

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.998.3:581.16

С.В. ШЕВЧЕНКО, доктор биологических наук; Н.Н. МИРОШНИЧЕНКО

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, Ялта, АР Крым

АНТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОГО ПРОЦЕССА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CAMPANULA* L.

Изучены процессы цветения, опыления и семяобразования у трех видов рода Campanula L.: C. sibirica L., C. taurica Juz. и C. talievii Juz. в условиях естественного произрастания в горном Крыму. Установлены их сроки цветения и плодоношения. Описан механизм извлечения пыльцы из пыльников и попадания ее на рыльца пестиков, показано значение сопряженности действий насекомых-опылителей и развития элементов цветка. Определена семенная продуктивность и показана потенциальная возможность возобновления и размножения данных видов.

Ключевые слова: *Campanula sibirica L., C. taurica Juz. и C. talievii Juz.*, цветение, опыление

Введение

Известно, что одним из важнейших этапов воспроизведения и размножения цветковых растений является период цветения, когда завершается дифференциация элементов цветка и происходит опыление, обуславливающее в последующем процессы оплодотворения и формирования семян. При этом необходимо отметить значение согласованных процессов развития цветка и агентов опыления, эффективные взаимодействия которых, в конечном итоге, определяют воспроизведение, расселение и сохранение вида. В зависимости от способа опыления его синдром у различных видов растений представлен разнообразными приспособлениями, максимально обеспечивающими попадание пыльцы на рыльце пестика [10, 12, 14]. Очень интересными в этом плане являются представители семейства Campanulaceae, которое, по данным А.Л. Тахтаджяна [11], включает около 80 родов и 2300 видов. В Крыму, согласно сведениям В.Н. Голубева [4], насчитывается 16 видов рода *Campanula*, в том числе *C. sibirica L., C. taurica Juz. и C. talievii Juz.*, представляющие интерес для решения некоторых вопросов систематики и как высокодекоративные растения. Целью данной работы было выявление особенностей цветения и опыления названных видов и способности их к семяобразованию.

Объекты и методы исследований

Наблюдения проводили в условиях естественного произрастания *C. sibirica, C. taurica* и *C. talievii* в горном Крыму (на северо-восточном склоне горы Чатыр-Даг, вдоль дороги от трассы Ялта – Севастополь к Байдарским воротам и на северо-восточном склоне горы Челеби). Изучение ритмов и сроков цветения проводили по методикам А.Н. Пономарева [9], В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина [5, 6]. Температурные показатели определяли с помощью лабораторного спиртового термометра.

Результаты и обсуждение

Согласно сведениям из литературы, среди представителей семейства Campanulaceae встречаются травянистые растения, лианы (*Codonopsis pilosula* Wall.), древовидные формы (*Lobelia* Plum., *Brighamia insignis* A.Gray) и древовидные лианы (*Centropogon* C. Presl) [4, 11, 15]. Виды рода *Campanula* L. – это, в основном, травянистые растения. *C. sibirica* – это двулетнее растение до 70 см высотой. Стебель

одинарный прямостоячий. Цветки многочисленные (рис. 1, А). *C. taurica* – многолетнее растение до 50 см высотой. Стебли у данного вида многочисленные, средний из которых прямой (рис. 1, Б).

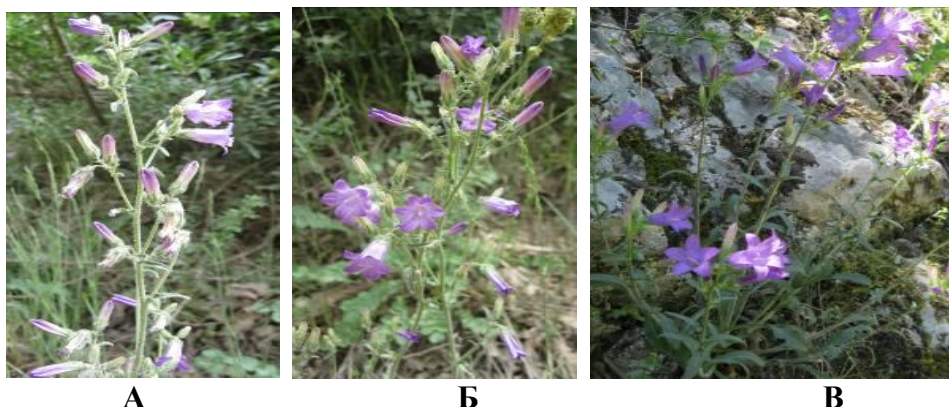


Рис.1 Общий вид растений *C. sibirica* (А), *C. taurica* (Б) и *C. talievii* (В)

