

УДК 581.522.4

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ДВУДОМНОГО ВИДА ЗОНТИЧНЫХ *TRINIA MULTICAULIS* (POIR.) SCHISCHK. (UMBELLIFERAE)

С.Е. Петрова

Изучена половая структура популяции двудомного вида зонтичных *Trinia multicaulis*. В трех выборочных ценопопуляциях гендерное соотношение женских и мужских особей различается и составляет 0,7; 1,2 и 1,5. Суммарно для популяции отмечено 409 генеративных особей, из которых 198 мужских, 211 женских, общее соотношение полов ~1:1. На изученных площадках отмечено около 40 сопутствующих *T. multicaulis* видов. Плотность особей в местообитаниях с разным флористическим составом и мезорельефом существенно различается. Наибольшая плотность особей отмечена на меловых выходах пониженных участков склона с разреженным низкотравным растительным покровом. Перекрестное опыление достаточно эффективно, число зрелых плодов составляет 480–1603 шт./особь; семенная продуктивность соответственно равна 960–3206 шт./особь. Значимой связи между мужскими и женскими особями в расположении не обнаружено. Наблюдается некоторая тенденция к компактному расположению особей одного пола на расстояниях 5–8 м друг от друга. Характер геометрического распределения особей на площадках является, вероятно, отражением структурных особенностей флористического состава сообщества и отчасти особого способа распространения семян по типу перекасти-поле. Проведенный анализ указывает на сложность интерпретации полученных в природе статистических данных по распределению гендерных типов в популяциях двудомных видов растений.

Ключевые слова: *Trinia multicaulis*, двудомность, ценопопуляция, пространственное распределение, семенная продуктивность.

В процессе эволюции у цветковых растений выработались наследственно устойчивые морфофизиологические различия, связанные с дифференциацией пола цветков, способствующие успеху перекрестного опыления и расширению ареалов видов. У многих растений половой диморфизм проявляется в физическом разделении мужских и женских цветков. Крайним случаем такого разделения является двудомность. Становление того или иного полового типа регулируется генетическими, эпигенетическими и физиологическими механизмами (Aryal, Ming, 2014). Нередко развитие цветка по мужскому или женскому типу зависит от природы сигнального фактора детерминации: эндогенного, чаще всего это фитогормональный сигнал (Чайлахян, Хрянин, 1982; Dellaporta, Calderon-Urrea, 1993; Diggle P.K. et al., 2011) или экзогенного – освещенность, температура, увлажнение, минеральное питание (Aryal, Ming, 2014). Экзогенные факторы не исключают запуск гормональных механизмов, а возможно, индуцируют их. Эти факторы тесно связаны с экологическими условиями произрастания растений, учет которых необходим при изучении путей возникновения полового диморфизма (Lloyd, Webb, 1977).

В семействе зонтичных мало истинно двудомных представителей (Renner, Ricklefs, 1995). Однако процесс редукции в цветках весьма распространенное явление. Наиболее часто он выражается в недоразвитии пестика в некоторых цветках гермафродитных особей и соответственно в образовании андромоноэтичных растений. Наиболее интересен вопрос о происхождении двудомности. Поскольку настоящие половые хромосомы у зонтичных не обнаружены, не исключено что половой диморфизм у них, также как и у некоторых других двудомных видов, поддерживается гомоморфными примитивными половыми хромосомами, имеющими пол-специфические аллели. В этом случае первичное соотношение полов в популяциях должно определяться числом аллелей и подчиняется менделевским закономерностям (Dorken, Barrett, 2004). Выявление таких закономерностей невозможно без всестороннего изучения популяций двудомных видов. Особенно интересен тот факт, что некоторые двудомные представители зонтичных, в частности, из рода *Trinia* и близкородственного *Rumia*, это обитатели открытых степных или каменистых, часто меловых экотопов (Флора ..., 2004), т.е. эволюция двудомности в семействе вполне мо-

жет быть связана непосредственно с изменением экологических условий произрастания.

Одним из интересных модельных объектов для подобных исследований является рассмотренный нами в данной работе малолетний монокарпик, двудомный степной вид *Trinia multicaulis* (Poir.) Schischk. Основные предположения, сделанные при изучении статистического распределения разнополых особей *T. multicaulis* и горизонтальной структуры популяции, были следующие:

1) конкретное соотношение мужских и женских особей близко к одному из известных среди двудомных высших растений;

2) случайное распределение особей на площадках в связи со случайным перемещением диаспор (побегов с плодами) по горизонту во время диссеминации;

3) наличие корреляции в расположении мужских и женских особей как проявление экологического механизма детерминации пола.

Методы и материалы

Анализ популяции *T. multicaulis* проводили на базе музея-заповедника Дивногорье в верхней части мелового крутого склона долины р. Тихая Сосна. Дивногорский участок хорошо обособлен на местности в виде высокого плато, обрамленного почти 70-метровым меловым уступом. Исследование проводили в верхней части склона, напротив с. Дивногорское недалеко от группы меловых столбов, входящих в комплекс Большие Дивы. Склон в районе исследования включает более крутую (наклон около 30–35° на протяжении ~20 м) часть и более пологий (наклон около 15°) участок, постепенно переходящий в плато. На этом более пологом участке закладывались выборочные площадки для подсчета мужских и женских особей *T. multicaulis*.

