



БИОЛОГИЯ

УДК 581.3:581.466

Репродуктивная стратегия *Poa bulbosa* L. в степных сообществах Нижнего Поволжья

Э. И. Кайбелева, Е. А. Архипова, О. И. Юдакова, М. Ю. Воронин

Кайбелева Эльмира Исмаиловна, ассистент кафедры генетики, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, kaybeleva-elmira@mail.ru

Архипова Екатерина Александровна, кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и экологии, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, arhipovaea@mail.ru

Юдакова Ольга Ивановна, доктор биологических наук, заведующий кафедрой генетики, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, yudakovaoi66@gmail.com

Воронин Максим Юрьевич, кандидат биологических наук, доцент кафедры морфологии и экологии животных, Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, voroninmj@yandex.ru

Poa bulbosa L. является аборигенным знаком европейской и средиземноморской флоры и инвазивным видом в Северной Америке. Изучение его репродуктивной стратегии в различных природно-климатических условиях важно для разработки эффективных методов локализации и предотвращения инвазий. В данной статье представлены результаты цитозембриологического исследования растений двух ценопопуляций *P. bulbosa* и морфологического анализа генеративных структур 175 гербарных образцов, собранных во флоре Нижнего Поволжья с 1919 по 2017 г. Установлено, что в степных фитоценозах Нижнего Поволжья *P. bulbosa* размножается преимущественно вегетативно за счет базальных лукович и псевдовивипарных луковичек (бульбочек). Редко осуществляется семенное размножение посредством факультативного апомиксиса. Не обнаружено какой-либо зависимости способа репродукции (псевдовивипария / семенное размножение) от даты начала вегетационного периода и от средней температуры в период от начала вегетационного периода до цветения. Из-за аридности климата Нижнего Поволжья эффективность псевдовивипарии низкая. Бульбочки, как правило, прорастают в соцветиях, а затем высыхают. Это сдерживает распространение *P. bulbosa* в исследуемом регионе.

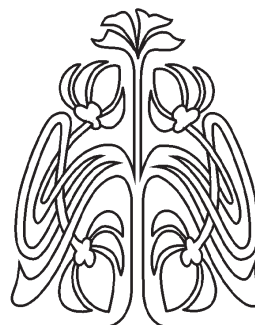
Ключевые слова: псевдовивипария, апомиксис, семенное размножение, пыльца, зародышевые мешки, *Poa bulbosa*.

Поступила в редакцию: 26.04.2020 / Принята: 12.05.2020 / Опубликовано: 30.11.2020

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0)

DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-4-395-403>

В настоящее время одной из составляющих глобальных природных изменений является инвазия чужеродных видов в аборигенные экосистемы. Часто она влечет за собой негативные последствия, поскольку инвазивные виды могут приносить на осваиваемые территории инфекции, вытеснять местные растения из экосистем и, в конечном итоге, уменьшать биологическое разнообразие. Кроме того, инвазивные виды, многие из которых относятся к сорнякам, способны наносить значительный экономический ущерб, существенно снижая урожай сельскохозяйственных культур.



НАУЧНЫЙ
ОТДЕЛ





Скорость и масштаб инвазии определяются экологической пластичностью и высокой скоростью размножения адвентивных видов. При этом в пределах основного ареала их «агрессивные» способности сдерживаются присутствующими там специфическими биотическими и абиотическими факторами. Знание данных факторов и репродуктивной стратегии адвентивных видов необходимо для разработки эффективных методов сдерживания и предотвращения инвазий. Кроме того, в эпоху глобального изменения климата такие знания могут быть использованы для прогнозирования поведения адвентивных видов как на оккупированной ими территории, так и в пределах их естественного ареала.

Poa bulbosa L. – эфемероидный аборигенный злак европейской и средиземноморской флоры, после случайного заноса в 1906 г. в восточные штаты США проявил себя как высококонкурентный, агрессивный инвазивный вид, быстро распространившись до западного побережья Северной Америки [1–3]. К числу многих факторов, способствующих экспансии злака на новой территории, относится его сложная репродуктивная стратегия. Он может размножаться семенами посредством амфимиксиса и апомиксиса, а также вегетативно-базальными луковичками, развивающимися в основании вегетативных побегов, и луковичками (бульбочками), образующимися в соцветиях при псевдовивипарии [4–11].

Нижнее Поволжье является для *P. bulbosa* частью его естественного ареала. Здесь он приурочен, как правило, к степным фитоценозам [12], но может также доминировать в сообществах на антропогенно нарушенных территориях. В условиях Нижнего Поволжья *P. bulbosa* имеет короткий вегетационный период с середины апреля до конца мая. Нередко наблюдается повторная вегетация.

Несмотря на то что размножение *P. bulbosa* неоднократно служило предметом исследований [4–11], его репродукция в условиях Нижнего Поволжья не изучалась. В данной работе представлены результаты анализа репродуктивных особенностей растений *P. bulbosa* в степных фитоценозах севера Нижнего Поволжья.

