УДК 582.547.21

4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология.

ЦВЕТЕНИЕ РЯСКИ КАК ФЕНОМЕН ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ОРГАНИЗМА

Цаценко Людмила Владимировна
д-р. биол. наук, профессор, кафедра генетики, селекции и семеноводства
SPIN-код: 2120-6510, AuthorID: 94468
https://orcid.org/0000-0003-1022-1942
lvt-lemna@yandex.ru
Кубанский государственный аграрный университет имени И.Т. Трубилина, Россия, Краснодар 350044, Калинина 13

Представители семейства рясковых – самые маленькие цветковые растения на Земле с предельно редуцированными органами. Согласно гипотезе Тахтаджяна (1982), они произошли от неотенических форм предков рода Pistia. Близкое родство с ароидными (стало основанием для их включения в семейство Ароидные (Araceae) в качестве подсемейства Lemnoideae в классификации APG IV. Ареал охватывает весь земной шар, кроме жарких пустынь и полярных областей. Семейство включает 37 видов из пяти родов (Lemna, Spirodella, Landoltia, Wollfia, Wolffiella), большинство из которых обитает в тропиках и субтропиках. Благодаря простой организации и быстрому воспроизводству они служат модельными объектами для экологических экспериментов. Половое размножение крайне редко. В работе представленные данные на основе анализа литературы и собственных исследований по цветению у ряски. Для запуска цветения необходим комплекс условий: пресная вода, температура, свет, глубина водоема и видовая специфика. Изучение процесса сменило парадигму: соцветия закладываются не преимущественно в левом кармашке фронда, а в левом и правом с абсолютно равной вероятностью, что показали исследования сибирских и краснодарских популяций

Ключевые слова: ВИДЫ СЕМЕЙСТВА РЯСКОВЫХ, РЯСКА МАЛАЯ, ЦВЕТЕНИЕ РЯСКИ, ПЛОДОНОШЕНИЕ РЯСКИ

http://dx.doi.org/10.21515/1990-4665-222-033

UDC 81.92:582.547.21

4.1.2. Breeding, Seed Production, and Biotechnology.

THE FLOURISHING OF LEMNA AS A PHENOMENON OF INDIVIDUAL BODY DEVELOPMEN

Tsatsenko Luidmila Vladimirovna
Dr.Sci.Biol., professor,
Chair of genetic, plant breeding and seeds
RSCI SPIN-code: 2120-6510, AuthorID: 94468
https://orcid.org/0000-0003-1022-1942
lvt-lemna@yandex.ru
"Kuban State Agrarian University named after I.T. Trubilin", Krasnodar 350044, Kalinina 13, Russia

Representatives of the duckweed family are the smallest flowering plants on Earth with extremely reduced organs. According to Takhtajan's hypothesis (1982), they originated from neotenic forms of the ancestors of the genus Pistia. Their close relationship with aroids served as the basis for their inclusion in the Araceae family as the subfamily Lemnoideae in the APG IV classification. Their range covers the entire globe, except for hot deserts and polar regions. The family includes 37 species from five genera (Lemna, Spirodella, Landoltia, Wollfia, Wolffiella), most of which inhabit the tropics and subtropics. Due to their simple organization and rapid reproduction, they serve as model objects for ecological experiments. Sexual reproduction is extremely rare. The paper presents data based on an analysis of literature and original research on flowering in duckweed. A complex of conditions is necessary to trigger flowering: fresh water, temperature, light, water body depth, and species specificity. The study of this process has shifted the paradigm: inflorescences are not predominantly laid in the left frond pocket, but in both the left and right pockets with absolutely equal probability, as shown by research on Siberian and Krasnodar populations

Keywords: SPECIES OF THE DUCKWEED FAMILY, SMALL DUCKWEED, DUCKWEED FLOWERING, AND DUCKWEED FRUITING

Введение. Представители семейства рясковых считаются самыми крошечными цветковыми растениями на Земле. В ходе гидрофильной эволюции у них произошла предельная редукция всех органов. Согласно

гипотезе (Тахтаджян, 1982), эти растения представляют собой неотенические формы, произошедшие от предков современного тропического рода Pistia, который является их сестринской группой и имеет с ними общее происхождение. Установленное близкое родство с ароидными (K. Acosta [et al.], 2021; M. Bog, K. J. Appenroth, K. S. Sree,2020) стало основанием для включения рясковых в семейство Ароидные (Araceae Juss.) в качестве подсемейства Lemnoideae. Данная таксономическая трактовка закреплена в современной классификации цветковых растений APG IV.

