УДК 581.5+582

Репродуктивна біологія інвазійних видів вищої водної флори

Г.А. Чорна

Уманський державний педагогічний університет імені Павла Тичини
udpu_botanika@ukr.net

Досліджувалися особливості репродуктивної біології *Elodea canadensis*, *Elodea nuttallii*, *Pistia stratioles*, *Vallisneria spiralis* на території Лісостепу України. Співставлення їх із наведеними в літературі даними щодо інших інвазійних гідрофітів світової флори, насамперед *Eichhornia crassipes*, *Salvinia molesta*, дозволило виявити закономірності щодо переважання вегетативного розмноження, поширення вегетативних діаспор та високого репродуктивного потенціалу.

Ключові слова: *репродуктивна біологія, фітоінвазії, вища водна флора, плейстофіти, еугідатофіти*

Репродуктивная биология инвазионных видов высшей водной флоры

Г.А. Черная

Уманский государственный педагогичемкий университет имени Павла Тычины
udpu_botanika@ukr.net

Исследовались особенности репродуктивной биологии *Elodea canadensis*, *Elodea nuttallii*, *Pistia stratioles*, *Vallisneria spiralis* на территории Лесостепи Украины. Сопоставление их с приведенными в литературе данными об инвазионных гидрофитах мировой флоры, прежде всего *Eichhornia crassipes*, *Salvinia molesta*, позволило выявить закономерности преобладания вегетативного размножения, распространения вегетативных диаспор, высокого репродуктивного потенциала.

Ключевые слова: *репродуктивная биология, фитоинвазии, высшая водная флора, плейстофиты, эугидатофиты*

Reproductive biology of invasive species freshwater plants

G.A. Chorna
Pavlo Tychyna Uman State pedagogical University
udpu_botanika@ukr.net

In territory of Forest Steppe Ukraine was innestigated features reproduction biology the *Elodea canadensis*, *Elodea nuttallii*, *Pistia stratioles*, *Vallisneria spiralis* comparison their from given in literature data of other invasive hydrophyte world flora first of all *Eichhornia crassipes*, *Salvinia molesta*, allowed reveal patterns of prevalence vegetative reproduction, distribution diasporas and high reproductive potential.

Key words: *reproductive biology, invasive freshwater plant, pleustophytes, euhydatophytes*

Вступ. У ряді випадків поява чужерідних видів у екосистемах за межами первинного ареалу має глобальні екологічні та економічні наслідки. Найбільш небезпечними серед заносних видів є ті, що подолали не лише географічний, а і репродуктивний бар'єр та здатні до активного відновлення, розселення, входження в природні та напівприродні місцезростання. Особливо актуально це для водних екосистем, які в ряді випадків зазнали антропогенного перетворення із порушенням зв'язків між природними компонентами. З метою запобігання фітоінвазій важливе вивчення особливостей відтворення та розмноження адвентивних видів, ряд яких може набувати статусу інвазійних, та способів поширення їх діаспор як одного з аспектів репродуктивної біології (Левіна, 1981). Зазначене набуває особливої ваги в зв'язку з двома глобальними проблемами сьогодення – збереженням фіторізноманіття з одного боку та фітоінвазіями і синантропізацією рослинного покриву в цілому з іншого (Протопопова, 2002).

Метою даної публікації було з'ясування тих аспектів репродуктивної біології видів вищої водної флори, що обумовлюють спалахи їх чисельності поза межами природного ареалу.

Матеріал і методика. Основним матеріалом для даної статті стали флористичні дані, зібрані автором на території України з 1986 по 2013 рр., та опрацювання впродовж зазначеного періоду гербарних зборів провідних (KW, KWHA, CWU, DSU, LWS), а також регіональних гербаріїв України (VIN, PW, SOF, UPU). Основою для створення списку інвазійних видів вищої водної флори послужила публікація С. Рейчард (2006), доповнена щодо України результатами власних досліджень. Латинські назви видів у списку та дата їх обнародування наведені за К. Кассельман (2004).

Результати. Проведені дослідження та аналіз літератури дозволили нам скласти список інвазійних видів гідрофітів світової флори із зазначенням тих із них, що вже набули поширення у водоймах України.

