

XI Дальневосточная конференция по заповедному делу. Владивосток, 06–09 октября 2015 г.: Материалы конференции. Владивосток: Дальнаука, 2015. 435 с. ISBN 978-5-8044-1566-3

В сборнике представлены материалы научных исследований, посвященных различным аспектам деятельности особых охраняемых природных территорий (ООПТ), проблемам природопользования и охраны природы на современном этапе социально-экономического развития Дальнего Востока России. Особое внимание уделяется проблеме сохранения биологического разнообразия в системе ООПТ в условиях антропогенного освоения дальневосточного региона, приведены сведения о редких и исчезающих видах растений и животных, обсуждаются ландшафтные особенности ООПТ и характеристики их почв, даны сведения о качестве воды водоемов.

Книга рассчитана на специалистов-биологов, экологов и биогеографов, работников экологического и природоохранного надзора, преподавателей и студентов биологических факультетов вузов.

XI Far-Eastern Conference of Nature Conservation Problems. Vladivostok, October 06–09, 2015: Materials of a conference. Vladivostok: Dalnauka, 2015. 435 p. ISBN 978-5-8044-1566-3

Various aspects of special protected nature areas (SPNA) establishment, problems of nature protection and nature management in the modern period of the social and economic development of the Russian Far East are in the focus of attention. Special attention has been paid to biodiversity conservation in the wildlife protected areas under anthropogenic press of Far East growing economy; data on rare and extincting plant and animal species are given; landscape peculiarities of SPNA, soil characteristics and water quality of water-bodies are discussed.

The book will be interesting for specialists in biology, ecology and biogeography, for practical workers of the nature protection, as well as for students of the biological institutes.

Редакционная коллегия: академик РАН Ю.Н. Журавлев (отв. редактор),
к.б.н. Е.М. Саенко, к.б.н. Т.В. Никулина, д.б.н. А.В. Богачева,
д.б.н. С.Ю. Стороженко.

Утверждено к печати Оргкомитетом конференции

Проведение конференции и издание материалов поддержано
Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 15-04-20501)
и Амурским филиалом Всемирного фонда дикой природы (WWF).



- © Биолого-почвенный институт ДВО РАН, 2015
- © Российский фонд фундаментальных исследований, 2015
- © Амурский филиал Всемирного фонда дикой природы (WWF), 2015

Prozorova L.A., Fomenko K.V., Balan I.V. 2014. Terrestrial mollusks of Khingansky Nature Reserve with notes on other reserve fauna and a new species for the territory // Mollusks of the Eastern Asia and adjacent seas: Abstracts of the Conference. Vladivostok: Dalnauka. P. 72–75.

Sysoev A.V., Schileyko A.A. 2009. Land snails and slugs of Russia and adjacent countries. Sofia-Moscow: Pensoft. 312 pp.

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ОПЫЛЕНИЯ *OXYTROPIS CHANKAENSIS* JURTZ.

А.Б. Холина, О.В. Наконечная, Т.Ю. Горпенченко

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток,
kholina@biosoil.ru

Остролодочник ханкайский *Oxytropis chankaensis* Jurtz. – травянистый многолетник, относится к подсекции *Oxyphylliformes* Jurtz. секции *Baicalia* Bunge подрода *Oxytropis* рода *Oxytropis* DC. семейства Fabaceae Lindl. s.l. (Юрцев, 1964; Павлова, 1989). Это узколокальный эндем, псаммофит, встречается только на прибрежных песках западного побережья оз. Ханка и о-ве Сосновый (Юрцев, 1964; Павлова, 1989). *O. chankaensis* включен в Красную книгу Приморского края (Павлова, 2008), где отнесен к категории «уязвимый», т.е. вид, для которого высок риск его исчезновения в природе в будущем. Однако в последнее время из-за активной хозяйственной деятельности ареал его резко сужается, и в ряде пунктов, где ранее были собраны гербарные образцы, эти растения не обнаружены. В настоящее время надежная сохранность популяций остролодочника обеспечена лишь на территории государственного природного заповедника «Ханкайский» (Баркалов, Харкевич, 1996; Холина, Холин, 2006). Неоднократно был поставлен вопрос об охране уникального растительного сообщества в окрестностях с. Турий Рог, компонентом которого является *O. chankaensis* (Баркалов, Харкевич, 1996; Кожевников, Кожевникова, 2000; Крестов, Верхолат, 2003), поскольку без заповедывания этой территории невозможно гарантировать сохранение данного сообщества и предотвратить исчезновение входящих в него редких видов. Вид имеет существенное практическое значение. Благодаря строению корневой системы, растения *O. chankaensis* способствуют укреплению песчаных берегов оз. Ханка. Симбиоз растений с клубеньковыми азотфиксирующими бактериями приводит к обогащению почвы азотом, что делает возможным поселение на песках и других видов. Эксперименты по изучению биохимического состава *O. chankaensis* показали наличие флавоноидов в надземной части; в цветках содержание флавоноидов достигает 24,4 мг/г (Павлова, 1968; Павлова, Уланова, 1971). Очевидна ценность *O. chankaensis* и как декоративного раннецветущего растения с длительным периодом цветения. Размножается *O. chankaensis* только семенным путем, цветение продолжается с мая до августа, плодоношение в августе – начале сентября (Павлова, 1989).