Все отмеченные на изучаемой территории особи данного вида, несмотря на неравномерность их встречаемости, можно считать частью одной популяции (все они находились в пределах, доступных для перекрестного опыления). Однако, поскольку на протяжении экспериментального участка флористический состав сообщества менялся, и на границе разных фитоценозов были отмечены хиатусы в непрерывном расположении вида, можно говорить о том, что в пределах одной популяции нами были изучены несколько ценопопуляций.

Работу проводили с 6 по 10 июня 2013 г. Генеративные особи находились в фазе зрелых плодов (женские) и начала отмирания (мужские). Для изучения половой структуры популяции было вы-

брано конкретное время – середина июня, когда у вида начинается фаза плодоношения. В этот период женские особи можно легко отличить от мужских по наличию плодов. На стадии цветения распознавание мужских и женских особей более трудоемко и требует пристального морфологического анализа. На ранних этапах органогенеза цветки обеих половых форм развиваются как обоеполые, лишь на более поздних фазах в женских цветках тычинки полностью абортируются, а в мужских происходит недоразвитие завязи. Степень редукции в тычиночных цветках может быть выражена в разной степени.

Мы проводили подсчет только генеративных особей. Прегенеративные растения первого года жизни, изредка встречаемые на площадках, в анализ не включали. Такие особи на ранних этапах развития могут вести себя как эфемероиды и рано уходить в состояние покоя.

Всего была заложена 51 площадка (8×3 м каждая), общая площадь составила 1224 м². Площадки, на которых проводили подсчет особей, образуют трансекты: А (площадки 1–7), В (площадки 8–29), С (площадки 30–51). Площадки 1–7 (трансекта А) закладывались в верхней части крутого мелового склона южной экспозиции. Площадки 8–29 (трансекта В) закладывались на расстоянии 10 м от трансекты А на переходном к плато участке меловой возвышенности. Площадки 30–51 (трансекта С) располагались на расстоянии 20 м от предыдущих на подъеме к разнотравно-кустарниковому плато, в направлении к комплексу Большие Дивы.

На 29 площадках (трансекты А+В) изучали пространственное размещение особей, картируя их взаимное положение относительно друг друга. Среднее число генеративных особей *T. multicaulis* на единицу площади трансекты вычисляли как среднее из суммы генеративных особей на всех элементарных площадках (3×8 м). Плотность особей на трансекте определяли делением числа всех встреченных на ней генеративных особей *T. multicaulis* на площадь данной трансекты. Определяли общее проективное покрытие в изученных фитоценозах, учитывали все виды, произрастающие совместно с *T. multicaulis*, и выявляли доминантов.

Математическую обработку данных о пространственном размещении особей проводили по специальной методике (Грбарник, 2010) с использованием *L*-функции Рипли; «коридор типичности» для нулевой гипотезы совершенно случайного распределения особей строили по 99 реализациям.

На четырех женских особях с наименьшей, наибольшей и средней выборочной степенью разветвленности считали число лучей всех зонтиков синфлоресценции (как показатель исходного количества потенциально плодущих цветков) и число образовавшихся плодов и семян в целях дальнейшей оценки эффективности перекрестного опыления.

Экологическая характеристика района исследования

Радиационный баланс на территории музея-заповедника почти 8 месяцев в году положительный. Самым теплым, со среднемесячной температурой $+20,5^{\circ}$, является июль. Годовое количество осадков на территории Дивногорья составляет около 470 мм, наибольшее их количество выпадает в летний период (от 150 до 175 мм). Летом обычно стоит солнечная жаркая погода. Наблюдаются суховеи, которые интенсивно иссушают территорию, образуют пыльные бури. Периодически происходят засухи, вызывающие резкое снижение влажности воздуха в течение длительного времени (Бережной, Мильков, Михно, 1994).

В формировании современного рельефа района изучения с *T. multicaulis* большую роль играют карстующиеся мело-мергельные породы. Почвы коренных склонов долины р. Тихая Сосна, а также крутых меловых склонов балок и оврагов принадлежат к типу литосолей (к подтипу субгумидных почв на мелу). Многочисленные обнажения мела на территории заповедника практически лишены почвенного покрова, и лишь пятнами под пологом кальцефитной растительности появляются первые признаки почвообразования. На меловом субстрате формируются, как правило, маломощные, щебнистые почвы, характеризующиеся щелочной средой, небольшим содержанием гумуса, низкой теплоемкостью, пониженной влажностью и повышенной теплопроводностью (Бережной, Мильков, Михно, 1994).

Жизненная форма *T. multicaulis*, особенности онтогенеза, характер распространения диаспор по типу перекасти-поле, описанные в предыдущей работе (Петрова, 2014), глубоко адаптивны и соответствуют экологическим условиям произрастания вида.

Результаты

Трансекта А (площадки 1–7). Общая площадь 168 м^2 . Почвенный покров развит слабо и представлен преимущественно мелом или меловым щебнем. Видовое разнообразие относительно небогатое. Общее проективное покрытие около 55%.