Стебли у *C. talievii*, как и у *C. taurica*, многочисленные, средний из которых прямостоячий. Цветки также многочисленные (рис. 1, В). По данным Ан.А. Федорова [13] и В.Н. Голубева [4], этот вид является эндемиком Крыма.

Цветут колокольчики в Крыму с мая по август включительно. В 2013 году у *C. taurica* на Чатыр-Даге и *C. talievii* на Челеби начало цветения было зафиксировано в 20-е числа мая. Растения *C. sibirica* зацвели позже, и весь процесс их цветения сдвинулся примерно на 1,5 – 2 недели.

Цветение одного цветка всех трех видов довольно продолжительное и длится 7 – 10 суток. После этого цветок постепенно увядает, чашечка и венчик не опадают, а засыхают, и гинецей с участием чашечки и цветоложа образуют коробочку, а венчик продолжает центральную ось цветка и трансформируется в крючкоподобную структуру, способствующую диссеминации (рис. 2).



Рис. 2 Зеленые плоды *C. taurica*

Цветение одной особи тоже может длиться с мая по август, от раскрытого цветка до увядания проходит 3 – 4 суток, так что на растении одновременно можно наблюдать бутоны, цветки и плоды. Стадия рыхлого бутона наступает на 4-е сутки. Раскрывается цветок на 7-е сутки от начала цветения. Температурные показатели на г. Чатыр-Даг в период цветения в июне 2013 года на почве составляли +23°C, в это время температура воздуха была +21°C, в июле +26°C и +24°C, в августе +28°C и +25°C, соответственно. На г. Челеби в 2013 году в период цветения в июне +22°C и +20°C, в июле +26°C и +25°C, в августе +29°C и +27°C, соответственно. Таким образом, оптимальными температурами воздуха в период цветения можно считать температуры от +20°C до +30°C.

У *C. taurica* на одном генеративном побеге образуется до 17 цветков, у *C. sibirica* – до 13 цветков, у *C. talievii* – до 30 цветков. А число цветков на растении может доходить до 45 у *C. taurica*, до 35 – у *C. sibirica* и до 70 – у *C. talievii*. Практически все цветки образуют плоды, но в них формируется разное количество семян. Так, в 2011 году в коробочках *C. sibirica* насчитывалось в среднем 80 – 100 семян, у *C. taurica* – 120 – 140, а у *C. talievii* – 40 – 60 штук [8]. Общая семенная продуктивность этих видов свидетельствует о возможности их нормального воспроизведения и размножения.

Цветок полный, обоеполый, актиноморфный, что является характерной особенностью семейства Campanulaceae [3]. Цветки изучаемых нами видов рода *Campanula* имеют довольно длинную цветоножку (8 – 10 мм), в то время как у *C. trachelium* Linn., *C. bononiensis* Linn. и *C. rapunculoides* Linn. цветоножки короче [11]. Для исследуемых видов это важно, поскольку в зрелом плоде плодоножка высыхает, изгибается и является дополнительным приспособлением для диссеминации. Цветоложе выпуклое. Чашелистики отогнуты. Чашечка зубчатая, увядающая, непадающая, имеются отогнутые придатки. Лепестки зубчатые. Венчик колокольчатый, опушенный. Окрасивание бутона происходит, когда бутон достигает 10 – 15 мм длины. Окраска цветков варьирует от светло-сиреневой до темно-фиолетовой. Цветки *C. talievii* имеют самую насыщенную темно-фиолетовую окраску, а *C. taurica* и *C. sibirica* – значительно светлее. Также нами обнаружены экземпляры *C. taurica* с белыми цветками (рис. 3).



