

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ СЕМЯН И ПЛОДОВ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ КАЛЬЦЕФИЛЬНЫХ ВИДОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

А. К. Мамонтов, А. С. Рябченко

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН)

Поступила в редакцию 23.01.2017 г.

Аннотация. С помощью методов сканирующей электронной микроскопии были изучены особенности морфологии семян и плодов некоторых редких и эндемичных кальцефильных видов Европейской России. Представлены микрофотографии семян и приведены их основные морфометрические показатели. Изучены выросты семян и плодов, способствующие их распространению.

Ключевые слова: особенности морфологии семян, кальцефильные виды, эндемичные виды.

Abstract. By the methods of scanning electron microscopy have been investigated morphological structure of seeds and fruits of some rare and endemic calciphilous species of European Russia. We present photomicrographs of the seeds and give their main morphometric parameters. Studied trichomes and appendages of the seeds and fruits that contribute to their dissemination.

Keywords: seed morphology, calciphilous species, endemic species.

Для юго-западной части Европейской России кальцефильная флора представляет наиболее значимый элемент в сложении сохранившихся природных сообществ, включающий обширную группу редких эндемичных видов, охраняемых во всех регионах их распространения, включенных в Красную книгу РФ, и активно изучаемых рядом ученых на протяжении последних столетий [1]. Но, в то же время разносторонних данных и результатов исследований, помогающих более глубоко понимать причин редкости таких растений пока недостаточно. Особенно это касается изучения аспектов морфологии репродуктивной сферы кальцефильных видов, представляющей один из важнейших факторов их успешного распространения. Признаки строения семян некоторых полиморфных таксонов данной группы, например, *Androsace villosa*, могут представлять интерес для систематики, но для этого пока недостаточно сведений.

Исследователями давно замечена неоднородность видового состава интразональных флористических комплексов меловых обнажений [2], но ряд видов, выступающих как ценозообразовате-

ли: *Androsace villosa* L. (subsp. *A. koso-poljanskii* Ovcz.), *Artemisia hololeuca* Bieb. ex Bess., *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Hyssopus cretaceus* Dubjan., *Matthiola fragrans* Bunge, *Scrophularia cretacea* Fisch ex Spreng., довольно часто встречаются в отдельных урочищах, иногда формируя сложные сообщества. В большинстве изученных местообитаний данные растения проявляют себя как пионерные виды слабозадернованных участков выходов карбонатных пород. Перечисленный состав характерен в основном для бассейна Дона как для правобережной части в пределах Белгородской и Воронежской областей, так и левобережной его части в Волгоградской области (за исключением *Androsace villosa*). Отдельные виды, как например *Silene cretacea* Fisch ex Spreng., напротив, встречаются в составе пионерных сообществ значительно реже, несмотря на наличие потенциальных местообитаний. Приуроченность к своеобразным беспочвенным субстратам меловых обнажений с высокой инсоляцией и особым термическим режимом, свойственная большинству рассматриваемых видов вероятно должны отразиться на морфологии плодов или семян и получить выражение в каких-либо характерных признаках их строения, необходимых для выживания и более эффектив-

ной диссеминации в таких условиях. В связи с этим было решено рассмотреть, как соотносятся морфологические особенности семян и плодов видов разных семейств, связанных общностью экологических стратегий и местообитаний.

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

Изучение поверхности семян проводилось при помощи сканирующего электронного микроскопа LEO – 1430 VP (Германия). Просмотр материала осуществляли в режиме высокого вакуума, при ускоряющем напряжении в 20 kV и рабочем расстоянии 9 мм. После воздушной сушки препараты наклеивали на медные пластины, напыляли золотом методом катодного напыления в среде аргона и затем просматривали в режиме высокого вакуума. В связи с проведением воздушной сушки, стандартную фиксацию биологического материала для СЭМ не проводили, что обеспечило максимальное сохранение нативной структуры исследованных биологических объектов [3]. Взвешивание проводилось на электронных весах OHAUS Adventurer (Китай). В итоге были выявлены следующие морфометрические показатели: масса (взвешивались просушенные семена), количество семян в плоде (приводятся средние значения), длина, ширина, цвет, наличие выростов, форма семян и плодов (Таблица 1). В описании применена терминология Терехина Э.С. (1996).

