



УДК 502.753

ПОЛИМОРФИЗМ ПО РАЗМЕРУ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ ТЮЛЬПАНА ГЕСНЕРА (*TULIPA GESNERIANA* L., 1753) НА ТЕРРИТОРИИ УРОЧИЩА «ИВАНОВО ПОЛЕ»

Ю. А. Беляченко, А. А. Беляченко

Беляченко Юлия Александровна, доцент кафедры генетики, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, кандидат биологических наук. E-mail: juliabelyachenko@mail.ru

Беляченко Андрей Александрович, доцент кафедры экологии, Саратовский государственный технический университет имени Гагарина Ю. А., кандидат биологических наук. E-mail: belyachenkoaa@mail.ru

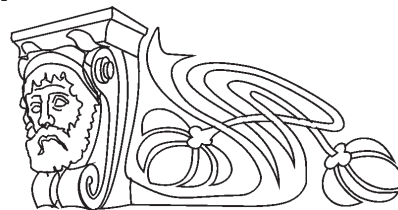
Одна из крупных популяций тюльпана Геснера (*Tulipa gesneriana* L., 1753) находится в Федоровском районе Саратовской области на территории регионального памятника природы «Урочище «Иваново поле», где она представлена тремя ценопопуляциями. Настоящая работа посвящена изучению морфологии зрелой пыльцы растений данных ценопопуляций, характеризующихся различными вариантами окраски частей цветка. Проведен анализ размера и других морфологических особенностей пыльцы, зафиксированной в 2012 г., когда в районе исследования отмечалось высокое разнообразие растений по окраске околоцветника. Определена доля аномальных пыльцевых зерен, морфологически отличающихся от нормальной выполненной двухклеточной пыльцы. Методом однофакторного дисперсионного анализа выявлены достоверные индивидуальные различия между растениями по размеру пыльцевых зерен. Показано, что исследуемые ценопопуляции являются полиморфными по данному признаку.

Ключевые слова: *Tulipa gesneriana*, ценопопуляции, особо охраняемые природные территории, урочище «Иваново поле», полиморфизм, пыльца.

DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-4-432-437

Тюльпан Геснера (*Tulipa gesneriana* L., 1753) – евразийский степной вид многолетних травянистых растений из семейства Лилейных [1], занесенный в Красную книгу России и Красную книгу Саратовской области. Как вид, находящийся на территории Саратовской области под угрозой исчезновения [2], тюльпан Геснера требует особо пристального внимания для разработки надежных мер по эффективной охране всех составляющих его популяций. Популяционной биологии и экологии данного вида посвящен ряд исследований в Поволжье и других регионах России [3–9].

Одна из наиболее крупных популяций тюльпана Геснера находится в Федоровском районе



Саратовской области на территории регионального памятника природы «Урочище «Иваново поле», расположенного в верховьях балки Таловка (N 51°00'10,9" E 47°30'19,4") [10, 11]. Эта популяция неоднородна и представлена тремя ценопопуляциями (ЦП) (рис. 1).