Ареал распространения представителей этой группы охватывает весь земной шар, за исключением жарких безводных пустынь и холодных полярных областей. Семейство включает 37 видов, объединенных в пять родов: Lemna, Spirodella, Landoltia, Wollfia и Wolffiella. Преобладающее большинство, более 30 видов, населяет тропические и субтропические широты, в то время как остальные приспособились к жизни в умеренном климате. Благодаря элементарной организации и стремительно быстрому эти растения служат удобными модельными объектами для экологических экспериментов (Urbanska-Worytkiewicz K., 2018; J.M.C. Obando, et al. ,2026).

Растение состоит из листеца (или фронда), это совмещенный стебель и лист, плавающий на поверхности водоема, снабженный обширными воздушными камерами. Корневая система рясковых находится в редуцированном состоянии: у одних видов присутствует единственный корень, у многокоренника их насчитывается от 6 до 10, а у вольфии корни полностью отсутствуют.

Самым редким явлением в понимании рясок является их половое размножение, которое происходит крайне редко. Ряски размножаются преимущественно вегетативно, однако увеличившийся интерес к этому семейству позволил получить новую информацию об этом процессе.

Цель нашей работы в изучении механизмов цветения у представителей семейства рясковых для выявления новых данных. Чтобы решить эту задачу, мы проанализировали научные публикации, сопоставили их с полученными нами результатами и определили ключевые параметры процесса цветения для видов данного семейства.

Методология работы построена на сравнительном анализе, визуальном анализе, поскольку цветение рясковых явление в большинстве случаев редкое, мы фиксировали данные о цветении с указанием места, если это научная публикация – то год и локация.

Результаты. Процесс цветения у представителей семейства рясковых не подчиняется стандартным сезонным ритмам, характерным для других покрытосеменных и происходит настолько нечасто, что каждый случай официально фиксировался. Так, на территории Финляндии за период с 1685 по 1947 год было зарегистрировано всего 33 таких эпизода, в то время как в Польше за время с 1679 по 1959 год – лишь дважды. В Северной Америке за последние два столетия цветущий многокоренник встречался не более 20 раз. Согласно данным А. Л. Тахтаджяна, в 1932 году в озерах Лорийской нагорной равнины на территории Армении было зафиксировано массовое цветение ряски.

За период с 1814 по 1978 год в средней полосе России было опубликовано всего 25 сообщений о находках цветущих рясок. Согласно данным А.Л. Тахтаджана (1982), в волжском бассейне зафиксировано ежегодное цветение этого растения на протяжении 1972–1975 годов. Кроме того, Л.В. Цаценко (2014, 2018) сообщает о случаях массового цветения в Краснодарском крае: в июне 1995 года в Краснодаре (озеро Карасун и каналы у Шапсугского водохранилища) и в мае 2005 года. При этом следует учитывать, что из-за микроскопических размеров цветков подобные явления могут оставаться незамеченными специалистами.

Несмотря на тот факт, что цветение происходит крайне редко, визуальная регистрация этого явления имеется в старых, винтажных агроботанических иллюстрациях (рисунок 1).

