

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Пермский государственный университет»

Е. И. Демьянова

АНТЭКОЛОГИЯ

*Допущено методическим советом Пермского государственного университета
в качестве учебного пособия для студентов и магистрантов биологического факультета,
обучающихся по направлениям «Биология» и «Экология и природопользование»*

Пермь 2010

УДК 581.145(075.8)
ББК 28.592
Д 32

Демьянова Е. И.
Д 32 Антэкология: учеб. пособие по спецкурсу / Е. И. Демьянова; Перм.
гос. ун-т. – Пермь, 2010. – 116 с.: ил.

ISBN 978-57944-1581-0

Пособие содержит сведения об опылительных механизмах у цветковых растений, определяющих их системы скрещивания.

Пособие рассчитано на студентов биологического факультета Пермского государственного университета, проходящих подготовку по направлению «Биология» (020200), а также выполняющих курсовые и выпускные квалификационные работы по данному профилю; оно будет полезно аспирантам, а также исследователям в области популяционной биологии, видообразования и микросистематики, охраны природы, селекции и семеноводства, интродукционной практики в ботанических садах.

УДК 581.145(075.8)
ББК 28.592

Печатается по решению редакционно-издательского совета
Пермского государственного университета

Рецензенты:

д-р биол. наук, профессор *В.А. Мухин* (Урал. гос. ун-т);
кафедра ботаники и экологии растений Удм. гос. ун-та

ISBN 978-57944-1581-0

© Демьянова Е.И., 2010

ВВЕДЕНИЕ

Системы скрещивания каждого растения прежде всего определяются типом опыления: перекрестным опылением, самоопылением или их различным сочетанием у одного и того же вида. Предлагаемая работа посвящена рассмотрению приспособлений в цветке (морфологического и физиологического характера) к типам опыления.

Несмотря на значительное количество исследований в области антэкологии, на русском языке из работ обобщающего характера можно назвать лишь перевод с английского языка книги К. Фэгри и Л. ван дер Пейла «Основы экологии опыления», изданной в 1982 году. Авторы убедительно доказывают теоретическую и практическую значимость изучения процессов опыления. К сожалению, авторам оказались почти неизвестными исследования наших отечественных ботаников; к тому же приводимый в книге ботанический материал строится в основном на примерах тропических и субтропических растений, незнакомых широкому кругу читателей и студентов.

За последние десятилетия появилось много новых данных по антэкологии, полученных зарубежными и отечественными исследователями и требующих обобщения. В отечественной литературе полностью отсутствуют современные сводки и учебники по экологии опыления. В учебных курсах и учебниках по морфологии и систематике растений приводятся лишь отдельные примеры механизма опыления у немногих растений.

На кафедре ботаники и генетики растений Пермского государственного университета спецкурс «Антэкология», разработка которого была предложена мне А.Н. Пономаревым, читается более 30 лет. Предлагаемое учебное пособие базируется прежде всего на материалах журнальных статей зарубежных и отечественных авторов и собственных наблюдений. Последние проведены в разных природных зонах (таежной, лесостепной, степной и пустынной) страны.

Как известно, система скрещивания обуславливает стратегию и тактику выживания растений, неодинаковую у разных видов. В свою очередь, в зависимости от набора приспособлений в разных сферах жизнедеятельности, в том числе и репродуктивной, устойчивость у разных растений к агрессивной среде неодинакова. Исследование систем скрещивания особенно актуально для охраняемых растений, в жизненном цикле которых прежде всего следует находить самые уязвимые места. Изучение антэкологических особенностей таких растений может способствовать решению этой проблемы.

Автор надеется, что настоящее издание привлечет внимание к интереснейшему разделу биологии – антэкологии (экологии цветения и опыления).

Е. И. Демьянова

1. КРАТКИЙ ОЧЕРК РАЗВИТИЯ АНТЭКОЛОГИИ

1.1. Исторический очерк

Наука о биологии цветка, позднее названная антэкологией¹, представляет собой один из обширнейших разделов науки о жизни растений. Зарождение этой науки прослеживается уже в глубокой древности. Еще древние греки и римляне различали мужские и женские особи у растений, т.е. имели в виду половую сущность растений. Однако в эпоху Средневековья все передовые идеи, даже уже высказанные, сознательно уничтожались при первом же упоминании. Зачатки половой теории у растений в это время были забыты, а новых фактов и идей не появлялось.

История экологии цветка начинается в эпоху Возрождения с открытия пола у растений в конце XVII в. немецким ботаником Рудольфом Камерариусом (1665–1721). В «Письме о поле растений» (Camergius, 1694) им впервые было показано, что растения являются половыми существами и что для образования семян должны взаимодействовать оба пола. Он экспериментально доказал, что при удалении тычинок из цветков семена в них не образуются. В связи с этим Р. Камерариус принимал тычинки за мужские половые органы, пыльцу за оплодотворяющие элементы, а пестик за женские половые органы. Роль переносчика пыльцы Камерариус приписывал ветру.

Взгляды Р. Камерариуса разделял и Карл Линней. К этому периоду относится выход в свет знаменитого произведения К. Линнея «Основания ботаники» (Linnaei, Systema Naturae, 1735). Исходя из признания наличия пола у растений он предложил свою терминологию для разных частей цветка. Так, семяпочку у растений Линней сравнивал с яичником и даже назвал ее *ovarium* (яичник).

Что касается России, то в этот период широкий размах приобрели интродукция растений и народное творчество в области селекции новых сортов хлебных злаков. Эта работа требовала подведения под нее теоретической базы. В связи с такой необходимостью в 1759 г. Российская академия наук объявила конкурс на тему о существовании пола у растений, в котором принял участие и знаменитый К. Линней. Представленное им сочинение «Рассуждения о поле у растений» было удостоено премии. Для исто-

рии экологии цветка этот факт весьма важен. Он показывает, что в XVII в. и начале XVIII в. в России раньше, чем в других странах, назрела необходимость обобщений в данной области знания и что окончательное утверждение в науке половой теории растений связано с Российской академией наук (Руцкий, 1980).

В России формирование антэкологии как науки приходится на эпоху Петра I и послепетровский период. Большую роль в ее оформлении сыграл выдающийся немецкий исследователь Иосиф Готлиб Кельрейтер (1733–1806), сотрудничавший в это время с Российской академией наук. В ряде работ, в частности в своем классическом труде «Учение о поле и гибридизации растений», он обобщил отдельные и случайные опыты и наблюдения своих предшественников. На основании планомерных и тонких исследований Кельрейтер предложил собственную стройную систему экологии цветка. Впервые в науке им подробно исследована воспринимающая поверхность рыльца, описаны разнообразные формы пыльцы. Хотя сущность полового процесса, как и его предшественникам, Кельрейтеру не была ясна, он понимал необходимость опыления у растений для образования плодов и семян и равное значение при этом мужского и женского начал. Им подробно описаны различные способы перенесения пыльцы на рыльце. Главную роль в этом процессе он приписывал насекомым, указывая на тесную связь между ними и растениями. Нектаровыделение он поставил в связь с насекомопопылением. Для обоеполых цветков он различал две основные формы опыления: опыление собственной пыльцой и опыление чужой (другого цветка этого вида растений) пыльцой. Он явно склонялся к выводу, что в природе основной формой опыления является перекрестное.

Одновременно с трудами Кельрейтера публикуются работы выдающегося естествоиспытателя и ученого агронома России конца XVIII – начала XIX в. Андрея Тимофеевича Болотова. Он обратил пристальное внимание на широкое распространение естественной гибридизации растений и на агентов, осуществляющих этот процесс. Исследователь подробно анализировал роль ветра и насекомых (особенно пчел) в перекрестном опылении. А.Т. Болотов пришел к открытию важнейшего физиологического процесса в цветке – одновременного созревания пыльцы и рыльца в цветках яблони и правильно истолковал это явление как приспособление к перекрестному опылению (позднее оно было названо Х.К. Шпренгелем дихогамией).

