

УДК 582.711.712-116.23:581.522.4(470.1)
DOI: 10.36305/0513-1634-2021-139-62-68

АНТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *RUBUS ODORATUS L.* ПРИ ИНТРОДУКЦИИ НА СЕВЕРЕ

Светлана Алексеевна Мифтахова

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН), Республика Коми, г. Сыктывкар, ул.

Коммунистическая, 28
E-mail: mifs@ib.komisc.ru

В статье описаны особенности цветения и опыления интродуцированного образца *Rubus odoratus L.* в условиях Севера (Республика Коми). Опыты по контролируемому опылению показали, что для вида характерна ксеногамия, хотя имела место и идиогамия. Образованные посредством идиогамии плоды имели много пустот между костянками, часто не достигали зрелости, и семена оказались невсхожими. Дихогамия в форме протандрии и частичная геркогамия не являются препятствием, а лишь дополнительными факторами, препятствующими самоопылению. Вероятной причиной самостерильности является самонесовместимость. *Rubus odoratus L.* не имеет специальной стратегии опыления. Основным способом опыления вида является энтомофилия, осуществляемая насекомыми-опылителями, в основном представителями трех отрядов: Coleoptera, Diptera и Hymenoptera. Для *Rubus odoratus L.* характерна визуальная и обонятельная аттракция.

Ключевые слова: *Rubus odoratus L.*; интродукция; тип и способ опыления; самонесовместимость; Республика Коми

Введение

Rubus odoratus L. - малина душистая, является представителем семейства Rosaceae, рода *Rubus*. Виды рода *Rubus* распространены по всей северной умеренной и от части в арктической зоне и в горных областях тропиков. *R. odoratus* относится к подроду *Anoplobatus* (Focke) Focke – прямостоячих кустарников без шипов - рода *Rubus* [10]. Некоторые ботаники относят этот вид к отдельному роду *Rubacer* [12]. Родиной *R. odoratus* является Северная Америка — от Новой Шотландии до Онтарио и Мичигана, Теннесси и Джорджии. Растет в лесах по каменистым склонам [4].

Растение представляет большой практический интерес. В первую очередь интересует малина душистая с практической целью, как донор геноплазмы, и используется в качестве источника устойчивости к болезням, раннего созревания урожая и зимостойкости. Она обладает высоким селекционным потенциалом для создания современных ремонтантных исходных форм и сортов культурных малин [5]. *R. odoratus* декоративна крупными похожими на кленовые, листьями, яркими и крупными цветками и плодами. Рекомендуется для быстрого озеленения площадей, так как обладает быстрым темпом роста [4]. Так же является пищевым растением, хотя вкус плодов и уступает традиционным сортам малин. Как лекарственное растение использовалась местным населением в народной медицине. Имеются данные, что обладает противоопухолевой активностью по отношению к карциносаркоме [14]. В связи со всеми перечисленными достоинствами данного вида, усиливается интерес к *R. odoratus* как многофункциональному растению.

Малина душистая обладает быстрым темпом роста и большой вегетативной подвижностью. Размножение в условиях интродукции Республики Коми происходит как вегетативно, образуя многочисленную корневую поросль на значительном расстоянии от маточного куста, так и генеративно, посадкой семян в грунт. В некоторых регионах малина душистая относится к инвазионным видам, в частности в

Ленинградской области [2]. Поэтому, именно ботанические сады служат надежным местом с ограниченной территорией для испытания видов растений, несущих потенциальную угрозу. Коллекция древесных растений Ботанического сада Института биологии позволяет проводить различные исследования, в том числе и по антэкологии интродукционных растений.

В Европе данная культура интродуцирована в 1770 году, в Россию была завезена с начала XX века. Первичное интродукционное изучение *R. odoratus* проводилось во многих ботанических учреждениях, но нами не найдены работы, в которых детально изучалось растение, и в частности антэкологические особенности данного вида. Особенности цветения и опыления позволяют понять взаимоотношения между генеративной сферой растения и окружающей средой для выявления стратегии развития вида. Изучение антэкологии является одной из актуальных задач при введении перспективных видов в культуру. Представляет теоретический и практический интерес выявление особенностей цветения и опыления *R. odoratus*, так как у этого вида ранее не изучался и является необходимым этапом для установления возможности растений возобновляться семенным путем и успешности их адаптации в новых условиях произрастания.