Для сохранения, восстановления и рационального использования природных популяций *O. chankaensis* необходимо выявить биологические особенности вида, связанные с системой размножения. Цель настоящей работы – изучение строения репродуктивных органов и процесса опыления *O. chankaensis*.

Для морфологического изучения репродуктивных органов цветка *O. chankaensis* завязи и пыльники собирали в период наиболее активного цветения из раскрытых цветков с 20 растений популяции на косе Пржевальского. Фиксацию материала проводили в фиксирующей смеси ФСУ: 70 %-ный этиловый спирт – формалин – ледяная уксусная кислота (100 мл : 7 мл : 7 мл) в течение двух недель (Камелина и др., 1992). Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом (Паушева, 1970). Число подсчитанных на каждом препарате пыльцевых зерен составляло выборку от 300 до 1000 шт. Завязи заливали в парафин по общепринятой методике (Паушева, 1970). Серийные парафиновые срезы толщиной 8–10 мкм изготавливали на санном микротоме. Препараты окрашивали железным гематоксилином и альциановым синим по модифицированной методике (Камелина и др., 1992) и анализировали при помощи микроскопа LM 2 при увеличении об. 6,3х, 16х, 40х, 90х и ок. РК 10х, 15,5х, а также электронного сканирующего микроскопа JSM 35 (Япония).

Изучение плодообразования проводили в период цветения и плодоношения в популяциях, расположенных на территории заповедника «Ханкайский», коса Пржевальского (КП) и о-в Сосновый (ОС). На 30 растениях в каждой популяции в средневозрастном генеративном состоянии определяли количество соцветий и цветков на растении, число цветков и плодов на побеге, плодородивность (ПП) – отношение числа завязавшихся плодов к числу цветков на побеге, выраженное в процентах. Для проверки вероятности самоопыления проводили опыт по изоляции соцветий на 112 соцветиях 35 растений популяции КП: на каждом растении на 3–4 соцветия с нераспустившимися бутонами одевали изоляторы из мелкосетчатого фатина и наблюдали за растениями в течение 1,5 мес.

Строение генеративных органов. Растения *O. chankaensis* в зрелом генеративном состоянии формируют большое количество соцветий, значительно различающихся по количеству цветков. Соцветие – продолговатая или головчатая кисть, раскрытие цветков происходит акропетально. Количество цветков на соцветии варьирует от 4 до 14, на растении в среднем находится до 40 соцветий, так что количество цветков на растении достигает 400 шт.

Цветок *O. chankaensis* полный, обоеполый, зигоморфный, хазмогамный, имеет характерное для сем. Fabaceae строение. Гинецей мономерный, образован единственной карпелью, рыльце малозаметное, верхушечное, столбик вытянутый, завязь продолговатая. Эпидермис завязи однорядный. Под эпидермисом располагается тонкий слой рыхлой паренхимы. В ней проходит крупный проводящий пучок. Полость завязи выстлана клетками эпидермы. Семязачатки расположены на центральном шве. Семязачаток кампилотропный, крассиноцеллятный с одним интегументом. Фуникулюс длинный тонкий. Нуцеллус трехслойный. Зародышевый мешок по мере созревания изгибается и приобретает форму семязачатка. Зрелый зародышевый мешок изогнутый, биполярный, 7-клеточный, 8-ядерный. Синергиды грушевидной формы. Полярные ядра сливаются

до оплодотворения и располагаются в непосредственной близости от яйцеклетки. Три антиподы с малым количеством цитоплазмы и ядром, занимающим практически всю клетку, дегенерируют к моменту оплодотворения. В зародышевом мешке наблюдали накопление сферических гранул, вероятнее всего, это включения крахмала.

