



## АНТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ НЕКОТОРЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ КРЫМА

СВЕТЛАНА В. ШЕВЧЕНКО

**Аннотация.** В работе представлены результаты изучения процессов цветения и опыления некоторых энтомофильных (*Arbutus andrachne* L., *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz., *Passiflora cearulea* L. и *P. incarnata* L., *Glaucium flavum* Crantz), анемофильных (*Davidia involucrata* Baill., *Pistacia mutica* Fisch. et Mey.) растений и растений со смешанным способом переноса пыльцы (*Olea europaea* L. и *Camptotheca acuminata* Decne). Описан механизм извлечения пыльцы из пыльников и попадания ее на рыльца пестиков, показана согласованность строения элементов цветка и способа попадания пыльцы на рыльце пестика, а также действий насекомых-опылителей и процессов формирования структурных элементов цветка. Сделано заключение о сопряженной эволюции в адаптациях между цветками и насекомыми у энтомофильных растений и, в целом, об адаптивной направленности эволюции специальных приспособлений для эффективного опыления.

**Ключевые слова:** цветение, опыление, цветковые растения

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, пгт Никита, Ялта, АР Крым, 98648, Украина; Shevchenko\_nbs@ukr.net

### Введение

Одним из наиболее важных этапов репродуктивного цикла цветковых растений является период цветения, когда происходят процессы опыления и оплодотворения, эффективный результат которых обеспечивает в последующем формирование плодов и семян и, в конечном итоге, семенное размножение вида. Биология развития цветка и его структурных элементов в сочетании с экологией опыления, которая, по определению К. Фегри и Л. Ван дер Пейла (1982), обсуждает взаимодействие растений с векторами опыления, представляет собой предмет исследования антэкологии (Пономарев 1960; Пономарев и Демьянова 2000; Терехин 2000; Шевченко 2009; Шевченко и др. 2010). Знания антэкологических особенностей того или иного вида растений, развития элементов его цветка, процессов цветения и способов опыления дополняют общие сведения о его биологии, а также необходимы при решении теоретических вопросов систематики и филогении и разработке практических

приемов сохранения редких видов или создания новых форм ценных лекарственных, технических и декоративных растений.

### Материалы и методы исследований

В исследования были включены представители флоры Крыма: земляничник мелкоплодный *Arbutus andrachne* L. (сем. Ericaceae), колокольчик сибирский *Campanula sibirica* L. и колокольчик таврический *C. taurica* Juz. (сем. Campanulaceae), мачок желтый *Glaucium flavum* Crantz (сем. Papaveraceae) и фисташка туполистная *Pistacia mutica* Fisch. et Mey. (сем. Anacardiaceae) и интродуцированные на юг Украины виды: пассифлора голубая *Passiflora cearulea* L., п. шелковицелистная *P. morifolia* Mast., п. съедобная *P. edulis* Sims и п. телесноцветковая *P. incarnata* L. (сем. Passifloraceae), давидия *Davidia involucrata* Baill. (сем. Davidiaceae), маслина европейская *Olea europaea* L. (сем. Oleaceae) и кампотота остроконечная *Camptotheca acuminata* Decne (сем. Nyssaceae).

Наблюдения за процессами цветения

и опыления интродуцированных видов проводили в условиях их выращивания в Никитском ботаническом саду, а у представителей местной флоры – в пределах природного ареала в горном Крыму. При этом были использованы методики А.Н. Пономарева (1960), А.Н. Пономарева и Е.И. Демьяновой (2000), а также В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина (1986 а, б). Фотоснимки выполнены с помощью цифровых фотокамер Canon A 550 и Canon A 3100 IS.

### Результаты и их обсуждение

Поскольку особенности антропоэкологии цветковых растений играют определяющую роль в обеспечении последующих важнейших этапов репродукции – оплодотворения и формирования семян, для выявления закономерностей репродуктивного процесса цветковых растений всестороннее изучение цветения и опыления представляется чрезвычайно важным. Известно, что основным типом опыления является перекрестное опыление (аллогения), которое обуславливает и стимулирует трансформацию обоих компонентов: в процессе эволюции совершенствуется строение элементов цветка в зависимости от агента, производящего опыление, с одной стороны, и изменяется строение и поведение опылителя, с другой. Агенты опыления могут быть биотические и абиотические, а приспособления для осуществления переноса пыльцы с цветка на цветок весьма разнообразны и специфичны.

