

## **ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ SALVIA В ЦЕНТРАЛЬНОМ КАЗАХСТАНЕ**

### **Ыскак Асель Аскаркызы**

магистрант, Евразийский национальный университет им. Л.Н. Гумилева, Казахстан, г. Нур-Султан

### **Акбаева Ляйля Хамидуллаевна**

научный руководитель, Евразийский национальный университет им. Л.Н. Гумилева, Казахстан, г. Нур-Султан

Исследование женской двудомности и половой изменчивости представителей рода *Salvia* в Центральном Казахстане охватывало четыре наиболее широко распространённых и многочисленных на данной территории вида: *S. tesquicola*, *S. nutans*, *S. aethiopsis* и *S. verticillata*. Изучены морфологические особенности и популяционные параметры этих гинодиэцичных видов, рассматриваемые ниже.

Половой полиморфизм цветков и особей. В целом для изученных видов шалфея характерно наличие трёх групп цветков: женской, обоеполой и переходной. Их морфология весьма напоминает особенности строения цветков соответствующих типов, описанных Е.И. Демьяновой на *S. Stepposa*. В женских цветках андроцей отличается от обоеполых меньшими размерами пыльников, более короткими тычиночными нитями и особенно связниками. Вследствие этого пыльники женских цветков находятся на уровне нижней трети его верхней губы, иногда чуть выше или несколько ниже, тогда как в типично устроенных обоеполых цветках они вынесены на длинных связниках на уровень верхушки верхней губы венчика, изредка даже превышают её [2]. При рассмотрении под биноклем такие пыльники выглядят полностью стерильными, проявляя гомогенную паренхиматозную структуру и не обнаруживая никаких признаков образования пыльцы. Таким образом, мужская стерильность истинно женских цветков имеет тройкий характер и проявляется как морфологически (тычинки и их составные части мелкие и недоразвитые), так и физиологически (они не способны к образованию пыльцы) и, следовательно, функционально.

Строение цветков переходных типов четырёх рассмотренных видов шалфея в большей степени видов специфично, чем морфология классических обоеполых и женских цветков. В большинстве случаев подобные цветки можно назвать физиологически обоеполыми, но при этом функционально женскими. В их пыльниках, как правило, образуется пыльца, однако пыльцевые зёрна беловатые и под биноклем кажутся мельче, чем ярко-жёлтые (у *S. verticillata* - белые) пыльцевые зёрна из пыльников обоеполых цветков. Это говорит в пользу пониженной фертильности пыльцы цветков промежуточного типа, что нуждается в экспериментальной проверке. Составные части тычинок большинства из них по строению и размерам приближаются к обоеполым цветкам, но при этом имеют отклонения, ставящие под сомнение возможность их участия в процессе опыления, по крайней мере в традиционном его варианте. Чаще всего встречается тип строения, при котором их заполненные пыльцой пыльники остаются не вскрывшимися. Вскрывшиеся пыльники наблюдались у цветков переходного строения с укороченными связниками, которые выносили пыльники приблизительно на середину верхней губы [3]. В этом случае может нарушаться работа рычажного механизма и, следовательно, перенос пыльцы теми же насекомыми, что участвуют в опылении обоеполых цветков типичного строения. Возможно, это же затрудняет функционирование тычиночного аппарата в цветках с разнокачественными тычинками. Их общий план строения выдержан у большей части исследованных видов: одна из тычинок

является морфологически и физиологически обоеполой, другая характеризуется укороченным связником и полностью стерильным либо содержащим пыльцу, но обычно невскрывающимся пыльником. Эта рудиментарная структура может препятствовать работе рычажного механизма нормально развитой тычинки, что делает такой цветок функционально женским.

У разных видов шалфея подобные переходные цветки различаются деталями строения. Тем не менее, их в любом случае можно назвать морфологически переходными (длина связников и тычиночных нитей, размеры пыльников колеблются между типичными для обоеполых и женских цветков), физиологически обоеполыми (сохраняется способность к образованию пыльцы, пусть предположительно и в высокой степени дефектной), но при этом функционально женскими, особенно в случае не вскрывающихся пыльников, когда участие мужской репродуктивной сферы в размножении исключено.