Материалы и методы

Материалом исследования послужили растения *P. bulbosa* из Воскресенского, Краснокутского, Ртищевского и Саратовского районов Саратовской области, собранные в 2017 г., а также гербарные экземпляры из коллекции Гербария СГУ имени Н. Г. Чернышевского (SARAT), собранные в Нижнем Поволжье с 1919 по 2017 г.

Нормально цветущие растения *P. bulbosa*, обнаруженные в 2017 г. в Краснокутском и Ртищевском районах, были изучены эмбриологически. В каждой ценопопуляции в разгар цветения 20 растений были зафиксированы ацетоалкоголем (3:1). В ходе цитоэмбриологического анализа изучали качество пыльцы, соотношение количества пыльцевых зерен к количеству семязачатков (*P/O ratio*), структуру семязачатков и зародышевых мешков. Исследование женской генеративной сферы проводили на препаратах, приготовленных с использованием метода просветления растительных тканей [13, 14]. Препараты анализировали с помощью микроскопа «AxioStar Plus» (C. Zeiss, Германия). Количество и качество пыльцы в пыльниках определяли на препаратах, окрашенных акридиновым оранжевым. Их анализ осуществляли с помощью люминесцентного микроскопа «AxioScop» (C. Zeiss, Германия).

Статистическую обработку данных проводили с использованием программы «STATISTICA».

Результаты и их обсуждение

В 2017 г. изученные ценопопуляции *P. bulbosa* в Краснокутском и Ртищевском районах состояли только из нормально цветущих (семенных) растений, а ценопопуляции в Воскресенском и Саратовском районах – только из псевдовивипарных (живородящих).

Вегетация растений в ценопопуляциях из Краснокутского и Ртищевского районов началась в первой декаде мая. Ко второй декаде у растений сформировались колоски с полноценными цветками, содержащими один пестик и три тычинки. Пыльцевые зерна характеризовались типичным для злаков строением. В пределах пыльников наблюдалось значительное варьирование их по размеру (средний размер $29,56 \pm 10,54$ мкм, $CV = 35,6\%$). Более 20% пыльцевых зерен имели признаки плазмолиза или были полностью дегенерировавшими (табл. 1). Соотношение количества пыльцы к количеству семязачатков (*P/O ratio*) составило 4224, что позволяет отнести *P. bulbosa* к облигатным аллогамам [15].

На стадии спорогенеза во многих семязачатках рядом с тетрадами мегаспор были обнаружены крупные одно- и двудерные клетки (см. табл. 1). Около 20% зрелых семязачатков содержали два, реже три зародышевых мешка. Их морфология соответствовала морфологии мегагаметофитов Polygonum-типа. В большинстве зрелых зародышевых мешков присутствовал проэмбрио при интактных полярных ядрах. В единичных зародышевых мешках зарегистрировано двойное оплодотворение.



Таблица 1 / Table 1

Качество пыльцы и состояние женской генеративной сферы у изученных растений *P. bulbosa*
Pollen quality and condition of the female generative sphere in the studied plants *P. bulbosa*

Район сбора материала / Material collection area	Средняя степень дефектности пыльцы, % / The average degree of defective pollen, %	Количество семязачатков на стадии мегаспорогенеза / The number of ovules at the stage of megasporogenesis		Количество зрелых семязачатков / The number of mature ovules		Количество зрелых зародышевых мешков / The number of mature embryo sacs	
		Всего / total	С апоспорическими инициалами, % / With aposporous initials, %	Всего / total	С несколькими зародышевыми мешками, % / With some embryo sacs, %	Всего / Total	С проэмбрио и интактными полярными ядрами, % / With proembryo and intact polar nuclei, %
Краснокутский район / Krasnokutsky district	26,7	152	30,2	105	27,6	134	7,4
Ртищевский район / Rtishchevsky district	20,6	140	41,4	98	21,4	119	31,9

У злаков, для которых характерен одноклеточный археспорий, присутствие в семязачатке нескольких зародышевых мешков является маркерным признаком апоспории [16]. При этой форме апомиксиса возможно одновременное развитие редуцированного женского гаметофита из мегаспоры и одного или нескольких нередуцированных мегагаметофитов из соматических клеток нуцеллуса. Выявленные эмбриологические особенности (низкое качество пыльцы, присутствие в нуцеллусе инициальных клеток и множественных зародышевых мешков, опережающий эмбриогенез) свидетельствуют о том, что у растений *P. bulbosa* из ценопопуляций Краснокутского и Ртищевского районов семенное размножение реализуется в форме факультативного апомиксиса (апоспории и псевдогамии).

В ценопопуляциях Воскресенского и Саратовского районов в 2017 г. растения не размножались семенами. Их вегетация началась в последней декаде апреля. К концу первой декады мая в соцветиях вместо цветков сформировались бульбочки, которые затем проросли непосредственно на растении. К концу мая надземные части растений полностью высохли. Поскольку бульбочки не опадали и не укоренялись, возобновление растений на следующий год осуществлялось только за счет базальных лукович.

В Нижнем Поволжье у *P. bulbosa* нередко наблюдается повторная вегетация, причем она может происходить как в любой из летних месяцев, так и в начале сентября. Наличие в Гербарии СГУ имени Н. Г. Чернышевского (SARAT) большой коллекции образцов *P. bulbosa* флоры Нижнего Поволжья позволило нам провести анализ состоя-

ния генеративной сферы растений в разные сроки вегетации. Всего было изучено 175 гербарных образцов, собранных с 1919 по 2017 г.