Інвазійні види вищої водної флори

Azolla filiculoides Lamarck (1783) (Azollaceae) (З/У – занесено в Україну)
Egeria densa Planchon (1849) (Hydrocharitaceae) (З/У)
Eichhornia crassipes (Martius) Solms (1883) (Pontederiaceae)
Elodea canadensis Michaux (1803) (Hydrocharitaceae) (З/У)
Elodea nuttallii (J.E. Planchon) St. John (1920) (Hydrocharitaceae) (З/У)
Hydrilla verticillata (Linné fil.) Royle (1839) (Hydrocharitaceae)
Hydrocotyle ranunculoides Linné fil. (1781) (Apiaceae)
Hygrophila polysperma (Roxburgh) T. Anderson (1867) (Acanthaceae)
Lagarosiphon major (Ridley) Moss (1928) (Hydrocharitaceae)
Myriophyllum aquaticum (Vellozo) Verdcourt (1973) (Haloragaceae)
Pistia stratioles Linné (1753) (Araceae) (З/У)
Salvinia molesta D.S. Mitchell (1972) (Salviniaceae)
Vallisneria spiralis Linné (1753) (Hydrocharitaceae) (З/У)

Характерно, що всі найбільш небезпечні щодо інвазійності види вищої водної флори використовуються в багатьох країнах світу, зокрема і в Україні, як акваріумні рослини. *Eichhornia crassipes*, що входить до переліку МСОП “100 найбільш небезпечних неабориченних видів ” та *Pistia stratiotes*, крім того одні з найбільш популярних видів для декорування водойм (Ботаника, 2006).

Azolla filiculoides та *Salvinia molesta* – вільноплаваючі водяні папороті, 11 видів належать до покритонасінних, переважно класу однодольні (8 видів). Майже половина видів аналізованого списку входять до складу гідрофільної родини Hydrocharitaceae. Такі родини, як Araceae, Pontederiaceae з однодольних, Apiaceae, Acanthaceae, Haloragaceae із дводольних мають у своєму складі по одному виду інвазійних гідрофітів.

До облігатних плейстофітів належать *Azolla filiculoides*, *Salvinia molesta, Pistia stratioles* і *Eichhornia crassipes*, хоча і мають добре розвинуту кореневу систему, рідко вкорінюються і також здебільшого є плейстофітами. Види Hydrocharitaceae – переважно вкорінені еугідатофіти, однак досить часто можуть бути факультативними плейстофітами. *Hydrocotyle ranunculoides*, *Hygrophila polysperma, Myriophyllum aquaticum* – облігатні вкорінені еугідатофіти.

У всіх інвазійних видів гідрофітів переважає вегетативне розмноження. Високий репродуктивний потенціал характерний для *Salvinia molesta*, яка розмножується пазушними бруньками при фрагментації плаваючого на поверхні чи в товщі води пагона. Біомаса подвоюється впродовж двох днів, таким чином за два місяці одна рослина здатна започаткувати до 67 млн нових особин. При зниженні температури або пересиханні водойми рослини утворюють спеціалізовані бруньки спокою – туріони (Рейчард, 2006).

Вид щільними популяціями заселяє водойми зі стоячою водою та повільною течією, багаті поживними речовинами. К.Кассельман (2004) зазначає, що *Salvinia molesta* – це гібрид, ймовірно від схрещування *Salvinia biloba* Raddi та *S. auriculata* Aublet, яке могло трапитися в ботанічному саду Ріо-де-Жанейро. Відмінною ознакою гібриду вважаються численні порожні спори. Висока інвазійна здатність *Salvinia molesta* підтверджує гіпотезу про посилення агресивності щодо завоювання простору у гібридогенних організмів (Schierenbeck, Ellstrand, 2009).

У *Azolla filiculoides* інтенсивне галуження та фрагментація плаваючих пагонів обумовлює неспеціалізоване вегетативне розмноження впродовж вегетаційного сезону. На зниження температур

в умовах помірного поясу вид реагує масовим утворенням спор, із яких навесні розвиваються нові рослини.