Изучение распространения перечисленных видов проводилось нами в отдельных регионах Европейской России: Белгородской [4], Воронежской и Волгоградской областях, в ходе различных экспедиций на протяжении 9 лет (Таблица 2) и позволило выявить множество фрагментов ландшафтов бассейнов рек, где данный видовой состав в той или иной степени константен. И хотя

приведена лишь часть сведений, они вполне соответствуют общим закономерностям их распространения в пределах своих ареалов. Важно отметить, что единственное местонахождение, где на относительно небольшой территории встречаются сразу все виды, находится у северной границы их ареалов и на границе лесостепной и степной природных зон в долине р. Черная Калитва (Алексеевский район Белгородской области). Здесь в конце октября 2015 г. были собраны образцы зрелых семян и плодов для исследования.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Морфологические особенности семян и плодов калыцефильных видов, во многом определяющие распространение и роль в сообществах подробно рассмотрим по микрофотографиям поверхностей семян и ультраскульптуры эпидермы представленным ниже. Стоит отметить, что по принадлежности жизненным формам в рассматриваемой выборке имеются различия: выделяются полукустарнички и травянистые многолетники с присущими им типами размножения.

Для группы травянистых многолетников характерно не только весеннее-летнее, но и вторичное осеннее цветение, при этом часто успевают созреть плоды. Вегетативное и семенное размножение характерно только для *Androsace villosa*, для остальных только семенное.

Androsace villosa: Плод вскрывающаяся сверху коробочка длиной до 4 мм, семена эллиптической формы, коричневые, без заметных выростов. Баллистохор. Микроскульптура семенной кожуры (эпидермы) гистологически четко дифференцирована и представляет скопление изолированных ячеек неправильной формы, образованных гребневидными выступами клеток, то есть

Таблица 1.

Основные морфометрические показатели семян и плодов

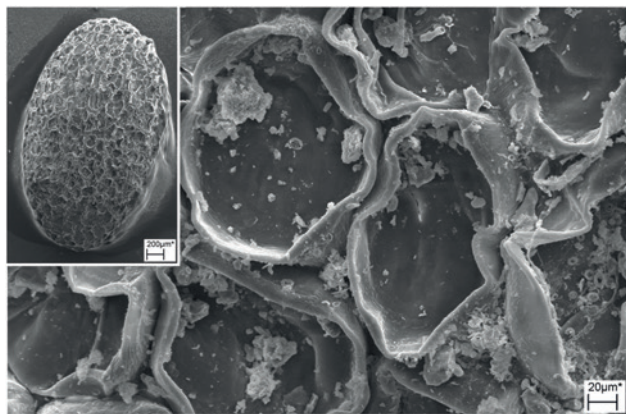
№	Вид	Масса 1000 семян (плодов), г	Кол-во семян в плоде	Длина, мкм	Ширина, мкм	Цвет	Форма	Выросты семян и плодов, мкм
1	<i>Androsace villosa</i>	1,29	3	2739	1745	коричневый	эллиптическая	
2	<i>Artemisia hololeuca</i>	0,22	1	1494	735	зеленовато-корич.	овально заостренная	
3	<i>Hedysarum grandiflorum</i>	4,5	2-4	5655	5579	бежевый, светлокориц.	округлая, эллиптическая	шипики 510-2020, трихомы, 133-229
4	<i>Hyssopus cretaceus</i>	0,52	1	2275	711	от светло- до темнокориц.	трехгран-но-овальная	трихомы, 54-203
5	<i>Matthiola fragrans</i>	1,41	50	2929	2088	-//-	сердцевидная	пленчатое крыло, 300-500
6	<i>Scrophularia cretacea</i>	0,33	19	1636	985	черный	неправильно овальная	
7	<i>Silene cretacea</i>	0,9	24	1320	689	коричневый	почковидная	

Таблица 2.