¹ Антэкология (от греч. *антос* – цветок + экология) – экология цветения и опыления растений (Викторов Д.П. Краткий словарь ботанических терминов. М.; Л.: Наука, 1964).

Свои теоретические обобщения и выводы из опытов и наблюдений А.Т. Болотов сопровождал практическими предложениями. Учитывая широкое распространение в природе перекрестного опыления и его положительную роль, ученый делает вывод о необходимости усиления свободного переопыления для получения полноценных и жизнеспособных семян у сельскохозяйственных растений. Таким образом, можно считать, что экология цветка оформилась в самостоятельную ветвь ботаники именно в России.

В становлении экологии цветка как науки огромную роль сыграли исследования немецкого ботаника Христиана Конрада Шпренгеля (1750–1816). В отличие от своих знаменитых предшественников Шпренгель проводил опыты не в ботанических садах и на опытных грядках, а непосредственно в природе – в лесу, на лугу, в поле. Подробно и тщательно он описал строение и опыление цветков более чем у 500 видов растений. Как и предшествующие исследователи, преимущественное значение в опылении цветков он придавал насекомым и таким образом вплотную подошел к вопросу о преобладании в природе перекрестного опыления над самоопылением. В связи с насекомопылением он поставил наличие нектарников, окраски цветков, нектарных меток. Как указывалось ранее, Шпренгель подробно описал явление одновременного созревания тычинок и рылец и ввел в науку термин “дихогамия”. Свои идеи он изложил в книге «Раскрытая тайна природы в строении и оплодотворении цветков» (1793). Его справедливо считают основоположником антэкологии. Однако, как позже справедливо отметил Чарлз Дарвин, Шпренгель знал об участии насекомых в перекрестном опылении, но он не имел четкого представления о той пользе, которую приносит этот процесс растению.

После работ А.Т. Болотова и Р. Кельрейтера по гибридизации, отвечавших запросам садоводческой и сельскохозяйственной практики, появилась серия исследований гибридологического характера. Среди блестящей плеяды исследователей следует выделить Т.А. Найта (Knight Th. A.). На основании своих многочисленных опытов над горохом он пришел к выводу о лучшей развитости первого поколения гибридов по сравнению с исходными формами. Таким образом, он превратил в принцип выводы Р. Кельрейтера, А.Т. Болотова и Х.К. Шпренгеля о преимуществах опыления чужой пылью. Однако только Ч. Дарвин в полной мере доказал достоинство перекрестного опыления над самоопылением.

Главная идея ведущего закона антэкологии, сформулированная Ч. Дарвином (1859), за-

ключается в том, что «скрещивание между различными разновидностями или между особями одной и той же разновидности, но различного происхождения, сообщает потомству особенную силу и плодовитость; с другой стороны, скрещивание в близких степенях родства сопровождается уменьшением силы и плодовитости породы».

На примере изучения приспособлений орхидей к перекрестному опылению Дарвин показал, что почти все части цветка способствуют опылению насекомыми. Эта приспособленность цветков к перекрестному опылению является предметом, который его интересовал долгие годы.

Научные основы антэкологии, заложенные Дарвином, открыли новую эпоху в этой области ботаники. Наиболее важной в этом плане исследований является работа самого Дарвина «Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми» (1862). В качестве объекта исследования орхидеи выбраны не случайно. Невозможно указать на другую группу растений, которая по разнообразию в строении цветков и по их оригинальности могли бы конкурировать с ними. На примере британских и чужеземных орхидей Дарвин показал, что все разнообразие и причудливость их цветков служат одной и той же цели – обеспечению перекрестного опыления. На основании полученных данных он еще раз подтвердил закон о преобладании в природе перекрестного опыления.

В 1876 году вышел второй, наиболее значительный труд Ч. Дарвина «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире». Эту работу сам Дарвин считал «дополнением к работе об орхидеях». В ней изложены результаты 11-летних опытов, охватывающих 257 видов растений, доказывающих преимущество перекрестного опыления. Среди способов перекрестного опыления важнейшими Дарвин считал: 1) перенос пыльцы насекомыми; 2) перенос пыльцы птицами; 3) перенос пыльцы при помощи ветра; 4) перенос пыльцы при помощи воды.

Более всего он уделяет внимание переносу пыльцы насекомыми. В связи с насекомопылением он ставит размеры цветков, их цвет, запах, нектаровыделение, дихогамия, защиту пыльцы от неблагоприятных факторов, структурные образования в цветках (например, волоски внутри венчика и другие признаки). Тем не менее, несмотря на обилие и разнообразие приспособлений к перекрестному опылению, Дарвин отнюдь не отрицает наличия адаптаций к самоопылению, например, у клейстогамных цветков. Он

полагает, что при определенных обстоятельствах у растений должны быть достигнуты две цели, в известной степени противоположные друг другу, – перекрестное опыление и самоопыление.

В 1877 году вышел третий специальный труд Дарвина «Различные формы цветов у растений одного и того же вида». Большая часть труда посвящена гетеростильным растениям (диморфным и триморфным). Разностолбчатость при гетеростилии он рассматривает как своеобразное устройство обоеполых цветков к осуществлению перекрестного опыления.

После выдающихся работ Ч. Дарвина появилось множество его последователей, среди которых следует назвать Р. Гильдебранда, Ф. Мюллера, Г. Мюллера, Ф. Дельпино и других, а из русских исследователей – А.Н. Бекетова, А.Ф. Баталина, И.П. Бородина, В.И. Талиева и др. Все они на разнообразных примерах развивали идеи Ч. Дарвина о преимуществах перекрестного опыления над самоопылением. Апофеозом этих исследований явился капитальный труд П. Кнута по биологии цветения «Handbuch der Blütenbiologie» (P. Knuth, 1898–1905), где собран огромный фактический материал по экологии цветка, даны списки опылителей исследованных растений и обширная библиография, включающая более 3500 работ.

В России идеи Дарвина нашли полное понимание и признание. Российские ботаники обогатили антэкологию новыми фактическими данными и идейным содержанием. Так, А.Н. Бекетов в 1857 г., еще до выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина, опубликовал статью «Обновление и превращение в мире растений», где познакомил русского читателя с идеей разделения полов у растений. А.Ф. Баталин в ряде статей (1870–1885 гг.) затронул вопросы самоопыления и наличия клейстогамии у некоторых растений из семейства гвоздичные. Столетний юбилей выхода в свет главного труда Х.К. Шпренгеля «Открытая тайна природы в строении и оплодотворении цветов» (1793) был отмечен публичной лекцией, а затем и статьей И.П. Бородина «Столетие “Тайны природы”» (1894). В ней была изложена сущность знаменитой работы и высказан ряд ценных мыслей о ее идейном содержании. И.П. Бородину принадлежит также и другая важная работа – «Процесс оплодотворения в растительном царстве» (1896), затрагивающая вопросы антэкологии. В этой статье автор дает краткое изложение сути дарвиновского закона о преимуществах перекрестного опыления.

К 90-м годам XIX в. относится и начало работы в антэкологии выдающегося ботаника

В.И. Талиева. С 1894 по 1927 год он провел многочисленные исследования по флоре юга и юго-востока России и одновременно уделил пристальное внимание таким вопросам, как распределение полов у растений, способам опыления, опылителям и приспособительной роли отдельных частей цветка к нуждам перекрестного опыления.

В начале XX века в антэкологии получили развитие работы экспериментального характера. Экспедиции в тропические районы земного шара дополнили знания об участии в опылении растений птиц и летучих мышей. Эти исследования, связанные с именами Е. Верта, К. Фриза, К. Шнарфа, О. Порша и др., позволили сделать вывод о том, что в тропиках роль птиц как опылителей превосходит значимость насекомых. Исследователи указали на ряд биологических особенностей орнитофильных цветков, связанных с их цветовой гаммой, нектаровыделением и другими характеристиками.