Рис. 3 Фрагмент особи *C. taurica* с белыми цветками

У всех трех видов *Campanula* андроцей представлен пятью тычинками. Тычинки прямые и равные, прикреплены к основанию нектарного диска. Раскрываются интрорзно. Тычиночные нити имеют расширенные основания, которые, смыкаясь, образуют купол с отверстием вверху. Окраска нектарного диска (от молочно-белой до ярко-лимонной) происходит по достижении цветками размеров 14 – 16 мм. Следует отметить, что в отличие от данных видов у *C. latifolia* L. нектарный диск окрашен в зеленый цвет и тычиночные нити не имеют расширений у основания [3], а этот элемент для изучаемых нами видов играет очень важную роль для эффективного опыления.

Гинецей синкарпный, однопестичный. Нектарник внутрицветковый, в виде диска над завязью. Столбик центральный, прямостоячий, прямой, увядающий, непадающий, покрыт множеством одноклеточных волосков эпидермального происхождения (рис. 4), как и у многих других представителей данного семейства [13]. У изучаемых видов рыльце верхушечное, расчлененное, трехлопастное, отвернутое, в

раскрытом цветке выходит за его пределы, хотя у других видов *Campanula* (например, у *C. autraniana* Albov. и *C. komarovii* Mol.), по данным М.Г. Крупиной [7], столбик не выходит за пределы венчика.

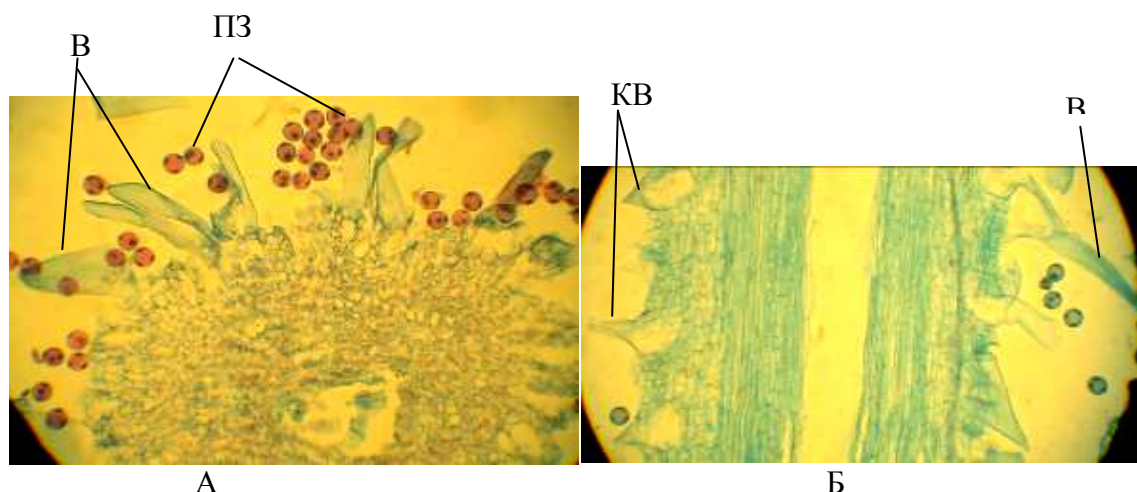


Рис. 4 Фрагменты столбика *C. taurica* (А) и *C. sibirica* (Б) (В – волоски, ПЗ – пыльцевые зерна, КВ – кончики волосков)

Завязь нижняя, опушенная, трехгнездная, с множеством семязачатков (рис. 5), у других родов семейства она может быть полунижняя, например, у видов родов *Wahlenbergia* Schrad.ex Doth и *Platycodon* A.DC, или верхняя, как у видов рода *Cyananthus* Wall.ex Benth. [11]. Чашечка исследуемых видов имеет зеленую окраску, в то время как у других видов рода *Campanula* она может быть окрашена в цвет венчика, например, у *C. persicifolia* Linn. чашечка может быть белой или голубой [3].