Распространение изученных видов по наблюдениям в некоторых местонахождениях Европейской России.

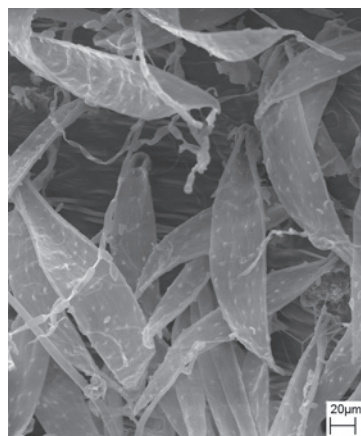
Регионы /период наблюдений	Изученные участки бассейнов рек	Виды, № п/п						
		1	2	3	4	5	6	7
Белгородская область 2007-2016гг	Айдар (севернее п. Ровеньки).	+	+	+	+	+	+	
	Валуй (северо-восточнее г. Валуйки).	+	+	+	+	+	+	
	Оскол (между с. Нижние Лубянки и с. Ютановка).	+	+	+	+	+		
	Сарма (севернее с. Нагольное).		+	+	+	+	+	
	Тихая Сосна (севернее г. Алексеевка).	+	+	+	+	+	+	
	Ураева (с.-з. с. Саловка)		+	+	+		+	
	Черная Калитва (с.-з. с. Варваровка).	+	+	+	+	+	+	+
Воронежская область 2014-2015	Белая (западнее с. Волоконовка).		+	+	+	+	+	+
	Битюг (у с. Липовка).		+	+	+	+	+	
	Черная Калитва (северо-восточнее с. Гвоздовка).	+	+	+	+	+	+	
Волгоградская область 2014	Волга, Природный парк Щербаковский			+		+	+	+
	Дон, Природный парк Донской.		+	+	+	+	+	+
	Иловля (между с. Захаровка и с. Михайловка).		+	+	+	+	+	+
	Хопер, Природный парк Нижнехоперский.		+	+	+		+	+

каждая ячейка соответствует отдельной клетке. Такой характерный внешний вид предопределен расположением клеток эндосперма и по Терехину Э.С. (1996) относится к типу руминированных семян [5]. На поверхности отмечаются отдельные, сапротрофные грибы (рис. 1)

Рис. 1. *Androsace villosa*

Hedysarum grandiflorum: Плод четковидный нераскрывающийся боб, состоящий из 2-4 разделяющихся односемянных сегментов округлой или эллиптической формы, бежевого или светло-коричневого цвета. Скульптура створок боба сетчато-ребристая, с прямыми и крючковидными разнонаправленными щетинковидными шипиками и обильным, иногда почти войлочным опушением, что заметно без увеличения, семена почковидные, уплощенные. Такие морфологические особенности способствуют защите семян от неблагоприятных условий, а по характеру распространения - зоохории. Микроскульптура кутикулы,

просматриваемой сквозь густо расположенные трихомы, имеет складчатую поверхность. Преобладающий тип многоклеточных трихом широко-ремневидной формы, они покрыты продольными складками и бугорками, также встречаются узкие четковидные и спирально-закрученные трихомы (рис. 2).

Рис. 2. *Hedysarum grandiflorum*

Matthiola fragrans: Плод сплюснутый линейный многосемянный стручок до 8,5 см, раскрывающийся снизу вверх, семена сердцевидной формы, плоские, по цвету от светло- до темно-коричневых, с узким пленчатым огибающим крыловидным выростом, что говорит о возможной анемохории. В целом скульптура эпидермы имеет мелко-шероховатую неправильно гексагонально-сетчатую поверхность. Клетки периферийной части семени, в области крыловидного выроста более выпуклые, за счет округлых складчатых бу-

горков, тогда как в центральной части они почти не выражены (рис. 3).