Изучение распределения цветков разных типов строения андроеца на растениях позволило выявить у четырёх наиболее полно изученных видов наличие как гинодиэзии, так и гиномоноэзии. В их популяциях сосуществуют особи женского пола, все цветки на которых морфологически, физиологически и функционально женские; обоеполые растения, несущие цветки с полноценно развитой мужской генеративной сферой, реже с примесью цветков переходного типа; и женско-однодомные растения, имеющие типичные обоеполые цветки с небольшой долей женских цветков классического строения. Без прослеживания всех стадий цветения на модельных особях трудно сделать окончательный вывод о том, могут ли одни и те же особи проявлять себя в разные годы как гиномоноэцичные или типично обоеполые, т. е. закреплено ли это свойство генетически или находится под контролем внешних факторов. Однако полевые наблюдения наряду с литературными данными говорят, скорее всего, в пользу первой точки зрения. Варианты сочетания гинодиэзии и гиномоноэзии, а также наличие и характер особей, большинство или все цветки на которых переходного типа, варьируют у разных видов. Особенности половых форм цветков и отдельных растений у изученных видов шалфея таковы [6].

*Salvia tesquicola*. В популяциях этого вида можно выделить 4 группы растений: женские, гиномоноэцичные, переходные («полустерильные») и обоеполые. Провести границу между двумя последними группами не всегда просто. Так, к числу переходных растений были отнесены особи, все или большинство цветков которых физиологически обоеполы, функционально женские, а по морфологии андроеца и венчика чаще всего ближе к женским цветкам.

Растения, в поле относимые к обоеполым, также могли нести небольшую долю цветков переходного типа, которые по величине и форме венчика были ближе к обоеполым цветкам. Вероятно, границы этих двух групп более лабильны, а переходы между ними размыты в большей степени, чем между гиномоноэцичными и женскими, гиномоноэцичными и обоеполыми особями.

Гиномоноэцичные экземпляры шалфея обладали типичным вариантом строения с классическим сочетанием женских и обоеполых цветков. По строению андроеца эти цветки не отличались от развивающихся на женских и обоеполых особях соответственно. Доля женских цветков на женско-однодомных растениях достаточно широко варьировала, по примерной оценке, от 15 - 20 до 50 % в первые два сезона наблюдений. Любопытная картина наблюдалась в 2006 г., когда эта величина значительно возросла: были встречены гиномоноэцичные особи, у которых только каждый восьмой - десятый цветок являлся обоеполым, и их функция в популяции, таким образом, приближалась к роли женских особей. Можно предположить, что в разные годы соотношение женских и обоеполых цветков на женско-однодомных растениях изменяется в зависимости от характера окружающих условий. В распределении женских и обоеполых цветков на растениях не выявлено чёткой закономерности, но достаточно часто на одних побегах особи преобладают обоеполые цветки, на других встречаются главным образом женские. На многих гиномоноэцичных растениях, кроме того, найдены цветки переходного типа, иногда приближающиеся по внешнему виду андроеца к женским, но содержащие пыльцу в мелких невскрывающихся пыльниках. Число переходных цветков в соцветии обычно меньше количества обоеполых [2].

Наиболее чётко очерчена и наибольшей стабильностью размеров и формы всех частей цветка характеризуется группа женских особей. Это свойство было отмечено и на других видах шалфея. У всех рассмотренных особей мелкие, заполненные паренхимной тканью пыльники никогда не вскрывались и практически никогда не содержали пыльцы.

*Salvia nutans*. Но морфологии типичных женских и обоеполюх цветков шалфей поникающий близок к предыдущему виду. Как и *S. tesquicola*, его отличает хорошо выраженная изменчивость в размерах и форме структур обоеполюх цветка. Варьируют размеры венчика в целом, длина его верхней губы, а также длина связников тычинок, тычиночных нитей, размеры пыльников. В зависимости от соотношения длины венчика и тычиночных структур, пыльники могут превосходить по высоте вершину верхней губы венчика или оказываться на уровне верхней трети губы. Перечисленные различия чётко проявляются при сравнении цветков разных обоеполюх особей, тогда как в пределах одного растения их размеры и форма однотипны и различия между цветками практически не выражены [1]. При всём разнообразии морфологии обоеполюх цветков не возникает сомнения в равной функциональности их мужской генеративной сферы. Полиморфизм строения женских цветков, что наблюдалось и у шалфея остепенённого, значительно меньше. Как и в случае обоеполюх, морфология женских цветков одной особи выдержана в рамках одной модели, более явственными различия между женскими цветками разных экземпляров.

Цветки переходного строения у *S. nutans* в целом близки к таким же предыдущего вида, однако разнообразие вариантов их строения несколько меньше. Они отличаются от обоеполюх цветков меньшими размерами венчика и более короткими связниками. При этом невскрывающиеся пыльники, но размерам близкие к функционирующим пыльникам обоеполюх цветков, находятся приблизительно на уровне середины верхней губы. Редко 161 встречаются цветки с набитыми пыльцой, обычно вскрывающимися пыльниками, расположенными чуть выше зева венчика. Указанные типы полустерильных цветков на переходных особях преобладают. В примеси к ним - цветки, которые можно назвать обоеполюми, их пыльники вскрываются и высвобождают беловатую пыльцу, что говорит о её пониженной фертильности [4]. Реже на растениях переходного типа можно обнаружить полноценно развитые функционально обоеполюе цветки. На обоеполюх экземплярах также иногда можно видеть переходные полустерильные цветки. Это явление, наблюдавшееся также у шалфея остепенённого, можно назвать функциональной женской однодомностью. Вероятно, наличие и доля переходных цветков на обоеполюх особях в значительной степени зависит от внешних причин.