Андроцей декамерный, состоит из 9 сросшихся в трубку тычинок и одной свободной вехсиллярной тычинки. Пыльник четырехгнездный. При созревании половинки расходятся, пыльца высыпается. В пыльниках находится большое количество пыльцы, полностью стерильные пыльники не обнаружены. Зрелые пыльцевые зерна округлые или эллиптические, 3-бороздно-поровые, среднего размера 20 x 25 мкм. Пыльцевые зерна сходны с пыльцевыми зернами других видов *Oxytropis* – *O. campestris* subsp. *gishiriensis*, *O. japonica* var. *sericea*, *O. megalantha* и *O. shokanbetsuensis* (Takahashi, 1995) по форме, числу борозд и типу поверхности экзины, но отличаются строением борозды – у *O. chankaensis* она менее глубокая и значительно уже, чем у перечисленных видов. Кроме этого, у пыльцевых зерен *O. chankaensis* отсутствует перетяжка в области экватора. Эффективность опыления в значительной мере зависит от степени фертильности пыльцы. Фертильность пыльцы *O. chankaensis* высокая, средний показатель составляет $95,7 \pm 1,4$ %, минимальное значение – 79,2 %. Высокая фертильность пыльцы (96–100 %) указана для *O. pilosa* (Пономарев и др., 1978). Особенностью *O. chankaensis* является наличие в зрелых пыльниках проросших пыльцевых зерен. Прорастание пыльцы внутри пыльников сразу же после созревания отмечено для ряда других видов бобовых (Чубирко, Кострикова, 1985). Изучение морфологии репродуктивных органов остролодочника показало, что пыльцевые зерна и зародышевый мешок имеют нормальное строение, данные свидетельствуют о высокой жизнеспособности пыльцы. Аномалий в строении андроцея и гинецея не обнаружено.

Особенности биологии цветения и опыления. Цветки остролодочника гомогамны или слегка протандричны. Созревание рыльца и вскрытие пыльников происходит одновременно. Обычно вскрытие пыльников происходит еще в бутоне, до экспонирования рыльца, вследствие чего можно предположить слабую протандрию. Пыльники в закрытом цветке расположены ниже рыльца, так что последнее слегка возвышается над пыльниками, и в момент вскрытия пыльников попадание собственной пыльцы на рыльце маловероятно. Однако при неблагоприятных для деятельности опылителей условиях и хорошей жизнеспособности пыльцы вероятность автогамного и гейтеногамного опыления возрастает.

Раскрывание цветков происходит только в светлое время суток. Оно начинается около 9 утра, постепенно нарастает, наиболее интенсивно от 16 до 19 ч, после чего интенсивность раскрывания постепенно снижается, и к 22 ч прекращается. Таким образом, для *O. chankaensis* характерен дневной ход распускания цветков, как и для большинства энтомофильных бобовых (Шамурин, Тихменев, 1971; Пономарев и др., 1978). Продолжительность цветения отдельного цветка составляет 3–4 дня. Длительное сохранение жизнеспособности цветка, характерное для многих видов энтомофильных бобовых (Пономарев и др., 1978; Кайгородова, 1979), можно рассматривать как адаптивный признак, возникший

в процессе эволюции для обеспечения надежности опыления. Цветение остролодочника продолжается с середины мая по август. Длительность периода цветения варьирует в зависимости от года, но в отдельные годы цветение продолжалось с третьей декады апреля до первой декады сентября, с максимумом в мае–июне.