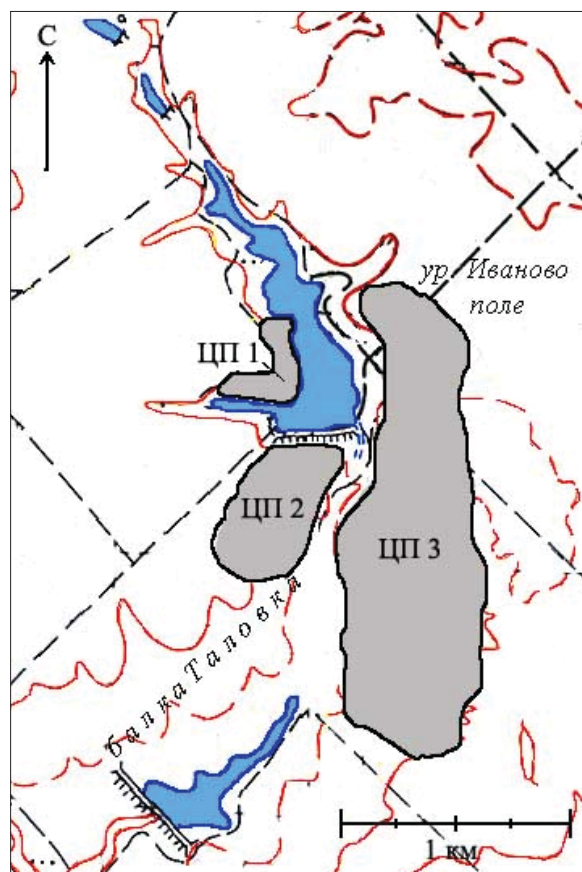


Рис. 1. Схема района исследования

В рассматриваемых ЦП тюльпана Геснера отмечается полиморфизм по окраске околоцветника. В ходе исследований, проведенных в 2011–2016 гг., были выявлены вариации в проявлении морфологических признаков окраски листочков околоцветника, его дна, тычиночных нитей и пыльников [12 – 14]. При этом другие особенности генеративной сферы растений из рассматриваемых популяций данного объекта



оставались за гранью исследований. Целью настоящей работы являлось изучение морфологии зрелой пыльцы растений тюльпана Геснера, произрастающих на территории урочища «Иваново поле» и характеризующихся различными вариантами окраски частей цветка.

Материалы и методы

Основные цвета и оттенки частей цветка определялись с учетом методических рекомендаций А. С. Бондарцева [15] в соответствии с разработанной нами классификацией [14]. Границы и координаты ценопопуляций определялись при помощи GPS-навигатора Garmin 60 CSx в проекции координат WGS84.

Материал для исследования фиксировался в 2012 г., когда в исследуемых ЦП отмечалось высокое разнообразие растений по окраске околоцветника. Фиксация пыльников со зрелой пыльцой выполнялась ацетоалкоголем с раскрытых цветков, различающихся по признакам окраски околоцветника и андроеца. Исследования проводились на временных ацетокарминовых препаратах зафиксированной пыльцы.

Для анализа препаратов использовался световой микроскоп Axioskop 40 (Carl Zeiss). Фотографирование осуществлялось при 200-кратном

увеличении микроскопа с помощью цифровой камеры AxioCam MRm. Измерения диаметра пыльцевых зерен (ПЗ) проводились с использованием программы AxioVision Release 4.6.3. Доля аномальной пыльцы определялась в результате анализа не менее 100 ПЗ в нескольких полях зрения как относительное количество аномальных зерен, к числу которых относились ПЗ со слабоокрашенным содержимым или без него (пустые оболочки), а также ПЗ с плазмолизом.

Статистическая обработка данных для оценки достоверности различий между растениями осуществлялась с помощью однофакторного дисперсионного анализа в программе Statistica 6.0. При этом различия считались достоверными при $p \leq 0,05$. Вычисления доверительных интервалов для средних значений основывались на использовании t-критерия Стьюдента при уровне значимости $p = 0,05$.

Результаты и их обсуждение

Нормальные зрелые пыльцевые зерна тюльпана Геснера характеризуются двухклеточным строением (рис. 2). Наряду с нормальными выполненными ПЗ могут встречаться их пустые оболочки (нередко деформированные), а также плазмолизованные ПЗ.