Так, у *Arbutus andrachne* приспособлением для рассеивания пыльцы являются выросты с внешней стороны пыльника, которые, при посещении цветка насекомыми, служат плечиками рычага, способствующего так называемому выстреливанию пыльцы через апикальные поры (рис. 1 А-В). У *A. andrachne* крупная тетраидная пыльца, которая образуется в результате того, что микроспоры после мейоза не распадаются, в каждой из них проходит дифференцирующий

митоз, потом спермиогенное деление и формируются трехклеточные пыльцевые зерна, скрепленные с помощью висциновых нитей. Вследствие рассеивания с помощью выростов на пыльнике пыльца попадает на тело насекомого, прикрепляется к нему и переносится с цветка на цветок. Дихогамия, свойственная данному виду, также способствует перекрестному опылению (Рис. 1).

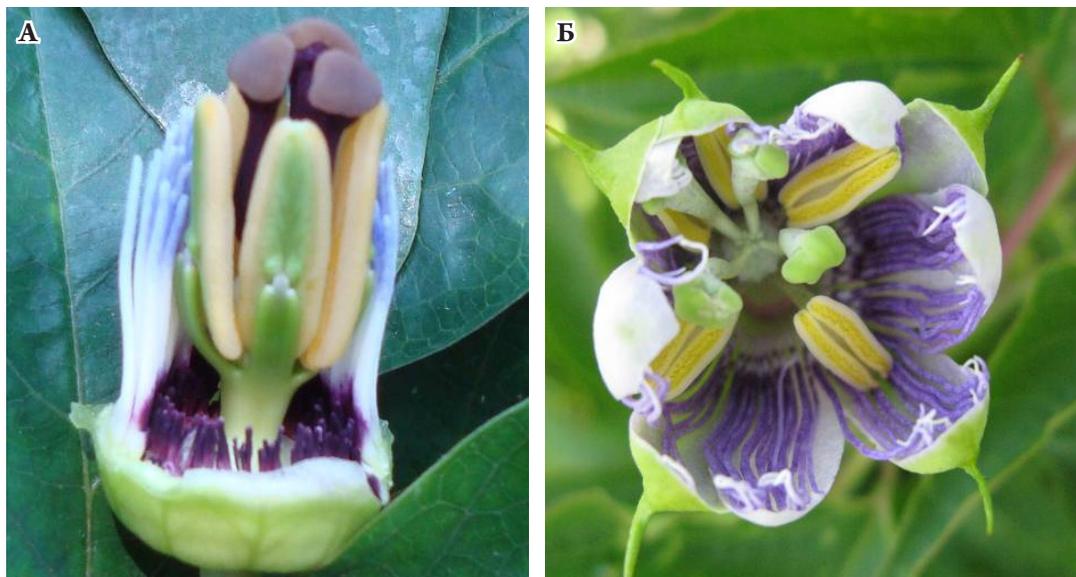
Ярким примером оригинального механизма раскрытия цветка и опыления с помощью насекомых являются виды рода *Passiflora* L., обладающие способностью тычинок и пестиков к активному движению в период цветения. Цветок *Passiflora* 5-членный, внутри него выделяется яркая корона из длинных окрашенных прямых или волнистых нитей. Корона вместе с андрогинофором образует (согласно описательной морфологии А.А. ФЕДОРОВА и З.Т. АРТЮШЕНКО 1975) хорошо развитый тор (Рис. 2).