Работами К. Фриша (1915), а затем Ф. Кноля (Knoll, 1926) было доказано наличие цветового зрения у ряда насекомых. Вывод, следующий из работ указанных авторов, сводится к тому, что пыльца и нектар – первичные привлекающие средства (аттрактанты) – не проявляют себя на расстоянии и не привлекают опылителей, хотя и составляют основную пищу насекомых. Привлекающими средствами являются вторичные аттрактанты, не используемые опылителями: разнообразные формы цветков, их окраска и запах служат визуальными и обонятельными указателями существования первичных аттрактантов. Реагируя на какой-либо из вторичных аттрактантов, опылитель постепенно подводится к месту, где расположен пригодный к употреблению первичный аттрактант.

Работы в области поведения животных дали дальнейший толчок к развитию антэкологии как науки. В XX веке открытия и достижения в антэкологии связаны с именами зарубежных исследователей – Г. Куглера, О. Порша, Э. Даумана, С. Фогеля, Г. Бейкера и др., а в нашей стране – Б.М. Козо-Полянского и его ученика И.А. Рущкого. При этом объектами исследования явились преимущественно насекомоопыляемые растения.

В Пермском университете с 50-х гг. прошлого столетия начались планомерные антэкологические исследования под руководством А.Н. Пономарева (1906-1978). Первоначально они касались прикладной антэкологии и объектами их служили такие важные в экономическом отношении растения, как посевная люцерна и злаки (дикорастущие и культурные). Позднее А.Н. Пономаревым и его учениками эти ис-

следования были продолжены в ботанико-географическом и фитоценологическом направлениях. Основное внимание уделялось экологии опыления эдификаторов и важнейших экобиоморф определенных растительных формаций. Подобные антэкологические исследования проведены в зоне тундр (В.Ф. Шамурин, М.С. Кайгородова, Е.А. Тихменев и В.П. Левковский), в пихтово-еловых лесах средней тайги Северного Урала (В.А. Верещагина), в дубравах европейской лесостепи и липняках Предуралья (Л.А. Антонова), в разнотравно-ковыльной степи Зауралья (А.Н. Пономарев, В.Ф. Шамурин, Е.И. Демьянова, Л.А. Антонова), в каменистой и солончаковой пустыне Юго-Восточного Казахстана (Е.И. Демьянова), в высокогорьях Восточного Памира (Н.Н. Новожилова). Этими исследованиями заложен своего рода антэкологический профиль через зональную систему бывшего СССР. Антэкологические исследования, выполненные на кафедре, коснулись также дикорастущих и культурных злаков (В.А. Банникова, Т.П. Белковская, М.Б. Гузик).

Позднее под руководством Ю.Н. Прокудина возникла харьковская школа антэкологов, где основными объектами изучения явились злаки. У сложных полиморфных групп злаков ими установлено наличие рас, различающихся по суточной ритмике цветения, что обеспечивает биологическую изоляцию. Последняя является предпосылкой для симпатрического видообразования у злаков. Следует отметить, что впервые эти идеи были высказаны А.Н. Пономаревым. Совместный с Ю.Н. Прокудиным доклад о динамической анемофилии злаков, прочитанный А.Н. Пономаревым на антэкологическом симпозиуме в рамках XII Международного ботанического конгресса (1975 г., Ленинград), был высоко оценен его участниками. С 1975 года по инициативе и под редакцией А.Н. Пономарева стал выходить ежегодный межвузовский сборник «Экология опыления».

Объектом исследований А.Н. Пономарева были не только злаки, но в последние годы жизни также и сексуально-полиморфные растения, прежде всего гинодиэцичные. Этим вопросам посвящены докторские диссертации В.А. Верещагиной и Е.И. Демьяновой. По мнению авторов, разные половые формы цветков у растений одного и того же вида обладают неодинаковым набором приспособлений к перекрестному опылению. Они характеризуются разной стратегией и тактикой цветения и неодинаковыми хозяйственно-полезными признаками, о чем будет сказано далее.

Следует заметить, что дальнейшему развитию антэкологии в нашей стране в значительной

мере препятствует отсутствие в отечественной литературе монографических сводок по экологии цветения и опыления.

Во второй половине XX века, впервые после фундаментального труда П. Кнута, появилось сразу несколько зарубежных работ, подводящих некоторый итог исследованиям в антэкологии. Это монографические сводки Г. Куглера (H. Kugler «Blütenbiologie», 1955, 1970), К. Фегри и Л. ван дер Пэйла (K. Faegri and L. van der Pijl «The principles of pollination ecology», 1966, 1971), а также работа М. Проктера и Р. Ио (M. Proctor and P. Yeo «The pollination of flowers», 1972). К этому же времени относится и работа воронежского ботаника И.А. Рудкого «Краткий очерк развития антэкологии» (1980).

Наконец, в 1982 г. в русском переводе (под редакцией А.П. Меликяна) вышла работа К. Фегри и Л. ван дер Пэйла «Основы экологии опыления», являющаяся и до сих пор лучшей сводкой по экологии цветения и опыления. В ней рассмотрены основные принципы экологии опыления, уточнены важнейшие понятия и определения. Наибольшее внимание в работе уделяется способам биотического опыления, анализу связей между структурой и функциями цветка, основанных на степени морфологической и экологической специализации. Работа богата теоретическими обобщениями и фактологией. К сожалению, авторам оказалась практически не известной русская литература по антэкологии, а приводимые исследователями примеры нередко касаются малоизвестных растений субтропической и тропической флоры.

Современный период в развитии антэкологии характеризуется изучением экологии опыления не отдельно взятых растений, а на уровне сообществ, о чем свидетельствуют многочисленные публикации зарубежных исследователей. Если ранее антэкологические исследования проводились в основном на визуальном уровне, то ныне в большом разнообразии широко применяются технические средства (цветное телевидение, моментальные фотоснимки, коротковолновые радиолокаторы и т.д.). К сожалению, использование технических средств в большей степени свойственно зарубежным, а не отечественным антэкологам.

Из теоретических концепций наиболее широкому обсуждению подвергаются вопросы коэволюции растений и их опылителей, зависимости растений от опылителей и роли систем опыления в таксономии и эволюции (Ecology and Evolution of Flowers, 2006).

1.2. Вопросы терминологии

В научной, научно-популярной и учебной литературе до сих пор широко употребляются выражения «биология цветка» и «биология цветения и опыления». Однако, по мнению А.Н. Пономарева (1969, 1970), эти выражения неопределенны и не выражают точно сути тех явлений, которые они должны обозначать. Оба эти термина равнозначны и имеют одинаковое экологическое содержание. Поэтому следовало бы отказаться от них, хотя они и очень привычны, и заменить их более точными терминами – «экология цветка» («Blütenökologie») и «экология опыления» («Pollination ecology»), как это и делается в современной литературе (Kugler, 1955, 1970; Faegri, Pjil van der, 1980; Фегри, Пэйл ван дер, 1982).

Более широким, объемлющим является термин «антэкология» (antheology), предложенный впервые в 1904 г. К. Робертсоном (Robertson, 1904). Из отечественных авторов им пользовались Б.М. Козо-Полянский (1947а, б) и И.А. Руцкий (1980) и др.

Б.М. Козо-Полянский понимал под антэкологией не только собственно экологию цветка, но также экологию цветения и опыления. Однако его конкретные исследования были посвящены лишь экологии цветка – прежде всего его морфологии в ее приспособительном значении для целей опыления.

По мнению А.Н. Пономарева, термин «антэкология» является очень удачным – точным по смыслу, удобным в пользовании благодаря лаконичности, широким и емким по содержанию, поскольку он охватывает различные аспекты экологии цветка и экологии опыления.

Однако в литературе (отечественной и зарубежной) термины «экология цветка» и «экология опыления» обычно считаются идентичными, взаимозаменяемыми, между ними не делается различия. Действительно, довольно трудно разграничить собственно экологию цветка и экологию опыления, поскольку форма и функция тесно связаны.

А.Н. Пономарев предупреждал, что нельзя отождествлять экологию цветка и экологию опыления, как это обычно делается. Это две стороны общей проблемы, изучаемые с разных точек зрения.