Гиномоноэцичные растения шалфея, как правило, несут меньшее число женских цветков, чем у *S. tesquicola*. Среди одновременно распустившихся цветков на этих особях доля женских составляет не более 10 %, иногда всего 2-3 цветка в соцветии. Поскольку при полевом определении пола проверялись не абсолютно все имевшиеся на растении цветки, некоторое число гиномоноэцичных особей могло быть отнесено в группу обоеполюх. При более детальном рассмотрении выяснилось, что часть морфологически женских цветков на женско-однодомных растениях характеризуется типичным строением. Другие, внешне имея такой же облик, отличались наличием в мелких, всегда невскрывающихся пыльниках небольшого количества бледно-окрашенной пыльцы; их можно назвать морфологически и функционально женскими и при этом физиологически обоеполюми. Цветки переходного варианта строения на гиномоноэцичных особях обнаруживались редко [6].

*Salvia aethiopsis*. По строению и разнообразию половых форм цветков и отдельных особей весьма отличается от двух рассмотренных выше видов. Весьма многочисленна и сложно организована группа переходных цветков. В её пределах можно проследить переход от цветков, близких к обоеполюм, с более короткими тычинками, несущими вскрывшиеся пыльники, к цветкам с невскрывающимися пыльниками - полными пыльцы на коротких связниках либо на тычинках нормальной длины, но паренхиматозными невскрывающимися. Встречаются цветки, несущие тычинки разной длины, при этом более короткая может иметь либо вскрывшийся пыльник, либо стерильный пыльник. Были найдены также цветки, подобные цветкам переходного типа у двух ранее рассмотренных видов, с заполненными пыльцой невскрывающимися пыльниками. При этом связники по длине соответствуют обоеполюм цветкам либо значительно короче, с пыльниками, расположенным чуть выше зева венчика (морфологически и функционально женские, физиологически обоеполюе цветки) [5].

Среди всех перечисленных типов не был выделен преобладающий по частоте встречаемости, что также отличает шалфей эфиопский от остепенённого и понижающего.

Большое разнообразие вариантов строения переходных цветков в различных сочетаниях на растении даёт ещё более значительное разнообразие переходных особей. Как показали полевые исследования, граница между обоеполюми растениями и особями переходного характера у *S. aethiopsis* ещё более размыта, чем у *S. nutans* и *-S\*. tesquicola*. Так, у этого вида выделена группа особей с долей переходных цветков в соцветии от 20 - 30 до 50 % и более. Её можно считать промежуточной между типичными обоеполюми растениями (несущими малое число полустерильных цветков или вовсе лишёнными их) и экземплярами, имеющими почти исключительно переходные цветки с небольшой примесью обоеполюх. У трёх остальных изученных видов шалфея такая группа отсутствовала. На этих промежуточных особях, как и на «типичных» переходных растениях, преобладал, как правило, один из вариантов переходных цветков, но обычно была выражена примесь и переходных цветков других типов строения [2]. В общем случае, можно сказать, что функциональная женская однодомность у *S. aethiopsis* среди всех исследованных видов выражена в наибольшей степени.

Шалфей эфиопский, кроме того, обладает гиномоноэцией и гинодиэцией во вполне типичном выражении. Физиологически и функционально женские цветки этого вида, как и переходные, проявляют большее разнообразие морфологических вариантов, чем у других видов шалфея. В них варьируют длина связников и размеры пыльников; причём если связники, как правило, достаточно длинные и выносят пыльники на уровень нижней трети или середины верхней губы венчика, то сами пыльники очень мелкие, не обладают сколько-нибудь выраженной дифференциацией тканей и никогда не содержат пыльцы. Их доля на женско-однодомных особях колеблется от 10 до 30 %, редко больше. Примесь цветков переходного типа значительно меньше. Наконец, женские растения *S. aethiopsis*, как и других видов шалфея, весьма гомогенны и практически лишены цветков, несущих пусть даже неполноценную пыльцу [7].