Опыление цветков *O. chankaensis* осуществляется шмелями, как и у большинства остролодочников (Юрцев, 1986). При посадке насекомого на цветок лодочка под его тяжестью отгибается вниз, из нее выдвигается тычиночная трубка с заключенным в ней пестиком, при этом рыльце, возвышаясь над пыльниками, касается нижней стороны тела насекомого и воспринимает пыльцу, полученную при предшествующих посещениях цветков того же вида. Вскрытые пыльники касаются и оставляют пыльцу на теле насекомого немного позднее рыльца, так как расположены ниже его. Подобный так называемый клапанный механизм широко распространен у многих энтомофильных бобовых (Пономарев и др., 1978; Фегри, Пэйл, 1982). Было отмечено, что шмели, опыляющие растения остролодочников, игнорируют цветки других насекомоопыляемых растений, растущих рядом (Кайгородова, 1979; Кожевников, 1981), что, по мнению авторов, обусловлено взаимной адаптацией насекомого и растения (Кожевников, 1981). Преимущественное использование цветков одного вида в период их максимального цветения, или постоянство посещения, – довольно распространенное явление (Фегри, Пэйл, 1982), описанное для различных видов энтомофильных растений (Шамурин, Тихменев, 1971). Развитие постоянства имеет большое значение для растений, на которых кормятся опылители, так как в этом случае возрастает вероятность посещения цветков опылителями, несущими совместимые пыльцевые зерна (Фегри, Пэйл, 1982). Кроме этого, постоянство посещения является для растения необходимым условием успешного завязывания плодов. Однако в связи со стратегией сбора пыльцы у насекомого-опылителя у *O. chankaensis* повышается вероятность близкородственного скрещивания. По нашим наблюдениям, при опылении шмели переползают от цветка к цветку на соцветии, пока не посетят все соцветия на одном растении, затем последовательно посещают близко расположенные растения. В результате происходит распространение пыльцы внутри «семьи», что повышает частоту бипарентального инбридинга, одной из причин выявленного в популяциях *O. chankaensis* дефицита гетерозигот (Холина и др., 2009).

В опыте по изоляции соцветий для проверки вероятности самоопыления, количество соцветий, на которых образовались плоды, составило 4,3 % от общего числа соцветий, при этом плоды были мелкие и недоразвитые, семена в них были невыполненные. Результаты опыта по изоляции растений *Oxytropis cf. sverdrupii* (Шамурин, Тихменев, 1971) показали, что процент образования плодов в результате самоопыления чрезвычайно низкий – 1,3–2,3 %, при этом плоды были слаборазвитые. Для *O. pilosa* было выявлено полное отсутствие завязывания семян при изоляции, предположительно как следствие строгой самонесовместимости (Пономарев и др., 1978), как и для *O. sordida* (Кайгородова, 1979). Однако существует мнение, что кратковременное самоопыление

бобовых как резервный механизм является фактором поддержания численности и объема популяций в неблагоприятные годы, что чрезвычайно важно для сохранения их гетерозиготности и эффективности последующего перекрестного опыления (Кожевников, 1981). Одновременное созревание пыльцевых зерен и рыльца указывает на возможность автогамии у *O. chankaensis*. Чрезвычайно низкий процент завязывания плодов в изоляторах, недоразвитие плодов свидетельствует, что автогамия имеет место, но она не эффективна, поэтому можно предположить наличие у *O. chankaensis* механизма надежного контроля аллогамного типа опыления. Разница в завязываемости бобов от автогамии (4,3 %) и свободного опыления (82,8 %) свидетельствует о преимуществе аллогамного опыления в условиях свободного цветения соцветий (таблица). Такое преимущество аллогамии при наличии зрелых рылец в раскрывающихся цветках обеспечивается только генетической системой самонесовместимости.

Эффективность плодообразования *O. chankaensis* в исследованных популяциях была весьма высокой (таблица). Высокие показатели завязываемости плодов были установлены и для других видов остролодочников: *O. gorodkowiei* – 60–100 %, *O. cf. sverdrupii* – 66,7–85,1 % (Шамурин, Тихменев, 1971), *O. pilosa* – 80–90 % (Пономарев и др., 1978), *O. sordida* – 87–98 % (Кайгородова, 1979).

Таблица. Эффективность плодообразования *Oxytropis chankaensis*

Популяция	Число соцветий на особь	Число цветков на особь	Число цветков на побег	Число плодов на побег	ПП, %
Коса Пржевальского	<u>41,9±3,7</u>	<u>396,7±32,9</u>	<u>9,3±0,5</u>	<u>7,7±0,4</u>	82,8
	39,3	37,1	26,7	27,9	
о-в Сосновый	<u>26,2±2,4</u>	<u>208,1±16,3</u>	<u>10,2±0,4</u>	<u>7,7±0,3</u>	75,5
	42,4	35,9	17,4	20,3	

Примечание. Над чертой – среднее значение ± ошибка среднего ($\bar{x} \pm S_x$), под чертой – коэффициент вариации C_v . ПП – плодородность.