В условиях южного берега Крыма изучаемые виды *Passiflora* цветут обильно и долго – с мая до сентября, с максимумом в июле. Цветки раскрываются, в основном, в середине дня, причем один цветок раскрывается в течение 2-5 минут: сначала отгибаются от центра прицветники, сразу за ними чашелистики и затем лепестки. Последующие четко выраженные движения тычинок и пестиков приводят к изменению положения пыльников, которые в бутоне располагаются вертикально, раскрываются интрорзно, затем отгибаются и принимают положение, параллельное поверхности земли, но сначала щелью вверх (Рис. 2 Б), затем – вниз (Рис. 3 А). В результате создаются условия для попадания пыльцы из раскрытых пыльников на тело насекомых и последующего переноса ее на другие цветки, то есть осуществлению аллогении. В конце цветения цветка столбики разворачиваются, опускаются и рыльца столбиков могут касаться пыльников и привести к автогении (Рис. 3 Б). Следует отметить, что для изучаемых видов *Passiflora* свойственны как первичные аттрактанты (пыльца, нектар),



**Рис. 1.** Отдельные фрагменты и элементы цветка *Arbutus andrachne*: А – фрагмент цветка с частично удаленным околоцветником; Б – тычинка; В – пыльники с раскрытыми порами. ВТ – выросты тычинок; П – поры; Пс – пестик; Т – тычинки.

**Fig. 1.** Separated fragments and elements of *Arbutus andrachne* flower: А – fragment of the flower with partly remote perianth; Б – stamen; В – anthers with patent pores. ВТ – excrescences of the stamens; П – pores; Пс – pistil; Т – stamens.



**Рис. 2.** Бутон *Passiflora caerulea* (А) с частично удаленным околоцветником и полуоткрытый цветок *P. incarnata* (Б).

**Fig. 2.** The flower bud of *Passiflora caerulea* (А) with partly remote perianth and the half-open flower of *P. incarnata* (Б).

так и вторичный (запах). Обращает на себя внимание весьма своеобразное, крестовидное сочленение тычиночной нити и пыльника, которое и позволяет в процессе цветения совершать целенаправленные движения пыльников (см. Рис. 2 А).

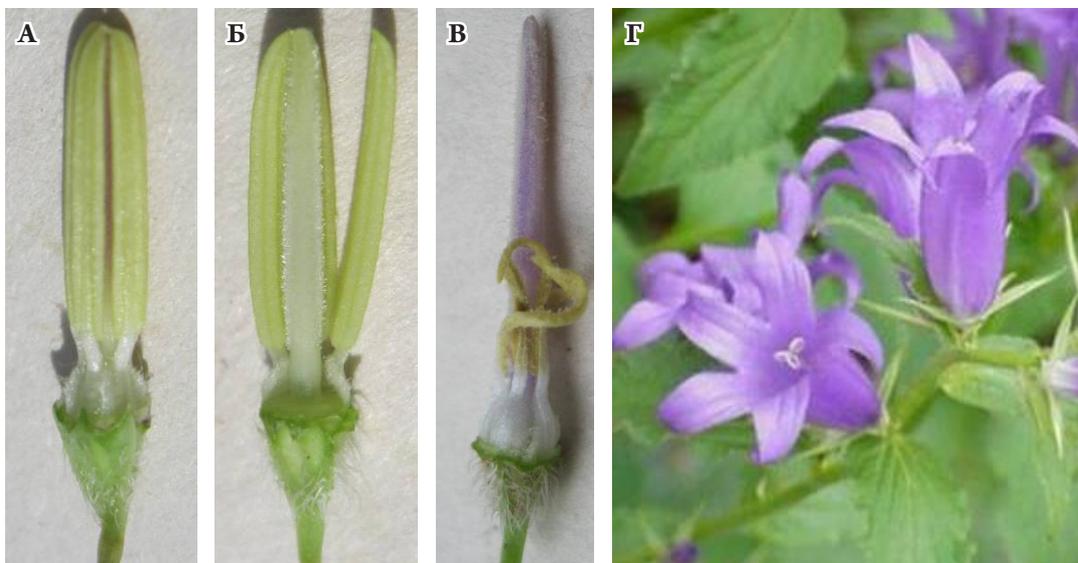
Пыльца у изучаемых видов *Passiflora* обильная, яркого желтого цвета, нектарный

диск крупный, прикрепленные к нему волоски ярко окрашены, нектар с тонким ароматом. Все эти качества совместно с окраской лепестков и короны привлекают множество насекомых (Рис. 3). Единицей опыления является отдельный цветок, хотя массовое цветение увеличивает возможности продуктивного опыления.



