

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПРОЯВЛЕНИЕ ПОЛОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА РАСТЕНИЙ *THYMUS ELEGANS* (LAMIACEAE)

Н.И. Гордеева, Ю.А. Пшеничкина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com, scutel@yandex.ru

Исследовано влияние температуры, относительной влажности воздуха и количества выпадающих осадков на проявление полового полиморфизма растений *Thymus elegans* Serg. в условиях лесостепи Новосибирской области.

Ключевые слова: половой полиморфизм, климатические факторы, *Thymus elegans*.

THE INFLUENCE OF CLIMATIC FACTORS ON THE EXPRESSION OF SEX POLYMORPHISM IN PLANTS *THYMUS ELEGANS* (LAMIACEAE)

N.I. Gordeeva, Yu.A. Pshenichkina

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com, scutel@yandex.ru

The influence of the air temperature, relative humidity and rainfall on the expression of sex polymorphism in plants *Thymus elegans* Serg. was investigated in the forest-steppe of Novosibirsk Oblast.

Key words: sex polymorphism, climatic factors, *Thymus elegans*.

ВВЕДЕНИЕ

Явление полового полиморфизма, под которым понимают наследственно устойчивые морфолого-физиологические различия, связанные с дифференциацией пола особей или цветков, широко распространено среди покрытосеменных растений. Многообразие половых типов цветков обусловлено наличием не только обоеполых и однополых цветков, но и цветков с большей или меньшей степенью редукции андроеца и гинецея, которая приводит к функциональной однополости цветков при их морфологической обоеполости. С эволюционной точки зрения половой полиморфизм можно рассматривать как приспособление к перекрестному опылению, являющемуся основой аутбридинга (Меликян, 2000; Демьянова, 2011). Проявление признаков пола у растений контролируется не только генотипом, но и факторами внешней среды (Чайлахян, Хрянин, 1982; Дубинин, 1986; Heslop-Harrison, 1957). Например, у однодомных растений понижение температуры вызывает усиление женских половых признаков, а увеличение фотопериода – мужских (Френкель, Галун, 1982). Повышенная влажность субстрата и атмосферы способствует заложению пестичных цветков и формированию женских признаков

у двудомных видов (Минина, 1952; Чайлахян, Хрянин, 1982). Накоплены многочисленные сведения о влиянии фитогормонов на проявление половых признаков видов растений (Френкель, Галун, 1982). Рассматривая модели дифференциации цветков, J. Heslop-Harrison (1957, 1972) предположил, что в определенный ранний период флоральный апекс находится в “пластичной” фазе и развивается под контролем окружающей ткани, затем развитие становится автономным и полностью необратимым, в результате чего образуются либо стерильные, либо спороносные органы цветка. В соответствии с этой моделью, например, образование пестичных цветков многих полиморфных видов связывается с подавлением на ранней стадии развития зачатков пыльника (Френкель, Галун, 1982). Изменение полового состояния в течение периода цветения и в разные годы отмечается для некоторых групп особей гинодиэцичных видов тимьянов (Тогина, 1990).

Цель настоящей работы – исследовать влияние климатических факторов на проявление полового полиморфизма у гиномоноэцичного вида Тимьяна изящного (*Thymus elegans* Serg.) в условиях лесостепи Новосибирской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сибирский эндемик *Th. elegans* – небольшой полукустарничек с многочисленными однолетними ор-

тотропными генеративными побегами, который прорастает по степным каменистым склонам и закус-

таренным долинным лугам в Горном Алтае, Хакасии, Тыве. Соцветие – тирс, в котором цветки собраны в нескольких супротивно расположенных дихазиях, состоящих из обедненных боковых монохазиев.

Ранее установлено, что вид *Th. elegans* относится к гиномоноэичным видам, у которых на одном побеге присутствуют одновременно обоеполые и пестичные цветки (Банаева, Гордеева, 2008). У растений выявлено три половых типа цветков (обоеполые, пестичные и частично андростерильные) и два варианта генеративных побегов – обоеполые, на которых встречаются только обоеполые цветки, и гиномоноэичные, на которых присутствуют все три типа цветков. Доля пестичных и частично андростерильных цветков у *Th. elegans* составляет около 1 % от общего числа цветков; пестичные цветки и частично андростерильные отмечаются единично в любой части соцветия в течение всего цветения (Банаева, Гордеева, 2008).