В коллекции преобладали образцы из ценопопуляций, в которых либо все растения были псевдовивипарными, либо наряду с живородящими растениями также встречались нормально цветущие (рис. 1). 17 (29,7%) гербарных образцов были собраны в популяциях, представленных только семенными растениями. Большинство (68,1%) псевдовивипарных растений гербарной коллекции *P. bulbosa* содержали проросшие на них бульбочки.

Псевдовивипарные и нормально цветущие экземпляры присутствовали в разных популяциях как во время первичной вегетации в апреле-мае при коротком фотопериоде (около 14:00 ч), так и при повторных вегетациях в конце июня и начале июля, когда световой день имел максимальную для региона продолжительность (max 16:30 ч). Для выявления возможного влияния длины светового дня на стратегию размножения *P. bulbosa* все гербарные образцы были разделены на две выборки: 1) только с нормально сформированными цветками; 2) имеющие бульбочки. Каждое растение (рис. 2) обозначалось датой на момент сбора. Сравнение медиан дат двух выборок с использованием *U*-критерия Манна – Уитни показало отсутствие зависимости способа репродукции (псевдовивипария / семенное размножение) от сроков вегетации растения.

Среди имеющихся в гербарии образцов *P. bulbosa* 70 были собраны в окрестностях г. Саратова в период с 1936 по 1960 г. (табл. 2). Наличие архива погоды для этих точек сбора позволило нам провести анализ температур, при



Рис. 1. Растения *P. bulbosa* из одной ценопопуляции: а – с проросшими бульбочками; б – с нормально развитыми цветками
 Fig. 1. The *P. bulbosa* plants from same cenopopulation: a – with germinated bulblets; b – with normally developed flowers

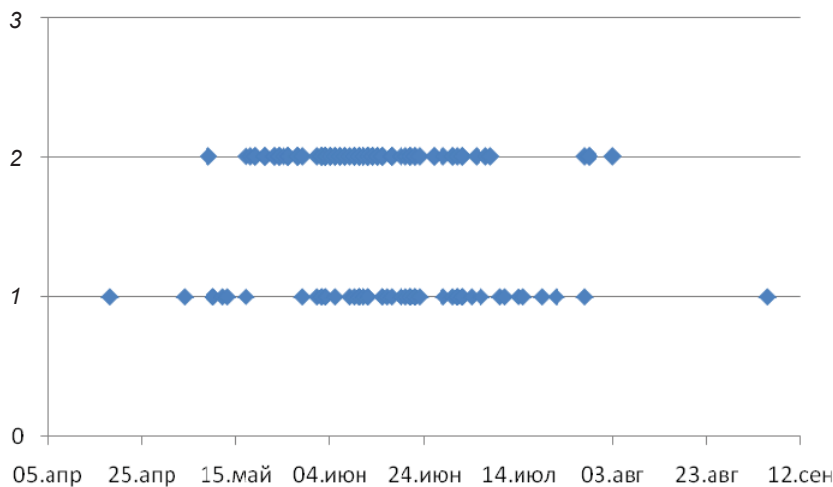


Рис. 2. Наличие полноценных цветков (1) и бульбочек (2) у гербарных образцов *P. bulbosa* в разные сроки вегетации (ось X – дата сбора гербарного образца; Y – репродуктивные структуры (1 – цветки, 2 – бульбочки); точками обозначены гербарные образцы)
 Fig. 2. The presence of normal flowers (1) and bulblets (2) in the *P. bulbosa* herbarium specimens at different dates of vegetation periods beginning (X axis – the date of collection of the herbarium specimen; Y axis – the reproductive structures (1 – flowers, 2 – bulblets); dots indicate herbarium specimens)

которых происходило развитие псевдовивипарных и нормально цветущих растений. Для гербарных образцов разных лет было проведено сравнение среднего значения температуры в течение периода от начала вегетации до начала цветения (у *P. bulbosa* он в среднем длится 7–10 сут.). Сравнение

выборок растений с бульбочками и цветками по U-критерию Манна – Уитни не выявило статистически достоверных отличий ($U = 496,5$; $p = 0,58$) температур, при которых они развивались. На диаграмме распределения видно наложение выборок растений с цветками и с бульбочками (рис. 3).