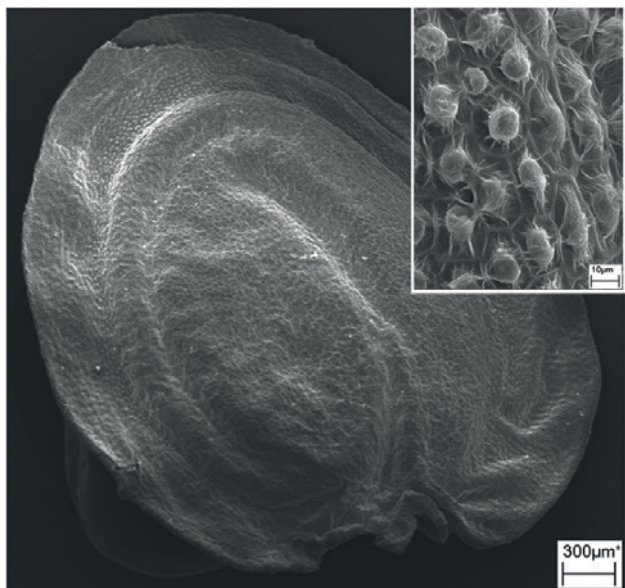


Рис. 3. *Matthiola fragrans*

Среди полукустарничков также вегетативное и семенное размножение характерно для первого вида, у остальных отмечается только семенное.

Artemisia hololeuca: Плод – односемянная уплощенная паракарпная семянка овально-заостренной формы, зеленовато-коричневого цвета. Баллистохор [6], несмотря на отсутствие полноценного летательного выроста, но благодаря небольшим легким семянкам также может разноситься ветром. Скульптура поверхности эпидермы образована продольно-ребристыми выступами и бороздами между ними, местами с неправильными продолговатыми буграми (рис. 4).

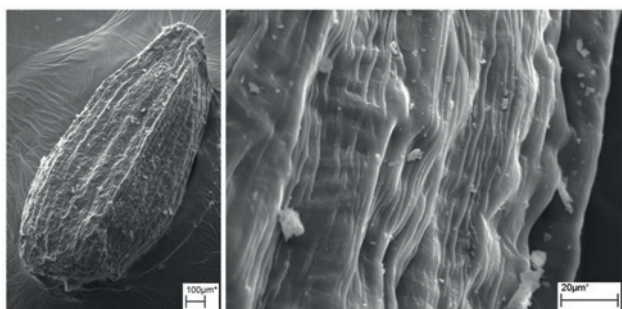


Рис. 4. *Artemisia hololeuca*

Hyssopus cretaceus: Плод трехгранный орешек удлинненно-овальной формы, по цвету от светло-до темно-коричневых. Баллистохор, анемохор. Наблюдаемая поверхность разделена на две грани продольным килевидным выростом эпидермы, совпадающим с осью симметрии орешка,

имеющие в микропиллярной части два крупных прогиба, покрытых множеством мелких складок и очерченных крупными дугообразными складками. Клетки эпидермы формируют здесь также полигональные ячеисто-сетчатые элементы микроскульптуры. Остальная поверхность имеет более упорядоченную скульптуру, образованную продольными рядами прямоугольных ячеек. В апикальной части семени скопление ремневидных трихом образующих хохолок (заметный иногда без увеличения как огибающий вырост более светлого цвета). В микропиллярной области заметен довольно крупный мицелий сапротрофных грибов (рис. 5).