В растительном покрове доминируют *Androsace koso-poljanskii*, *Carex humilis*, *Linum ucrainicum*, *Vincetoxicum hirundinaria*, довольно многочисленны особи *Thymus calcareus*, *Alyssum gmelinii*, *Euphorbia seguieriana*. Данная растительная группировка, вероятно, наиболее близка ассоциации *Carex humilis+Androsace koso-poljanskii+Linum flavum* формации *Cariceta humilis*, выделенной для Дивногорья М.И. Чернобыловой, К.Ф. Хмелевым (Бережной, Мильков, Михно, 1994; Чернобылова, 1997). На всех площадках видовой состав оставался постоянным, лишь на последних пограничных площадках (6–7) обильной стала *Festuca valesiaca*, что знаменовало переход к другой ассоциации. Таким образом, анализ проводили в хорошо очерченном почти однотипном фитоценозе. На всем протяжении участка встречено 102 генеративные особи *T. multicaulis* (женских – 41, мужских – 61). Гендерное соотношение ж/м = 0,7. Среднее число генеративных особей на площадку 15 шт. Плотность особей на трансекте составляет около $0,6 \text{ шт./м}^2$. На двух мужских особях были отмечены единичные плоды, т.е. исходно некоторые цветки на них были гермафродитными.

Трансекта В (площадки 8–29). Общая площадь 528 м^2 . Полидоминантный, относительно богатый как кальцефитным, так и степным разнотравьем участок. Доминируют *Thymus calcareus*, *Teucrium polium*, *Carex humilis*, *Linum ucrainicum*, *Alyssum gmelinii*, *Asperula tephrocarpa*. Наиболее близкой ассоциацией, вероятно, является *Thymus cretaceus+Teucrium polium* формации *Thymeta stetaeae*, выделенная для Дивногорья М.И. Чернобыловой, К.Ф. Хмелевым (Бережной, Мильков, Михно, 1994). В растительном покрове краевых площадок значительна доля ковыля. Общее проективное покрытие около 70%. Естественные границы трансекты – ассоциация с преобладанием ковыля и обрыв (крутая часть склона). Всего на площадках отмечено 209 генеративных особей *T. multicaulis*, из которых 112 женских и 97 мужских. Гендерное соотношение ж/м = 1,2. Среднее число генеративных особей на площадку 10 шт. Плотность генеративных особей на трансекте около $0,4 \text{ шт./м}^2$.

Трансекта С (площадки 30–51). Общая площадь 528 м^2 . Видовой состав во многом сходен с таковым для трансекты В. Общее проективное покрытие около 65–75%. Здесь встречено всего 98 генеративных особей *T. multicaulis*, из которых 58 женских и 40 мужских. Гендерное соотношение ж/м = 1,5. Среднее число генеративных особей на площадку около 5 шт. Плотность особей на трансекте низкая (около $0,2 \text{ шт./м}^2$).

На площадках 8-51 видовой состав был весьма разнообразным, всего встречено около 40 сопутствующих тринии видов. Помимо указанных выше явных доминантов, встречены *Carex humilis*, *Linum ucrainicum*, *Thymus calcareus*, *Teucrium polium*, довольно многочисленны особи *Thalictrum minus*, *Alyssum gmelinii*, *Crambe tatarica*, *Erysimum cretaceum*, *Matthiola fragrans*, *Eremogone bieberstenii*, *Gypsophila altissima*, *Astragalus onobrychis*, *Coronilla varia*, *Genista tinctoria*, *Medicago falcata*, *Onobrychis arenaria*, *Oxytropis pilosa*, *Potentilla heptaphylla*, *Acinos*

arvensis, *Salvia nutans*, *Stachys recta*, *Euphorbia subtilis*, *E. seguieriana*, *Asperula tephrocarpa*, *A. cynanchica*, *Galium octonarium*, *Reseda lutea*, *Thesium arvense*, *Pedicularis kaufmanii*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Scabiosa ochroleuca*, *Campanula sibirica*, *Polygala sibirica*, *Centaurea ruthenica*, *Hieracium echiodes*, *Anthericum ramosum*, *Agropyron pectinatum*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria talievii*, *Stipa pennata*.

Число растений *T. multicaulis* разного пола на изученных площадках, а также их соотношение представлены в таблице, где показано, что на ма-

Число особей *T. multicaulis* на выборочных площадках (3×8 м)