Согласно А.Н. Пономареву, под экологией цветка (или традиционной «биологией цветка») следует понимать различные, нередко очень сложные и совершенные, бесконечно разнообразные приспособления в цветке, преимущественно морфологического и физиологического характера, обеспечивающие автогамное и ксеногамное опыление его различными агентами

(насекомыми, птицами, ветром и др.). Экология цветка в таком понимании сводится в сущности к его морфологии, рассматриваемой со стороны приспособительного значения различных его структур для осуществления опыления тем или иным способом. Поэтому, по мнению А.Н. Пономарева, вместо термина «экология цветка» более правильным был бы термин «экологическая морфология цветка».

Экология цветка изучается с позиций эволюционной морфологии, рассматривающей морфологические структуры цветка как адаптации к разным агентам переноса пыльцы. Это в сущности экологическая морфология цветка, ей свойствен филогенетический аспект.

Экология опыления, следуя А.Н. Пономареву, должна выяснить сложные и весьма разнообразные связи между цветком и средой. Она должна вскрыть зависимость опыления не только от агентов, непосредственно осуществляющих его, но и от многих других факторов, действующих косвенно. Последние, находясь в очень сложном взаимодействии, способствуют или препятствуют процессу опыления.

Необходимо также выяснить, соответствует ли экология цветка современным условиям обитания вида или, наоборот, находится в глубоком противоречии с ними. Обнаружилось, что нельзя только из знаний экологической морфологии цветка делать заключение о способе опыления. Оно может быть сделано только после обязательного наблюдения за растением в природе. Экология опыления должна учитывать воздействие на процесс опыления всей совокупности экологических факторов в их переплетении и взаимодействии.

Экология опыления характеризуется иными подходами к своему решению. Наблюдения по экологии опыления целесообразно вести в ботанико-географическом и фитоценологическом аспектах. Подобные исследования должны в первую очередь охарактеризовать экологию опыления эдификаторов и важнейших экобиоморф соответствующих зональных растительных формаций. Они должны выяснить основные черты и особенности опыления растений в составе тех растительных сообществ, в которых они обитают, а не изолированно и не в искусственных условиях их произрастания (на делянках ботанических садов, коллекционных участках и т.д.).

При изучении экологии опыления очень важен биоценологический аспект. Так, в случае энтомофильных растений речь идет о систематическом составе насекомых-опылителей, особенно пчелиных, распределении их по локальной флоре цветковых растений, взаимосвязях их с определенными видами последних, поведении

их на цветках, механизме опыления, постоянстве посещений, взаимной обусловленности в географическом распространении и стацциальном распределении отдельных видов цветковых по отношению к опыляющим их насекомым. Такие исследования потребуют совместного участия ботаников и энтомологов.

В последние годы в зарубежной литературе термин «антэкология» используется в более широком понимании, включая различные аспекты систем размножения, эволюции и видообразования, функционирования экосистем (Baker, 1979).

С нашей точки зрения, значительное расширение содержания термина «антэкология» вряд ли целесообразно. В то же время можно считать вполне обоснованным использование результатов антэкологических исследований при рассмотрении вопросов эмбриогенеза, систем размножения и семенной продуктивности. Важным разделом, получившим наибольшее развитие в последнее десятилетие XX в., является изучение несовместимости у цветковых растений.

К сожалению, в последние годы в литературе, посвященной экологии цветения и опыления, вместо термина «антэкология» получил распространение другой термин – «репродуктивная биология». Такая замена вряд ли целесообразна и абсолютно не обоснована.

Как известно, у растений под репродукцией в равной степени понимают как семенное, так и вегетативное возобновление (воспроизводство новых поколений растений). Естественно, что вегетативное размножение никак не входит в круг вопросов, изучаемых антэкологией.

Более того, согласно Р.Е. Левиной (1981, с. 7), репродуктивная биология цветковых растений включает следующие этапы семенного размножения – органогенез цветка, цветение и опыление, оплодотворение, эмбриогенез, послежание семян, диссеминацию, покой и распространение семян, семенное возобновление. Убедительным примером подобного рода исследований является работа Э.С. Терехина «Репродуктивная биология сорных заразиховых» (1988), где подробно описаны все перечислен-

ные этапы. Таким образом, вопросы цветения и опыления растений являются лишь составной частью многоэтапного процесса размножения покрытосеменных. По отношению к антэкологии термин репродуктивная биология является более общим, затрагивающим «сферы влияния» многих достаточно самостоятельных наук – эмбриологии растений, карпологии, физиологии семян и др. Антэкология, как важнейшая составная часть процесса семенного размножения, имеет свои конкретные задачи и методы исследования и не требует завуалированности более общим термином «репродуктивная биология».

В заключение заметим, что трактовка последнего термина достаточно широкая и в значительной степени определяется интересами исследователей, работающих в той или иной области биологии, касающейся размножения растений. Так, в генетическом словаре С.И. Малецкого с соавт. (2004) репродуктивная биология покрытосеменных «охватывает широкий круг вопросов: молекулярно-генетические процессы, протекающие внутри клетки; самоудвоение молекул ДНК; самоудвоение хромосом и внутриклеточных структур; цитологические и цитогенетические процессы репродукции клеток: дробление клеток (митоз и мейоз); цитоэмбриологию и физиологию оплодотворения; эмбриогенез; эндоспермогенез; популяционно-генетические процессы, связанные с воспроизводством новых поколений растений». Такое понятие репродуктивной биологии по сути дела не имеет ничего общего с представлением этого термина Р.Е. Левиной (1981) и тем более с антэкологией.

Таким образом, вполне конкретная область науки, занимающаяся вопросами цветения и опыления цветковых растений, должна называться антэкологией, как это было предложено К. Робертсоном (1904), а в отечественной науке Б.М. Козо-Полянским (1947), А.Н. Пономаревым (1969, 1970), И.А. Рудким (1980), их учениками и единомышленниками. Этот термин широко используется и в зарубежной литературе наряду с терминами «экология цветка» и «флоральная экология».

2. ТИПЫ И СПОСОБЫ ОПЫЛЕНИЯ. РОЛЬ ПЕРЕКРЕСТНОГО ОПЫЛЕНИЯ И САМООПЫЛЕНИЯ В ЭВОЛЮЦИИ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Опылением у цветковых растений называют перенос пыльцы с пыльников на рыльце пестика, а оплодотворением – слияние мужской половой клетки (спермия) с женской (яйцеклеткой). Пыльца попадает на рыльце различными путями, в связи с чем выделяют типы и способы опыления.

К типам опыления относят перекрестное опыление и самоопыление. У покрытосеменных более широко распространено перекрестное опыление (ксеногамия, кроссбридинг, аутбридинг), когда рыльце опыляется пыльцой с цветков других растений того же вида. Здесь в процессе оплодотворения соединяются гаметы, происходящие от неродственных растений. В зависимости от агентов переноса пыльцы различают следующие способы перекрестного опыления: биотические (энтомофилия, орнитофилия, хироптерофилия и др.) и абиотические (анемофилия и гидрофилия).

Если рыльце опыляется пыльцой своего цветка или другого, но того же растения, говорят о самоопылении (идиогамия, инбридинг). Различают три способа самоопыления. При попадании пыльцы на рыльце того же самого хазмогамного (открытого) цветка говорят об автогамии. Если происходит перенесение пыльцы из одного цветка на другой в пределах одного растения, такой способ опыления называют гейтоногамией или соседственным опылением. Гейтоногамия возможна как у гермафродитных растений, так и однодомных с раздельнополыми цветками. Агентами переноса пыльцы в случае гейтоногамии чаще всего выступают ветер и насекомые. Кроме того, у растений существуют специальные приспособления к самоопылению, о чем будет сказано далее.

У некоторых растений самоопыление может происходить в никогда не раскрывающихся клейстогамных (закрытых) цветках (например, многие виды фиалок, кислица обыкновенная, арахис и др.). В этом случае пыльца не высыпается на рыльце, а прорастает непосредственно в пыльниках. При этом пыльцевые трубки дорастают до рыльца и идут по проводниковой ткани столбика и семязпочки, а затем входят в зародышевый мешок. Такой способ самоопыления называют клейстогамией. В генетическом отношении все способы самоопыления равнозначны, поскольку опыление происходит внутри одного и того же генотипа.