Для изучения влияния климатических факторов выбирались следующие показатели: среднесуточная температура воздуха, среднесуточная относительная

влажность воздуха и количество выпадающих осадков за периоды роста, бутонизации и цветения генеративных побегов растений. Использовались метеорологические данные метеостанции пос. Огурцово Новосибирской области.

Наблюдения проводились в течение 2010 и 2011 гг. за растениями *Th. elegans*, выращенными на экспериментальном участке Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск). Выборка составляла 40–50 главных генеративных побегов, на которых учитывались общее количество цветков, а также число пестичных и частично андростерильных цветков в каждой дихазии соцветия. Ритм цветения модельных побегов и определение пола цветков изучали визуально через каждые 3–4 дня.

Морфологические показатели модельных побегов: длина побега и соцветия измерялись в конце фазы цветения растений; определялась семенная продуктивность модельных побегов. Для показателей рассчитаны средние арифметические и ошибки средних.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вид *Th. elegans* относится к летне-зимнезеленым растениям умеренной зоны. Цветение однолетних генеративных побегов растянуто по времени. Распускание цветков в соцветии начинается чаще всего со второго дихазия и распространяется вверх и вниз вдоль оси соцветия тирс и одновременно в пределах одного дихазия. Обоеполые цветки характеризуются протерандричностью; продолжительность цветения обоеполого цветка составляет в среднем 4–5 дней; у пестичных и частично андростерильных цветков цветение сокращено до 2–3 дней. После завершения плодоношения генеративные побеги засыхают и отмирают.

Фенологические наблюдения показали, что в 2010 г. вследствие более позднего весеннего отрастания растений, бутонизация побегов *Th. elegans* происходила на 12–14 дней позднее, чем в 2011 г. Все последующие фенофазы начала, массового и конца цветения в 2010 г. также были смещены по времени на 10–14 дней по сравнению с 2011 г. Продолжительность фенофаз – роста, бутонизации, начала цветения, массового цветения, конца цветения, – составляла в среднем в 2010 г. соответственно 47, 11, 15, 16, 15 дней; в 2011 г. – 60, 10, 12, 13, 19 дней. Период роста растений в 2010 г. был короче, чем в 2011 г., однако погодные условия роста имели близкие средние значения показателей для двух лет (среднесуточные температуры воздуха 13.0 и 11.9 °С соответственно; влажность воздуха 60 и 58 %; количество осадков 46.8 и 58.7 мм). Наибольшие различия по метеоданным двух лет установлены для фазы бутонизации растений, во время которой в 2010 г. отмечены более низкие среднесуточные температуры, более высокая

влажность воздуха и большее количество осадков (табл. 1). В периоды цветения растений климатические показатели двух лет были более сходными. Для фенофаз массового цветения и конца цветения сравниваемых лет отмечалось некоторое понижение значений среднесуточных температур и увеличение количества осадков. Анализ метеоданных показал, что за общий период бутонизации и цветения растений *Th. elegans* погодные условия 2010 г. были более прохладными и с большей влажностью воздуха, чем условия 2011 г.

Исследование образования цветков разных половых типов показало, что в более прохладный 2010 г. число пестичных и частично андростерильных цветков было зафиксировано больше, чем в 2011 г. (см. табл. 1). Увеличение числа пестичных и частично андростерильных цветков в 2010 г. отмечалось в периоды массового цветения и конца цветения. В фазу начала цветения в 2010 г. процент пестичных и частично андростерильных цветков оказался меньше вследствие более позднего начала распускания цветков на части модельных побегов. Общее число цветков за весь период цветения в 2010 г. зафиксировано меньше, чем в 2011 г. Мы предположили, что климатические факторы – более низкие среднесуточные температуры воздуха, более высокая влажность воздуха и большое количество осадков, прежде всего, в периоды бутонизации и начала цветения растений, способствуют формированию пестичных и частично андростерильных цветков на генеративных побегах *Th. elegans*, и, следовательно, могут приводить к феминизации растений вида. Для статистической оценки различий между показателями двух выборок женских