Таким образом, в результате исследования охарактеризованы особенности репродуктивных органов и биологии опыления редкого вида *O. chankaensis*. Для вида показано нормальное строение андроеца и гинецея, высокая фертильность и достаточное количество пыльцы, а так же преимущество аллогамного опыления. Адаптивными механизмами, обеспечивающими надежность процесса опыления и оплодотворения *O. chankaensis* при наличии генетической системы самонесовместимости, являются длительный период цветения растения и продолжительность жизни отдельного цветка. Выявленные особенности биологии опыления *O. chankaensis* вносят существенный вклад в самовозобновление вида в естественных условиях.

- Баркалов В.Ю., Харкевич С.С. 1996.** Сосудистые растения Ханкайского государственного заповедника // Бот. ж. Т. 81, № 11. С. 104–116.
- Кайгородова М.С. 1979.** Антэкология растений ракомитриевей тундры Полярного Урала // Экология опыления. Межвуз. сб. научн. тр. Пермь: Перм. ун-т. С. 80–108.
- Камелина О.П., Проскурина О.Б., Жинкина Н.А. 1992.** К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. ж. Т. 77, № 4. С. 93–96.
- Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. 2000.** Ботанико-географические предпосылки для создания природного парка в бассейне реки Комиссаровка (Приморский край) // Растения муссонного климата: Тезисы II-ой межд. конф. Владивосток. С. 90–91.
- Кожевников Ю.П. 1981.** К систематике, биологии и эволюции представителей бобовых (Fabaceae) на юго-востоке гор Бырранга (Таймыр). I. // Бот. ж. Т. 66, № 11. С. 1549–1560.
- Крестов П.В., Верхолат В.П. 2003.** Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья. Владивосток: ДВО РАН. 200 с.
- Павлова Н.С. 1968.** Исследование флавоноидов некоторых дальневосточных видов (*Astragalus* L., *Oxytropis* DC., *Hedysarum* L.) // Тез. докл. совещ. по вопросам изучения и освоения растительных ресурсов СССР. Новосибирск. С. 47–48.
- Павлова Н.С., Уланова К.П. 1971.** К химическому исследованию дальневосточных видов рода *Oxytropis* DC. // Биологически активные вещества флоры и фауны Дальнего Востока и Тихого океана. Владивосток. С. 19.
- Павлова Н.С. 1989.** Бобовые – Fabaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 4. Л.: Наука. С. 191–339.
- Павлова Н.С. 2008.** Остролодочник ханкайский // Красная книга Приморского края: Растения. Владивосток: АВК «Апельсин». С. 136–137.
- Паушева З.П. 1970.** Практикум по цитологии растений. М.: Колос. 256 с.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И., Лыков В.А. 1978.** К антэкологии некоторых бобовых луговой и разнотравно-ковыльной степи // Экология опыления. Межвуз. сб. научн. тр. Пермь: Перм. ун-т. С. 23–37.
- Фегри К., ван дер Пэйл Л. 1982.** Основы экологии опыления. М.: Мир. 384 с.
- Холина А.Б., Холин С.К. 2006.** Возрастная структура популяций редкого растения остролодочника ханкайского // Проблемы сохранения водно-болотных угодий международного значения: озеро Ханка: Труды Второй межд. науч.-практ. конф. Владивосток. С. 26–35.
- Холина А.Б., Корень О.Г., Журавлев Ю.Н. 2009.** Генетическая структура и дифференциация популяций тетраплоида *Oxytropis chankaensis* (Fabaceae) // Генетика. Т. 45, № 1. С. 81–91.
- Чубирко М.М., Кострикова Л.Н. 1985.** Семейство Fabaceae // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Brunelliaceae-Tremandraceae. Л.: Наука. С. 67–77.
- Шамурин В.Ф., Тихменев Е.А. 1971.** Цветение и плодоношение бобовых (Leguminosae) и норичниковых (Scrophulariaceae) на острове Врангеля // Бот. ж. Т. 56, № 3. С. 403–413.
- Юрцев Б.А. 1964.** Конспект системы секции *Baicalia* Веге. рода *Oxytropis* DC. // Новости систематики высших растений. М.: Наука. С. 191–218.
- Юрцев Б.А. 1986.** *Oxytropis* DC. // Арктическая флора СССР. Вып. 9. Ч. 2. Л.: Наука. С. 61–146.
- Takahashi H. 1995.** Pollen morphology of Japanese *Oxytropis* (Leguminosae) // Jpn. J. Palynol. V. 41, N 2. P. 91–97.