Перекрестное опыление представляет основной тип опыления, оно свойственно подав-

ляющему большинству покрытосеменных. Бесчисленное множество форм цветков, разнообразных приспособлений, новообразований и редуций возникло в процессе приспособительной эволюции (специализации покрытосеменных) к различным способам перекрестного опыления. Кроме того, в цветках покрытосеменных имеются различные приспособления морфологического и физиологического характера, ограничивающие самоопыление и способствующие перекрестному опылению (разделение полов, диогогамия, гетеростилия и др.), характеристика которых дается ниже.

Эволюция цветковых растений протекает в русле перекрестного опыления, обуславливая обмен генами и интеграцию мутаций, поддерживает высокий уровень гетерозиготности популяций, определяет единство и целостность вида, что в итоге формирует широкое поле для естественного отбора.

Самоопыление, особенно постоянное, справедливо рассматривается как явление, вызванное условиями среды, неблагоприятными для перекрестного опыления. Оно выполняет страхующую (компенсаторную) функцию. Постоянное самоопыление трактуется как тупик эволюционного развития, предвещающий деграцию и вымирание. В данном случае происходит расщепление вида на серию чистых линий, что приводит к затуханию процессов микроэволюции и видообразования. В этой правильной, но как увидим далее, несколько односторонней точке зрения на эволюционное значение самоопыления нашли отражение идеи Ч. Дарвина. В 1876 году в Лондоне вышла в свет его книга «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире», в которой он высказал мысль о том, что «природа испытывает отвращение к постоянному самооплодотворению».

В своей книге он описал многочисленные приспособления, предотвращающие самоопыление. На основе обширного материала и точнейших скрупулезных наблюдений им было показано преимущество перекрестного опыления перед самоопылением у одних и тех же видов растений. Это положение Ч. Дарвина остается в силе и в настоящее время. Однако Ч. Дарвин предостерегал от преувеличения роли перекрестного опыления. В своей «Автобиографии» (1887) он писал: «Природа испытывает отвращение к постоянному самооплодотворению. Если опустить слово “постоянному”, то этот

афоризм станет ошибочным». Кроме того, по мнению автора, к этому следует прибавить «самоочевидное положение, что распространение вида путем ли самоопыления, путем ли перекрестного опыления или путем бесполого размножения при помощи почек, столонов и т.п. имеет первостепенное значение» и «что растению, очевидно, более выгодно производить семена путем самоопыления, чем не производить их совсем или производить в крайне малом количестве» (Дарвин, собр. соч., 1957). Указав на вредное действие постоянного самоопыления, Ч. Дарвин отнюдь не отрицал его значения вообще. Более того, в своей «Автобиографии» он писал: «Мне следовало решительнее, чем это я делал, настаивать на существовании многочисленных приспособлений к самоопылению».

Таким образом, после Ч. Дарвина ни у кого не вызывает сомнений отрицательное значение постоянного самоопыления для эволюции покрытосеменных. Однако из работ Ч. Дарвина совсем не вытекает, что самоопыление всегда и во всех случаях имеет неблагоприятные последствия. По современным представлениям, самоопыление может оказывать и благотворное влияние на процессы видообразования. Так, И.И. Шмальгаузен в книге «Факторы эволюции» (1968) дает следующее толкование про-

блемы. При свободном скрещивании внутри больших популяций любая удачная комбинация признаков будет сейчас же распадаться и не сможет быть удержана потомством. Поэтому некоторое ограничение свободного скрещивания так же необходимо для прогрессивной эволюции, как и само свободное скрещивание и комбинирование. По мнению автора, временное прекращение скрещиваний имело, очевидно, огромное значение в процессе эволюции у большинства растений. В самоопылении растений, таким образом, следует видеть изоляцию новых форм. Самоопыление способствует быстрому распространению новой формы и сохраняет ее от дезинтеграции. Очень сходные взгляды на этот процесс высказывает J. Heslop-Harrison (1964): подвижность репродуктивной системы имеет большие преимущества. Многим видам, как можно полагать, оказывается выгодной способность включать эпизоды перекрестного опыления между длительными периодами самоопыления. Перекрестное опыление резко повышает уровень гетерозиготности. Напротив, возвращение к автогамии снова уменьшает гетерозиготность, однако при самоопылении виды растений выигрывают в том, что благоприятные результаты перекрестного опыления фиксируются в чистых линиях.

3. ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ К ПЕРЕКРЕСТНОМУ ОПЫЛЕНИЮ

В процессе эволюции у растений выработались разнообразные приспособления, способствующие перекрестному опылению. К ним относятся дихогамия, системы несовместимости, гетеростилия, раздельнополость цветков и особей, разнообразнейшие адаптации в цветках, содействующие перекрестному опылению животными или ветром, нектаровыделение, окраска цветков, их запах и многое другое. Рассмотрим подробнее некоторые из перечисленных адаптаций к перекрестному опылению.

3.1. Гомогамия, дихогамия, геркогамия

Под гомогамией понимают одновременное созревание тычинок и пестиков в обоеполом цветке, что при определенных обстоятельствах может способствовать самоопылению.

При дихогамии наблюдается разновременное созревание пыльников и рыльца цветка, что может содействовать перекрестному опылению. Дихогамия – это функциональная раздельнополость. Она вызвана разновременным созреванием и экспонированием пыльцы и рыльца, вследствие чего цветок выступает то в мужской (тычиночной), то в женской (рыльцевой) фазе. У одних растений пыльники вскрываются раньше, чем созревает рыльце (протандрия или протерандрия), у других раньше созревает рыльце (протогиния или протерогиния). Как правило, тычиночная стадия короче рыльцевой. Продолжительность жизни дихогамного цветка определяется успехом опыления: чем раньше происходит последнее, тем меньше жизнь цветка в целом. На соотношение продолжительности обеих стадий цветения прежде всего может воздействовать активность опылителей: чем скорее собирается пыльца из пыльников, тем короче становится тычиночная стадия. На временные соотношения между фазами цветения косвенное влияние оказывает и температура окружающей среды. Известны примеры, когда повышение температуры воздуха укорачивало рыльцевую стадию, поскольку проявляло положительное действие на активность насекомых. В стабильной обстановке поддерживается оптимальное для каждого вида соотношение рыльцевой и тычиночной фаз цветения. В случае низких температур, дождя и сильной облачности раскрытие цветков может задерживаться, что в конечном итоге приводит к некоторому совмещению (налеганию) стадий.

Как правило, тип дихогамии обычно бывает определенным в пределах того или иного се-

мейства, хотя известны и исключения из этого правила. Так, при преимущественной протандрии в сем. *Poaceae* и *Apiaceae* некоторые виды являются протогиничными, а у видов язвенника (*Anthyllis* L., *Fabaceae*) одни бывают протандричными, а другие – протогиничными.

Более того, в изменяющейся экологической среде могут возникнуть так называемые гетеродихогамные системы. В этом случае в пределах одного вида отмечаются протандричные или протогиничные особи. Как правило, гетеродихогамные системы отмечены у видов, имеющих раздельнополые цветки в том или ином сочетании их на особи. Судя по литературным сведениям, гетеродихогамные системы более всех свойственны видам клена (*Acer*) и ореха (*Juglans*). Так, в популяциях клена японского (*A. japonicum*) более 90% деревьев проявляли себя как протогиничные либо как протандричные (Sato Toshihiko, 2002). Гетеродихогамия отмечена и у других видов клена (*A. platanoides*, *A. pseudoplatanus* и др.).

Многолетние наблюдения за цветением грецкого ореха (*J. regia*) в разных районах Кавказа позволили сделать заключение о преобладании протандричных особей над протогиничными (соответственно 5:1). Отмечено более продолжительное цветение пестичных цветков (9 дн.) в сравнении с тычиночными (7 дн.) и более длительное цветение протогиничных растений (Сушко, 2001). По мнению автора, более длительное цветение последних благоприятствует лучшему опылению и плодоношению.