Таблица 2 / Table 2

Состояние генеративных структур у гербарных образцов *P. bulbosa*, собранных в окрестностях г. Саратова
в разные годы

The state of generative structures in the *P. bulbosa* herbarium specimens collected in the neighborhood of Saratov
in different years

№	Генеративные структуры / Generative structures	Дата сбора / Date of collection	Средняя температура за неделю до сбора образца, °С / The average temperature in the week before the collection of herbarium specimen, °C	№	Генеративные структуры / Generative structures	Дата сбора / Date of collection	Средняя температура за неделю до сбора образца, °С / The average temperature in the week before the collection of herbarium specimen, °C
1	бп / bp	21.05.36	15,3	36	цв / flow	23.06.53	25,3
2	бн / bn	03.06.36	26,2	37	бп / bp	03.06.54	19,2
3	бн / bn	10.06.36	22,7	38	бп / bp	03.06.54	19,2
4	бп / bp	10.06.36	22,7	39	бп / bp	03.06.54	19,2
5	бп / bp	14.06.36	23,2	40	бн / bn	19.06.54	21,6
6	бп / bp	29.07.36	20,5	41	бн / bn	02.06.55	13,8
7	бп / bp	28.05.38	19,9	42	бн / bn	02.06.55	14,3
8	бн / bn	15.06.38	18,6	43	бн / bn	02.06.55	14,3
9	бн / bn	15.06.38	18,6	44	бп / bp	02.06.55	14,3
10	цв / flow	15.06.38	18,7	45	бп / bp	02.06.55	14,3
11	бп / bp	15.06.39	14	46	бп / bp	12.06.55	15,2
12	цв / flow	03.06.41	11,6	47	бп / bp	12.06.55	19,1
13	цв / flow	10.05.42	8,8	48	цв / flow	12.06.55	19,1
14	бп / bp	21.05.47	12	49	цв / flow	12.06.55	19,1
15	бп / bp	10.06.47	15,8	50	бн / bn	15.06.55	19,1
16	бп / bp	10.06.47	15,8	51	цв / flow	15.06.55	21,5
17	бн / bn	14.06.47	11	52	бн / bn	21.06.55	17,6
18	бн / bn	07.06.49	23,4	53	цв / flow	21.06.55	18,9
19	цв / flow	18.04.51	12,6	54	цв / flow	21.06.55	18,9
20	бп / bp	05.06.51	13,2	55	цв / flow	21.06.55	18,9
21	бп / bp	03.06.52	13,9	56	бп / bp	22.06.55	17,6
22	бп / bp	05.06.52	16	57	бп / bp	28.06.55	16,9
23	бп / bp	06.06.52	16	58	цв / flow	28.06.55	16,9
24	бп / bp	17.06.52	18,8	59	бн / bn	30.06.55	21,1
25	бп / bp	17.06.52	18,8	60	бп / bp	30.06.55	21,1
26	бп / bp	17.06.52	18,8	61	цв / flow	28.07.55	17,9
27	бп / bp	17.06.52	18,8	62	бп / bp	28.07.55	23,4
28	бн / bn	02.07.52	26,5	63	бп / bp	11.06.56	22,1
29	цв / flow	02.07.52	26,5	64	бп / bp	11.06.56	22,7
30	цв / flow	02.07.52	26,5	65	бн / bn	26.06.56	27,9
31	цв / flow	02.07.52	26,5	66	цв / flow	01.07.57	17,9
32	цв / flow	02.06.53	13,8	67	цв / flow	01.07.57	17,9
33	цв / flow	21.06.53	23,8	68	цв / flow	06.07.57	25,3
34	бп / bp	22.06.53	25,3	69	цв / flow	04.05.59	13,2
35	цв / flow	22.06.53	25,3	70	бп / bp	01.07.60	17,4

Примечание. цв – цветки; бп – бульбочки, проросшие на растении; бн – бульбочки, непроросшие на растении.
Note. flow – flowers; bp – bulblets germinated on a plant; bn – non-germinated bulblets.

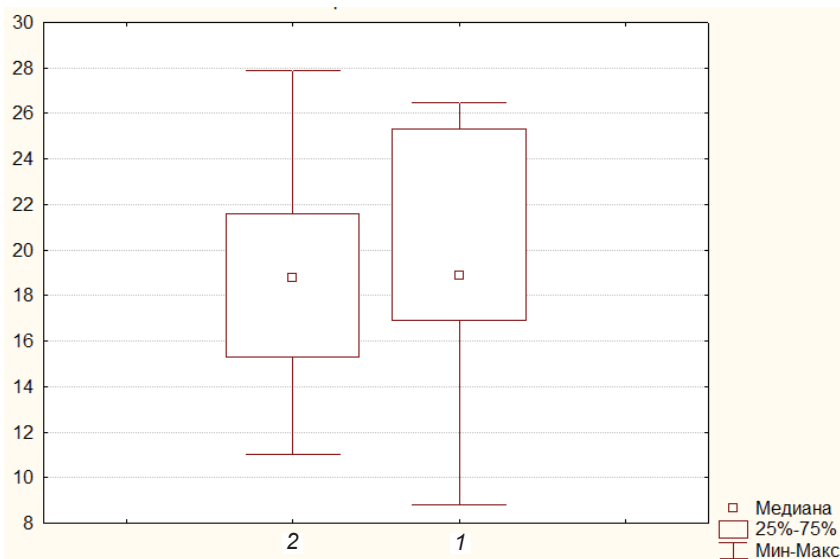


Рис. 3. Распределение гербарных образцов с цветками (1) и бульбочками (2) в зависимости от средней температуры в период от начала вегетации растений до начала цветения

Fig. 3. Distribution of herbarium specimens with flowers (1) and bulblets (2) depending on the average temperature during the period from the beginning of plant vegetation to flowering

Статистический анализ был продублирован с использованием логистической регрессии, связывающей количественный показатель (средняя температура от начала вегетации до начала цветения) с категориальными (цветки / бульбочки). Достоверной зависимости способа репродукции (семенное размножение / псевдовивипария) от средней температуры в период развития генеративных органов также не установлено (Хи-квадрат = 0,38; $p = 0,54$).