Процесс опыления у наблюдаемых видов, как и у многих других видов семейства Campanulaceae, чрезвычайно специфичен. В закрытом бутоне тычинки полностью закрывают столбик, пыльники плотно охватывают столбик пестика, а расширенные в нижней своей части тычиночные нити, как уже указывалось выше, смыкаясь, образуют своеобразный купол. Раскрываются пыльники в закрытом бутоне интрорзно, пестик в это время еще недоразвит, то есть наблюдается явление протерандрии, когда созревание андроеца наступает раньше созревания гинецея. В полураскрытом цветке лопасти рыльца сомкнуты.

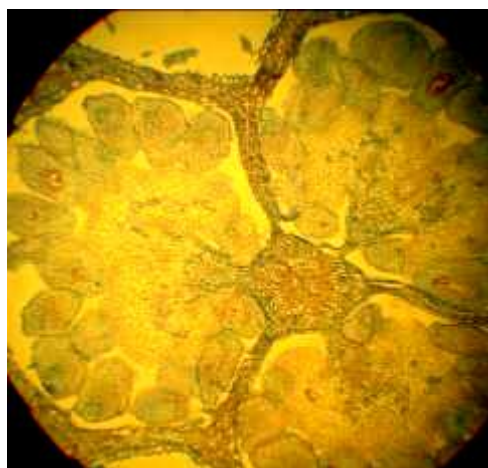


Рис. 5 Поперечный срез завязи *C. Taurica*

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 пробирается к нектарному диску, который прикрыт куполом из утолщенных у основания тычиночных нитей (рис. 6). В верхней части купола имеется отверстие, через которое опылитель хоботком достигает нектарного диска. По мере продвижения к нектарному диску 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.

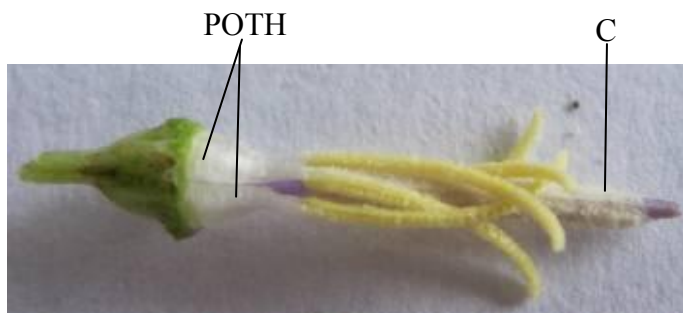


Рис. 6 Фрагмент цветка *C. talievii* с удаленным околоцветником (РОТН – расширенные основания тычиночных нитей, С – столбик, покрытый пылью)

После поллинии тычинки увядают, скручиваются еще до раскрытия рыльца пестика, так что в раскрытом цветке наблюдаются только остатки пыльников. В полностью раскрытом цветке лопасти рыльца разворачиваются. После посещения одного цветка и при перелете на другой раскрытый цветок насекомое, продвигаясь к нектарному диску, задевает раскрытые лопасти рыльца пестика, оставляя на них пыльцу, таким образом осуществляя опыление (рис. 7). 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 опыление. Иными словами, у данных видов возможна и автогамия, что также отмечал S. Vogel [16] у *C. rotundifolia*. На раскрытых цветках изучаемых видов мы наблюдали мух семейства Syrphidae и пчел (*Melitta melanura* и др.). Таким образом, 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. 4), то есть у данных видов наблюдается явление инвагинации, или ретракции.

При условии успешного опыления и оплодотворения формирование плода начинается сразу после увядания венчика. В наблюдаемых нами популяциях практически все цветки образуют плоды, но с разным количеством семян [8]. Так, в 2013 году на одной особи *C. talievii* насчитывалось до 53 – 55 коробочек с семенами.