Видам роду *Elodea*, *Egeria densa*, *Hydrilla verticillata*, *Lagarosiphon major* (Hydrocharitaceae), *Hygrophila polysperma* (Acanthaceae) та *Myriophyllum aquaticum* (Hydrocharitaceae) притаманне неспеціалізоване вегетативне розмноження шляхом регенерації фрагментів пагонів. В екстремальних умовах ці види, за винятком *Hygrophila polysperma*, здатні до утворення спеціалізованих органів вегетативного розмноження – туріонів. Генеративне розмноження не відіграє при цьому суттєвої ролі, особливо з огляду на те, що більшість перерахованих вище еугідатофітів – дводомні рослини, а при занесенні у нові регіони часто потрапляють або лише чоловічі, або жіночі екземпляри.

Розмноження фрагментацією кореневищ характерно для *Hygrophila polysperma*, *Eichhornia crassipes*, *Vallisneria spiralis.* У останнього виду, як і у *Pistia stratioles*, формуються також підземні або підводні столони, що сприяють швидкому завоюванню простору.

Очевидно, що здатності до інвазій у гідрофітів сприяє не лише інтенсивність вегетативного розмноження, а і структура вегетативних органів. В.А. Красилов (1989) наголошував, що добору в першу чергу підлягають ознаки, від яких залежить фітоценотична інтеграція рослини як члена певного угруповання. Інтегруючу роль може відігравати розеткова структура пагонів, особливо у поєднанні зі столоноутворюванням, як *Eichhornia crassipes*, *Pistia stratioles.*

Таким чином у інвазійних видів гідрофітів виявлено переважання вегетативного розмноження над генеративним, поєднання у одного виду неспеціалізованого та спеціалізованого способів вегетативного ромноження, високого репродуктивного потенціалу та формування інтегруючих структур.

Особливістю гідрофітів є те, що на значні відстані завдяки гідрохорії та частково епіорнітохорії можуть поширюватися не лише генеративні діаспори, а і вегетативні як неспеціалізовані, так і властиві лише їм спеціалізовані – туріони або гібернакули. Саме завдяки вегетативним зачаткам в Європу була занесена та набула значного поширення *Elodea canadensis* (Чорна, 2006).

Значне зростання серед кенофітів, які розповсюдились в Європі, особливо впродовж останньої чверті XX ст., участі гідрофільних видів обумовлено насамперед поширенням вегетативних діаспор. Це стосується як різноспорових водяних папоротей роду *Azolla* (Дубина, Протопопова, 1980), які вочевидь не могли бути занесені спорами з огляду на складний цикл розвитку, так і ряду квіткових рослин.

Lemna minuscula (Дубина, Протопопова, 1983), як і інші види *Lemnaceae*, частіше розмножується вегетативно. В силу значної інтенсивності вегетативного розмноження вид набув поширення у придунайських водоймах. Первинними агентами масового занесення вегетативних діаспор виду могли бути водоплавні птахи, тобто початково вид був занесений епізоохорно.

Дводомні види родини *Hydrocharitaceae: Egeria densa, Elodea nuttallii* (Бялт, 2003), які занесені в ряд європейських країн, в тому числі в Україну, вочевидь завдяки розвитку акваріумної культури, саме завдяки вегетативним діаспорам поширюються гідрохорно. Для *Elodea nuttallii* характерно два типи фрагментів, які забезпечують вегетативну регенерацію: апікальні бруньки та частини пагонів із чотирма міжвузлями. Про відсутність генеративної репродукції в межах вторинного ареалу свідчить той факт, що в окремих країнах зареєстровані лише чоловічі, в інших – лише жіночі екземпляри цих дводомних видів.

Первинне занесення названих та інших термофільних видів у водойми за межами їх природних ареалів відбулося насамперед із акваріумної культури, тобто завдяки особливому варіанту антропохорії. Подальше їх поширення пов'язане з гідрохорією.

Обговорення. Вважаємо, що швидкому вегетативному розмноженню видів вищої водної флори, яке обумовлює їх інвазійність, сприяють наступні природні чинники: не лімітований доступ води та поживних речовин; гідрохорія (швидке розселення, особливо у випадку плейстофітів із місця розмноження). Потенційна і реальна продуктивність вегетативного розмноження завдяки наявності зазначеної тріади чинників можуть бути рівноцінними, оскільки відсутня конкуренція за воду, поживні речовини та сприятливі екотопи.