Система репродукции *P. bulbosa* включает разные варианты вегетативного и семенного размножения. Вегетативное размножение осуществляется с помощью базальных лукович и псевдовивипарии, семенное – посредством факультативного апомиксиса, при котором зародыши могут развиваться как без оплодотворения (апомиксис), так и в результате оплодотворения (амфимиксис) [4–11]. Три из этих четырех возможных способов репродукции являются унипарентальными (с одним родителем). Считается, что унипарентальные типы репродукции наиболее выгодны в стабильных условиях среды. Они позволяют клонировать адаптированные генотипы, снижая или даже полностью исключая вероятность их разрушения при рекомбинации [17, 18]. Имеющиеся в арсенале *P. bulbosa* унипарентальные способы размножения дополняют друг друга. Ежегодное производство базальных лукович обеспечивает

латеральное увеличение площади, занимаемой популяцией, а отделившиеся от материнского растения бульбочки и апомиктичные семена способствуют расселению растений на более дальние расстояния [19].

Вместе с тем, за счет сохранения при факультативном апомиксисе способности к половому воспроизводству и перекрестному опылению вид имеет возможность производить небольшой процент семян с зиготическими (гибридными) зародышами, генотипы которых отличаются от родительских иным сочетанием генов. Таким образом, вид сохраняет шанс для выживания при изменении условий окружающей среды.

Среди видов, которые считаются успешными колонизаторами, широко распространены унипарентальные репродуктивные системы [17, 18]. Они обеспечивают не только присутствие комплекса адаптивных генов у всех особей популяции, но и возможность производить потомство в отсутствие мужских особей и независимо от опылителей. Достаточно одного растения, чтобы дать начало новой колонии или инвазии [17, 20]. Именно сложной репродуктивной стратегией, по мнению ряда исследователей [19], объясняется способность *P. bulbosa* к инвазии и быстрой экспансии новых территорий.

Псевдовивипария обычно свойственна арктическим и альпийским травам, но иногда она



встречается и у растений умеренных широт [21]. Полагают, что в этом случае ее проявление может быть ответной реакцией растения на чрезмерную влажность почвы, затенение или другие неблагоприятные условия во время случайного повторного цветения [22]. Результаты исследований ряда псевдовивипарных видов указывают на то, что факультативная псевдовивипария находится под генетическим и экологическим контролем [23], и баланс между живорождением и семенным размножением контролируется в основном длиной фотопериода и температурой окружающей среды [8, 24–26]. Короткий световой день и низкая температура индуцируют псевдовивипарию, а длинный день и более высокая температура – нормальное цветение и завязывание семян [8, 25].

В степных фитоценозах Нижнего Поволжья у *P. bulbosa* реализуются все свойственные ему типы репродукции, но в дилемме «семенное размножение или псевдовивипария» первенство принадлежит последней. Однако, как показало проведенное исследование, проявление псевдовивипарии отличается от описанных выше закономерностей. Во-первых, живорождение наблюдалось у растений *P. bulbosa* как во время первого цветения, так и при повторных вегетациях. Во-вторых, не обнаружено каких-либо корреляций между типом репродуктивных органов (бульбочек и нормальных цветков), фотопериодом и средней температурой во время их развития. И, наконец, несмотря на то что псевдовивипария встречается чаще семенного размножения, она мало эффективна. Бульбочки, как правило, прорастают в соцветии, а затем погибают, высыхая вместе с надземными частями растений после окончания короткого периода вегетации.

В Нижнем Поволжье лето жаркое и засушливое, в среднем выпадает около 150 мм осадков. Зачастую вся месячная сумма осадков складывается из одного-двух обильных дождей. Вероятнее всего, сочетание высоких температур и недостатка влаги в летние месяцы является лимитирующим фактором, снижающим эффективность псевдовивипарии. Вследствие того, что семенное размножение встречается редко, а псевдовивипария неэффективна, основным способом размножения *P. bulbosa* в Нижнем Поволжье следует считать вегетативное размножение базальными луковичками.

Несмотря на то что условия Нижнего Поволжья не благоприятствуют размножению *P. bulbosa* посредством псевдовивипарии, растения из года в год продолжают упорно выбирать именно данный способ репродукции в качестве приоритетного над семенным. Причем, как показали результаты проведенных статистических анализов, на этот

выбор не оказывает влияние ни средняя температура во время развития репродуктивных органов (бульбочек / цветков), ни астрономический срок вегетации, а следовательно, и фотопериод. Не исключено, что роль внешних факторов в инициации псевдовивипарии несколько преувеличена, и она в большей степени, чем принято считать, определяется генотипом растения.