У ореха айлантолистного (*J. ailanthifolia*), напротив, преобладают протогиничные особи (Kimura Megumi и др., 2003). Все упомянутые авторы приходят к единодушному заключению, что гетеродихогамные системы содействуют перекрестному опылению и сокращают вероятность самоопыления.

3.1.1. Протандрия

Статистический анализ цветения и опыления примерно 4200 видов покрытосеменных свидетельствует о более частой встречаемости протандрии в сравнении с протогинией (Bertin, Newman, 1993). Вероятно, это связано с тем, что протандрия более соответствует нормальной последовательности в развитии частей цветка. Она широко представлена прежде всего у двудольных (в семействах сложноцветные, гвоздичные, губоцветные, колокольчиковые, мальвовые, гераниевые и др.).

Рассмотрим несколько широко распространенных примеров протандричных растений. Удачной иллюстрацией протандрии служат виды *Campanula* (рис. 1). В стадии бутона крупные пыльники прилегают к поднимающемуся в середине цветка столбику, образуя как бы муфточку вокруг него. Пыльники вскрываются щелью, обращенной внутрь цветка (интрорзно), отлагая пыльцу на внешнюю сторону столбика, усаженного тонкими прозрачными волосками, прекрасно приспособленными к удержанию пыльцы. В дальнейшем пыльники, отложив пыльцу на столбик, разъединяются, съеживаются, значительно укорачиваются и виднеются в распустившемся цветке лишь в виде опорожненных и засохших остатков на дне венчика. Лопасты рыльца в это время еще вполне сомкнуты. Примерно спустя сутки после распускания цветка расходятся лопасти рыльца и становится возможным опыление чужой пыльцой, принесенной насекомыми. В это время бывают хорошо заметны папиллы на воспринимающей поверхности рыльца. Пробираясь за нектаром вглубь цветка, насекомые прежде всего соприкасаются с пыльцой, находящейся на столбике, и могут перенести ее на другие цветки.

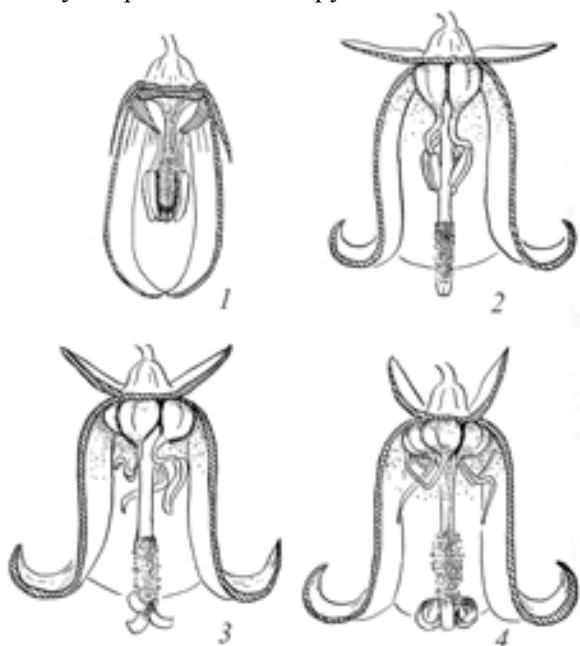


Рис. 1. Протандрия у колокольчиков (*Campanula* sp.):

1 – стадия бутона: пыльники вскрыты интрорзно и отлагают пыльцу на столбик; 2 – цветки раскрываются и подрастающий столбик с рыльцем выставляются наружу (лопасти рыльца еще сомкнуты); 3 – лопасти рыльца раскрываются (в глубине цветка видны сохшие пыльники); 4 – лопасти рыльца закручиваются якоревидно и соприкасаются с собственной пыльцой, отложенной на столбике (Faegri, Pijl, 1966)

В то же время, несмотря на хорошо выраженную протандрию, у некоторых видов колокольчика (например, *C. sibirica*) при наличии самосовместимости возможна автогамия. При неудавшемся перекрестном опылении лопасти рылец закручиваются спирально и назад, при этом воспринимающая поверхность рылец прижимается к столбику, где на волосках еще сохранилась собственная пыльца. При изоляции соцветий этого вида в фазу бутонизации наблюдается хорошее завязывание семян.

У некоторых смолёвок (*Silene nutans*, *S. chlorantha*, *S. multiflora*) тычиночная и пестичная фазы настолько четко разграничены во времени, что автогамия исключена (рис. 2). Эти виды цветут и опыляются ночью. Цветки распускаются в 18–19 ч., а утром закрываются. В первый вечер при распускании цветка экспонируются пять тычинок, во второй вечер – следующие пять тычинок, увядающих к утру, наконец, вечером на третьи сутки выдвигаются рыльца. Тем не менее у этих видов смолёвок не исключена гейтоногамия, поскольку на особях могут находиться цветки в разных стадиях цветения (Шамурин, 1958а; Демьянова, 1990).



Рис. 2. Протандрия у смолёвки вильчатой (*Silene dichotoma*):

1 – цветок в тычиночной стадии первого дня цветения; 2 – он же в тычиночной стадии второго дня цветения; 3 – он же в рыльцевой стадии третьего дня цветения (все тычинки увяли) (Пономарев, Демьянова, 1980)

Цветки сложноцветных также протандричны. В тычиночную фазу столбик еще короткий и его верхушка находится примерно против основания пыльниковой трубочки, образованной сросшимися друг с другом пятью пыльниками. При интрордном раскрытии пыльников пыльца высыпается внутрь трубочки, а подрастающий столбик своими выметающими волосками выдвигает пыльцу к выходу из пыльниковой трубочки. При этом выметающие волоски, сначала прижатые к поверхности столбика, отгибаются в стороны. Самоопыление в это время невозможно, так как ветви рыльца плотно прилегают друг к другу. Если даже опылители и не унесут сразу пыльцу, то и при обнажении ры-

лец, которое происходит благодаря отклонению ветвей столбика в противоположные стороны, она останется на внешней поверхности ветвей столбика, т.е. там, где нет воспринимающих сочковых.

Однако во второй (рыльцевый) период цветения, в конце его, возможна автогамия в качестве запасного акта при наличии самосовместимости у данного вида. При этом растущие веточки столбика все сильнее изгибаются наружу, закручиваясь спирально, и в конце концов воспринимающая поверхность рыльца может войти в соприкосновение с пыльцой на выметающих волосках.

У большинства зонтичных протандрия строга, безупречна и охватывает не только отдельные сложные зонтики, но и всю особь в целом (Пономарев, 1961а). У большинства зонтичных это достигается благодаря строгой очередности в цветении зонтиков разного порядка и полной согласованности (синхронности) его у зонтиков данного порядка. Вследствие этого каждая особь последовательно несколько раз выступает то в тычиночной, то в рыльцевой фазе, причем эти фазы резко разграничены и, как правило, не налегают друг на друга. В качестве примера может служить жабрица порезниковая (*Seseli libanotis*). У этого вида имеются один главный зонтик (I порядка), несколько (обычно 3–5, реже больше) зонтиков II порядка и немногочисленные (3–4) зонтики III порядка. Последние нередко отсутствуют.

Распускание цветков у этого вида приурочено к утренним часам. У зацветающих растений оно начинается с раскрытия цветков центрального зонтика и протекает следующим образом. После того, как в каждом зонтичке главного зонтика зацветает по 2–3 круга краевых цветков, расцветает центральный цветок. В последующие дни раскрываются остальные цветки зонтичков. В распускающихся цветках тычинки экспонируются не все сразу, а поочередно. Пыльники всех цветков к вечеру опорожняются от пыльцы и опадают обычно в тот же день, так что тычиночная фаза каждого цветка длится обычно не более дня.

Распускание цветков во всех зонтичках отдельного сложного зонтика заканчивается одновременно, хотя начинается оно в краевых зонтичках на 1–2 дня раньше, поскольку последние имеют больше цветков, чем центральные. Тычиночная фаза зонтиков I порядка длится 6–7 дней. В течение этого срока ежедневно происходит раскрытие новых цветков в тычиночной фазе.