Хоча у складі флори водойм України кількість інвазійних видів насьогодні незначна і становить 6 видів: *Azolla filiculoides*, *Egeria densa*, *Elodea canadensis*, *Elodea nuttallii*, *Pistia stratioles*, *Vallisneria spiralis*, що належать до 4 родів, 2 родин (*Azollaceae*, *Hydrocharitaceae*), їх вплив на екосистеми водойм у ряді випадків досить відчутний.

Поширення *Vallisneria spiralis* на території Східної Європи пов'язане з водосховищами-охолоджувачами ГЕС (Катанская, 1979), нами в серпні 2003 р. вид було знайдено на мілководді русла р. Сів, Донець в околицях смт Есхар Чугуївського р-ну Харківської обл., що на 80 км вище за течією від первинного осередку виду, зареєстрованого в 1970 роки у водосховищі-охолоджувачі Зміївської ГРЕС – Зміївському Лимані.

Плейстофіт *Pistia stratiotes* в якості ефемерофіта наводився для заплавних водойм Дніпра та ставків в околицях м. Києва (Котлевец и др., 1985, Чорна, 2006). Влітку 2013 р. відбувся масовий спалах чисельності виду в руслі р. Сіверський Донець нижче за течією від смт Есхар Чугуївського р-ну Харківської обл., що набув характеру екологічної катастрофи.

Elodea nuttallii – вид центрально-американського походження, який в 1950-1970 рр. був зареєстрований у водоймах Німеччини, а згодом в інших європейських країнах, було знайдено нами в червні 2004 р. у затоці Дніпра поблизу м. Переяслав-Хмельницького, в 2005 р. збори були повторені в околицях с. Циблі цього ж району.

Час від часу в Україні реєструються знахідки нових адвентивних видів гідрофітів (Багацька, 2007, Орлов, Якушенко, 2013).

Прогностично їх кількість може зростати за рахунок північно-американських видів, вже занесених у Середню та Східну Європу : *Hydrilla verticillata, Myriophyllum aquaticum* тощо, а одним із шляхів занесення – поширення видів із акваріумної культури.

Дана публікація – застороога від необачного використання акваріумних видів для культивування у відкритих водоймах.

Література

Багацька Т. С. (2007) *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae) – новий вид для материкової частини України // Укр. ботан. журн., 64, № 6, 914-916.

Ботаника (2006) Энциклопедия «Все растения мира» : более 10000 комнатных и садовых растений, Könemann, 1020.

Бялт В.В., Орлова Л.В. (2003) *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae) – новый адвентивный вид флоры Украины // Новости систематики высших растений, 2003, 35, 211-214.

Дубина Д. В., Протопопова В. В. (1980) Нові для флори СРСР види водяних папоротей з родини Azollaceae // Укр. ботан. журн., 37, № 5, 20-26.

Дубина Д.В., Протопопова В.В. (1983) Новий для флори СРСР вид ряски – *Lemna minuscule* Herter // Укр. ботан. журн., 40, №5, 28-31.

Кассельман К. (2004) Атлас аквариумных растений. 1000 видов и форм, Москва: Аквариум-Принт, 372 с.

Катанская В.М. (1979) Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза, Ленинград: Наука, 277 с.

Котлевец и др. (1985) Экологические и фитоценологические исследования дикорастущей флоры Украинского Полесья, 50-52.

Красилов В.А. (1989) Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений, Москва: Наука, 264 с.

Левина Р. Е. (1981) Репродуктивная биология семенных растений : обзор проблемы, Москва: Наука, 93 с.

Орлов О.О., Якушенко Д.М. (2013) *Lemna turionifera* landolt (Araceae) – новий вид флори України //Укр. ботан. журн., 70, №2, 224-231.

Протопопова В.В., Мосякін С.Л., Шевера М.В. (2002) Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє, Київ, 32 с.

Рейчард С (2006) Инвазионные растения / Растения, под. ред. Маринелли Д., Москва: Астрель, С. 442-471.

Чорна Г.А. (2006) Поширення діаспор гідрофітів у зв'язку з проблемами синантропізації // Промышленная ботаника, Донецк, 6, 60-65.

Чорна Г.А. (2006) Флора водойм і боліт Лісостепу України, Київ: Фітосоціоцентр, 183 с.

Schierenbeck K.A., Ellstrand N.C. (2009) Hybridization and the evolution of invasiveness in plants and other organisms // Biol. Invasions., 11, 1093-1105.