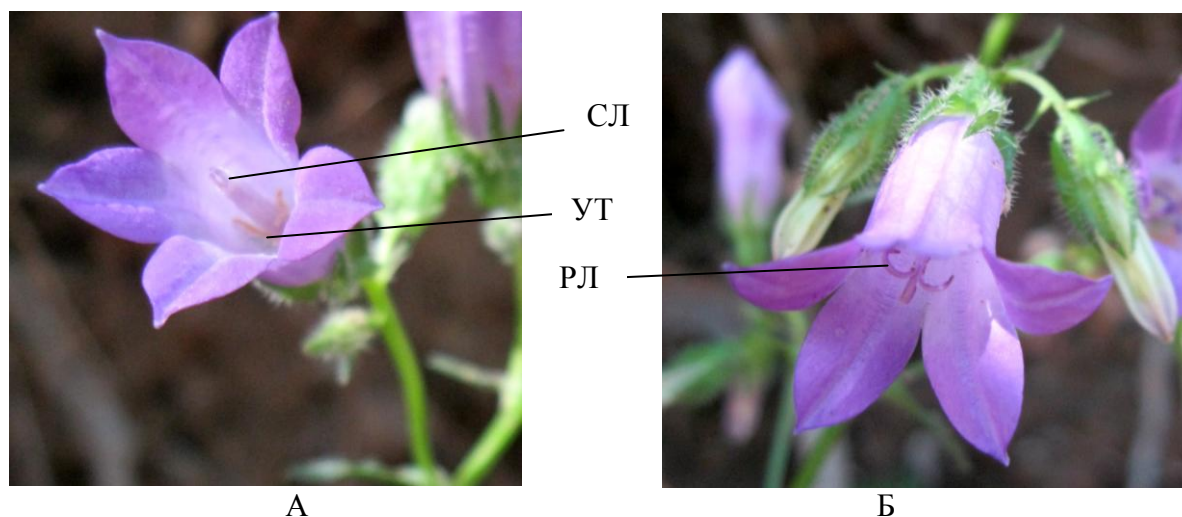


Рис. 7 Полуоткрытый (А) и полностью раскрытый (Б) цветки *C. sibirica* (СЛ – сомкнутые лопасти рыльца, РЛ – развернутые лопасти рыльца, УТ – увядающие тычинки)

Плод у изучаемых видов – трехгнездная, многосемянная, покрытая жесткими волосками, коробочка, в образовании которой участвуют цветоложе, чашелистики и расположенные между ними отогнутые вниз придатки. У основания коробочки имеются три поры, прикрытые крышечками. Следует заметить, что образованию поры и крышечки способствует аксикорн, расположенный в середине центральной колонки (рис. 8, А, Б), который при усыхании одним из кончиков отрывает часть покрова коробочки в основании межреберья и отгибает ее, формируя таким образом пору. Таких аксикорнов у изучаемых нами видов три. Коробочки поникающие, поэтому поры, через которые осуществляется рассеивание семян, расположены у основания коробочки (рис. 9 и 10).