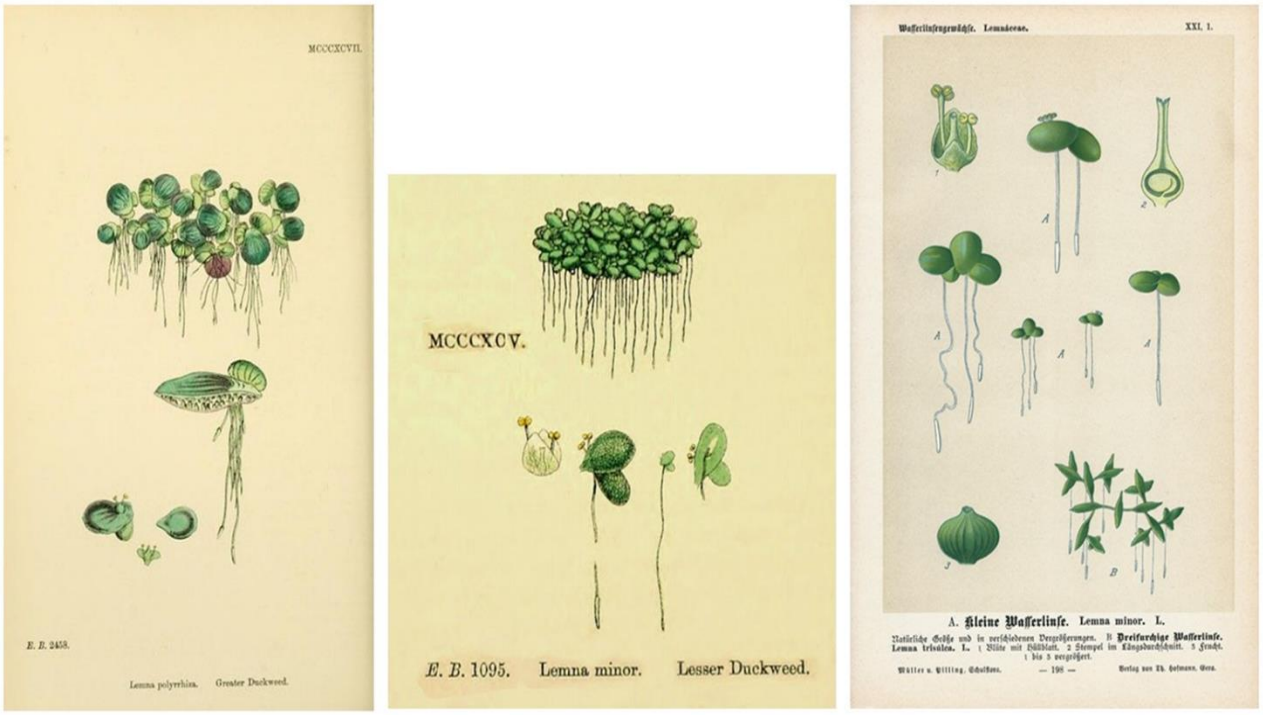


Рисунок 1 – Рисунки спироделы, ряски малой, ряски тройчатой с изображением процессе цветения. Источник: 1894, Kleine Wasserlinse (*Lemna minor* L.) - Antike Lithographie.

Визуальная фиксация изображения процесса цветение также нашла отражение в сети интернет. Это сайт «Очарование рясковых» с изображением цветения ряски малой автора статьи (http://www.kubagro.ru/chairs/genetic/staff.php) и фотографии профессора Wayne Armstrong (США).

Массовое цветение рясок наблюдали в Сибири у пяти видов : ряска трехдольная, ряска турционера, ряска горбатая, ряска малая и многокоренник, что отражено в статье О. А. Капитонова, С. А. Николаенко Цветение рясковых (Lemnaceae S.F. Gray) в Сибири (2021). Авторы выделили часто цветущие и редко цветущие виды.

Ряска трехдольная (*Lemna trisulca*) — самый часто цветущий вид, который полностью погружен в воду и всплывает только во время цветения. Цветущие фронды мельче вегетирующих, но сохраняют их форму, изгибаются на поверхности воды для приподнимания цветков, отличаются ярко-зеленым цветом и зубчатым краем. Плод около 1 мм с широким крылом содержит одно семя.

В период цветения фронды ряски горбатой (*Lemna gibba*) окрашиваются в красно-фиолетовый цвет из-за выработки антоциана, привлекающего насекомых-опылителей и помогающего поглощать тепло на северной границе ареала. Плоды содержат два (реже три-четыре) семени. В Сибири вид почти всегда находится в генеративной стадии.

