

УДК 582.688.3:581.162

**ОСОБЕННОСТИ АНТЭКОЛОГИИ НЕКОТОРЫХ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ
В ПРИУРАЛЬЕ ВИДОВ *RHODODENDRON* L. (ERICACEAE)**

© 2014 г.

С.А. Шумихин

Пермский государственный национальный исследовательский университет

botgard@psu.ru

Поступила в редакцию 16.05.2014

Изучение антэкологии 5 интродуцированных в Приуралье видов рододендронов свидетельствует об их морфологической и функциональной предрасположенности к перекрестному опылению. На последних этапах функционирования цветка возможно самоопыление в форме контактной автогамии. Таким образом, при семенном размножении рододендронов реализуются оба типа опыления, причем доля каждого из них, вероятно, связана с влиянием внешних факторов.

Ключевые слова: рододендрон, антэкология, диогогамия, семенная продуктивность.

Rhododendron L. – самый крупный в семействе вересковые (Ericaceae) род, представленный 1300 видами и более чем 13000 сортами. Кроме высоких декоративных качеств, рододендроны являются источниками важных биологически активных веществ. Огромное содержание в их листьях катехинов, флавонолов, органических кислот и гликозидов успешно используется в гомеопатии, традиционной и народной медицине многих стран [1]. У рододендронов описаны микоризы, которые характерны для представителей семейств Ericaceae и Empetraceae. По классификации типов микориз, предложенной И.А. Селивановым [2], они образуются эумицетными грибами с членистым мицелием и отнесены к эумицетным толипофаговым микоризам эрикоидного подтипа (эрикоидным микоризам).

В природных условиях рододендроны размножаются семенным способом. Вегетативное размножение у них затруднено и применяется, в основном, для поддержания и размножения многочисленных сортов и форм. Рододендроны интересны своими антэкологическими особенностями, выражающимися в разной степени проявления того или иного способа опыления. В литературе встречаются противоречивые данные относительно основного способа опыления рододендронов. Для двух видов рододендрона севера Дальнего Востока (*Rh. aureum* Georgi и *Rh. redowskianum* Maxim.) Е.А. Тихменев [3] считает таковым самоопыление, отмечая противоречие между экологической морфологией цветка рододендронов и действительным способом опыления. Напротив, М.С. Александрова [1] относит рододендроны к перекрестно-опыляющимся растениям, но не исключает возможности их самоопыления.

Цель настоящего исследования – изучение особенностей антэкологии наиболее распространенных в культуре Приуралья видов рододендрона (*Rh. canadense* L., *Rh. japonicum* L., *Rh. ledebourii* L., *Rh. catawbiense* L. и *Rh. luteum* L.) с точки зрения возможности реализации того или иного способа опыления. Исследования проводились в Ботаническом саду им. А.Г. Генкеля ПГНИУ в 2009–2011 гг. Изучение антэкологических особенностей (морфологии генеративных органов, хода распускания цветков) проводилось по методике, описанной А.Н. Пономаревым [4]. Для определения основного и резервного типов опыления рододендронов ставили 5 вариантов скрещиваний согласно ранее разработанной методике [5]. Реальную семенную продуктивность (РСП) определяли в расчете на плод, а также рассчитывали процент плодочветения [6]. Для оценки функциональной зрелости пыльцы использовали ацетокарминовый метод окрашивания [7]. Посевные качества семян рододендронов (энергию прорастания и всхожесть) оценивали по методике, описанной М.К. Фирсовой [8]. Статистическую обработку результатов проводили по общепринятой методике [9].

Наблюдения за ходом распускания цветков у рододендрона Ледебура (*Rh. ledebourii*) и рододендрона канадского (*Rh. canadense*) показали наличие хорошо выраженного явления протерандрии. Первыми в цветках исследованных видов становятся функциональными тычинки. Растрескивание пыльников происходит поочередно в первый день цветения, начиная с 11–12 ч, в среднем через 2–3 ч (у *Rh. canadense*) или 4–5 ч (у *Rh. ledebourii*) с момента распускания цветка. Вскрытие пыльников происходит по-

очередно, а выделение пыльцы – порционно, благодаря присутствию в пыльцевой массе склеивающего секрета. Пыление каждого цветка продолжается до 5 суток, при этом пыльца, представленная склеенными паутинообразными нитями, может попадать на рыльце пестика уже в первые часы жизни цветка. Однако оплодотворение при этом невозможно ввиду функциональной незрелости рыльца. Лишь на третий день цветения у р. Ледебура и на четвертый у р. канадского лопасти рыльца расправляются, и на них появляются капли жидкого липкого секрета, что свидетельствует о переходе цветка к рыльцевой стадии цветения. Таким образом, цветки у обоих изученных видов характеризуются протерандрией. Рыльцевая стадия цветения наступает спустя 48 ч у *Rh. ledebourii* и 72 ч у *Rh. canadense*. Длительность жизни цветка у обоих видов составляет в среднем 6 суток, в течение которых они активно посещаются антофильными насекомыми, главным образом шмелями (род *Bombus*) и сирфидами (род *Syrphus*), которых привлекают крупный ярко-окрашенный с указателями нектарников околоцветник, наличие запаха, нектара и достаточно большого количества пыльцы.