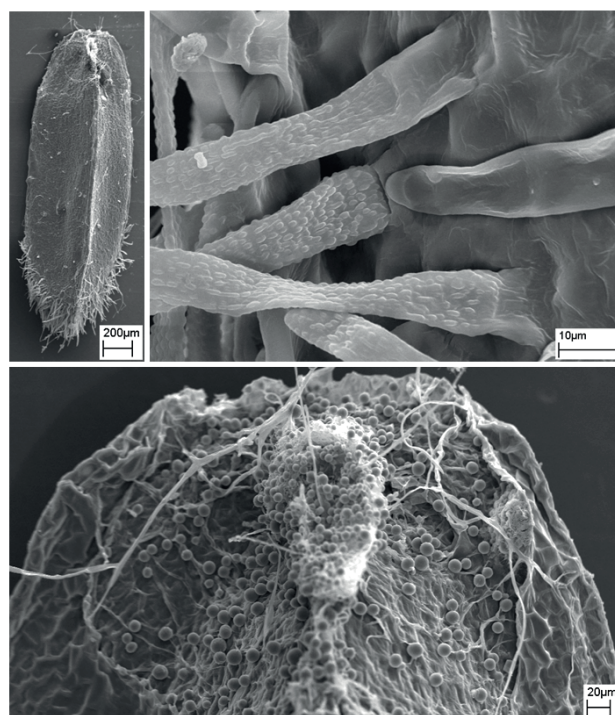


Рис. 5. *Hyssopus cretaceus*

Scrophularia cretacea: Плод в основном представлен двустворчатой коробочкой до 4,5 мм, раскрывающаяся по вертикали на две неравнобокие полусферические заостренные сверху части, иногда отмечаются трехстворчатые коробочки, семена неправильно овальной формы, черного цвета. Баллистохор. Микроскульптура эпидермы равномерно-ямочная, поперечно ориентированные овальные углубления расположены в шахматном порядке. Клетки эпидермы неправильных очертаний, расположены в продольном направлении и формируют сетчато-ребристую поверхность. Характер поверхности позволяет отнести к группе семян с руминированным эндоспермом [5]. Присутствует вторичная сапротрофная микофлора (рис. 6).

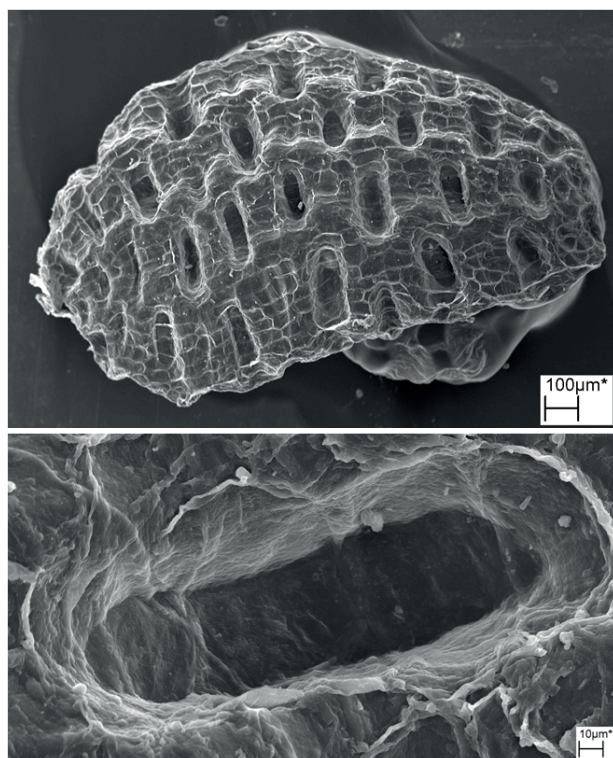


Рис. 6. *Scrophularia cretacea*

Silene cretacea: Плод лизикарпная многосемянная коробочка с тремя неполными перегородками [6], по форме овальная, семена почковидные сплюснутые, коричневого цвета. Баллистохор. Микроскульптура спермодермы четко дифференцирована выпуклыми клетками эндосперма, но заметно это при более сильном увеличении. Отмечаются кристаллы CaCO_3 (рис. 7).