Молекулярно-генетический механизм этого явления до сих пор остается неизвестным. Обнаружено два MADS-box транскрипционных фактора, мутации которых приводят к стабильной псевдовивипарии [27]. Кроме того, псевдовивипарные виды являются либо полиплоидами, либо анеуплоидами. Для *Deschampsia alpina* было показано, что диплоидные растения ($2n = 26$) размножались семенами, но с увеличением числа хромосом от 39 до 49 у них возрастала тенденция к псевдовивипарии [28]. *P. bulbosa* также характеризуется варьированием числа хромосом ($2n = 28, 35, 42$) [3]. Связь псевдовивипарии с плоидностью и варьирование числа хромосом у растений может объяснить существование ценопопуляций, в которых независимо от факторов внешней среды присутствуют либо только нормально цветущие растения, либо только псевдовивипарные. Несомненно, что решение вопроса генетической детерминации псевдовивипарии требует более детальных исследований.

Список литературы

1. Youngner V. B. Environmental control of initiation of the inflorescence, reproductive structures and proliferations in *Poa bulbosa* // American Journal of Botany. 1960. № 47. P. 753–757.
2. Harrison R. D., Chatterton N. J., Page R. J., Curto M., Asay K. H., Jensen K. B., Horton W. H. Competition, biodiversity, invasion and wildlife use of selected introduced grass in the Columbia and Great Basins // Research Report. 1996. Vol. 155. P. 32–54.
3. Novak S. J., Welfley A. Y. Genetic diversity in the introduced clonal grass *Poa bulbosa* (*Bulbous bluegrass*) // Northwest Science. 1997. Vol. 71, № 4. P. 271–280.
4. Пополнина Т. Г. Морфологические особенности формирования органов плодоношения у *Poa bulbosa* L. // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 1032–1039.
5. Heyn C. C. Study of bulbous *Poa* in Palestine. I. The agamic complex of *Poa bulbosa* // Bulletin of the Research Council of Israel. 1962. Vol. 11D. P. 117–126.
6. Heyn C. C. Biosystematic approaches to the solution of taxonomic problems in Israel // Plant life of South-West Asia / eds. P. H. Davis, P. C. Harper, I. C. Hedge. Edinburgh: Botanical Society of Edinburgh, 1971. P. 181–193.
7. Кордюм Е. Л. Апомиксис в роде *Poa* L. // Апомиксис и селекция: сб. ст. М.: Наука, 1970. С. 141–149.



8. *Ofir M., Kigel J.* Variation in onset of summer dormancy and flowering capacity along an aridity gradient in *Poa bulbosa* L., a geophytic perennial grass // *Annals of Botany*. 2003. Vol. 91, № 3. P. 391–400.
9. *Ofir M., Kigel J.* Opposite effects of day length and temperature on flowering and summer dormancy of *Poa bulbosa* // *Annals of Botany*. 2006. Vol. 97. P. 659–666.
10. *Ofir M., Kigel J.* Regulation of summer dormancy by water deficit and ABA in *Poa bulbosa* ecotypes // *Annals of Botany*. 2007. Vol. 99. P. 293–299.
11. *Ofir M., Kigel J.* Temporal and intracolonial variation of flowering and pseudovivipary in *Poa bulbosa* // *Annals of Botany*. 2014. Vol. 113. P. 1249–1256. DOI: 10.1093/aob/mcu037
12. *Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И.* Конспект флоры Саратовской области. Саратов : ИЦ «Наука», 2008. 232 с.
13. *Herr J. J. M.* A new clearing-squash technique for study of ovule, development in angiosperms // *Amer. J. Bot.* 1971. Vol. 20, № 8. P. 785–790.
14. *Юдакова О. И., Гуторова О. В., Беляченко Ю. А.* Методы исследования репродуктивных структур и органов растений : учеб.-метод. пособие. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2012. 38 с.
15. *Cruden R. W.* Pollen-ovule ratios : a conservative indicator of breeding systems in flowering plants // *Evolution*. 1977. Vol. 31. P. 32–46.
16. *Хохлов С. С., Зайцева М. И., Курянов П. Г.* Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.
17. *Stebbins G. I.* Self-fertilization and population variability in the higher plants // *Am. Nat.* 1951. Vol. 91. P. 337–354.
18. *Грант В.* Видообразование у растений. М. : Мир, 1984. 528 с.
19. *Sheffer E., Meron E., Shachak M.* Self-organization and vegetation pattern formation: *Poa bulbosa* L. as a model species // *Israel Journal of Ecology and Evolution*. 2007. Vol. 52. P. 159–204.
20. *Barrett S. C. H., Richardson B. J.* Genetic attributes of invading species // *Ecology of biological invasions : an Australian perspective* / eds. R. H. Groves, J. J. Burdon. Canberra : Australian Academy of Sciences, 1986. P. 21–33.
21. *Pierce S., Stirling C. M., Baxter R.* Pseudoviviparous reproduction of *Poa alpina* var. *vivipara* L. (Poaceae) during long-term exposure to elevated atmospheric CO₂ // *Annals of Botany*. 2003. Vol. 91. P. 613–622. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcg067>
22. *Martínez Crovetto R.* Algunos casos teratológicos en gramíneas (3a contribución) // *Darwiniana*. 1947. Vol. 7, № 3. P. 346–358. <http://www.jstor.org/stable/23211609>
23. *Chiurugwi T., Beaumont M. A., Wilkinson M. J., Battey N. H.* Adaptive divergence and speciation among sexual and pseudoviviparous populations of *Festuca* // *Heredity*. 2011. Vol. 106. P. 854–861.
24. *Junttila O.* Experimental control of flowering and vivipary in timothy (*Phleum pratense*) // *Physiologia Plantarum*. 1985. Vol. 63. P. 35–42.
25. *Heide O. M.* Environmental modification of viviparous proliferation in *Festuca vivipara* and *F. ovina* // *Oikos*. 1988. Vol. 51. P. 171–178.
26. *Heide O. M.* Environmental control of flowering and viviparous proliferation in seminiferous and viviparous arctic populations of two *Poa* species // *Arctic and Alpine Research*. 1989. Vol. 21. P. 305–315.
27. *Wang K., Tang D., Hong L., Xu W., Huang J., Li M., Gu M., Xue Y., Cheng Z.* DEP and AFO regulate reproductive habit in Rice // *PLoS Genetics*. 2010. Vol. 6, № 1. P. e1000818.
28. *Nygren A.* Studies on vivipary in the genus *Deschampsia* // *Hereditas*. 1949. Vol. 35. P. 27–32.