Ряска турционера (*Lemna turionifera*) цветет чаще, чем плодоносит (в исследованиях отмечено 23 случая цветения и 5 случаев плодоношения). Плоды односемянные. Фронды темно-зеленые, оливковые, часто с красной пигментацией в базальной части.

Многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrhiza*). Цветение относится к крайне редким явлениям. В Сибире наблюдали лишь 4 случая). Генеративное размножение происходит значительно реже, чем у видов рода Lemna.

Ряска малая (*Lemna minor*). Цветет редко. Например, в Сибире по данным О. А. Капитонова, С. А. Николаенко (2021) зафиксировано лишь 8 случаев цветения и ни одного плодоношения. По нашим данным в Краснодаре 2005 году наблюдали обильное цветение и плодоношение на озере Карасун (рисунки 2-3). На 25 цветущих растений было столько же образовано плодов в виде орешков.

К особенностям цветения ряски можно отнести следующие характеристики. Цветение ряски приходится преимущественно на летние месяцы – с июня по август, однако иногда оно может наблюдаться в конце мая или в сентябре. С наступлением этого периода длинные,

разветвленные цепочки растения распадаются на более компактные группы, включающие 4–5 листецов у ряски горбатой и 2–4 – у ряски тройчатой. Перед началом цветения в листецах происходят последовательные морфологические изменения. У ряски малой происходит разрастание воздушных полостей, сам листец увеличивается и становится насыщенного темно-зеленого цвета. У ряски тройчатой вегетативный листец истончается, теряет яркость окраски, а его кончик загибается книзу. В то же время у ряски горбатой листец, вступающий в фазу цветения, приобретает оливково-пурпурный оттенок (А.Ф. Пантюх, 1986). Важным моментом для цветения ряски является то, что не всегда образуются плоды. Процесс цветения и плодоношения можно рассматривать как два отдельных события, а не одно.

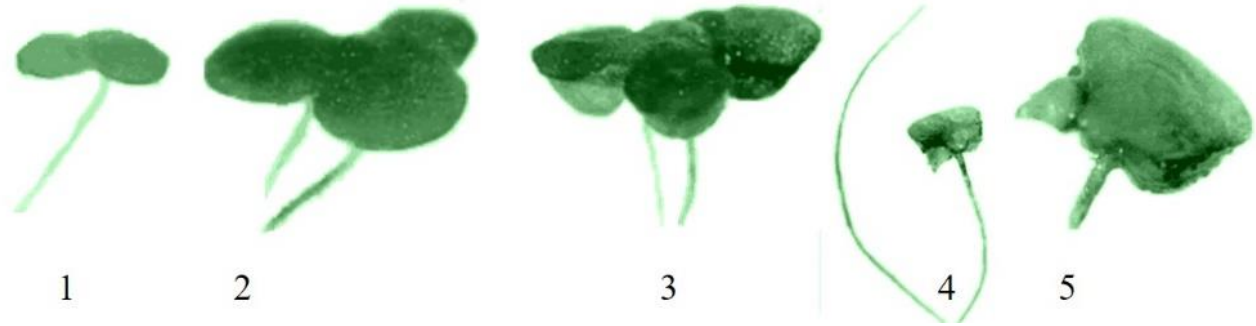


Рисунок 2 – Этапы развития ряски малой в период цветение, июль, Краснодар, 2005.

1– Листец ряски до цветения; 2–увеличение размеров листеца; 3 – появление воздушных полостей; 4-5 – появление цветка ряски (*фото Л.В. Цаценко*).

Ранее в литературе преобладало мнение, что соцветия у рясок закладываются преимущественно в левом почечном кармашке фронда. Изучение сибирских популяции показали, что генеративные органы формируются в левом и правом кармашках с абсолютно равной вероятностью, без какой-либо симметрии или закономерности. Более того,

зафиксированы случаи, когда в одном кармашке материнского растения развивался плод, а в дочернем фроне, находящемся в том же кармашке, уже цвели цветки.