В целом изученная ультраскульптура кальцефильных видов, по нашему мнению, в значительной степени констатирует закономерности более широкого распространения тех таксонов, для которых характерны даже незначительные при сопоставлении, например, со степными анемохорами, но определенно выраженные морфологические особенности семенной кожуры. Поэтому, более успешны в плане распространения в большинстве изученных местонахождений, прежде всего, виды, плоды и семена которых имеют различные выросты: *Hedysarum grandiflorum*, *Hyssopus cretaceus*, *Matthiola fragrans*, для них характерна высокая частота встречаемости. Единственный из изученных видов с выраженным приспособлением к анемохории - *Matthiola fragrans*, но его ареал несколько шире, чем *Hyssopus cretaceus*, но оба уступают ареалу *Hedysarum grandiflorum*, значительно выходящему за пределы меловых районов Европейской части России. В целом, на фоне преобладающей среди растений меловых выходов

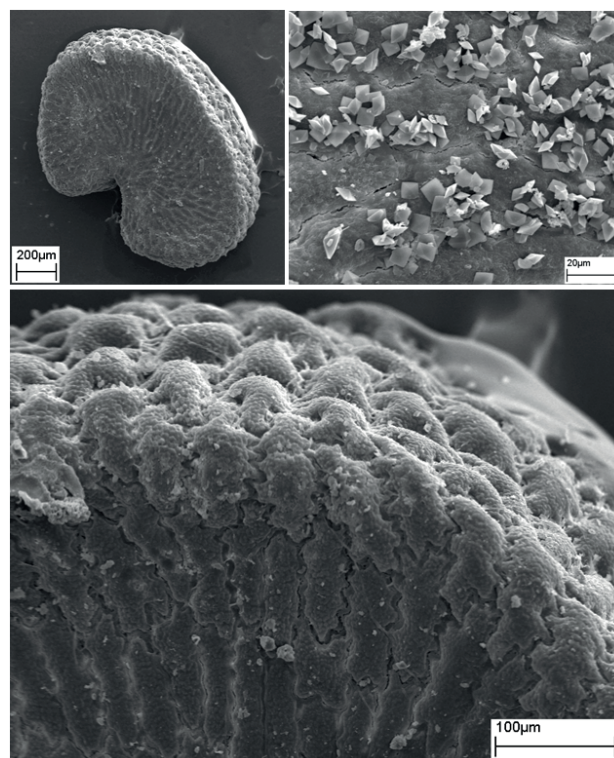


Рис. 7. *Silene cretacea*

баллистохории, такие виды как *Hedysarum grandiflorum*, приспособленные к зоохории получают существенное преимущество в распространении.

Виды с руминированными семенами, не имеющими выростов *Androsace villosa*, *Scrophularia cretacea*, в пределах изученных частей ареалов встречаются несколько реже.

Вид с незначительно выраженной ультраскульптурой поверхности семенной кожуры и минимальной массой семян *Artemisia hololeuca* имеет более высокую частоту встречаемости и обильные популяции, чем *Silene cretacea*, с более тяжелыми семенами, и еще менее выраженной ультраскульптурой эпидермы. Вероятно, также большое значение имеет вегетативное размножение *Artemisia hololeuca*, что не свойственно *Silene cretacea*, которая встречается во всех регионах значительно реже предыдущего вида, имея соответствующий охранный статус. Но сделать здесь однозначные выводы затруднительно.

Несмотря на существующие различия в сроках и периодичности цветения и плодоношения в течение одного сезона, полностью вызревшие семена и плоды сохраняются почти у всех рассмотренных видов продолжительное время (у большинства до глубокой осени). У трех видов: *Androsace villosa*, *Hyssopus cretaceus*, *Scrophularia cretacea*, довольно обильная сапротрофная микрофлора, по-видимому обусловлена длительным