Образец для цитирования:

Кайбелева Э. И., Архипова Е. А., Юдакова О. И., Воронин М. Ю. Репродуктивная стратегия *Poa bulbosa* L. в степных сообществах Нижнего Поволжья // *Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология*. 2020. Т. 20, вып. 4. С. 395–403. DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-4-395-403>

The *Poa bulbosa* L. Reproductive Strategy in the Steppe Phytocenoses of the Lower Volga Region

E. I. Kaybeleva, E. A. Arkhipova,
O. I. Yudakova, M. Yu. Voronin

Elmira I. Kaybeleva, <https://orcid.org/0000-0002-4986-5449>, Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia, kaybeleva-elmira@mail.ru

Ekaterina A. Arkhipova, <https://orcid.org/0000-0002-1946-4628>, Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia, arhipovaea@mail.ru

Olga I. Yudakova, <https://orcid.org/0000-0003-1391-6803>, Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia, yudakovaoi@info.sgu.ru

Maxim Yu. Voronin, <https://orcid.org/0000-0001-7992-4502>, Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia, voroninmj@yandex.ru

Poa bulbosa L. is a native cereal of the European and Mediterranean flora and an invasive species in North America. The study of its reproductive strategy in different environmental and climatic conditions is important for the development of effective methods of containment and prevention of invasions. Plants of two coenopopulations were investigated embryologically. In addition, the morphology of reproductive organs was analyzed in 175 herbarium specimens collected in the flora of the Lower Volga region from 1919 to 2017. It was found that in the steppe phytocenoses of the Lower Volga region *P. bulbosa* reproduce mainly vegetatively by basal bulbs and pseudoviviparous bulblets. Rarely, seed mode reproduction in the form of facultative apomixis is realized. There was no dependence of the mode of reproduction (pseudovivipary / seed reproduction) on the date of growing season beginning and on the average temperature in the period from the beginning of the growing season to flowering. The



effectiveness of pseudovivipary is low due to the aridity of the Lower Volga region climate. Bulblets germinate in inflorescences and then dry. This holds back the *P. bulbosa* wider distribution in the studied region. **Keywords:** reproductive strategy, pseudoviviparium, apomixis, seed propagation, pollen, embryo sacs, *Poa bulbosa*.

Received: 26.04.2020 / Accepted: 12.05.2020 / Published: 30.11.2020

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0)