**Рис. 3.** Раскрытые цветки *Passiflora caerulea* на разных этапах цветения: **А** – раскрытый цветок с пчелой; **Б** – цветок в конце цветения.

**Fig. 3.** Open flowers of *Passiflora caerulea* at the different stages of flowering: **A** – open flower with a bee; **B** – flower in the end of the flowering.



**Рис. 4.** Мужские и женские генеративные структуры *Campanula sibirica* на разных стадиях цветения: **А** – андроцей в бутоне; **Б** – андроцей с частично удаленными тычинками и пестик в бутоне; **В** – тычинки и пестик в конце цветения; **Г** – раскрытые цветки.

**Fig. 4.** Male and female generative structures of *Campanula sibirica* at different stages of the flowering: **A** – androecium at the flower bud; **B** – androecium with partly remote stamens and pistil at the flower bud; **B** – stamens and pistil at the end flowering; **Г** – open flowers.

К концу дня элементы околоцветника смыкаются, столбики поднимаются, и рыльца несколько выступают наружу, что не исключает возможность попадания на них пыльцы, если еще не произошло опыление. К утру следующего дня раскрывшиеся накануне

цветки закрываются и при эффективном опылении в них начинают развиваться плоды и семена. Аналогичный механизм раскрытия цветков наблюдается и у *Passiflora edulis* и *P. morifolia*.

Уникальный способ подачи пыльцы

наблюдается у видов рода *Campanula* L. Цветут колокольчики в Крыму с мая по август, включительно. Цветение одного цветка довольно продолжительное и длится 7-10 суток. Андроцей представлен пятью тычинками. Тычинки прямые и равные, прикреплены к основанию нектарного диска, раскрываются интрорзно. Раскрываются интрорзно. Тычиночные нити имеют расширенные основания, которые, смыкаясь, образуют купол с отверстием сверху.

Гинецей синкарпный, с нижней завязью. Нектарник внутрицветковый, в виде диска над завязью, его окраска варьирует от молочно-белой до ярко-лимонной. Столбик центральный, прямостоячий, увядающий, неоппадающий, покрыт множеством одноклеточных волосков эпидермального происхождения (Рис. 4, 5), как и у некоторых других видов рода *Campanula*, например, *C. subcapitata* M., *C. maleevii* Fed., *C. rapuncululus* L., *C. patula* L., *C. uniflora* L. (ФЕДОРОВ 1957, 1978).

В бутоне *Campanula* тычинки полностью закрывают столбик – пыльники плотно охватывают столбик пестика, а расширенные в нижней своей части тычиночные нити, смыкаясь, образуют своеобразный купол с отверстием сверху. Раскрываются пыльники в закрытом бутоне интрорзно, пестик в это время еще недоразвит, то есть наблюдается явление протерандрии (созревание андроцея наступает раньше созревания гинецея). По мере роста пестика волоски, покрывающие столбик, поддевают пыльцевые зерна и извлекают их из пыльников, в результате чего весь столбик покрывается пылью. Насекомое, привлекаемое яркой окраской цветка и ароматом, подлетает к цветку и в поисках нектара через отверстие в куполе хоботком достигает нектарного диска. При этом насекомое лапками, брюшком, а иногда и крыльями, снимает пыльцу, находящуюся на столбике. Возвращаясь назад, опылитель повторно касается столбика, дополнительно собирая пыльцу, что способствует еще большему ее закреплению на теле насекомого.