Цель – выявление особенностей цветения и опыления *Rubus odoratus* при интродукции в условиях Севера (Республика Коми).

Объекты и методы исследования

Объектом исследования служили растения *R. odoratus*, выращенные из семян, полученных по делектусу из Северной Америки в 1997 году. Изучение цветения и опыления *R. odoratus* проводили согласно методике Пономарева А.Н. [8].

Для установления периода восприимчивости рыльца к пыльце применяли методику Робинзона [15]. Для этого выбирали рыльца на разных стадиях развития и цветения. Помещали в 1-2%-ный раствор KMnO₄ на 1-2 мин., после этого промывали проточной водой и просматривали под бинокуляром. Рыльца, восприимчивые к пыльце окрашивались, не восприимчивые – не окрашивались.

С целью установления типа опыления цветков осуществили следующие варианты опыта: для определения автогамии в 2018 и 2019 годах проводили изоляцию цветка; для определения гейтоногамии в 2018 году проводили кастрацию и принудительное опыление пыльцой цветка с этого же растения с изоляцией, в 2019 году – изоляция соцветия; для подтверждения ксеногамии – кастрация и принудительное опыление пыльцой цветка с другой особи этого же вида с изоляцией; контролем служило свободное опыление. Изоляцию проводили на стадии готовых к распусканью бутонов. Опыты проводили каждый в 30 кратной повторности.

Дендрарий Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН расположен в 8 км от г. Сыктывкара ($61,6^{\circ}$ с.ш., $50,8^{\circ}$ в.д.), относится к южным районам Республики Коми к подзоне средней тайги. Климат континентальный, зима сравнительно суровая, лето короткое и прохладное. За вегетационный период (150 дней), начинающийся в третьей декаде апреля при среднесуточной температуре воздуха выше $+5^{\circ}\text{C}$ сумма суточных температур достигает 1800°C , за период активной вегетации (90-110 дней) со среднесуточными температурами $+10^{\circ}\text{C}$ и выше – -1450°C . Район интродукции характеризуется достаточным увлажнением – среднегодовая сумма осадков – 500-600 мм (400-450 мм выпадает в теплый период года) [1].

Результаты и обсуждение

Ранее нами уже установлены морфологические особенности строения цветка и соцветия; определена продолжительность цветения как одного цветка, так и соцветия в

целом [7]. Цветок крупный, в диаметре до 6,6 см, имеет открытую организацию и его пыльца доступна всем насекомым опылителям. Пятичленная чашечка с железковым опушением. Пентамерные лепестки ярко пурпурно-розовой окраски. Андроцей полимерный, состоит из свободных, прикрепленных основанием неравных тычинок от 161 до 313 шт., прямых либо отогнутых, имеющих ланцетовидный или эллиптический пыльник, состоящий из двух половинок. Апокарпный гинецей состоящий из пестиков от 40 до 143 шт. Пестик имеет верхнюю завязь, по форме овальную, с опушением. Стилодий на завязи один, боковой, короткий и отклоненный. Рыльце верхушечное.

Экология цветения.

При раскрывании цветков прежде всего надо определить наличие или отсутствие дихогамии. Опыт по установлению периода восприимчивости рыльца к пыльце показал, что имеет место протандрия. В полуоткрытые цветки в солнечные дни уже наблюдается вскрытие пыльников, расположенных ближе к лепесткам, на которые пыльца частично высывается, в пасмурные — вскрытие пыльников происходит при полном отгибании лепестков. Все тычиночные нити выпрямляются и пыльники вскрываются. В единичных случаях пыльца попадает на рыльца пестиков. Почти весь первый день цветения продолжается тычиночная стадия. Рыльца созревали позже, после вскрытия пыльников. В солнечную жаркую погоду засыхание пыльников, как правило, происходит к концу первого дня цветения. Рыльцевая стадия начинается с конца первого — начала второго дня цветения, но расположение частей цветка в данное время препятствует полному попаданию пыльцы. Строение цветка *R. odoratus* дает возможность попадания своей пыльцы из некоторых тычинок на рыльца пестиков, расположенных ближе к краю. Для цветков *R. odoratus* характерно разновременное созревание пыльников и рыльцев в форме протандрии и частичная пространственная изоляция (геркогамия). Цветки *R. odoratus* собраны в соцветие метелковидный, щитковидный тирс, или дихазиальное соцветие цимоидный дихазий, двойной дихазий [7]. Одновременно на растении и в соцветии присутствуют цветки на разных стадиях развития (бутоньи, полуоткрытые, полностью раскрывшиеся, увядшие и уже полностью увядшие цветки), таким образом дихогамия полностью не исключает идиогамию (самоопыление) в форме гейтоногамии.