нахождением семян в наполненных влагой и плохо аэрируемых коробочках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Попытка соотнести особенности морфологии семян стенотопной группы кальцефильных видов с закономерностями распространения, безусловно, носит гипотетический характер, так как нельзя с уверенностью истолковать их значение в силу недостаточности сведений, но вполне допустимо предполагать, что они определяют успешность диссеминации. Выводы на основе полученных данных можно представить в следующем: 1. Наиболее распространенный и массовый вид (вне зависимости от количества семян в плоде и на отдельном растении) в условиях обнажений карбонатных пород стал пионерный вид, в строении плодов которого сочетаются приспособления для зоохории и защиты от неблагоприятных условий, что выражено в морфологических особенностях невскрывающегося опушенного боба *Hedysarum grandiflorum*. При этом у данного вида формируется минимальное количество плодов и семян на особи, в отличие от других изученных растений, превосходящих его по этому показателю в десятки и сотни раз. 2. Виды, морфологию семян которых отличает наличие выростов эпидермы – *Hyssopus cretaceus*, *Matthiola fragrans*, приспособленных для баллистохории и анемохории, и виды с очень легкими семенами без особых выростов – *Artemisia hololeuca* также часто формируют доминантные сообщества, имеют высокую частоту встречаемости, но уступают более широкому распространению предыдущего вида. 3. Растения с руминированными семенами – *Androsace villosa*, *Scrophularia cretacea* распространены в целом менее широко, чаще выступают в роли ассектаторов. 4. Вид, семена которого не имеют значимых особенностей морфологии – *Silene cretacea* на меловых обнажениях в пределах своего ареала получил наименьшее распространение. Поэтому важно учитывать, что редкость таксонов в при-

родных местообитаниях (как важнейший критерий присвоения охраняемого статуса) связана не только с узостью экологической амплитуды, негативным влиянием антропогенных факторов и т.п., но и потенциальной способностью к расселению, на что косвенно указывает ряд современных данных [4, 6, 7].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агафонов В.А. Виды Красной книги во флоре Воронежской области / В.А. Агафонов // Вестник ВГУ. Серия Химия, Биология. — 2001. — № 1. — С. 21–25.
2. Красная книга Воронежской области: в 2 т. Т. 1: Растения. Лишайники. Грибы / [науч. ред. В. А. Агафонов]. — Воронеж: МОДЭК, 2011. — 472 с.
3. Рябченко А.С. Применение методов сканирующей электронной микроскопии в исследовании морфологии плодов и семян / А.С. Рябченко, Ю.К. Виноградова, Г.Л. Коломейцева, М.А. Галкина // Бюллетень гл. ботан. сада. — 2013. — Вып. 199, №1. — С. 73–80.
4. Мамонтов А.К. Дополнения к флоре Белгородской области из окрестностей пос. Вейделевка по находкам 2007 г. / А.К. Мамонтов, Н.М. Решетникова // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 2008. — Т. 113, вып. 3. — С. 77–80.
5. Терехин Э.С. Семя и семенное размножение / Э.С. Терехин. — СПб: Мир и семья, 1996. — 377с.
6. К флоре природно-культурного комплекса Дивногорье (Воронежская область) / В.А. Агафонов [и др.] // Вестник ВГУ. Серия Химия, Биология. — 2016. — № 3. — С. 48–52.
7. Сидорова Л.А. Биоценопопуляционные исследования кальцефильных полукустарничков *Artemisia hololeuca* Bieb. ex Bess. (ASTERACEAE) и *Silene cretacea* Fisch ex Spreng. (CARYOPHYLLACEAE) на территории Волгоградской области / Сидорова Л.А. Автореф. дисс к.б.н. — Волгоград, 2008. — 23 с.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина
Российской академии наук

Мамонтов А. К., к.б.н., научный сотрудник
отдела флоры
e-mail: veidelev@rambler.ru

Рябченко А. С., к.б.н., старший научный сотрудник
лаборатории экологической физиологии
и иммунитета растений
e-mail: marchellos@yandex.ru

Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin,
Russian Academy of Sciences

Mamontov A. K., PhD., Researcher of the Flora
Department
e-mail: veidelev@rambler.ru

Ryabchenko A. S., PhD., Senior Researcher of the
Laboratory of Ecological Physiology and Immunity
of Plants
e-mail: marchellos@yandex.ru