После полликации тычинки увядают, скручиваются еще до раскрытия лопастей

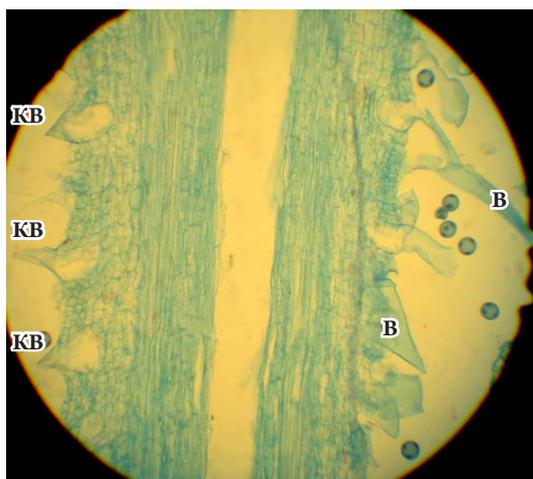
рыльца пестика, так что в раскрытом цветке наблюдаются только остатки пыльников. В полностью раскрытом цветке лопасти рыльца развертываются. В конце цветения цветка, когда лопасти рыльца закручены и опущены вниз, они могут касаться столбика, и пыльца, которая осталась на нем, может оказаться на лопастях рыльца и произвести самоопыление.

Для изучаемых видов рода *Campanula* характерны как первичные аттрактанты (пыльца и нектар), так и вторичные (визуальный аттрактант – окрашенные цветки, аромат). Единицей опыления являются цветки, собранные в рыхлые соцветия.

Следует обратить внимание на тот факт, что после завершения функции извлечения пыльцы из пыльников и снятия ее насекомыми со столбика, волоски, покрывающие столбик, постепенно исчезают. Они втягиваются в поверхностную ткань столбика, расширяя основание волоска, и от них остаются только кончики, которые незначительно возвышаются над эпидермой столбика, (см. Рис. 5), то есть у данных видов наблюдается явление инвагинации, или ретракции волосков.

Очень интересным является способ опыления у *Glaucium flavum*. В Крыму *G. flavum* произрастает на южном берегу по каменистым склонам, цветет в мае-июле, плодоносит в июне-сентябре. Цветок *G. flavum* ярко желтого цвета, с двумя скрученными чашелистиками, которые опадают в начале цветения цветка, и четырьмя лепестками, расположенными в два круга, без нектарника (Рис. 6 А-Г). Андроцей представлен множеством свободных тычинок с длинными тычиночными нитями. Пыльники раскрываются экстрорзно в только что раскрытом цветке, отгибаются от пестика в разные стороны, особенно при движении воздуха (Рис. 6 Б).

Пыльца жиросодержащая, высыпается на лепестки, где большую ее часть съедают насекомые, которых привлекает яркий цвет лепестков и движения тычинок. Пыльца из пыльников также осыпается на тело насекомых и ими переносится на другие цветки (Рис. 6 В, Г).



**Рис. 5.** Фрагмент столбика *Campanula sibirica*: **В** – волоски (щетинки); **KB** – кончики волосков, образующиеся в результате инвагинации.

**Fig. 5.** Fragment of the style of *Campanula sibirica*: **B** – hairs (bristles); **KB** – tips of the hairs formed in result of invagination.

К концу цветения пыльники *G. flavum* остаются практически без пыльцы, быстро высыхают, а пыльцевые зерна могут прорасти еще в пыльнике (Рис. 7 А). Цветок, раскрывшись рано утром, к вечеру отцветает, лепестки теряют тургор, белеют и увядают. Пестик в это время изгибается, может касаться еще не опавших лепестков и рыльцем снять с них оставшуюся пыльцу, осуществив таким путем автогению, если не произошла аллогения (Рис. 7 Б).

Следует заметить, что в качестве обманного аттрактанта может служить растущий часто рядом с *G. flavum* *Melilotus tauricus* L. (сем. Fabaceae), который привлекает насекомых довольно сильным, приятным запахом.