References

- Youngner V. B. Environmental control of initiation of the inflorescence, reproductive structures and proliferations in *Poa bulbosa*. *Amer. J. Bot.*, 1960, no. 47, pp. 753–757.
- Harrison R. D., Chatterton N. J., Page R. J., Curto M., Asay K. H., Jensen K. B., Horton W. H. Competition, biodiversity, invasion and wildlife use of selected introduced grass in the Columbia and Great Basins. *Research Report.*, 1996, no. 155, pp. 32–54.
- Novak S. J., Welfley A. Y. Genetic diversity in the introduced clonal grass *Poa bulbosa* (*Bulbous bluegrass*). *Northwest Science*, 1997, vol. 71, no. 4, pp. 271–280.
- Popolina T. G. Morphological features of the fruiting organs formation in *Poa bulbosa* L. *Botanicheskii Zhurnal*, 1960, vol. 45, no. 7, pp. 1032–1039 (in Russian).
- Heyn C.C. Study of bulbous *Poa* in Palestine. I. The agamic complex of *Poa bulbosa*. *Bulletin of the Research Council of Israel*, 1962, vol. 11D, pp. 117–126.
- Heyn C. C. Biosystematic approaches to the solution of taxonomic problems in Israel. In: P. H. Davis, P. C. Harper, I. C. Hedge, eds. *Plant life of South-West Asia*. Edinburgh, Botanical Society of Edinburgh, 1971, pp. 181–193.
- Kordyum E. L. Apomixis v rode *Poa* L. [Apomixis in genus *Poa* L.]. In: *Apomixis i selekciya: sb. st.* [Apomixis and Selection: coll. of works]. Moscow, Nauka Publ., 1970, pp. 141–149 (in Russian).
- Ofir M., Kigel J. Variation in onset of summer dormancy and flowering capacity along an aridity gradient in *Poa bulbosa* L., a geophytic perennial grass. *Annals of Botany*, 2003, vol. 91, no. 3, pp. 391–400.
- Ofir M., Kigel J. Opposite effects of day length and temperature on flowering and summer dormancy of *Poa bulbosa*. *Annals of Botany*, 2006, vol. 97, pp. 659–666.
- Ofir M., Kigel J. Regulation of summer dormancy by water deficit and ABA in *Poa bulbosa* ecotypes. *Annals of Botany*, 2007, vol. 99, pp. 293–299.
- Ofir M., Kigel J. Temporal and intraclonal variation of flowering and pseudovivipary in *Poa bulbosa*. *Annals of Botany*, 2014, vol. 113, pp. 1249–1256. DOI: 10.1093/aob/mcu037
- Elenevskij A. G., Bulanyj Yu. I., Radygina V. I. *Konspekt flory Saratovskoj oblasti* [Abstract of the Saratov region flora]. Saratov, ITs "Nauka" Publ., 2008. 232 p. (in Russian).
- Herr J. J. M. A new clearing-squash technique for study of ovule, development in angiosperms. *Amer. J. Bot.*, 1971, vol. 20, no. 8, pp. 785–790.
- Yudakova O. I., Gutorova O. V., Belyachenko Yu. A. *Metody issledovaniya reproduktivnykh struktur i organov rastenij* [Methods of investigation of reproductive plant structures and organs]. Saratov, Izd-vo Sarat. un-ta, 2012. 38 p. (in Russian).
- Cruden R. W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 1977, vol. 31, pp. 32–46.
- Khokhlov S. S., Zaitseva M. I., Kupriyanov P. G. *Vyavlenie apomiktichnyx form vo flore cvetkovyx rastenij SSSR* [Identification of apomictic forms in the flowering plants flora of the USSR]. Saratov, Izd-vo Sarat. un-ta, 1978. 224 p. (in Russian).
- Stebbins G. I. Self-fertilization and population variability in the higher plants. *Am. Nat.*, 1951, vol. 9, pp. 337–354.
- Grant V. *Vidoobrazovanie u rastenij* [Speciation in Plants]. Moscow, Mir Publ., 1984. 528 p. (in Russian).
- Sheffer E., Meron E., Shachak M. Self-organization and vegetation pattern formation: *Poa bulbosa* L. as a model species. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 2007, vol. 52, pp. 159–204.
- Barrett S. C. H., Richardson B. J. Genetic attributes of invading species. In: R. H. Groves, J. J. Burdon, eds. *Ecology of Biological Invasions: An Australian Perspective*. Canberra, Australian Academy of Sciences, 1986, pp. 21–33.
- Pierce S., Stirling C.M., Baxter R. Pseudoviviparous reproduction of *Poa alpina* var. *vivipara* L. (Poaceae) during long-term exposure to elevated atmospheric CO₂. *Annals of Botany*, 2003, vol. 91, pp. 613–622. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcg067>
- Martínez Crovetto R. Algunos casos teratológicos en gramíneas (3a contribución). *Darwiniana*, 1947, vol. 7, no. 3, pp. 346–358. <http://www.jstor.org/stable/23211609>
- Chiurugwi T., Beaumont M. A., Wilkinson M. J., Battey N. H. Adaptive divergence and speciation among sexual and pseudoviviparous populations of *Festuca*. *Heredity*, 2011, vol. 106, pp. 854–861.
- Junttila O. Experimental control of flowering and vivipary in timothy (*Phleum pratense*). *Physiologia Plantarum*, 1985, vol. 63, pp. 35–42.
- Heide O.M. Environmental modification of viviparous proliferation in *Festuca vivipara* and *F. ovina*. *Oikos*, 1988, vol. 51, pp. 171–178.
- Heide O. M. Environmental control of flowering and viviparous proliferation in seminiferous and viviparous arctic populations of two *Poa* species. *Arctic and Alpine Research*, 1989, vol. 21, pp. 305–315.
- Wang K., Tang D., Hong L., Xu W., Huang J., Li M., Gu M., Xue Y., Cheng Z. DEP and AFO regulate reproductive habit in Rice. *PLoS Genetics*, 2010, vol. 6, no. 1, pp. e1000818. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000818>
- Nygren A. Studies on vivipary in the genus *Deschampsia*. *Hereditas*, 1949, vol. 35, pp. 27–32.

Cite this article as:

Kaybелева E. I., Arkhipova E. A., Yudakova O. I., Voronin M. Yu. The *Poa bulbosa* L. Reproductive Strategy in the Steppe Phytocenoses of the Lower Volga Region. *Izv. Saratov Univ. (N. S.), Ser. Chemistry. Biology. Ecology*, 2020, vol. 20, iss. 4, pp. 395–403 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2020-20-4-395-403>