В период продуцирования пыльцы столбик пестика цветков рододендронов, как правило, отогнут кверху, а в последующем выпрямляется. При условии функциональной зрелости рылец это предполагает возможность контактной автогамии, когда одна или несколько тычинок на изогнувшихся нитях приходят в соприкосновение с липким рыльцем.

В ходе морфометрических учетов у *Rh. canadense*, *Rh. catawbiense*, *Rh. japonicum*, *Rh. luteum* обнаружена разница в длине тычинок и пестиков, то есть зафиксировано явление геркогамии (табл. 1).

Согласно полученным данным, у 4-х изученных видов рододендрона длина пестиков в разной степени превышает длину тычинок. В наибольшей степени явление геркогамии отмечено у *Rh. luteum* и *Rh. japonicum*. Четко выраженная геркогамия у рододендронов способствует перекрестному опылению и снижает вероятность самоопыления.

Результаты учета завязывания семян у *Rh. japonicum* и *Rh. canadense* при разных вариантах опыления представлены в табл. 2.

При самоопылении цветков у обоих изученных видов образуются коробочки с выполненными семенами. При естественном самоопылении процент плодоцветения был выше, чем при искусственном. РСП у *Rh. japonicum* при обоих вариантах самоопыления варьировала в преде-

лах 61.0–56.4 семян на плод, у *Rh. canadense* составляла 35.4–32.4 семян в расчете на коробочку и была достоверно выше в опыте с изоляцией без дальнейшего вмешательства ($p = 0.05$). В случае естественного самоопыления механизмы, препятствующие автогамии при свободном цветении (геркогамия и ярко выраженная протерандрия), вероятно компенсируются возможностью реализации контактной автогамии и самосовместимостью данных видов рододендрона. Это отражается в их способности завязывать семена от самоопыления.

При изоляции и кастрации цветков с последующим искусственным перекрестным опылением семена завязались в результате всех внутривидовых реципрокных скрещиваний. У обоих видов при перекрестном опылении значения РСП (у *Rh. japonicum* в среднем 75.6 ± 2.1 , у *Rh. canadense* 50.0 ± 1.9 семян на плод) оказались достоверно выше ($p = 0.05$), чем в вариантах самоопыления. Таким образом, строгое перекрестное опыление у изученных видов эффективнее самоопыления. Учитывая явные энтомофильные черты организации цветков р. японского и р. канадского (крупный яркий околоцветник, наличие нектара, пыльцы, аромата и т.д.), можно предположить в качестве основной стратегии их полового размножения ксеногамию.

При изоляции кастрированных цветков без дальнейшего вмешательства в процесс опыления выяснилось, что семена при этом не формируются. Апомиксис для изученных представителей рода *Rhododendron*, скорее всего, не характерен.

Реальная семенная продуктивность при свободном опылении у *Rh. japonicum* составила в среднем 63.3 ± 1.9 семян на плод, у *Rh. canadense* – 42.0 ± 1.3 . У р. японского в этом случае она была достоверно выше, чем в вариантах самоопыления, у р. канадского достоверной разницы в завязывании семян при самоопылении и свободном цветении не наблюдалось ($p = 0.05$). Однако РСП обоих изученных таксонов при свободном опылении оказалась достоверно ниже ($p = 0.05$), чем при искусственном перекрестном опылении.

Фертильность пыльцы изученных таксонов можно охарактеризовать как высокую и вполне достаточную для успешного опыления. Она варьировала от $53.3 \pm 0.6\%$ у *Rh. ledebourii* до $93.7 \pm 1.9\%$ у *Rh. japonicum*.

Семена изученных видов рододендрона, полученные при разных вариантах опыления, прорастали на 14–24 день после посева. Их грунтовая всхожесть в разные годы варьировала у *Rh.*

Таблица 1

Геркогамия у некоторых видов рода *Rhododendron* L.

Вид	Длина пестика, см		Длина тычинок, см		Разница в длине, см
	$M \pm m$	Cv^* , %	$M \pm m$	Cv , %	
<i>Rh. canadense</i>	3.38±0.06	4.73	2.86±0.04	3.56	0.52
<i>Rh. catawbiense</i>	3.70±0.04	2.96	2.98±0.04	3.91	0.72
<i>Rh. japonicum</i>	4.18±0.07	4.11	3.12±0.05	4.25	1.06
<i>Rh. luteum</i>	4.86±0.04	2.09	3.18±0.06	4.62	1.68

* Cv – коэффициент вариации.