У анемофильных *Pistacia mutica* и *Davidia involucrata* приспособления для успешного опыления заключаются не только в особенностях морфологии и динамики элементов цветка, но и, особенно, в потенциальных возможностях генеративных структур и, в частности, в образовании огромного количества пыльцы, при том, что в женском цветке *P. mutica* из трех плодолистиков два дегенерируют, а развивается только один, а у *D. involucrata* соцветие состоит из множества мужских цветков и только одного обоеполого цветка (Рис. 8 А, Б).

Своеобразными особенностями для

обеспечения эффективного опыления обладают также *Olea europaea* и *Camptotheca acuminata*, для которых характерен смешанный способ опыления.

Околоцветник *O. europaea* представлен только чашечкой, венчик отсутствует, нектар образуется в основании завязи (Рис. 9 А). Головчатые соцветия *C. acuminata* состоят из мужских и обоеполых цветков с мелкими чешуйчатыми околоцветниками, которые имеют подушковидный нектарный диск (Рис. 9 Б).

Зрелая пыльца у обоих видов мелкая (25-30 мкм), экзина тонкая, с простым рельефом, покрыта полленкимом, с помощью которого она прикрепляется к насекомым. Однако у данных видов, как и у многих других цветковых растений, пыльца которых может переноситься и ветром и насекомыми (Резникова 1982, 1984; Hesse 1978, 1979), полленким на поверхности пыльцевых зерен отлагается тонким слоем и на воздухе подвергается ферментативному расщеплению. В результате этого на экзине его остается столь незначительное количество, что пыльца подсыхает, становится сыпучей и может легко переноситься ветром. А поскольку цветение *O. europaea* L. и *C. acuminata* происходит в течение довольно длительного времени, указанные приспособления вполне обеспечивают процесс опыления.



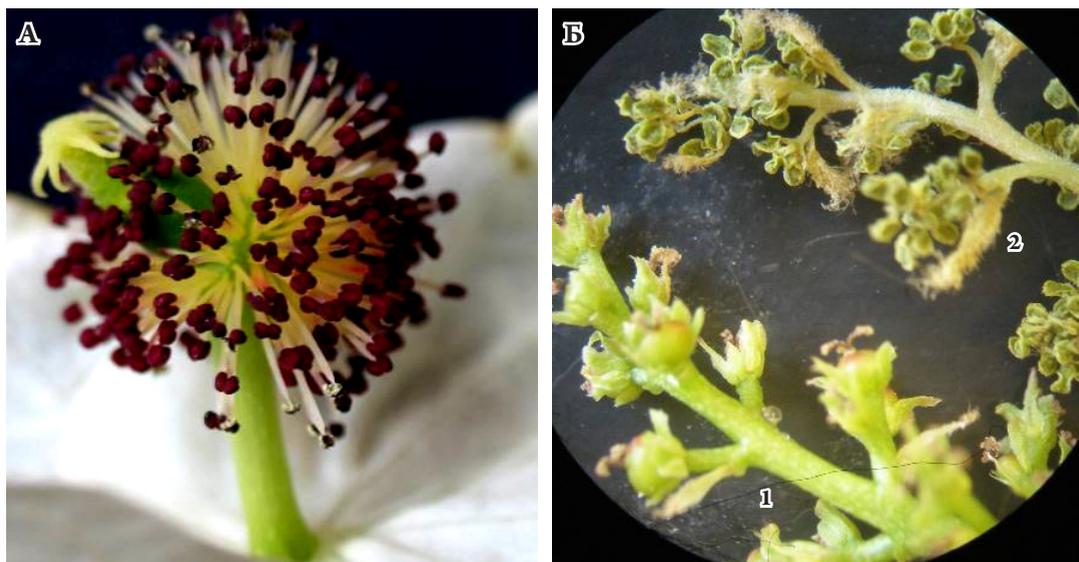
Рис. 6. Цветки *Glaucium flavum* на разных фазах цветения.

Fig. 6. Flowers of *Glaucium flavum* at different stages of flowering.