| Номер площадки | ж | м | ж+м | ж/м | Номер площадки | ж | м | ж+м | ж/м |
|----------------|----|----|-----|-----|----------------|-----|-----|-----|-----|
| 1 | 4 | 7 | 11 | 0,6 | 27 | 3 | 2 | 5 | 1,5 |
| 2 | 5 | 8 | 13 | 0,6 | 28 | 6 | 4 | 10 | 1,5 |
| 3 | 7 | 6 | 13 | 1,2 | 29 | 4 | 5 | 9 | 0,8 |
| 4 | 8 | 6 | 14 | 1,3 | 30 | 5 | 3 | 8 | 1,7 |
| 5 | 5 | 17 | 22 | 0,3 | 31 | 1 | 0 | 1 | — |
| 6 | 4 | 4 | 8 | 1,0 | 32 | 2 | 0 | 2 | — |
| 7 | 8 | 13 | 21 | 0,6 | 33 | 6 | 2 | 8 | 3,0 |
| 8 | 4 | 4 | 8 | 1,0 | 34 | 5 | 9 | 14 | 0,6 |
| 9 | 6 | 3 | 9 | 2,0 | 35 | 3 | 3 | 6 | 1,0 |
| 10 | 6 | 5 | 11 | 1,2 | 36 | 3 | 4 | 7 | 0,7 |
| 11 | 11 | 3 | 14 | 3,7 | 37 | 2 | 4 | 6 | 0,5 |
| 12 | 12 | 5 | 17 | 2,4 | 38 | 2 | 0 | 2 | — |
| 13 | 8 | 8 | 16 | 1,0 | 39 | 4 | 1 | 5 | 4,0 |
| 14 | 4 | 6 | 10 | 0,7 | 40 | 0 | 2 | 2 | — |
| 15 | 2 | 6 | 8 | 0,3 | 41 | 3 | 1 | 4 | 3,0 |
| 16 | 2 | 6 | 8 | 0,3 | 42 | 6 | 3 | 9 | 2,0 |
| 17 | 5 | 4 | 9 | 1,2 | 43 | 1 | 0 | 1 | — |
| 18 | 4 | 5 | 9 | 0,8 | 44 | 2 | 0 | 2 | — |
| 19 | 4 | 1 | 5 | 4,0 | 45 | 2 | 3 | 5 | 0,7 |
| 20 | 6 | 2 | 8 | 3,0 | 46 | 3 | 2 | 5 | 1,5 |
| 21 | 7 | 8 | 15 | 0,9 | 47 | 1 | 1 | 2 | 1,0 |
| 22 | 3 | 4 | 7 | 0,7 | 48 | 1 | 0 | 1 | — |
| 23 | 2 | 2 | 4 | 1,0 | 49 | 2 | 0 | 2 | — |
| 24 | 8 | 5 | 13 | 1,6 | 50 | 3 | 2 | 5 | 1,5 |
| 25 | 3 | 4 | 7 | 0,7 | 51 | 1 | 0 | 1 | — |
| 26 | 2 | 5 | 7 | 0,4 | Сумма | 211 | 198 | 409 | — |
| — | — | — | — | — | Среднее | 4 | 4 | 8 | — |

лых площадках (8×3 м) соотношение полов резко колеблется даже на протяжении одной трансекты. Для достоверного анализа необходимо оперировать большими по площади участками или большим числом особей. На всей площади трансекты А преобладают мужские особи, а на трансектах В и С – женские, но при этом общее соотношение с учетом всех площадок ~1:1.

Число завязанных плодов у выборочных растений составило 480, 550, 608 и 1603 зрелых плодов на особь. С учетом строения плодов, включающих два односемянных мерикарпия, семенная продуктивность у этих растений составила соответственно 960, 1100, 1216 и 3206. По предварительным данным, судя по числу лучей (которые в принципе соответствуют числу заложённых цветков) у этих особей во всех зонтиках синфлоресценции, в среднем около 70–85% от распускающихся на женских особях цветков затем формируют зрелые плоды.

Характер пространственного размещения генеративных особей *T. multicaulis* на 29 площадках (А и В трансекты проанализированы по отдельности и суммарно) с учетом всех расстояний между особями представлен в виде схемы (рис. 1, 2). Визуальный анализ позволяет говорить о наличии некоторой неравномерности в расположении растений и отсутствии какой-либо связи в размещении мужских и женских особей относительно друг друга. Математический расчет показывает, что корреляции в относительном расположении особей разного пола действительно не наблюдается. Наши данные (жирная кривая) лежат полностью в так называемом (Грбарник, 2010) «коридоре типичности», соответствующем модели «полной пространственной случайности» (рис. 3, а; 4, а).

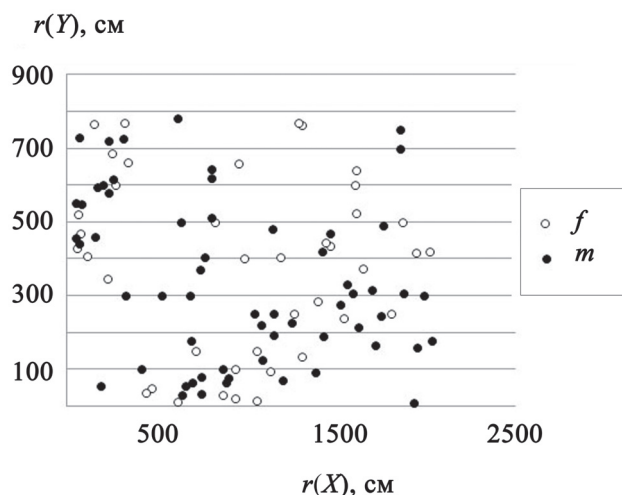


Рис. 1. Карта пространственного размещения женских (f) и мужских (m) особей на трансекте А, площадью 168 м²

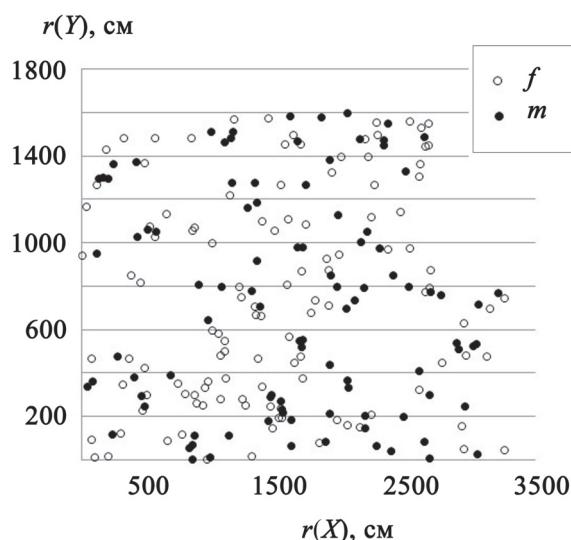


Рис. 2. Карта пространственного размещения женских (f) и мужских (m) особей на трансекте В, площадью 696 м²

Анализ общего характера размещения, проведенный в отношении мужских особей, указывает на тенденцию (очень слабо проявленную) к групповому расположению особей одного пола на расстоянии до 5–8 м друг от друга. Наши данные (жирная кривая) прилегают к верхней границе «коридора типичности» (рис. 3, б; 4, б).