Опыление является одним из этапов семенного размножения. С генетической точки зрения важен тип опыления, который зависит от степени удаленности переопыляемых цветков. Для определения типа опыления цветков *R. odoratus* проводили опыты по контролируемому опылению. В 2018 году в изолированных цветках и цветках с принудительным опылением пыльцой цветка с этого же растения с предварительной их кастрацией плоды не образовались. Самоопыление не произошло. При повторении опытов в 2019 году при изоляции цветка плоды образовались у 14,3%, а в опыте по изоляции соцветия — у 16,6%. Изоляция соцветия только косвенно может указывать на факт гейтоногамии, так как может иметь место и автогамия, но в любом случае, все эти способы указывают на идиогамию (самоопыление). 2018 и 2019 года отличались по погодным условиям периода вегетации. 2018 год — характеризовался как теплый и сырой, а 2019 год — как холодный и очень сырой. Вероятно, факт самоопыления связан с плохими погодными условиями и автогамия с гейтоногамией могут являться резервным вариантом опыления. При принудительном перекрестном опылении и свободном опылении во всех цветках образовались плоды и завязались полноценные семена как в 2018, так и в 2019 годах, независимо от погодных условий. Общеизвестно, что критерием эффективности опыления считается завязывание плодов (рис. 1).

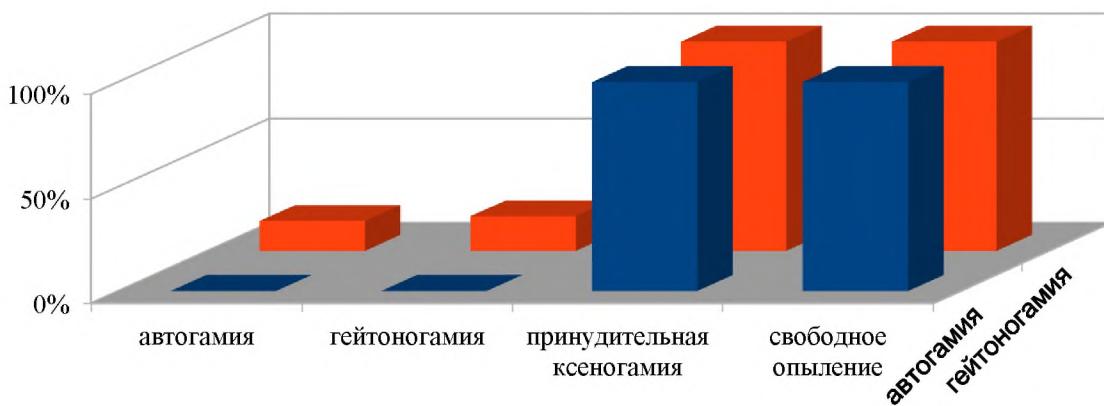


Рис. 1 Образование плодов при различном типе опыления *Rubus odoratus* L. по годам

Плоды, образованные при изоляции посредством автогамии и гейтоногамии, имели много пустот между костянками и семена оказались невсхожими, часто при изоляции плоды не достигали зрелости (рис. 1). Аналогичные данные были получены и на других растениях [11, 16]. В результате опытов выяснилось, что для вида характерна ксеногамия (перекрестное опыление). Так как при принудительном опылении завязывания полноценных плодов не происходило, то это лишний раз показывает, что геркогамия и дихогамия не являются препятствием к самоопылению, а лишь дополнительными факторами. Данный факт указывает на частичную или полную несовместимость пыльцы и рыльца, то есть физиологическая самостерильность, которая является наиболее универсальным приспособлением к перекрестному опылению.