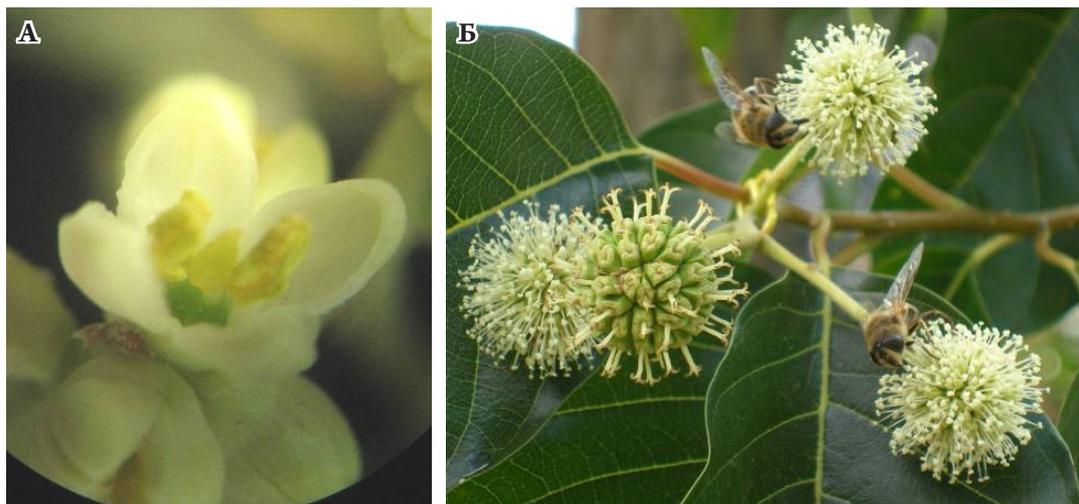
Рис. 7. Зрелая пыльца (А) и цветок в конце цветения (Б) *Glaucium flavum*.

Fig. 7. Mature pollen (A) and flower in the end flowering (Б) of *Glaucium flavum*.



**Рис. 8.** Шаровидное соцветие *Davidia involocrata* с множеством голых мужских цветков и единственным обоеполым цветком (А), а также женское (1) и мужское (2) соцветия (Б) *Pistacia mutica*.

**Fig. 8.** Globular inflorescence of *Davidia involocrata* with numerous glabrous male flowers and single bisexual flower (А), as well as female (1) and male (2) inflorescences of *Pistacia mutica* (Б).



**Рис. 9.** Цветок *Olea europaea* (А) и соцветия *Camptotheca acuminata* (Б).

**Fig. 9.** Flower of *Olea europaea* (А) and inflorescences of *Camptotheca acuminata* (Б).

### Заключение

Показано, что у исследованных энтомофильных видов большое значение для эффективного опыления имеет морфологическое и анатомическое строение цветка (элементы тычинок, нектарники, волоски на столбике), а также динамические особенности процесса цветения (изменение формы, размера, взаимоположения генеративных структур, диогогамия). Для энтомофильных видов показано наличие приспособлений к автогамии в конце цветения, как запасного варианта опыления. У анемофильных видов и видов со смешанным типом опыления выявлены приспособления к увеличению соотношения пыльцевых зерен и семязачатков, а также соответствующие характеристики цветка, соцветия и пыльцы.

Таким образом, выявленные особенности опыления у данных видов растений, принадлежащих к разным семействам и обладающих различными способами переноса пыльцы с цветка на цветок, свидетельствуют о: 1) многообразии приспособлений для обеспечения эффективности данного процесса; 2) сопряженности в развитии мужских и женских элементов цветка; 3) согласованности процесса цветения и действий насекомых-опылителей; 4) большом запасе прочности генеративной сферы цветковых растений; 5) адаптивной направленности эволюции приспособлений для осуществления опыления.

