребинки кремельской

Условия прорастания	Всхожесть, %	Продолжительность прорастания, сутки	Скорость прорастания, сутки
1	2	3	4
5° + темнота	$16,5 \pm 2,0$	50	44,2
	$12,0 \pm 1,1$	50	44,2
22° + темнота	$16,0 \pm 1,0$	21	16,2
	$15,0 \pm 1,4$	30	17,4
22° + свет	$85,0 \pm 1,0$	23	10,2
	$85,5 \pm 2,7$	24	8,7
30° + темнота	$4,0 \pm 0,5$	27	22,3
	$8,0 \pm 1,1$	33	24,7

I	2	3	4
30° + свет	$35,0 \pm 3,0$ $40,5 \pm 2,6$	40 33	$13,2$ $12,1$
30° (8 час.) - 22° (16 час.) + темнота	$60,0 \pm 2,9$ $76,0 \pm 1,6$	23 23	$11,8$ $11,1$

Примечание: числитель - семена, образовавшиеся при свободном цветении; знаменатель - семена, образовавшиеся при изоляции.

Наиболее благоприятной постоянной температурой для прорастания семян является 22°. Повышение ее до 30° в два раза снижает процент проросших семян и темпы их прорастания. Перемены температуры проращивания могут заменять стимулирующее действие света (табл.3).

Выводы

В культуре у ястребинки примельской проявляется устойчивый автономный апомиксис. В цветке наблюдается редукция андроя и полное отсутствие пыльника, редукция нектарного диска и отсутствие нектара, венчик, столбик и рыльца еще не вступили на путь редукции. Редукция в первую очередь андроя, а затем венчика, рылец и столбика закономерное явление, установленное у других видов ястребинок с автономным апомиксисом (Хохлов, 1970). У ястребинки примельской сохранились четко выраженный утренний ритм распускания цветков, характер цветения соцветий и внешне нормальное развитие цветка, свойственные видам сложнопетных с нормальным половым размножением и перекрестным опылением.

Эти особенности экологии цветения отражают, однако, не действительный способ размножения ястребинки примельской, а лишь свидетельствуют о вероятном ее происхождении в сравнительно недавний исторический период от вида с нормальным половым размножением, что подтверждает предположение П.А.Горчаковского (1966) о молодости этого эндемика и возникновении его на базе апомиксиса в голоцене в экстремальных условиях существования после освобождения высочайшей части Уральского хребта от ледникового покрова. По мнению М.А.Розановой (1948) переход на апомиксический способ размножения возникает в неблагоприятный период жизни растений и способствует, с одной стороны, сохранению константности вида, а с другой, - некоторому усилению его многообразия, которое могло привести к большей приспособленности

вида. В связи с сохранением механизма перекрестно опыляющегося растения ястребинки кремальской возможно свойственно в какой-то мере перекрестное опыление, способствующее поддержанию большей жизнеспособности вида в суровых условиях высокогорий. Это предположение требует дополнительных исследований, особенно в естественных местообитаниях вида. Апомиктический способ размножения обеспечивает ястребинке кремальской в природных местообитаниях устойчивое семенное возобновление.

Завершение полного цикла репродуктивного развития, высокая семенная продуктивность, регулярность плодоношения, образование семян в условиях культуры, высокая жизнеспособность всходов в условиях культуры, резко отличающихся от экологических условий естественных местообитаний вида, является свидетельством пластичности ястребинки кремальской и способности ее к активной адаптации при изменении условий среды. Следовательно, переход ястребинки кремальской на апомиктический способ размножения можно рассматривать как прогрессивное явление, сопровождающееся расширением генетической пластичности и нормы реакции вида на меняющиеся условия среды. Это мнение согласуется со взглядами С.С.Хохлова (1970) о прогрессивном значении апомиксиса в эволюции покрытосеменных, о высокой жизнеспособности апомиктических видов и об отсутствии у них признаков вырождения и вымирания как в природе, так и в эксперименте.

Л и т е р а т у р а

Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. - Растительные ресурсы, 1973, т.9, № 2, с.287-296.

Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений. - Ботан.журн., 1974, т.59, № 6, с.826-831.

Голубинский И.Н. Биология прорастания пыльцы. Киев; Наукова думка, 1974.

Горчановский П.Д. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. - Тр.Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР, Свердловск, 1969, вып.66.

Горчановский П.Д. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1976.

Невский С.А. *Hieracium pilosella* как объект для изучения колониальных видов. - Советская ботаника, 1937, № 2, с.18-24.

Повомарев А.Н. Изучения цветения и опыления растений. В кн.: Полевая геоботаника. М.-Л., Наука, 1960, т.2, с.9-19.

Попова Л.К. Цитозембриологическое изучение микроспорогенеза ястребинки волосистой. - В сб.: Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов: СГУ, 1978, с.100-101.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. - Тр. Ботанического ин-та АН СССР. Сер.3, 1960, вып.6, с.7-204.

Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. - В кн.: Полевая геоботаника. М.-Л.: Наука, 1960, т.2, с.20-40.

Резанова М.А. Апомиксис и гетерогамия в подсемействе *Rosoidae* сем. *Rosaceae*. - Докл. АН СССР, 1948, т.59, № 5.

Фирсова М.К. Методы исследования и оценки посевных качеств семян. М.: Колос, 1955.

Флора СССР. М.-Л. Наука, 1960, т.30, с.162-163.

Хохлов С.С. Закономерности распространения апомиксиса в семействе сложноцветных. - В сб.: Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск; Ульяновский пед. ин-т, 1968, с.57-66.

Хохлов С.С. К методике выявления апомиксиса у покрытосемянных растений. - В кн.: Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов: СГУ, 1968а, с.136-141.

Хохлов С.С. Происхождение гинодипичных видов в свете исследований эволюции цветка при апомиксисе. - В кн.: Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов: СГУ, 1968б, с.3-30.

Хохлов С.С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосемянных растений. - В кн.: Апомиксис и селекция. М.: Наука, 1970, с.7-21.

Хохлов С.С., Зайцева М.И. Опыт определения количества апомиксических видов во флоре окрестностей Саратова антиморфологическим методом. - В кн.: Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов: СГУ, 1971, с.25-40.