В наших исследованиях мы также наблюдали появление цветка как с левой и правой стороны фронда. На рисунке 3, фрагмент 3 и 4 видно образование уже плодов как с правой, так и с левой стороны, что согласуется с данными О. А. Капитонова, С. А. Николаенко (2021).

Период от начала формирования цветущего побега до завершения цветения составляет примерно 20 дней. Для всех представителей семейства рясковых свойственна протогиния: сначала происходит созревание рыльца женского цветка, затем пыльников одного мужского цветка, а после – пыльников второго.

Массовое цветение рясок наблюдали Volkova, P. A. с соавторами (2026) в озерах и заводях Рыбинского водохранилища, которое является искусственным водоемом на реке Волге и ее притоках – Шексне и Мологе, расположено на севере Центральной России.

В исследовании M. Bog, K.J. Appenroth и K.S. Sree (2020) также рассматривается вопрос видовых особенностей цветения в рамках данного семейства. Авторы указывают на наличие межвидовых различий и классифицируют их по нескольким группам: частое, очень частое, очень редкое цветение, а также случаи, когда оно лишь изредка наблюдается (см. таблицу).

Таблица – Примеры условий произрастания цветущих видов рясок (по M. Bog, K.J. Appenroth, K.S. Sree, 2020)

Вид	Цветение	Формирование туриона	Климат
Spirodela pollyrhiza	очень редко	присутствуют	Резко-континентальный
Lemna minor	встречается	отсутствуют	От холодных температур до средиземноморского
Lemna minuta	встречается	отсутствуют	субтропический
Lemna gibba	часто	отсутствуют	средиземноморский
Lemna aequinoctialis	часто	присутствуют	От теплых температур до субтропического
Wolffia microscopia	очень часто	отсутствуют	тропический
Wolffia arrhiza	встречается	присутствуют	тропический
Wolfiella gladiata	встречается	отсутствуют	тропический

Из данных таблицы мы видим, что результаты совпадают по видам ряски сибирской и краснодарской популяции.



Рисунок 3 – Цветущий и плодоносящий листец ряски малой, июль, Краснодар, 2005.

1-2 – появление цветка, 3-4 – формирование плода- орешка; 5-6 – плод ряски и семена (*фото Л.В. Цаценко*).

Причины редкого цветения Lemna minor по мнению О. А. Капитонова, С. А. Николаенко (2021) в том, что вид более теневынослив, часто обитает в затененных заболоченных лесах с относительно низкой температурой воды. Цветение наступает только в более благоприятных условиях, обычно в совместных сообществах с другими видами рясок и при невысоком собственном обилии.

Цветение и плодоношение рясковых происходит при соблюдении ряда физико-химических параметров водоемов:

Тип водоема: Только пресноводные водоемы (соленость 0.1–0.7 ‰). В соленой воде (например, 6.1‰) ряски могут обильно разрастаться, но не цвести.

Глубина: Мелководья глубиной 0.1–0.7 м, которые хорошо прогреваются.

Температура воды: От +20 до +33 °C.

Кислотность (pH): В широких пределах от 5.96 до 9.30.

Освещенность: Цветение всегда наблюдается на открытых, незатененных участках водоемов (отсутствие тени от древесно-кустарниковой и высокотравной растительности). Понимание процесса цветения для рясковых важно в отношении развития технологий ее размножение и дальнейшего использования в циркулярной биоэкономике. При вегетативном размножении получаются все растения однородные, клоны, что не снижает скорости размножения. При половом процесс происходит изменения листеца, его продуктивности, поскольку растение хранит энергию на процесс цветения и плодоношения и нарушается однородность популяции.

Для дальнейшего развития области исследований ряски как модельной растительной системы крайне желательна разработка и совершенствование нескольких ключевых технологий. Одной из таких отсутствующих технологий является надежная генетическая система, в которой можно было бы проводить рутинную индукцию цветения и гибридизацию между штаммами или обратные скрещивания. Как обсуждалось выше, существует несколько видов, у которых есть клоны, способные к регулярному цветению, и в настоящее время достигнут значительный прогресс в формировании необходимой базы знаний об экологических и гормональных сигналах, индуцирующих цветение у

нескольких ключевых видов ряски. Отсутствие такого надежного и простого генетического протокола тормозит развитие фундаментальных исследований ряски.