Климатические факторы и число цветков разных половых типов на модельных побегах *Thymus elegans*

Признак	Бутонизация		Начало цветения		Массовое цветение		Конец цветения		Всего за периоды	
	2010 г.	2011 г.	2010 г.	2011 г.	2010 г.	2011 г.	2010 г.	2011 г.	2010 г.	2011 г.
Среднесуточная температура воздуха, °С	15.4 ± 0.76	20.6 ± 0.82	18.1 ± 0.60	19.9 ± 0.82	16.8 ± 0.99	16.8 ± 0.66	16.5 ± 0.62	17.5 ± 0.62	16.8 ± 0.41	18.4 ± 0.41
Среднесуточная относительная влажность, %	75 ± 2.7	61 ± 2.4	73 ± 1.9	66 ± 3.1	76 ± 2.4	72 ± 2.8	72 ± 1.6	68 ± 1.2	74 ± 1.1	67 ± 1.2
Количество осадков, мм	10.1	6.1	20.5	17.4	27.5	40.5	7.2	15.5	65.3	79.4
Общее число цветков на побег, шт.	–	–	41.5 ± 2.9	34.3 ± 3.9	151.4 ± 4.8	160.1 ± 3.4	24.3 ± 2.7	32.2 ± 3.9	217.2 ± 6.5	226.0 ± 5.2
Число пестичных и частично андростерильных цветков на побег, шт.	–	–	0.1 ± 0.05	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.2	0.3 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.2 ± 0.1	1.1 ± 0.3	0.7 ± 0.2
			0.1*	0.8	0.4	0.2	1.7	0.7	0.5	0.3

* В знаменателе процент от общего числа цветков.

и частично андростерильных цветков, отмеченных в 2010 и 2011 гг., проведены расчеты с помощью критерия Стьюдента по формуле

$$t = \frac{|M_1 - M_2|}{\sqrt{\frac{(N_1 - 1)s_1^2 + (N_2 - 1)s_2^2}{N_1 + N_2 - 2} \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} \right)}}$$

где M_1 и M_2 – средние арифметические; s_1 и s_2 – стандартные отклонения; N_1 и N_2 – размеры выборок, число степеней свободы $df = N_1 + N_2 - 2$ (Зайцев, 1984). В результате расчетов получен показатель $t_{эмп} = 1.132 < t_{кр} = 1.990$ (для уровня значимости 0.05 и значению вероятности 95 % при числе степеней свободы $df = 80$), что означает необоснованность вывода о достоверности различий для этого уровня значимости. Недостоверность различий между выборками, вероятно, связана с недостаточным количеством исходного материала, так как образование пестичных и частично андростерильных цветков на побегах единично. Кроме того, на выводы, по-видимому, повлияли недостаточно контрастные погодные условия двух сравниваемых лет. Для получения статистически достоверных результатов, позволяющих судить о влия-

нии климатических факторов на формирование пестичных и частично андростерильных цветков, необходимо проведение дальнейших исследований с увеличением выборки побегов растений.

Для выяснения влияния климатических факторов на формирование разных половых вариантов побегов проводились сравнительные морфологические исследования модельных побегов и их семенной продуктивности (табл. 2). Результаты морфологических измерений и подсчетов показали, что признаки – длина побегов и соцветий, число дихазиев, а также число цветков в дихазии и в соцветии – не обнаружили значительных различий между обоеполями и гиномоноэичными побегами в сравниваемые годы. Отмечается некоторое увеличение общего числа цветков у гиномоноэичных побегов в более теплое 2011 г.