Наблюдения по завязыванию семян при контролируемых опылениях показали, что у *R. odoratus* есть признаки самонесовместимости. У некоторых представителей семейства Rosaceae описана гомоморфная гаметофитная система несовместимости [6]. У самонесовместимых растений не имеющих различий в строении цветков в пределах вида или популяции несовместимость является гомоморфной, которая по характеру экспрессии бывает гаметофитной и спорофитной. Они принципиально различаются по месту осуществления: при спорофитной самонесовместимости на рыльце, при гаметофитной — в столбике или завязи. Изучая биологию опыления дикорастущей *Rubus idaeus* Широкова Н.Г. (2005) выявила избирательность проводникового тракта столбика по отношению к собственным и посторонним пыльцевым трубкам. При самоопылении происходит наиболее позднее проникновение пыльцевых трубок в столбик с последующим полным прекращением роста. Дикорастущая *Rubus idaeus* имеет высокую степень самонесовместимости, т.к. индекс торможения составляет чуть более половины длины столбика [6]. *R. odoratus* имеет признаки присущие видам с гаметофитной несовместимостью такими как влажное рыльце. Известно, что гаметофитная и спорофитная самонесовместимость никогда не встречаются в пределах одного семейства. Вероятно, у *R. odoratus* так же имеет место гаметофитная самонесовместимость. В основе возможной аналогии мы полагаемся на закон гомологических рядов наследственной изменчивости Вавилова Н.И. [3]. Контролируя перекрестное опыление, самонесовместимость препятствует гомозиготности генов,

сохраняя высокий уровень гетерозиготности и в результате позволяя растениям лучше адаптироваться к разнообразным условиям среды [6].

Для перекрестного опыления необходимы переносчики пыльцы, в нашем случае это насекомые-опылители. Мы наблюдали активное посещение насекомыми растений во время цветения (рис. 2). Заметные цветки и соцветия, от которых исходит приятный аромат, привлекают насекомых, которые собирая пыльцу, осуществляют опыление. В основном это представители трех отрядов: жесткокрылые, двукрылые и перепончатокрылые. У *R. odoratus*, имеется и зрительная (визуальная) и обонятельная аттракция.



Рис. 2 Насекомое во время опыления цветка

Визуальная аттракция *R. odoratus* происходит с помощью окраски и формы, которая включает и величину цветка. Основным органом зрительной аттракции является яркий пурпурно-розовый венчик. Также важную роль, по которой насекомых привлекает цветок малиноклена, является запах, который обильно выделяется во время цветения. Известно, что наиболее эффективны как органы привлечения более крупные и наиболее яркие цветки [9, 16]. Установлено, что если цветок превосходит остальные в численном отношении, то имеет место преимущественное использование цветка опылителями, и чем продолжительнее период цветения, тем больше психологическая связь насекомого с цветком [9]. *R. odoratus* характеризуется наличием многопорядковых соцветий, обилием цветков и их последовательным цветением в течение длительного периода. Начало цветения по многолетним данным в условиях ботанического сада наблюдается в первой-второй декаде июня. Цветение происходит в течение длительного периода, единичные цветки наблюдали в конце сентября. Несмотря на наличие соцветий – единицей опыления является цветок. Это связано с тем, что в соцветии довольно большое расстояние между цветками, которые одновременно находятся на разных стадиях развития, и сам цветок имеет довольно большой размер. Таким образом, специализация к опылению насекомыми у *R. odoratus* проявляется в комплексе признаков, таких как яркая окраска венчика, устойчивая посадочная площадка, обильные нектарники, аромат, выделяемый при цветении. Чем внешне привлекателен цветок, тем больше его посещают опылители [16]. Надо учитывать, что внедрение новых интродуцентов в уже сложившиеся экосистемы может привести к уменьшению числа опылителей, посещающих местные виды, и, как следствие, снижению их семенной продуктивности [13].

Выводы

Впервые выявлены особенности цветения и опыления *R. odoratus* при интродукции в условиях Севера (Республика Коми). Изучение антэкологических особенностей показало, что основным типом опыления является ксеногамия, а способом — энтомофилия. При контролируемом опылении цветка и соцветия в единичных случаях (14,3% и 16,6% соответственно) происходило образование плодов, которые имели много пустот между костянками, часто плоды не достигали зрелости и семена оказались невсхожими. Геркогамия и дихогамия не являются препятствием к самоопылению, а лишь дополнительными факторами. Вероятной причиной самостерильности является самонесовместимость. *R. odoratus* не имеет специальной стратегии опыления. Высокая активность опылителей позволяет обеспечить надежное опыление. Специализация к энтомофилии выражена наличием возможных приспособлений, привлекающих насекомых, таких как яркая окраска венчика, железковое опушение чашечки и других частей, которые выделяют приятный аромат, так и обильное и продолжительное цветение растения.