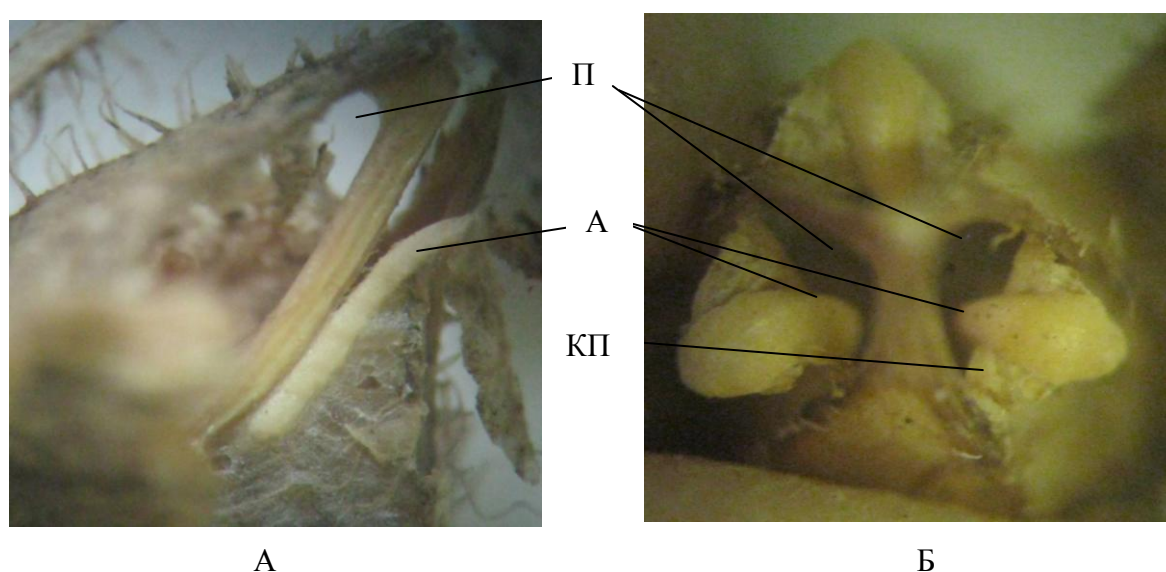


Рис. 8 Фрагменты плода *C. taurica* (А) и *C. talievii* (Б) (П – поры, А – аксикорны, КП – крышечка поры)

Подобное положение коробочки и пор для рассеивания семян отмечено также у *C. latifolia* L., *C. rapunculoides* L. и *C. rotundifolia* L. [1, 2], в то время как у *C. carpatica* Jack коробочка направлена вверх и вскрывается вверху [1]. По всей вероятности, у *C. carpatica* пора образует с помощью второго кончика аксикорна.



Рис. 9 Зеленые и зрелые плоды *C. talievii* (П – пора, КП – крышечка поры)

Дополнительным приспособлением для распространения семян являются покрывающие чашечку жесткие волоски, которые после засыхания превращаются в крючочки и, как и сухой венчик, способствуют прикреплению плодов к проходящим мимо животным.

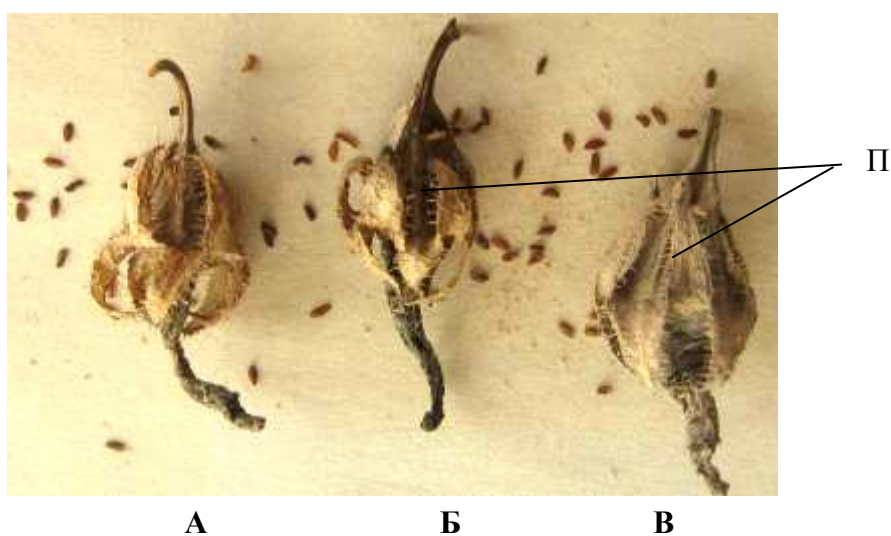


Рис. 10 Зрелые плоды и семена *C. taurica* (А), *C. talievii* (Б) и *C. sibirica* (В)
(П – поры)

В связи с продолжительным периодом цветения растений исследуемых видов процесс образования плодов и созревания семян у них также длительный.

диссеминация начинается с середины августа и продолжается до конца сентября. Семена через поры высыпаются при незначительных движениях коробочек, которые вызываются воздушными течениями. Следует отметить, что венчик и столбик после оплодотворения засыхают и скручиваются, образуя совместно с центральной осью плода дополнительную крючковидную структуру, которая также способствует рассеиванию семян. У исследуемых нами видов аксикорн представляет собой небольшие рожковидные выросты, с помощью которых вскрывается пора. Довольно часто верхушки побегов обламываются животными (косулями, зайцами, лисами), с помощью колючих волосков, сухих венчиков и плодоножек прикрепляются к ним и так разносятся на значительные расстояния. Иными словами, данным видам свойственны баллистохория (баллистоанемохория и баллистозоохория), анемохория и эпизоохория. Таким образом, семена могут опадать недалеко от материнского растения, а с помощью животных и при сильном ветре, который характерен для Крымских гор, они рассеиваются на довольно большое расстояние, что способствует колонизации данными видами новых территорий.