*Salvia verticillata*. Четвёртый изученный вид шалфея в системе рода наиболее далёк от трёх остальных. Отличаясь особенностями строения структур цветка, прежде всего андроцея, шалфей мутовчатый весьма специфичен и в проявлении различных половых форм цветков. Так, только у этого вида из числа рассмотренных не обнаружены переходные физиологически обоеполюе и функционально женские цветки. Все найденные цветки с дефектной нестерильной мужской сферой были очень близки к полноценным обоеполюм, и можно высказать предположение, что наблюдаемые нарушения вызваны внешним воздействием уже после дифференциации всех структур цветка. Подтверждением этого служит то, что протерандрия, свойственная видам рода шалфей, у *S. verticillata* проявляется в наибольшей степени. К концу цветения растений в полевых условиях не всегда легко отличить состарившиеся тычинки от изначально дефектных. Вероятно, последних, свойственных переходным цветкам шалфеев подрода *Sclarea*, шалфей мутовчатый не образует. Его обоеполюе цветки также более однородны и характеризуются тычинками с менее длинными связниками, чем у других видов, и пыльниками на уровне середины верхней губы венчика, скрытыми в ней.

Женские цветки *S. verticillata* ближе по строению к таковым ранее рассмотренных видов шалфея и также внутренне высоко стабильны. Их отличают мелкие неокрашенные паренхиматозные пыльники без выраженной дифференциации тканей, невысоко выступающие из зева венчика. Сочетание цветков двух чётко очерченных вариантов строения образует три группы особей: обоеполюе, женские и гиномоноэцичные. Доля женских цветков на последних, по глазомерной оценке, может составлять треть, реже половину всех цветков соцветия. Обоеполюе цветки женско-однодомных растений имеют такое же строение, как на обоеполюх экземплярах.

Сравнивая приведённые данные, относящиеся к полиморфизму строения андроцея и половой изменчивости других структур цветка четырёх изученных видов *Salvia*, можно проследить зависимость некоторых параметров от степени родства видов и их положения в системе рода. В первую очередь, это касается разнообразия цветков переходного типа, наличие и достаточное постоянство присутствия которых отличает шалфей подрода *Sclarea* от таксономически удалённого *S. verticillata*. Среди трёх других видов необычным разнообразием

и большой долей цветков переходных форм шалфей эфиопский из секции *Stenarrhena* отличается от *S. tesquicola* и *S. nutans* из секции *Plethiosphace*. Последние по особенностям строения и сочетания в соцветии женских, обоеполых и переходных цветков наиболее близки друг к другу, а также к родственным видам этой же секции: подробно описанному в литературе *S. stepposa* (Демьянова, Овеснова, 1976; Демьянова, Титова, 1981) и пока слабо изученному *S. austriaca*. В частности, у всех этих видов, как и у шалфея эфиопского, обнаружены полустерильные цветки с одной развитой пыльцой и одной рудиментарной тычинкой. Любопытно, что все виды наиболее сходны друг с другом по строению женских цветков. Поскольку эти цветки по сравнению с обоеполыми являются «недодифференцированными», можно предположить, что в их строении не проявляются межвидовые различия, которые достигают полного выражения на более поздних стадиях дифференцировки обоеполых цветков.

### Список литературы:

1. Банаев Е.В. Нолиморфизм природных популяций ольхи пушистой как источник форм для интродукции. - В сб.: Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы теории и практики. Материалы Международной научной конференции. Часть II. - Краснодар, 1993. - С. 458 - 461.
2. Верещагина В.А. Изучение гинодиэзии у *ЕсЫит* атоепит Fisch. et Mey. III. Зародышевый мешок и эндосперм. - В сб.: Экология опыления. Межвузовский сборник научных трудов. - Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1979. - С. 3 - 12.
3. Верещагина В.А. Особенности развития пыльника и микроспорогенез у душицы обыкновенной (*Origanum vulgare* L.). - В сб.: Экология опыления цветковых (Межвузовский сборник научных трудов). - Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1987. - С. 64 - 70.
4. Глотов Н.В., Арнаутова Г.И. Иолиморфизм по окраске цветка в природных популяциях *Primula sibthorpii* Hoffm. - В сб.: Ботанические и генетические ресурсы флоры Дагестана. - Махачкала: Даг. филиал АН СССР, 1981. - С. 81 - 89.
5. Демьянова Е.И. О семенной продуктивности *Salvia stepposa* Shost. при свободном опылении и разных вариантах искусственного скрещивания. - В сб.: Экология опыления: Межвузовский сборник научных трудов. - Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1980. - С. 106-120.
6. Демьянова Е.И., Овеснова Е.П. Гинодиэзия у *Salvia stepposa* Shost. - В сб.: Экология опыления: Межвузовский сборник научных трудов. Вып. 2. - Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 1976. - С. 99 - 105.
7. Зефирова Б.М. Род *Salvia* L. - Шалфей. - В кн.: Вульф Е.В. Флора Крыма. - М.: Колос, 1966. -Т. 3, вып. 2. - С. 155 - 181.