Работа проведена на экспериментальной базе УНУ «Научная коллекция живых растений» Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН, рег. номер 507428. Исследования выполнены в рамках государственного задания по теме «Закономерности процессов репродукции ресурсных растений в культуре на европейском Северо-Востоке» № AAAA-A17-117122090004-9

Список литературы

1. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии / Отв. ред. А.И. Таскаев. М.: Изд-во «Дрофа», 1997. – 115 с.
2. Бялт В.В., Васильев Н.П., Орлова Л.В., Фирсов Г.А. Адвентивные виды древесных растений научно-опытной станции “Отрадное” БИН РАН (Ленинградская область) // Растительный мир Азиатской России. – 2014. – № 2(14). – С. 71-77.
3. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Н.И. Вавилов. Избранные произведения. Л., 1967. – С. 3-61.
4. Древесные породы мира. Древесные породы СССР/В. Г. Атрохин, К. К. Калуцкий, Ф. Т. Тюриков; Под ред. К. К. Калуцкого, – М.: Лесн. Промсть, 1982. – Т. 3. – 264 с.
5. Евдокименко С.Н. Селекционный потенциал рода *Rubus* L. // Плодоводство и ягодоводство России. 2016. – Т. 46. – С. 101-104.
6. Малецкий С.И. Гены самонесовместимости контролируют у цветковых растений перекрестное оплодотворение // Соросовский образовательный журнал. – 1996. – № 12. – С. 19-25.
7. Мицкевичова С.А. Особенности генеративных структур *Rubus odoratus* L. при интродукции на Севере России // Плодоводство и ягодоводство России. – 2019. – Т. 58. – С. 52-57.
8. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1960. – Т. 2. – С. 9-19.
9. K. Фегри, Л. ван дер Пэйл. Основы экологии опыления. – 1982.
10. Флора Восточной Европы. / Под ред. Цвелева Н.Н., 2001. – Том X. – С. 372-373.
11. Широкова Н.Г. Биология опыления дикорастущей *Rubus idaeus* L. и сортов культурной малины // Автореф. дис. на соис. к.б.н. Санкт-Петербург, 2005. – 20 с.

12. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. Спб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
13. Alejandro A. Muñoz, Lohengrin A. Cavieres. Sharing of pollinators between the invasive *Taraxacum officinale* and co-flowering natives is not related to floral similarity in thehigh-Andes // Flora, 2019. – Vol. 261.
14. Harry H. S. Fong, Waqar Bhatti, Norman R. Farnsworth / Antitumor activity of certain plants due to tannins // Journal of Pharmaceutical Sciences. November 1972. – Vol. 61. – Issue 11. – P. 1818.
15. Robinsohn I. Die Farbungsreaction der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blutenuntersuchungenmethod // Sitzungsber. Akad. Wiss. 1924. – Bd. 133. – H. 6. – P. 181-211.
16. Valeria Hernández-Villa, Heike Vibrans, Ebandro Uscanga-Mortera, Armando Aguirre-Jaimes. Floral visitors and pollinator dependence are related to floral display size and plant height in native weeds of central Mexico // Flora, January 2020. – Volume 262. –P. 151505.

Статья поступила в редакцию 24.08.2020 г.

Miftakhova S.A. Antecological features of *Rubus odoratus* L. during introduction in the North // Bull. Of the State Nikita Botan. Gard. – 2021. – № 139. – P. 62-68

The article describes the peculiarities of flowering and pollination of an introduced sample of *Rubus odoratus* in the conditions of the North (Komi Republic). Experiments on controlled pollination have shown that the species is characterized by xenogamy, although there was also idiogamy. The fruits formed through idiogamy had many voids between the drupes, often did not reach maturity, and the seeds were dissimilar. Dichogamy in the form of protandria and partial hercogamy are not an obstacle, but only additional factors that prevent self-pollination. The probable cause of self-sterility is self-incompatibility. *R. odoratus* has no specific pollination strategy. The main method of pollination of the species is entomophilia, carried out by pollinating insects mainly representatives of three orders: Coleoptera, Diptera and Hymenoptera. *R. odoratus* is characterized by visual and olfactory attraction.

Key words: *Rubus odoratus*; introduction; type and method of pollination; self-compatibility; Komi Republic