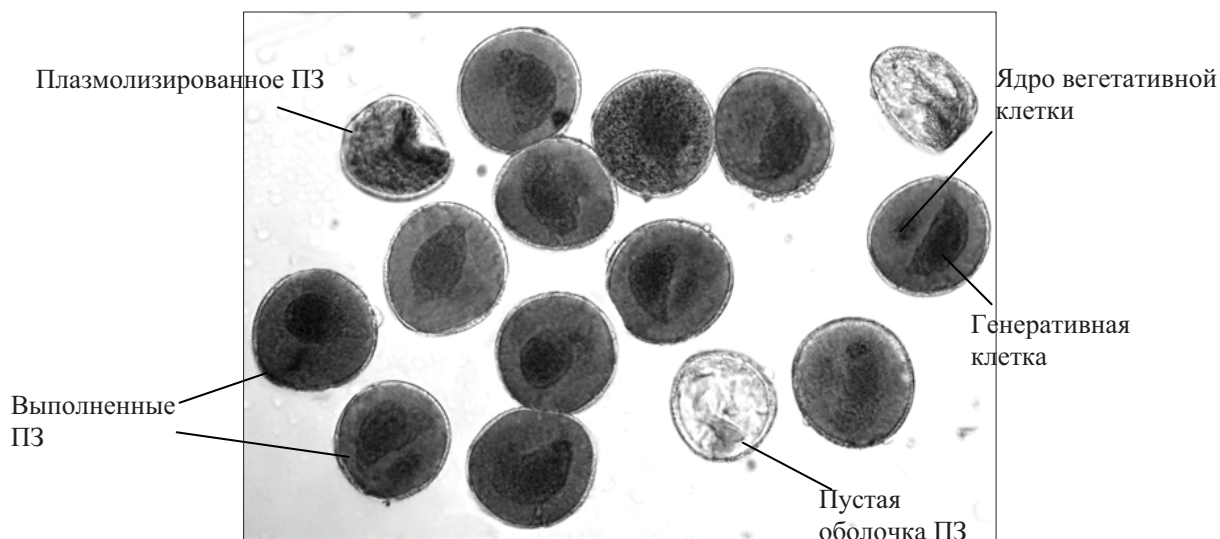


Рис. 2. Пыльца тюльпана Геснера

В табл. 1 приведены средние значения диаметра ПЗ среди исследуемой выборки растений ЦП1. Все указанные здесь варианты окраски достаточно четко различаются между собой. Для удобства в таблице приводятся краткие описания окраски околоцветника и цвет пыльников. Общее количество образцов растений с разными вариантами окраски частей цветка в ЦП1 со-

ставляло 12. При этом окраска пыльников варьировала существенно в меньшей степени, по сравнению с окраской околоцветника, представляя всего три цветовых варианта – желтую, буро-желтую и фиолетовую окраски.

Средний диаметр ПЗ варьирует здесь от 55,5 до 62,9 мкм. Варьирование конкретных значений данного параметра еще шире – от 38,1 до



Таблица 1

Средний диаметр ПЗ растений ЦП1 с различными вариантами окраски частей цветка

| № растения | Окраска околоцветника | Окраска пыльников | Средний диаметр ПЗ (d), мкм | Достоверные различия по d с другими растениями, кроме: | Доля аномальной пыльцы, % |
|------------|--------------------------------|-------------------|---------------------------------|----------------------------------------------------------|---------------------------|
| 1 | Алая | Фиолетовая | $58,5 \pm 0,7$ | – | 3,2 |
| 2 | Белая | Желтая | $55,5 \pm 0,8$ | 8 | 2,5 |
| 3 | Желтая | | $59,3 \pm 0,7$ | 1 | 4,9 |
| 4 | Красно-желтая (неравномерная) | Буро-желтая | $57,3 \pm 0,7$ | 5, 6, 12 | 4,7 |
| 5 | Лилово-пурпурная светлая | Желтая | $57,6 \pm 0,7$ | 1 | 13,4 |
| 6 | Лилово-пурпурная темная | | $57,4 \pm 0,7$ | 5, 12 | 5,9 |
| 7 | Малиновая | Фиолетовая | $62,5 \pm 0,7$ | – | 6,1 |
| 8 | Малиново-коралловая | Желтая | $55,9 \pm 0,5$ | – | 2,2 |
| 9 | Малиново-розовая | | $61,2 \pm 1,0$ | 11 | 5,4 |
| 10 | Оранжево-красная | | $62,9 \pm 0,7$ | 7 | 3,5 |
| 11 | Розовая (неравномерная) | | $61,4 \pm 0,7$ | – | 2,5 |
| 12 | Светло-розовая (неравномерная) | | $57,5 \pm 0,7$ | 1, 5 | 0,8 |

78,8 мкм. При этом различия между растениями по данному признаку согласно дисперсионному анализу чаще всего являются достоверными при уровне значимости $p \leq 0,05$. Случаи отсутствия достоверных различий указаны в соответствующем столбце табл. 1–3. Доля аномальных ПЗ находилась в пределах от 0,8 до 13,4%, для большинства растений не превышая 3–6%.