Заключение

В трех выборочных ценопопуляциях гендерное соотношение женских и мужских особей различается: на трансекте А площадью 168 м² преобладают мужские особи (ж/м = 0,7); на трансектах В и С площадью 528 м² каждая преобладают женские особи (ж/м = 1,2 и ж/м = 1,5 соответственно). Различия могут быть связаны как с меньшим числом изученных особей, так и с действительно разным соотношением полов в разных по рельефу и флористическому составу местообитаниях. Нас в первую очередь интересовало гендерное соотношение в более общих масштабах, поскольку все изученные особи принадлежали одной популяции. Для подсчета результативного соотношения мы анализировали суммы числа особей разных полов на всех площадках. Таким образом, на всей изученной площади размером 1224 м² отмечено 409 генеративных особей *T. multicaulis*, из которых 198 мужских и 211 женских, т.е. в данном случае гендерное соотношение близко к 1:1.

На изученных площадках выявлено около 40 сопутствующих *T. multicaulis* видов, почти на всех площадках доминируют *Carex humilis*, *Linum ucrainicum*, *Thymus calcareus* и *Vincetoxicum hirsutinaria*. Плотность особей на площадках с

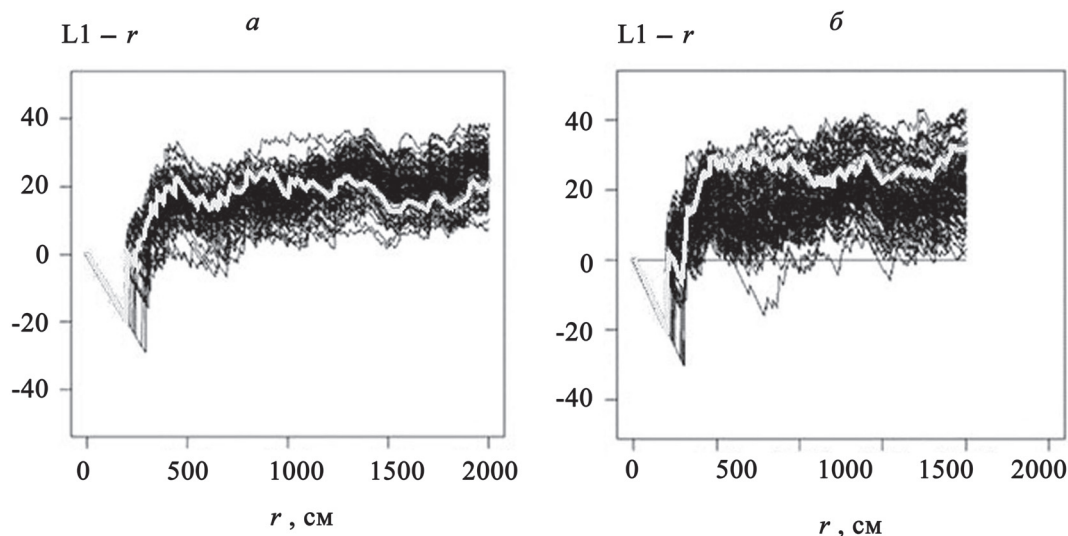


Рис. 3. Анализ зависимости относительного расположения мужских и женских особей (а) и размещения мужских особей (б) *T. multicaulis* на трансекте А (площадки 1–7) с помощью *L*-функции Рипли

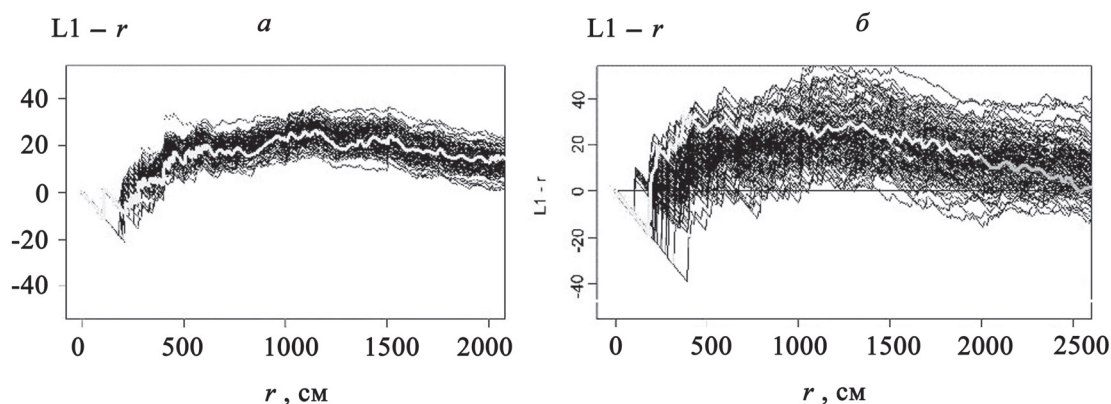


Рис. 4. Анализ зависимости относительного расположения мужских и женских особей (а) и размещения мужских особей (б) *T. multicaulis* на трансекте В (8–29 площадки) с помощью *L*-функции Рипли