По литературным данным известно, что обоеполюе особи разных видов тимьянов отличаются низкой семенной продуктивностью, а женские особи – высокой (Гогина, 1990). В наших исследованиях учитывались показатели: реальная семенная продуктивность (РСП) – число созревших семян на модельном побеге, и коэффициент семенной продуктивности – отношение реальной и потенциальной продук-

Таблица 2

Морфологические показатели и показатели семенной продуктивности модельных побегов *Thymus elegans*

Признак	Обоеполюый побег		Гиномоноэичный побег	
	2010 г.	2011 г.	2010 г.	2011 г.
Длина побега, см	30.7 ± 0.99	28.3 ± 0.71	30.2 ± 0.87	28.9 ± 0.62
Длина соцветия, см	15.2 ± 0.68	13.5 ± 0.64	15.1 ± 0.83	13.9 ± 0.61
Число дихазиев, шт.	8.4 ± 0.20	7.9 ± 0.12	8.4 ± 0.15	8.3 ± 0.15
Число цветков, шт.	221.5 ± 9.11	219.4 ± 3.99	212.9 ± 7.34	232.6 ± 8.31
Число цветков в дихазии, шт.	26.1 ± 0.91	26.7 ± 0.79	25.6 ± 0.83	26.6 ± 1.03
Число семян (РСП), шт.	3.5 ± 0.83	32.3 ± 2.75	4.9 ± 1.33	31.7 ± 3.83
Коэффициент семенной продуктивности, %	0.4	3.7	0.6	3.4

тивности, которая определяется как число семязачатков (для тимьянов – это число цветков, умноженное на 4). Вид *Th. elegans* в лесостепных условиях Новосибирской области характеризуется очень низкими значениями этих показателей (см. табл. 2). Повышение среднесуточных температур и снижение относительной влажности воздуха в периоды бутонизации и цветения растений в 2011 г. по сравнению с 2010 г. обусловило небольшое увеличение (до 4 %) образования цветков на модельных побегах. Одновременно значения показателей РСП растений возросли в 6.5 раза. Сравнение показателей РСП и коэффициента семенной продуктивности не установило различия между обоеполыми и гиномоноэичными побегами в наблюдаемые годы. Отсутствие различий по реальной

семенной продуктивности у побегов *Th. elegans* связано прежде всего с низкой долей пестичных и частично андростерильных цветков, которые формируются на гиномоноэичных побегах (см. табл. 1).

Таким образом, исследования показали, что действие климатических факторов (температуры и влажности воздуха, количество осадков) не влияет на различия между обоеполыми и гиномоноэичными побегами *Thymus elegans* Serg. по морфологическим признакам и показателям семенной продуктивности.

Для выяснения влияния климатических факторов на формирование пестичных и частично андростерильных цветков у побегов гиномоноэичного вида *Th. elegans* необходимы дальнейшие исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Банаева Ю.А., Гордеева Н.И.** Половая дифференциация *Thymus elegans* Serg. (*Lamiaceae*) в условиях лесостепной зоны Новосибирской области // Раст. мир Азиатской России. 2008. № 2. С. 61–66.
- Гогина Е.Е.** Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М., 1990. 208 с.
- Демьянова Е.И.** О постановке антэкологических наблюдений в условиях интродукции // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 8. С. 1127–1134.
- Дубинин Н.П.** Общая генетика. М., 1986. 559 с.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.
- Меликян А.П.** Половой полиморфизм // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. Системы репродукции. СПб., 2000. Т. 3. С. 73–75.
- Минина Е.Г.** Смещение пола у растений под действием факторов внешней среды. М., 1952. 198 с.
- Френкель Р., Галун Э.** Механизмы опыления, размножения и селекция растений. М., 1982. 384 с.
- Чайлахян М.Х., Хрянин В.Н.** Пол растений и его гормональная регуляция. М., 1982. 176 с.
- Heslop-Harrison J.** The experimental modification of sex expression in flowering plants. Cambridge Biol. Rev., 1957. V. 32. P. 38–90.
- Heslop-Harrison J.** Physiology and biochemistry of angiosperm reproduction // Steward FC, ed. Plant Physiology, a Treatise. Vol. 6C. N.Y., 1972. P. 133–289.