Аналогичные данные по растениям ЦП2 представлены в табл. 2. Всего здесь были изучены также 12 образцов растений, однако два типа окраски околоцветника были признаны сходными в рамках используемой нами классификации. Окраска пыльников у большинства растений оказалась желтой, за исключением единственного образца с фиолетовыми пыльниками, в сочетании с темно-красным околоцветником.

Таблица 2

Средний диаметр ПЗ растений ЦП2 с различными вариантами окраски частей цветка

| № растения | Окраска околоцветника | Окраска пыльников | Средний диаметр (d) ПЗ, мкм | Достоверные различия по d с другими растениями, кроме: | Доля аномальной пыльцы, % |
|------------|--------------------------------|-------------------|---------------------------------|----------------------------------------------------------|---------------------------|
| 1 | Белая | Желтая | $60,2 \pm 1,4$ | 10 | 14,1 |
| 2 | Желтая | | $54,3 \pm 0,6$ | – | 1,0 |
| 3 | Желтая (с оранжевыми штрихами) | | $60,4 \pm 0,7$ | 1 | 2,1 |
| 4 | Лилово-пурпурная светлая | | $63,4 \pm 1,1$ | – | 3,9 |
| 5 | Малиновая | | $56,1 \pm 0,6$ | – | 3,8 |
| 6 | Малиново-коралловая | | $58,7 \pm 0,8$ | 1, 10 | 8,3 |
| 7 | Малиново-коралловая | | $56,6 \pm 0,5$ | 5 | 1,6 |
| 8 | Оранжево-красная | | $52,5 \pm 0,5$ | – | 4,0 |
| 9 | Розовая (неравномерная) | | $57,3 \pm 0,4$ | 7, 12 | 3,4 |
| 10 | Розовая (неравномерная) | | $58,8 \pm 0,6$ | – | 43,0 |
| 11 | Светло-розовая (неравномерная) | | $61,8 \pm 0,5$ | – | 2,7 |
| 12 | Темно-красная | Фиолетовая | $56,2 \pm 0,6$ | 5, 7 | 2,0 |

Средний диаметр ПЗ растений ЦП2 находился в пределах от 54,3 до 63,4 мкм. Фактически измеренные значения диаметра ПЗ

варьируют от 41,7 до 77,3 мкм. При этом различия между разными растениями по данному признаку в подавляющем большинстве случаев



являлись достоверными. Достоверность различий по диаметру ПЗ отмечалась, в частности, при сравнении между собой растений ЦП2, характеризующихся сходной окраской (варианты с малиново-коралловым и розовым неравномерно окрашенным околоцветником). Доля аномальной пыльцы варьировала от 1 до 43%, в большинстве случаев не превышая 4%. Наибольшее значение данного параметра относится к образцу с одним из повторяющихся типов окраски – растению с розовой (неравномерной) окраской околоцветника в сочетании с желтыми пыльниками.

Данные по ЦП3 обобщаются в табл. 3. Следует отметить, что данная ЦП отличается от рассмотренных ранее наиболее высоким полиморфизмом по окраске околоцветника. Окраска пыльников, как и в ЦП1, представлена тремя вариантами – желтой, буро-желтой и фиолетовой. Всего в ЦП3 было изучено 25 образцов растений, принадлежащих к 16 различным комбинациям окраски околоцветника с цветом пыльников. Остальные 9 типов окраски оказались сходными с другими образцами, что позволяло проводить сравнение диаметра ПЗ у близких по окраске растений в пределах изучаемой ЦП.