разным флористическим составом и мезорельефом значительно различается. Наибольшая плотность на единицу площади отмечалась на более или менее оголенных меловых участках с разреженным (общее проективное покрытие около 55%) низкотравным маловидовым растительным покровом в нижней части пологого склона (трансекта А), меньшая плотность особей на единицу площади отмечена в высокотравных сообществах с богатым флористическим составом (около 40 видов, общее проективное покрытие 70–75%), на более крутых участках склона на подъеме к плато (трансекты В, С). Резкое уменьшение числа особей *T. multicaulis* вплоть до полного исчезновения наблюдалось в сообществах с преобладанием ковыля. Вероятно, такое неравномерное распределение можно объяснить тем, что на открытых участках более активно происходит перенос диаспор по типу перекасти-поле, что проблематично в густом травостое, а также большей вероятностью прорас-

тания семян *T. multicaulis* на открытых участках с низким конкурентным давлением.

Опыление достаточно эффективно, число зрелых плодов составляет в среднем 810 шт. (480–1603) на женскую особь; семенная продуктивность соответственно равна 1620 шт. (960–3206) на особь. Визуальный анализ карт распределения особей на малых площадках и на всей исследованной площади, а также соотношение мужских и женских экземпляров указывает на не строгую диффузность их размещения, а на некоторую «очаговость». Малые площадки («локусы популяции») нередко различаются по размещению половых форм, но эти различия нивелируются в общей популяции.

Значимой связи между мужскими и женскими особями в расположении не обнаружено. Если рассматривать положение особей одного пола, то можно говорить о некоторой тенденции к групповому расположению особей на расстояниях до 5–8 м друг

от друга. Таким образом, наши исходные предположения о случайном характере размещения растений подтвердились лишь отчасти, а о наличии связи между особями разного пола на исследованном материале оказались неверными.

Характер геометрического распределения особей на площадках, вероятно, является отражением структурных особенностей флористического состава сообщества и отчасти особого способа распространения семян по типу перекасти-поле. Так, преобладающими на площадках являются дерновинные и сильно кустящиеся травы (*Carex humilis* и *Androsace koso-poljanskii*); там, где располагаются их куртины, семена *T. multicaulis* прорасти не могут, поэтому данные локусы образуют пустоты в картине пространственного размещения *T. multicaulis*. Стремление к групповому расположению особей может быть связано с тем, что даже при отрыве побегов с семенами, по ходу движения всегда встречаются препятствия, задержка у которых ведет к большим объемам обсеменения, чем при равномерном поступательном движении; нужно учитывать также неодновременное созревание плодов на зонтиках разных порядков.

Отсутствие зависимости во взаимном расположении мужских и женских особей указывает на то, что выборочные экологические факторы конкретных локусов не являются определяющими при феминизации и маскулинизации растений. Полученная картина не дает возможности точно определить генетические механизмы детерминации пола. Показательным является также наличие полноценных (впоследствии завязывающих плоды) женских цветков на мужских растениях, что еще более маскирует возможные механизмы полоопределения у вида.

Сам факт приблизительно равного соотношения половых форм в изученной ценопопуляции может трактоваться по-разному. Распределение 1:1 может быть локальным, что отмечается, в частности, для ряда других двудомных и гинодиэичных видов (Демьянова, 2013), или характерным для популяций *T. multicaulis* лишь в конкретных экологических условиях, а может оказаться устойчивым для вида в целом в разных местообитаниях на протяжении всего ареала. Соотношение 1:1 может свидетельствовать о сходном с XY-генетическом полоопределении, а может быть результатом совершенно иных механизмов. Важно также учитывать, что поскольку на малых площадках и в разных ценопопуляциях соотношение полов было разным, суммарное соотношение 1:1 (претендующее в нашем понимании на некий конечный результат, т.е. «sex ratio» данной популяции) может

оказаться только промежуточным результатом и изменится, например, при увеличении площади исследования или при воздействии других внешних факторов. Для выяснения закономерностей распределения гендерных форм необходим дальнейший анализ популяций *T. multicaulis* в разных точках ее ареала и сопоставление новых данных с полученными в этой работе.

В серии статей по гендерному соотношению в популяциях двудомных новозеландских видов из семейства Umbelliferae (Lloyd, 1973; Webb, 1979; Webb, Lloyd, 1980) соотношение близкое к 1:1 отмечено для некоторых видов, однако для большинства из них характерно преобладание (иногда значительное, почти в 16 раз!) мужских особей. D.G. Lloyd и C.J. Webb (1980) приводят следующие данные о соотношении мужских и женских особей (sex ratio, ♂/♀) у некоторых видов зонтичных (в скобках число изученных растений обоих полов): *Lignocarpa diversifolia* (64 и 72) – 1,78 и 1,48, *Anisotome deltoidea* (103) – 16,17; *A. filifolia* (140) – 4,00; *A. aromatica* (101 и 106) – 7,42 и 3,42; *A. flexuosa* (119, 107, 140 и 136) – 5,61; 5,29; 2,50 и 1,57; *A. haastii* (102 и 103) – 5,80 и 2,81, *Aciphylla monroi* (117) – 3,03; *A. scott-thomsonii* (157) – 1,62; *A. poppelwellii* (103) – 1,24; *A. aurea* (152 и 135) – 1,45 и 1,08; *A. pinnatifida* (202) – 0,98. К сожалению, эти данные сложно сравнивать с полученными для *T. multicaulis*, так как большинство изученных новозеландских видов в отличие от нашего объекта являются многолетними растениями, у которых соотношение полов в популяциях, вероятно, может меняться на протяжении жизни особей, возраст изученных популяций авторами не отмечен.