Исследование сибирских популяций ряски на основе анализа цветения позволило отметить расширение ареала теплолюбивой *Lemna gibba* в Западной Сибири в северном и восточном направлениях.

На сегодняшний день есть несколько организаций, занимающиеся поддержанием коллекций рясок с целью их детального изучения.

Первая крупная коллекция клонов ряски (более 1000) была собрана Элиасом Ландольтом в Швейцарии с 1953 по 2012 год. В настоящее время коллекции существуют в США, Германии, Швейцарии и Китае; исследователи запрашивают клоны напрямую у их руководителей.

Для идентификации впервые введена 4-значная система нумерации Ландольта. Клоны из его оригинальной коллекции сохраняют эти номера, новые изоляты нумерует RDSC или маркирует инициалами исследователя (La¨mmler and Bogner, 2014).

Единая система идентификации необходима для воспроизведения результатов между лабораториями и интеграции данных на основе знания тестируемого биологического материала (Lam et al., 2020).

Как отмечалось ранее, ряски исторически использовались для изучения различных аспектов биологии растений. В некоторых случаях ключевые клоны широко использовались в определенной области исследований. Среди различных клонов ряски выделяются клоны *Lemna perpusilla* 6746 (переименованная в *Lemna aequinoctialis* 6746) и *Lemna gibba* G3 для изучения процессов цветения (Fu et al., 2017).

Заключение. Ранее считалось, что цветение ряски – это исключительно редкое и спонтанное событие. Тем не менее, изучение сибирских представителей семейства рясковых показало: для них характерно генеративное (половое) размножение. Это естественный этап

их индивидуального развития, который лишь не проявляется каждый год в пределах одного конкретного скопления растений. Впервые представлены крупномасштабные результаты исследований по процессу цветения на нескольких видах с одного региона.

Детальное исследование данного феномена привело к смене научной парадигмы. Долгое время ботаники полагали, что соцветия закладываются главным образом в левом боковом углублении листецов. Однако анализ популяций из Сибири и Краснодарского края продемонстрировал, что репродуктивные органы с одинаковой частотой возникают как в левых, так и в правых кармашках, то есть формируются абсолютно симметрично.

Список литературы

1. Капитонова, О. А. Цветение рясковых (Lemnaceae S.F. Gray) в Сибири: биоэкологическая характеристика / О. А. Капитонова, С. А. Николаенко // Биология внутренних вод. – 2021. – № 2. – С. 160-170.
2. Пантюх, А. Ф. Живой мир болот / А.Ф. Пантюх. – Урожай, 1986.–192 с.
3. Тахтаджян, А.Л. Жизнь растений. Т.6./ А. Л. Тахтаджян // М.: Просвещение, 1982. С. 493-500.
4. Цаценко, Л. В. Ряска – перспективное овощное растение / Л. В. Цаценко, Г. С. Гикало, А. М. Бурдун // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. – 2014. – № 102. – С. 1181-1193.
5. Цаценко, Л. В. Рясковые как модельный объект в биотестировании водной и почвенной среды / Л. В. Цаценко, В. Г. Пасхалиди // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2018. – № 4(176). – С. 146-151.
6. Acosta, K. Return of the Lemnaceae: duckweed as a model plant system in the genomics and postgenomics era / K. Acosta [et al.] // The Plant Cell. – 2021. –V.33(10). – P. 3207-3234.
7. Bog, M. Key to the determination of taxa of Lemnaceae: an update / M. Bog, K. J. Appenroth, K. S. Sree // Nordic Journal of Botany. – 2020. –V.38(8). – P.124-137.
8. Fu L. Flower induction, microscope-aided cross-pollination, and seed production in the duckweed Lemna gibba with discovery of a male-sterile clone /L.Fu // Sci Rep. – 2017. – V.7. –P. 1–13.
9. La¨ mmler W. Elias Landolt and the duckweeds / W. La¨ mmler, J. Bogner // Aroideana. –2014. –V37. –P. 81–88.
10. Lam E. Registration of duckweed clones – future approach. Duckweed / E. Lam [et al.] // Forum. –2020. –V. 8. – P. 35–37.
11. Obando, J.M.C. Advancements in Duckweed (Lemna Minor) Research: Exploring Sustainable Applications Bioproducts and Cultivation Strategies as Potential Drivers to Circular Economy /J.M.C. Obando, [et al.] // Circ.Econ.Sust. – 2026.–V.6. (44). – P.2-39.