Выводы

1. Цветение *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* в условиях естественного произрастания в горном Крыму продолжительное с образованием довольно большого числа цветков на генеративных побегах.

2. Явление протерандрии, которое свойственно изучаемым видам, а также своеобразное развитие элементов цветка, способствуют аллогении. Расположение лопастей рыльца пестика в конце цветения и возможное наличие пыльцы на столбике в это время не исключает автогению.

3. Как и у других видов рода *Campanula*, извлечение пыльцы из пыльников происходит в процессе роста пестика при помощи одноклеточных волосков эпидермального происхождения, которые расположены на столбике и после выполнения ими функции изъятия пыльцы из пыльников втягиваются в поверхностные ткани столбика, то есть у них наблюдается явление инвагинации, или ретракции.

4. Для осуществления процесса опыления также важную роль играют расширенные основания тычиночных нитей, которые, сомкнувшись, образуют над нектарным диском купол с отверстием на верхушке, через которое насекомые хоботком собирают нектар. При этом они вынуждены довольно плотно прикасаться к столбику, собирая таким образом пыльцу.

5. Наличие насекомых-опылителей в период цветения изучаемых видов, согласованные действия насекомых и элементов цветка обеспечивают эффективное опыление и последующие процессы оплодотворения и образования семян.

6. Развитие элементов цветка, их согласованные движения в процессе цветения и период активности насекомых-опылителей, механизм опыления у исследуемых видов тесно взаимосвязаны и являются результатом сопряженной эволюции (коэволюции) в адаптациях между цветками и насекомыми.

7. Продолжительный период цветения *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii*, формирование довольно большого количества плодов и семян, приспособления для успешной диссеминации и частые сильные ветры в местах произрастания данных видов свидетельствуют о потенциальных возможностях их возобновления, размножения и расселения.

Авторы благодарят кандидата биологических наук А.В. Фатерыгу за помощь в определении насекомых-опылителей.

Список литературы

1. Аллаярова И.Н. Начальный онтогенез редких видов колокольчика / И.Н. Аллаярова, Л.Н. Миронова // Вестник ОГУ. – 2009. – №6. – С. 32 – 34.
2. Викторов В.П. Род Колокольчик / В.П. Викторов. Биологическая флора Московской области / под ред. В.Н. Павлова. – Москва, 2000. – Вып. 14. – С. 181 – 211.
3. Вульф Е.В. Campanulaceae Juss. / Е.В. Вульф. Флора Крыма. – Ялта, 1969. – Т. 3 (3). – С. 146 – 153.
4. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма / В.Н. Голубев. Ялта, 1996. – 126 с.
5. Голубев В.Н. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Морфологическое описание репродуктивной структуры / В.Н. Голубев, Ю.С. Волокитин. – Ялта: ГНБС, 1986. – 44 с.
6. Голубев В.Н. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры / В.Н. Голубев, Ю.С. Волокитин. – Ялта: ГНБС, 1986. – 44 с.
7. Крупина М.Г. Колокольчики / М.Г. Крупина. – Москва: Гос. издат. сельскохоз. лит., 1954. – 77 с.
8. Мирошниченко Н.Н. Семенная продуктивность и размножение некоторых видов рода *Campanula* L. / Н.Н. Мирошниченко // Біологічний вісник МДПУ. – 2012. – №2 (2). – С. 48 – 51.
9. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений / А.Н. Пономарев // Полевая геоботаника: [в 5 т.] / под общ. ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. – М.: Наука, 1960. – Т. 2. – С. 9 – 19.
10. Пономарев А.Н. Антропоэкология / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / А.Н. Пономарев, Е.И. Демьянова. – Санкт-Петербург: Мир и семья, 2000. – С. 72 – 73.
11. Тахтаджян А.Л. Порядок Campanulales / А.Л. Тахтаджян // Жизнь растений. Т.5, Ч.2: Цветковые растения. – Москва: Просвещение, 1981. – С. 447 – 459.
12. Фегри К. Основы экологии опыления / К. Фегри, Л. ван дер Пэйл. – М.: Мир, 1982. – 379 с.
13. Фёдоров Ан.А. Семейство Колокольчиковые – Campanulaceae / Ан.А. Фёдоров // Флора СССР. В 30 т. / Начато при рук. и под главн. редакцией акад. В.Л. Комарова; Ред. тома Б.К. Шишкин и Е.Г. Бобров. – М.– Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – Т. XXIV. – С. 126 – 450.
14. Шевченко С.В. Репродуктивная биология декоративных и субтропических плодовых растений Крыма / С.В. Шевченко. – Київ: Аграрна наука, 2009. – 336 с.
15. Шулькина Т.В. Архитектурные модели в семействе Campanulaceae s. str., их география и возможные пути преобразования / Т.В. Шулькина // Ботан. журн. – 1988. – Т. 73, № 1. – С. 3 – 16.
16. Vogel S. *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae). Pollination durch *Apis mellifica* (Hymenoptera), Melittophilie / S. Vogel / Encyclopaedia cinematographica E 2049. – 1975. – 7 pp.