Как известно, распределение половых генов и хромосом в процессе редукционного деления создает условия для образования при оплодотворении равного числа мужских и женских особей. На данный момент половые хромосомы обнаружены не более чем у 10 видов растений (Асланян, Солдатов, 2010). Именно гетероморфность половых хромосом обеспечивает первичное соотношение 1:1 мужских и женских особей, которое в дальнейшем меняется и определяется жизнеспособностью, продолжительностью жизни и сроками цветения растений. У остальной части растений половой диморфизм поддерживается гомоморфными примитивными половыми хромосомами, имеющими пол-специфические аллели, при этом соотношение полов в популяциях у них также должно подчиняться определенным закономерностям. В обзоре В.Б. Волкович (1980) приведены следующие оригинальные данные: отношение мужских растений к женским у облепихи составляет 1:1, у

осины – 1,3:1, у кошачьей лапки двудомной – 0,8:1, у волжанки обыкновенной – 1,4:1, у дремы белой – 1,6:1, в посевах конопли – 0,92:1. Таким образом, соотношение полов близкое к 1:1 в данном исследовании наблюдается у облепихи и конопли. Отклонения от этого соотношения установлены для природных популяций кошачьей лапки, волжанки и дремы. Причем, если у первого вида стабильно преобладают женские растения, то у двух других наблюдается столь же стабильное преобладание мужских. Соотношения особей двух гендерных типов в разных условиях произрастания могут колебаться, но всегда сохраняется преобладание одного пола.

Изучение половой структуры природных популяций, проведенное Е.И. Демьяновой, А.Н. Пономаревым (1979) в течение пяти лет у восьми двудомных видов, произрастающих в Троицком заповеднике, показало, что процент женских и мужских особей может резко различаться и что из года в год эта цифра изменяется. Так, у *Rumex thyrsoiflorus*, *R. acetosella* и *Cirsium arvense* содержание женских особей в популяциях весьма высоко (78,5–88,3; 68,1; 74,7–78,9% соответственно). У *Hydrocharis morsus-ranae* и *Stratiotes aloides*, наоборот, преобладают мужские особи, женские составляют всего около 4,6–16,8 и 1,7–11% соответственно. Соотношение половых форм, близкое к 50%, отмечается у *Asparagus officinalis*, *Silene alba*, *Silene wolgensis*.

К приведенным выше литературным данным можно сделать несколько комментариев. Большинство изученных авторами видов – многолетние поликарпики, подвергающиеся в течение длительной жизни воздействию множества факторов, влияющих на соотношение полов в популяции. Среди изученных видов гетероморфные половые хромосомы к настоящему времени отмечены лишь у *Silene*, *Rumex* и *Canabis*, причем только у дремы имеется активная Y-хромосома, у щавеля и конопли наблюдается балансовый механизм полоопределения. У ближайшего родственника осины – тополя белого – половые хромосомы гомоморфные, а механизмом детерминации пола служат специфические аллели или локусы половых хромосом (Асланян, Солдатов, 2010). Исследованный нами объект *T. multicaulis* малолетний, чаще двулетний, монокарпик (Петрова, 2014), т.е. воздействие меняющихся из года в год экологических условий на растения, вступившие в репродуктивный период, минимально. Число хромосом $2n = 18$ (Федорончук, 1977, 1979; Флора ..., 2004; Pimenov

et al., 2002), при специальном изучении кариотипа представителей рода *Trinia*, в том числе *T. multicaulis*, гетероморфные хромосомы выявлены не были, каждая пара хромосом набора состоит из идентичных гомологов (Федорончук, 1977, 1979). Не исключено, что в данном роде половые хромосомы находятся на начальной стадии формирования (пока известно всего около 20 видов с гомоморфными половыми хромосомами (Charlesworth, 2002)), когда различить их цитологически еще невозможно. В этом свете дальнейшее изучение рода представляется весьма перспективным, оно может способствовать выявлению ранних стадий эволюции половых хромосом, ведущих к их гетероморфности, а также определению конкретных локусов и связанных с ними генов, влияющих на стерильность мужских и женских половых органов. В роде *Trinia* возможен также эпигенетический или гормональный контроль полоопределения. В настоящее время известно, что эпигенетическая регуляция формирования тычиночных и пестичных цветков происходит на транскрипционном уровне – за счет модификации гистонов или ДНК или на посттранскрипционном уровне за счет РНК, нередко механизмом запуска таких процессов служат внешние условия среды (Aryal, Ming, 2014). Поскольку эпигенетические процессы (в частности, ДНК-метелирование) считаются первым шагом в эволюции двудомности (Aryal, Ming, 2014), а до конца молекулярные механизмы их запуска до сих пор неясны, всестороннее изучение модельных объектов типа *Trinia* остается весьма актуальным.

В заключение следует отметить, что приведенные сведения указывают на сложность интерпретации полученных в природе статистических данных по распределению гендерных типов в популяциях двудомных видов растений. Чтобы приблизиться к решению вопроса о механизмах формирования двудомности, в частности в роде *Trinia*, необходимо дальнейшее изучение массового материала в природе и эксперименте, а также привлечение генетических методов исследования.