Рыльцевая фаза в зонтиках I порядка наступает сразу у всех цветков одновременно, незави-

симо от длительности их цветения. Переход от тычиночной к рыльцевой фазе совершается обычно ночью, а иногда в течение суток. Последняя продолжается около 1,5–2 суток. Окончание ее можно фиксировать временем, когда столбики и рыльца отогнуты параллельно плоскости надпестичного диска, выделяющего нектар. Диск утрачивает блеск вследствие прекращения выделения нектара, что также может служить признаком завершения рыльцевой фазы. Насекомые сразу перестают посещать такие цветки.

После завершения рыльцевой фазы у зонтиков I порядка в такой же последовательности начинается одновременное цветение всех зонтиков II порядка, продолжающееся 6–8 дней. Лишь после окончания рыльцевой фазы у всех цветков зонтиков II порядка приступают к цветению зонтики III порядка. Последние обычно содержат только тычиночные бесплодные цветки с редуцированным гинецеем, и они процветают лишь в тычиночной фазе. Общая продолжительность цветения особи – от 16 до 28 суток.

Таким образом, у жабрицы порезниковой тычиночная и рыльцевая фазы строго и резко разграничены в пределах не только отдельного цветка и зонтиков, но и всей особи в целом. Это самая существенная особенность протандрии у этого вида. Подобное разделение фаз в пределах особи обусловлено строжайшей очередностью цветения зонтиков разного порядка. Распускание цветков, прохождение и смена тычиночной и рыльцевой фаз во всех зонтиках соответствующего порядка протекает в пределах особи согласованно и одновременно. Благодаря этому одно и то же растение выступает последовательно и многократно то в тычиночной, то в рыльцевой фазе (4–5 раз). Совмещения или частичного налегания фаз у особи не бывает. Таким образом, протандрия у жабрицы порезниковой охватывает всю особь в целом. Синхронная диогогамия обеспечивает строго перекрестное опыление и вполне исключает гейтоногамию. Этот тип протандрии с многократной сменой тычиночной и рыльцевой фаз наиболее обычен у зонтичных (Пономарев, 1960б; Демьянова, Шестакова, Чернова, 1996 и др.).

Значительно реже у них встречается другой тип протандрии, характеризующийся однократной сменой фаз у всех одновременно и согласованно цветущих зонтиков особи, независимо от принадлежности к тому или иному порядку. Такой тип протандрии отмечен у горчичника эльзасского (*Peucedanum alsaticum*). У этого вида все зонтики цветут одновременно. Сначала, примерно на протяжении 8–12 дней, происходит распускание цветков во всех зонтиках,

независимо от их порядка. В течение этого срока особь находится в тычиночной стадии. Рыльцевая стадия наступает сразу и одновременно во всех зонтиках особи, как только в них распускаются последние цветки. Тогда столбики быстро удлиняются и вильчато расходятся. Рыльцевая стадия длится 6–7 дней, а общая продолжительность цветения особи – 14–18 дней. Таким образом, из-за резкого разграничения тычиночной и рыльцевой фаз в пределах особи у горичника эльзасского возможно только перекрестное опыление. Для его успешного осуществления необходимо, чтобы произрастающие по соседству растения находились в разных фазах. Как известно, цветение у горичника и других зонтичных бывает очень длительным. Биологически это целесообразно, так как благодаря разновременности зацветания особей в популяции постоянно присутствуют экземпляры в разных фазах цветения (Пономарев, 1960б; Тюрина, 1971; Демьянова, 2000).

Последовательная и одновременная смена фаз в соцветиях разных порядков свойственна также ворсянковым: короставнику полевому (*Knautia arvensis*), скабиозе желтой (*Scabiosa ochroleuca*, рис. 3) и др. У зонтичных и ворсянковых в результате строгой очередности в цветении соцветий и согласованности в прохождении и смене фаз самоопыление в форме гейтоногамии невозможно. Неизбежным становится лишь перекрестное опыление. В описанных случаях строгой дихогамии необходима, вероятно, биохимическая (гормональная) регуляция.



Рис. 3. Протандрия у скабиозы бледно-желтой (*Scabiosa ochroleuca*):

1 – краевой цветок в тычиночной стадии; 2 – он же в рыльцевой стадии; 3 – срединный цветок в тычиночной стадии; 4 – он же в рыльцевой стадии (Пономарев, Демьянова, 1980)

Тем не менее у многих растений протандрия (если она выражена не столь резко, как у большинства зонтичных и ворсянковых) полностью не исключает самоопыление. Нередки случаи, когда тычиночная фаза, не успев закончиться, налегает на рыльцевую в пределах цветка и тем более особи. При совмещении фаз цветения и наличия самосовместимости может

происходить самоопыление в форме авто- и гейтоногамии.

3.1.2. Протогиния

Протогиния чаще встречается у однодольных (например, в сем. *Cyperaceae*) и примитивных двудольных (сем. *Nymphaeaceae*, *Cabombaceae*, *Annonaceae*, *Eupomatiaceae*, *Ranunculaceae* и др.). Имеются также указания о наличии ее у многих крестоцветных, розоцветных, барбарисовых, жимолостных и представителей ряда других энтомофильных семейств. Однако во многих случаях разница во времени созревания рылец и пыльников столь незначительна, что существование протогинии, способной предупредить самоопыление, кажется сомнительным.

Особенно часто протогиния отмечается у водных и альпийских видов, однодомных, автотамных и самосовместимых, а также у раннецветущих растений умеренных и полярных регионов. Заметим, что у арктических видов дихогамия вообще встречается значительно реже, чем у растений умеренных и тропических широт.

Гораздо чаще протогиния встречается у анемофильных растений. У последних она отмечается как у гермафродитных, так и у однодомных и двудомных растений (у рдестовых, осоковых, маревых, некоторых злаков, подорожниковых, буковых, ореховых и др.). Широкое распространение ее у однодомных и двудомных ветроопыляемых растений заставляет видеть приспособительное значение протогинии в том, что длительное экспонирование рылец благоприятствует перекрестному опылению с помощью ветра. Это особенно важно в тех случаях, когда рассеивание пыльцы ограничено немногими часами в течение суток. Подобным образом обстоит дело у ситниковых, осоковых, злаков, полыней, подорожников. Так, у ситниковых особи вступают в рыльцевую фазу с вечера предшествующего дня, а на следующее утро переходят в тычиночную фазу, причем рассеивание пыльцы ограничено 2–3 часами (рис. 4). У однодомных осок рыльцевая фаза предвдваряет пыльниковую на 1–6 суток.

Хорошим примером протогиничных растений являются виды подорожника. У них цветки собраны в длинное колосовидное соцветие. У некоторых видов подорожника (например, у *Plantago cornutii*) протогиния строга и безупречна. Длинные ворсинчатые рыльца выступают из бутонов задолго до распускания цветка и экспонирования тычинок (рис. 5). Протогиния захватывает соцветие целиком. Рыльцевая фаза колоса длится 5–6 дней. Она резко отграничена от тычиночной фазы, продолжающейся примерно 3–4 дня. За время цветения соцветие удлиняется поч-

ти в 3 раза (Пономарев, Колесник, 1974).