Таблица 3

Средний диаметр ПЗ растений ЦП3 с различными вариантами окраски частей цветка

| № растения | Окраска околоцветника | Окраска пыльников | Средний диаметр (d) ПЗ, мкм | Достоверные различия по d с другими растениями, кроме: | Доля аномальной пыльцы, % |
|------------|---------------------------------|-------------------|---------------------------------|----------------------------------------------------------|---------------------------|
| 1 | Алая | Фиолетовая | $50,4 \pm 0,6$ | – | 9,0 |
| 2 | | | $58,7 \pm 0,5$ | – | 11,3 |
| 3 | Белая | Желтая | $54,5 \pm 0,6$ | 10 | 10,2 |
| 4 | Желтая | | $52,6 \pm 0,4$ | 17, 18 | 15,0 |
| 5 | | | $54,1 \pm 0,7$ | 3 | 1,7 |
| 6 | Лилово-пурпурная светлая | Фиолетовая | $56,2 \pm 0,5$ | 8, 15, 16, 19, 21 | 2,8 |
| 7 | | Желтая | $58,6 \pm 0,8$ | 2, 10, 13, 20, 22–25 | 1,6 |
| 8 | | | $57,0 \pm 0,6$ | 12 | 7,9 |
| 9 | | | $62,5 \pm 0,7$ | – | 6,9 |
| 10 | Лилово-пурпурная темная | | $59,2 \pm 0,7$ | 2 | 53,5 |
| 11 | | | $55,0 \pm 0,5$ | – | 34,7 |
| 12 | | Фиолетовая | $57,2 \pm 0,6$ | – | 8,0 |
| 13 | Малиново-коралловая | Желтая | $59,0 \pm 0,7$ | 10, 17, 25 | 0,8 |
| 14 | | | $56,3 \pm 0,6$ | 8, 15, 16, 19 | 4,1 |
| 15 | | | $55,6 \pm 0,6$ | 11, 16, 19 | 15,9 |
| 16 | | | $55,9 \pm 0,5$ | 19 | 3,0 |
| 17 | Оранжевая | | $52,6 \pm 0,5$ | 18 | 3,0 |
| 18 | | Буро-желтая | $52,8 \pm 0,4$ | – | 1,7 |
| 19 | Оранжево-желтая (неравномерная) | Желтая | $55,9 \pm 0,6$ | – | 5,0 |
| 20 | Оранжево-красная | Буро-желтая | $58,8 \pm 0,5$ | 2, 10, 13, 22-25 | 6,8 |
| 21 | | Фиолетовая | $56,0 \pm 0,7$ | 14-16, 19 | 7,6 |
| 22 | | | $59,8 \pm 0,8$ | 10, 13 | 23,2 |
| 23 | Светло-розовая (неравномерная) | Желтая | $58,2 \pm 0,6$ | 2, 13, 24, 25 | 41,4 |
| 24 | | | $58,1 \pm 0,6$ | 2, 12, 13, 25 | 5,3 |
| 25 | | | $58,2 \pm 0,6$ | 2 | 27,0 |

Наименьшее значение среднего диаметра ПЗ у растений ЦП3 составило 50,4 мкм, наибольшее – 62,5 мкм. Варьирование фактических значений диаметра ПЗ находится в пределах от

43,7 до 83,8 мкм. При этом различия между разными растениями по данному параметру чаще всего являются достоверными. Пять вариантов окраски в ЦП3 повторяются: лилово-пурпурная



светлая (в сочетании с желтыми пыльниками) – 3 раза, лилово-пурпурная темная (с желтыми пыльниками) – 2 раза, малиново-коралловая (с желтыми пыльниками) – 4 раза, оранжево-красная (с фиолетовыми пыльниками) – 2 раза, светло-розовая (неравномерная, с желтыми пыльниками) – 3 раза. При этом различия между растениями сходной окраски по диаметру ПЗ оказываются достоверными более, чем в половине случаев (8 из 14) проведенных сравнений. Доля аномальной пыльцы у растений ЦПЗ варьирует от 0,8 до 53,5%, в большинстве случаев не превышая 11–16%.

Сопоставление по диаметру ПЗ растений сходной окраски, принадлежащих к разным ЦП, в большинстве, 72% (29 из 40), случаев сравнения позволяет сделать вывод о достоверности различий по результатам дисперсионного анализа. При сравнении сходных по окраске образцов в пределах одной ЦП достоверность различий отмечалась в 62% (10 из 16) случаев. Следует отметить, что различия по диаметру ПЗ между растениями разной окраски в пределах рассматриваемых ЦП достоверны в 82–86% случаев.