Автор глубоко признателен администрации музея-заповедника Дивногорье за возможность проведения данного исследования, а также старшему научному сотруднику музея-заповедника И.Н. Шиловой за помощь в сборе и определении материала. Автор выражает искреннюю благодарность докт. физ.-мат. наук П.Я. Грабарнику за математическую обработку данных по пространственному распределению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асланян М.М., Солдатова О.П. Генетика и происхождение пола. М., 2010. 114 с.
- Бережной А.В., Мильков Ф.Н., Михно В.В. Дивногорье: природа и ландшафты. Воронеж, 1994. 128 с.
- Волкович В.Б. Возможные биологические механизмы формирования соотношения полов у двудомных растений // Вопросы ботаники. Нальчик, 1980. С. 103–119.
- Грбарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение. 2010. № 2. С. 77–85.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм некоторых степных растений Центрально-черноземного заповедника // Вестн. Пермского ун-та. 2013. Вып. 2. С. 11–18.
- Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи зауралья // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 7. С. 1017–1024.
- Петрова С.Е. Онтоморфогенез и анатомия двудомного вида зонтичных *Trinia multicaulis* (Poir.) Schischk. (Umbelliferae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2014. Т. 119. Вып. 3. С. 53–61.
- Федорончук Н.М. Цитотаксономическая характеристика двух видов рода *Trinia* Hoffm. (Apiaceae) // Бот. журн. 1977. № 9. С. 1305–1309.
- Федорончук Н.М. Сравнительно-кариологическая характеристика видов *Trinia* Hoffm. и *Rumia crithmifolia* (Apiaceae) // Бот. журн. 1979. № 3. С. 390–398. Флора Восточной Европы. Т. 11. Род. 7. Триния – *Trinia* Hoffm. / [авт. В.Н. Тихомиров]. М.; СПб., 2004. С. 347–349.
- Чайлахян М.Х., Хрянин В.Н. Пол у растений и его гормональная регуляция. М., 1982. 172 с.
- Чернобылова М.В. Растительный покров музея-заповедника Дивногорье. Автореф. канд. дис. Воронеж, 1997. 21 с.
- Aryal R., Ming R. Sex determination in flowering plants: Papaya as a model system // Plant Sci. 2014. Vol. 217–218. P. 56–62.
- Charlesworth D. Plant sex determination and sex chromosomes // Heredity. 2002. Vol. 88. P. 94–101.
- Dellaporta' S. L., Calderon-Urrea A. Sex determination in flowering plants // The Plant Cell. 1993. Vol. 5. P. 1241–1251.
- Diggle P.K. et al. Multiple developmental processes underlie sex differentiation in angiosperms // Trends in Genetics. 2011. Vol. 27. Iss. 9. P. 368–376.
- Dorken M.E., Barrett S.C.H. Sex determination and the evolution of dioecy from monoecy in *Sagittaria latifolia* (Alismataceae) // Proc. R. Soc. Lond. B. 2004. Vol. 271. P. 213–219.
- Loyd D.G. Sex ratios in sexually dimorphic Umbelliferae // Heredity. 1973. Vol. 31. P. 239–249.
- Loyd D.G., Webb C.J. Secondary sex characters in plants // Bot. Rev. 1977. Vol. 43. N 2. P. 177–216.
- Pimenov M.G., Vassiljeva M.G., Leonov M.V., Daushkevich Ju. V. Karyotaxonomical analysis of the Umbelliferae. L., 2002. 468 p.
- Renner S.S., Ricklefs R.E. Dioecy and its correlates in the flowering plants // Am. J. Bot. 1995. Vol. 82. P. 596–606.
- Webb C.J. Breeding Systems and the Evolution of Dioecy in New Zealand Apioideae Umbelliferae // Evol. 1979. Vol. 33. P. 662–672.
- Webb C.J., Loyd D.G. Sex ratios in New Zealand apioideae Umbelliferae // New. Zeal. J. Bot. 1980. Vol. 18. P. 121–126.

Поступила в редакцию 10.04.14

SEX RATIOS IN THE POPULATION OF DIOECIOUS SPECIES *TRINIA MULTICAULIS* (POIR.) SCHISCHK. (UMBELLIFERAE)

S.E. Petrova

Sex ratios in the population of the dioecious species *Trinia multicaulis* (Umbelliferae, Apiaceae) have been studied. In three coenopopulations sex ratios were significantly different, f/m was 0,6; 1,2 and 1,5. In total 409 generative individuals have been found: 198 male and 211 female. Sex ratio is close to 1:1. At the studied sites besides *Trinia* about 40 species are growing. Density of individuals at the sites with different floristic composition and topography varies significantly. The highest density of *T. multicaulis* individuals are observed at the decreasing part of the slope with the low number of other species. Cross-pollination is relatively effective, the number of mature fruits is 480–1603 units per plant; seed production is 960–3206 seeds per plant respectively. Significant correlation between males and females in the location is not found. Some trends to compact arrangement of one gender at distances 5–8 meters apart can be revealed. The geometric figure of the distribution of *T. multicaulis* individuals is probably a reflection of the floristic composition in the community and partly of the special type of seed dispersal (by tumbleweed type). The analysis indicates the complexity of the interpretation of the statistical data on the distribution of gender types in populations of dioecious plants.

Key words: *Trinia multicaulis*, dioecy, coenopopulation, spatial arrangement, seed production

Сведения об авторе: Петрова Светлана Евгеньевна – сотр. кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (petrovasveta@list.ru).