12. Urbanska-Worytkiewicz K. Cytological variation within Lemna L. / K.Urbanska-Worytkiewicz //Aquatic Botany. – 1975. – V. 1. – P. 377-394.

13. Volkova, P. A. Genetically verified mass material of Lemna in temperate East Europe: frequent L. minor–L.× japonica co-occurrence and first records of L. gibba and L. turionifera. / P. A. Volkova [et al.] //Aquatic Botany. –2026.–V.202. – P. 103-113.

References

1. Kapitonova, O. A. Cvetenie ryaskovyh (Lemnaceae S.F. Gray) v Sibiri: bioehkologicheskaya harakteristika / O. A. Kapitonova, S. A. Nikolaenko // Biologiya vnutrennih vod. – 2021. – № 2. – S. 160-170.

2. Pantyuh A. F. Zhivoj mir bolot / A.F. Pantyuh. – Urozhaj, 1986.–192 s.

3. Tahtadzhyan A.L. Zhizn' rastenij. T.6./ A. L. Tahtadzhyan // M.: Prosveshchenie, 1982. S. 493-500.

4. Cacenko, L. V. Ryaska - perspektivnoe ovoshchnoe rastenie / L. V. Cacenko, G. S. Gikalo, A. M. Burdun // Politematicheskij setevoj ehlektronnyj nauchnyj zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. – 2014. – № 102. – S. 1181-1193.

5. Cacenko, L. V. Ryaskovye kak model'nyj ob"ekt v biotestirovanii vodnoj i pochvennoj sredy / L. V. Cacenko, V. G. Pashalidi // Maslichnye kul'tury. Nauchno-tehnicheskij byulleten' Vserossijskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta maslichnyh kul'tur. – 2018. – № 4(176). – S. 146-151. – DOI 10.25230/2412-608X-2018-4-176-146-151.

6. Acosta, K. Return of the Lemnaceae: duckweed as a model plant system in the genomics and postgenomics era / K. Acosta [et al.] // The Plant Cell. – 2021. –V.33(10). – P. 3207-3234.

7. Bog, M. Key to the determination of taxa of Lemnaceae: an update / M. Bog, K. J. Appenroth, K. S. Sree // Nordic Journal of Botany. – 2020. –V.38(8). – P.124-137.

8. Fu L. Flower induction, microscope-aided cross-pollination, and seed production in the duckweed Lemna gibba with discovery of a male-sterile clone /L.Fu // Sci Rep. – 2017. – V.7. –P. 1–13.

9. La¨ mmler W. Elias Landolt and the duckweeds / W. La¨ mmler, J. Bogner // Aroideana. –2014. –V37. –P. 81–88.

10. Lam E. Registration of duckweed clones – future approach. Duckweed / E. Lam [et al.] // Forum. –2020. –V. 8. – P. 35–37.

11. Obando, J.M.C. Advancements in Duckweed (Lemna Minor) Research: Exploring Sustainable Applications Bioproducts and Cultivation Strategies as Potential Drivers to Circular Economy /J.M.C. Obando, [et al.] // Circ.Econ.Sust. – 2026.–V.6. (44). – P.2-39.

12. Urbanska-Worytkiewicz K. Cytological variation within Lemna L. / K.Urbanska-Worytkiewicz //Aquatic Botany. – 1975. – V. 1. – P. 377-394.

13. Volkova, P. A. Genetically verified mass material of Lemna in temperate East Europe: frequent L. minor–L.× japonica co-occurrence and first records of L. gibba and L. turionifera. / P. A. Volkova [et al.] //Aquatic Botany. –2026.–V.202. – P. 103-113.