### Цитируемые источники

- ГОЛУБЕВ В.Н., ВОЛОКИТИН Ю.С. 1986а.** Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Морфологическое описание репродуктивной структуры. ГНБС, Ялта.
- ГОЛУБЕВ В.Н., ВОЛОКИТИН Ю.С. 1986б.** Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Функционально – экологические принципы организации репродуктивной структуры. ГНБС, Ялта.
- ПОНОМАРЕВ А.Н. 1960.** Изучение цветения и опыления растений. В кн.: Лавренко Е.М., Корчагин А.А. (ред.), Полевая геоботаника. Т. 2: 9–19. Наука, Москва – Ленинград.
- ПОНОМАРЕВ А.Н., ДЕМЬЯНОВА Е.И. 2000.** Антэкология. В кн.: Батыгина Т.Б. (ред.), Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: 72–73. Мир и семья, Санкт-Петербург.
- РЕЗНИКОВА С.А. 1982.** Морфогенетические функции полленкита в пыльниках лилии. *Цитолого-эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений (мат-лы Всесоюз. совещ.)*: 373–375. Наукова думка, Киев.
- РЕЗНИКОВА С.А. 1984.** Цитология и физиология развивающегося пыльника. Наука, Москва.
- ТЕРЕХИН Э.С. 2000.** Репродуктивная биология. В кн.: Батыгина Т.Б. (ред.), Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: 21–24. Мир и семья, Санкт-Петербург.
- ФЕГРИ К., ВАН ДЕР ПЕЙЛ А. 1982.** Основы экологии опыления. Мир, Москва.
- ФЕДОРОВ А.А., АРТЮШЕНКО З.Т. 1975.** Атлас по описательной морфологии высших растений: Цветок. Наука, Ленинград.
- ФЕДОРОВ А.А. 1957.** Семейство *Campanulaceae* Juss. В кн.: Комаров В.А., Шишкин Б.К., Бобров Е.Г. (ред.), Флора СССР. Т. 24: 162–450. Изд-во Академии Наук СССР, Москва – Ленинград.
- ФЕДОРОВ А.А. 1978.** Род *Campanula* L. В кн.: Федоров А.А. (ред.), Флора европейской части СССР. Т. 3. Двудольные (Мареновые, колокольчиковые, губоцветные и др.): 214–232. Наука, Ленинград.
- ШЕВЧЕНКО С.В. 2009.** Репродуктивная биология декоративных и субтропических плодовых растений Крыма. Аграрна наука, Київ.
- ШЕВЧЕНКО С.В., КУЗЬМИНА Т.Н., МАРКО Н.В., ЯРОСЛАВЦЕВА А.Д. 2010.** Репродуктивная биология некоторых редких видов флоры Крыма. Аграрна наука, Київ.
- HESSE M. 1978.** Vergleichende Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Ultrastructur von Pollenklebstoffen bei verschiedenen Angiospermen. *Linz. Biol. Beitr.* 9: 237–258.
- HESSE M. 1979.** Entwicklungsgeschichte und Ultrastructur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Sippen der Oleaceae, Scrophulariaceae, Plantaginaceae und Asteraceae. *Plant Syst. Evol.* 132: 107–139.

---

**ANTECOLOGICAL ASPECTS OF THE REPRODUCTIVE BIOLOGY OF SOME FLOWERING PLANTS OF CRIMEA**

SVETLANA V. SHEVCHENKO

**Abstract.** The results of the investigations on processes of blossoming and pollination of some entomophilous (*Arbutus andrachne* L., *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz., *Passiflora cearulea* L. and *P. incarnata* L., *Glaucium flavum* Crantz) and anemophilous (*Davidia involucrata* Baill., *Pistacia mutica* Fisch. et Mey.) plants, as well as the plants with mixed way of pollen transferring (*Olea europaea* L. and *Camptotheca acuminata* Decne) have been presented. The mechanisms of pollen extraction and reaching the stigma has been described, the correlation of floral elements structure with the ways of reaching the stigma by pollen, as well as the correlation between actions of pollinators and processes of formation of floral elements has been shown. The conclusion about the coordinated evolution in adaptations of flowers to insects-pollinators for the entomophilous plants, and about the adaptive evolution of special particularized features for effective pollination at all has been done.

**Key words:** blossoming, pollination, flowering plants

*Nikita Botanical Gardens – National Scientific Centre NAAS of Ukraine, 98648 Nikita, Yalta, Crimea, Ukraine; Shevchenko\_nbs@ukr.net*