Статья поступила в редакцию 16.05.2013 г.

S.V. SHEVCHENKO, Dr. in Biology; N.M. MIROSHNICHENKO

Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Center, Yalta, Crimea, Ukraine

ANTECOLOGICAL ASPECTS OF THE REPRODUCTIVE PROCESSES IN SOME SPECIES FROM GENUS *CAMPANULA* L.

The study results of flowering and pollination processes in three species from genus *Campanula* L.: *C. sibirica*, *C. taurica* and *C. talievii* in the conditions of their nature growth in the Mountain Crimea have been presented. Terms of flowering, fruit and seeds formation have been shown. Mechanism of pollination has been described in details. The significance of effective pollination for such structural elements, as the cupola from the enlarged basis of the thread stamens and epidermal hair on the pistil style have been accentuated. The conclusion about importance of coordination between the acts of the insects-pollinators and processes of flower elements development and about potential possibility of the studied species to reproduction and propagation in the Crimea has been made.

С.В. ШЕВЧЕНКО, доктор біологічних наук; Н.М. МИРОШНИЧЕНКО

Нікітський ботанічний сад – Національний науковий центр, Ялта, АР Крим, Україна

АНТЕКОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ РЕПРОДУКТИВНОГО ПРОЦЕСУ ДЕЯКИХ ВИДІВ РОДУ *CAMPANULA* L.

В статті представлено результати вивчення процесів цвітіння і запилення у трьох видів роду *Campanula* L.: *C. sibirica*, *C. taurica* і *C. talievii* в умовах їхнього природного виростання в Гірському Криму. Показано терміни їхнього цвітіння та формування плодів і насіння. Докладно описано та проілюстровано механізм запилення і підкреслено значення для ефективного запилення таких структурних елементів, як купол з розширених основ тичинкових ниток, епідермальні волоски на стовпчику маточки. Зроблено висновок про важливість погодженості дій комах-запилювачів і процесів формування елементів квітки, а також про потенційні можливості відтворення та розмноження вивчених видів у Криму.

С.В. ШЕВЧЕНКО, доктор биологических наук; Н.Н. МИРОШНИЧЕНКО

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, Ялта, АР Крым, Украина

АНТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОГО ПРОЦЕССА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CAMPANULA* L.

В статье представлены результаты изучения процессов цветения и опыления у трех видов рода *Campanula* L.: *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* в условиях их естественного произрастания в горном Крыму. Показаны сроки их цветения, формирования плодов и семян. Подробно описан и проиллюстрирован механизм опыления и подчеркнуто значение для эффективного опыления таких структурных элементов, как купол из расширенных оснований тычиночных нитей, эпидермальные волоски на столбике пестика. Сделано заключение о важности согласованности действий насекомых-опылителей и процессов формирования элементов цветка, а также о потенциальных возможностях воспроизведения и размножения изученных видов в Крыму.