Таким образом, можно утверждать, что между разными экземплярами тюльпана Геснера часто наблюдаются индивидуальные различия по размеру ПЗ. При этом, если различия между фактическими значениями диаметра ПЗ могут превышать двукратные, то разница между средними значениями диаметра ПЗ у разных растений значительно меньше – в исследованной выборке растений она находится в пределах 20%. Несмотря на относительную близость средних значений рассматриваемого параметра, поскольку пыльца каждого цветка (растения) характеризуется достаточной степенью выравненности по диаметру, различия между разными экземплярами растений являются в большинстве случаев достоверными. В соответствии с этим диаметр пыльцы следует считать еще одним морфологическим признаком, по которому проявляется полиморфизм в исследуемых ЦП тюльпана Геснера.

Максимальная степень варьирования доли аномальной пыльцы отмечена в ЦПЗ, где она находилась в пределах от 0,8 до 53,5%. Во всех исследованных ЦП доля аномальной пыльцы находилась в пределах 11% у 68–91% изученных образцов. Значения данного параметра в интервале от 6,1 до 16,0% характеризовали 8–12% исследуемой выборки. Самые высокие значения доли аномальной пыльцы (свыше 23%) наблюдались у 8% проанализированной выборки растений ЦП2 и 20% изученных образцов ЦПЗ (в ЦП1 таковых не было представлено). В итоге, значения доли

аномальной пыльцы, превышающие 11%, наблюдались в ЦП1 у 8%, в ЦП2 – у 16%, в ЦПЗ – у 32% от общего количества исследованных растений. Таким образом, в рассматриваемых ЦП не менее 2/3 растений характеризуются морфологически нормальной пыльцой.

Поскольку качество пыльцы имеет огромное значение для полового способа репродукции, который реализуется в популяциях тюльпана Геснера, проведение дальнейших исследований и ежегодного мониторинга будет вносить свой вклад в формирование более полного представления о состоянии популяции данного вида, который находится под охраной во многих российских регионах.

Список литературы

1. *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 635 с.
2. *Худякова Л. П., Давиденко О. Н.* Тюльпан Геснера – *Tulipa gesneriana* L. // Красная книга Саратовской области : Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов : Изд-во Торг.-пром. палаты Саратов обл., 2006. С. 81.
3. *Боктаева А. П., Атуева Д. Н., Уланова Я. М.* Ценопопуляция тюльпана Геснера на участке дерново-виннозлаковой степи, перспективном для создания ООПТ // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных территорий. Чита : Изд-во Забайкал. гос. ун-та, 2013. С. 90–93.
4. *Лыу Т. Н., Бадаев Р. В., Обгенова Д. А., Лиджева Н. Ц.* Изменчивость признаков растений *Tulipa gesneriana* в ценопопуляции, полиморфной по окраске цветков // Вестн. Калмыц. ун-та. 2013. № 1 (17). С. 39–43.
5. *Максимова Н. В., Калмыкова О. Г.* Об эколого-ценологических особенностях местообитаний *Tulipa gesneriana* L. в Урало-Илекском междуречье // Вопросы степеведения. Оренбург, 2013. № 10. С. 54–58.
6. *Давиденко О. Н., Невский С. А.* Материалы к третьему изданию Красной книги Саратовской области // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2013. Т. 13, вып. 2. С. 40–49.
7. *Давиденко О. Н.* Характеристика ценопопуляций некоторых охраняемых видов растений Саратовской области // Новая наука : стратегии и векторы развития. 2016. № 1–3 (58). С. 4–6.
8. *Кашин А. С., Крицкая Т. А., Петрова Н. А., Шилова И. В.* Тюльпан Геснера в Саратовской области и на прилегающей территории : распространение, разнообразие, состояние популяций. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2016. 100 с.
9. *Кашин А. С., Петрова Н. А., Шилова И. В.* Структура морфологической изменчивости и виталитета в популяциях *Tulipa gesneriana* L. Нижнего Поволжья и