Таблица 2

Некоторые показатели семенной продуктивности *Rh. japonicum* L. и *Rh. canadense* L. в Приуралье при разных вариантах опыления *ex situ*

Вид	Кол-во цветков, шт.	Кол-во плодов, шт.	Кол-во семян, шт.	Кол-во семян на плод (РСП), шт.		Плодоцветение, %
				$M \pm m$	Cv , %	
Естественное самоопыление						
<i>Rh. japonicum</i>	15	10	610	61.0±0.7	4.2	66.6
<i>Rh. canadense</i>	30	22	780	35.4±1.4	17.9	73.3
Искусственное самоопыление						
<i>Rh. japonicum</i>	20	11	620	56.4±1.3	7.3	55.0
<i>Rh. canadense</i>	30	17	550	32.4±2.1	21.8	56.6
Искусственное внутривидовое перекрестное опыление						
<i>Rh. japonicum</i>	20	15	950	75.6±2.1	9.3	68.2
<i>Rh. canadense</i>	30	13	650	50.0±1.9	12.9	43.3
Свободное цветение (опыление)						
<i>Rh. japonicum</i>	25	15	950	63.3±1.9	10.2	60.0
<i>Rh. canadense</i>	30	20	840	42.0±1.3	9.9	66.6

japonicum от 8.4 до 63.2%, у *Rh. canadense* – в пределах 5.2–58.7%. Четкой связи между всхожестью семян и их происхождением (от самоопыления, перекрестного или от свободного опыления) не обнаружено.

Таким образом, проведенные антэкологические исследования позволяют сделать заключение о морфологической и функциональной предрасположенности изученных видов рододендрона к перекрестному опылению. Об этом свидетельствуют, кроме явного энтомофильного облика цветков, четко выраженное явление протерандрии цветков и геркогамия. Вместе с тем, на последних этапах функционирования цветка рододендронов отмечена возможность самоопыления в форме контактной автогамии. Таким образом, при семенном размножении рододендронов реализуются оба типа опыления, причем доля каждого из них, вероятно, связана с влиянием внешних факторов, в частности, с активностью опылителей.

Список литературы

1. Александрова М.С. Рододендроны. М.: Лесная промышленность, 1989. 72 с.
2. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.
3. Тихменев Е.А. Цветение и опыление некоторых вересковых (*Ericaceae*) на севере Дальнего Востока // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 4. С. 595–601.
4. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 9–19.
5. Шумихин С.А. Антэкологические исследования в селекции декоративных геофитов // Материалы междунар. конф., посвящ. 60-летию Главного бот. сада им. Н.В. Цицина РАН, «Ботанические сады как центр сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов», М., 2005. С. 554–556.
6. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.

7. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1986. 304 с.
8. Фирсова М.К. Оценка качества зерна и семян. М.: Колос, 1981. 220 с.

9. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Агрпромиздат, 1985. 351 с.

**THE PECULIARITIES OF ANTHECOLOGY OF SOME SPECIES
OF *RHODODENDRON L. (ERICACEAE)* INTRODUCED IN CISURALS**

S.A. Shumikhin

The study of anthecology of 5 species of rhododendrons introduced into Cisurals testifies to their morphological and functional predisposition to cross-pollination. At the last stages of the flower functioning, some self-pollination in the form of contact autogamy is possible. Thus, in seed reproduction of rhododendrons both types of pollination are realized, and the share of each of them is likely to be connected with the influence of external factors.

Keywords: rhododendron, anthecology, dichogamy, seed production.

References

1. Aleksandrova M.S. Rododendrony. М.: Lesnaja promyshlennost', 1989. 72 s.
2. Selivanov I.A. Mikosimbiozizm kak forma konsortivnyh svyazey v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Sojuza. М.: Nauka, 1981. 232 s.
3. Tihmenev E.A. Cvetenie i opylenie nekotoryh vereskovyh (*Ericaceae*) na severe Dal'nego Vostoka // Botan. zhurn. 1979. T. 64. № 4. S. 595–601.
4. Ponomarev A.N. Izuchenie cvetenija i opylenija rastenij // Polevaja geobotanika. М.-L.: Izd-vo AN SSSR, 1960. T. 2. S. 9–19.
5. Shumikhin S.A. Antekologicheskie issledovanija v selekcii dekorativnyh geofitov // Materialy mezhdunar. konf., posvjashh. 60-letiju Glavnogo bot. sada im. N.V. Cicina RAN, «Botanicheskie sady kak centr sohraneniya bioraznoobrazija i racional'nogo ispol'zovanija rastitel'nyh resursov», М., 2005. S. 554–556.
6. Vajngaj I.V. O metodike izuchenija semennoj produktivnosti rastenij // Botan. zhurn. 1974. T. 59. № 6. S. 826–831.
7. Pausheva Z.P. Praktikum po citologii rastenij. М.: Kolos, 1986. 304 s.
8. Firsova M.K. Ocenka kachestva zerna i semjan. М.: Kolos, 1981. 220 s.
9. Dospheov B.A. Metodika polevogo opyta. М.: Агрпромиздат, 1985. 351 s.