- прилегающих территорий // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 1. С. 103–110.
10. Волков Ю. В. Урочище «Иваново поле» // Особо охраняемые природные территории Саратовской области: национальный парк, природные микрозаповедники, памятники природы, дендрарии, ботанический сад, особо охраняемые геологические объекты / Ком. охраны окружающей среды и природопользования Саратов. обл.; науч. ред. В. З. Макаров. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С. 256, 257.
11. Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Конспект флоры Саратовской области. Саратов: ИЦ «Наука», 2008. 232 с.
12. Беляченко Ю. А., Беляченко А. А., Серова Л. А. Полиморфизм тюльпана Геснера на территории урочища «Иваново поле» // Науч. тр. Нац. парка «Хвалынский»: сб. науч. ст. Вып. 3. Саратов; Хвалынский: ООО ИЦ «Наука», 2011. С. 68–73.
13. Беляченко Ю. А., Беляченко А. А., Серова Л. А. Краткая характеристика ценопопуляций тюльпана Геснера на территории урочища «Иваново поле» Федоровского района Саратовской области // Экологические проблемы субъектов экономики: сб. материалов VI междунар. науч.-практ. конф. Пенза: Изд-во Пенз. гос. техн. ун-та, 2016. С. 81–85.
14. Беляченко Ю. А., Беляченко А. А. К вопросу о проблеме разработки классификации типов окраски цветка в полиморфных ценопопуляциях тюльпана Геснера на территории урочища «Иваново поле» // Науч. тр. Нац. парка «Хвалынский»: сб. науч. ст. Вып. 8. Особо охраняемые природные территории: прошлое, настоящее, будущее: материалы III Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Саратов; Хвалынский: Амирит, 2016. С. 50–55.
15. Бондарцев А. С. Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 12 с.

Pollen Grain Size Polymorphism in Late Tulip (*Tulipa gesneriana* L., 1753) Cenopopulations within the Territory of “Ivanovo Field” Natural Boundary

Yu. A. Belyachenko, A. A. Belyachenko

Yuliya A. Belyachenko, ORCID 0000-0002-7847-8878, Saratov State University, 83, Astrakhanskaya Str., Saratov, 410012, Russia, juliabelyachenko@mail.ru

Andrey A. Belyachenko, ORCID 0000-0001-9005-945X, Saratov State Technical University of Saratov, 77, Politechnicheskaya Str., Saratov, 410054, Russia, belyachenkoaa@mail.ru

One of the large populations of the late tulip (*Tulipa gesneriana* L., 1753) grows in Fedorovsky district of the Saratov region on the territory of the regional “Ivanovo field” natural boundary where it is presented by three cenopopulations. The work is aimed at studying of mature pollen morphology of the given cenopopulation plants characterised by various variants of flower parts coloration. We analysed the dimension and other morphological features of the pollen fixed in 2012 when rich diversity of floral envelope coloration was registered in the research area. The abnormal pollen grains rate, morphologically differing from the normal filled two-cellular pollen is estimated. The method of one-factorial dispersive analysis reveals significant individual distinctions between plants on the pollen grains dimension. Thus, researched cenopopulations are polymorphic on the given trait.

Key words: *Tulipa gesneriana*, cenopopulation, specially protected natural reservations, “Ivanovo field” natural boundary, polymorphism, pollen.

Образец для цитирования:

Беляченко Ю. А., Беляченко А. А. Полиморфизм по размеру пыльцевых зерен в ценопопуляциях тюльпана Геснера (*Tulipa gesneriana* L., 1753) на территории урочища «Иваново поле» // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 4. С. 432–437. DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-4-432-437.

Cite this article as:

Belyachenko Yu. A., Belyachenko A. A. Pollen Grain Size Polymorphism in Late Tulip (*Tulipa gesneriana* L., 1753) Cenopopulations within the Territory of “Ivanovo Field” Natural Boundary. *Izv. Saratov Univ. (N.S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2017, vol. 17, iss. 4, pp. 432–437 (in Russian). DOI: 10.18500/1816-9775-2017-17-4-432-437.