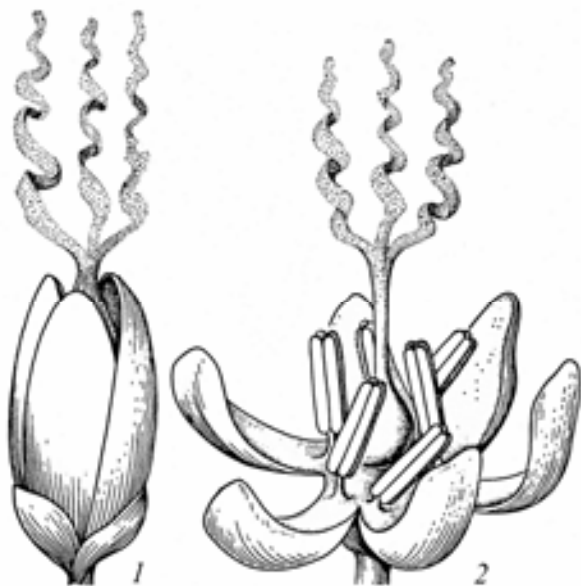


Рис. 4. Протогиния у ситника Жерарда (*Juncus gerardii*):

1 – цветок в рыльцевой фазе вечером накануне распускания; 2 – раскрывшийся утром цветок в момент опыления (Пономарев, Демьянова, 1980)

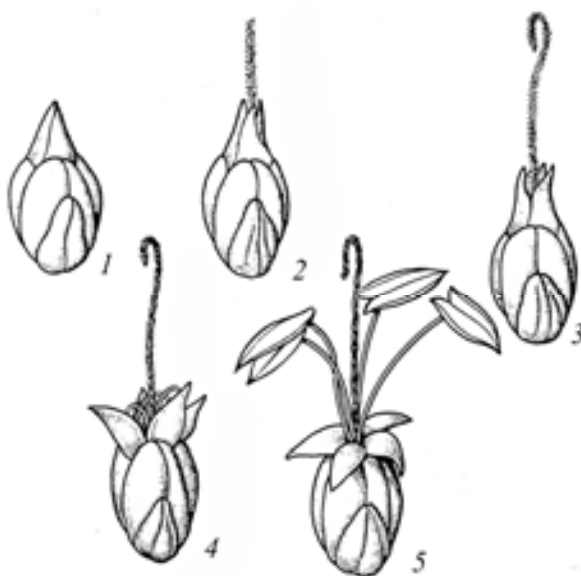


Рис. 5. Протогиния у подорожника Корнута (*Plantago cornuti*):

1 – цветок в стадии бутона; 2 – появление рыльца; 3 – увядание рыльца; 4 – раскрытие цветка и начало выдвигания тычинок при уже увядшем рыльце; 5 – тычиночная стадия цветка (Пономарев, Демьянова, 1980)

Распускание цветков в акропетальном порядке знаменует начало тычиночной фазы. В бутоне тычиночные нити согнуты петлеобразно. Они хорошо видны в самом начале раскрывания цветков, когда отходят в сторону свободные отгибы лепестков. Затем тычиночные нити быстро распрямляются и удлиняются и тычинки высовываются из цветка. Весь этот процесс за-

нимает 6–20 минут. Рыльце в распутившемся цветке уже увяло и не функционирует.

Протогиния у *P. cornuti* представляет весьма эффективное средство для предотвращения самоопыления (в форме авто- и гейтоногамии). При изоляции соцветий у этого вида завязывания плодов не происходит.

Однако далеко не у всех видов подорожника протогиния столь резко выражена. Например, у подорожника степного (*P. stepposa*) и п. наибольшего (*P. maxima*) рыльцевая фаза соцветия длится 2–4 дня. Затем тычиночная фаза при основании колоса накладывается на рыльцевую фазу, еще продолжающуюся на вершине соцветия. Совмещение фаз продолжается 5–7 дней. В подобных условиях автогамия, разумеется, невозможна, а гейтогамия, казалось бы, не исключена. Однако изоляция соцветий показала, что завязывания семян не происходит, поскольку большинство видов подорожника самонесовместимы.

Протогиния в обширнейшем семействе злаков встречается гораздо реже, чем протандрия. Она отмечена у немногих тропических злаков (*Pennisetum typhoideum*, *Ochlandra travancoria*, *Elytrophorus spicata*), а из злаков отечественной флоры у душистого колоска (*Anthoxanthum odoratum*) и лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis*). Рыльцевая фаза соцветия у душистого колоска длится 3 дня. Затем в верхней части соцветия выдвигаются пыльники при уже увядших к этому времени рыльцах. Однако в нижней части соцветия рыльца остаются еще жизнеспособными. Совмещение тычиночной и рыльцевой фаз в пределах соцветия продолжается только один день. В это время гейтогамия отнюдь не исключена. В дальнейшем наступает тычиночная фаза, продолжающаяся 2–3 дня. Цветение одного соцветия длится 6–7 дней. Подобным образом протекает цветение и у лисохвоста лугового (Пономарев, 1964; Банникова, 1981).

Таким образом, протогиния в пределах цветка и отчасти соцветия содействует перекрестному опылению у душистого колоска и лисохвоста лугового, но все же не исключает у них гейтогамию. Последняя выступает в качестве резервного способа опыления на тот случай, если перекрестное опыление по каким-либо причинам не может быть осуществлено. Препятствием может служить, например, тихая безветренная погода или спорадичное произрастание.

При антропоэкологических исследованиях чрезвычайно важно различать морфологическое и физиологическое проявление дихогамии. Далеко не всегда они совпадают, и в таких случаях затруднительно говорить о приспособлении цветков к ксеногамии или самоопылению. Так, в литературе есть сведения о протогинии многих

пустынных маревых. В связи с этим априорно делался вывод о преобладании у большинства из них перекрестного опыления. Однако специальные наблюдения с применением гистохимических методик показали, что протогиния у них имеет лишь морфологическое проявление. В фазу протогинии рыльца физиологически незрелые, неспособные к прорастанию пыльцы. Применение ацетокарминовой методики показало, что в эту стадию отсутствует образование пыльцевых трубок даже при искусственном нанесении пыльцы на рыльце. Гистохимический метод позволил установить бедность рыльца физиологически активными веществами, ферментами и запасными веществами, определяющими женскую сексуализацию. В это же время бывает низким и уровень окислительно-восстановительного потенциала. Напротив, ко времени выдвижения тычинок картина меняется: увеличивается сосочковая поверхность рыльца, а гистохимическая и ацетокарминовая методики подтверждают готовность его к восприятию своей и чужой пыльцы (Демьянова, 1970, 1975а).

В сводке по цветению злаков А.Н. Пономарев (1964) предупреждает против смешения явлений физиологической и морфологической протогинии, наблюдаемой у злаков. У некоторых морфологически гомогамных злаков можно говорить о физиологической протогинии. Рыльца созревают несколько раньше, до начала раскрытия цветков. Однако такая физиологическая протогиния ничуть не препятствует самоопылению, а скорее, наоборот, благоприятствует ему. Так, у многих видов пшеницы рыльце в еще закрытом цветке приобретает способность к оплодотворению гораздо раньше (за 2–3 дня) до созревания и высыпания собственной пыльцы. Из сказанного следует, что морфологически гомогамная при открытом цветении пшеница на самом деле физиологически протогинична.

Несоответствие явлений морфологической и физиологической протогинии известно и у других дихогамных растений. Так, у протогиничного синеголовника юколистного (*Eryngium yuccifolium*, сем. *Apiaceae*) рыльцевая стадия весьма продолжительная и морфологически хорошо выражена. Однако рыльца становятся восприимчивыми к пыльце лишь после вскрывания пыльников (Molano-Flores, 2001). При этом у частично самосовместимого растения часть семян завязывается в результате самоопыления.

Таким образом, традиционное представление о дихогамии как приспособлении к перекрестному опылению и как средстве предотвращения самоопыления нуждается в некоторой коррекции. Не следует полагать, что дихогамия обязательно исключает самоопыление. Это зависит

от степени ее проявления. Однако даже и при четко выраженной дихогамии нередко в конце цветения возможно самоопыление, если по каким-либо причинам не осуществилось перекрестное опыление. Кроме того, самоопыление в форме гейтоногамии возможно у большинства дихогамных растений еще и потому, что на особях имеются многочисленные цветки, находящиеся в разных фазах цветения. Поэтому значение дихогамии следует усматривать в том, что она более или менее ограничивает самоопыление, способствуя тем самым перекрестному опылению. Такое сочетание перекрестного опыления с самоопылением играет, как уже говорилось, положительную роль в эволюции цветковых растений.

3.1.3. Геркогамия

Особым приспособлением, предотвращающим самоопыление, является пространственное разделение репродуктивных органов – геркогамия или херкогамия, когда при посещении насекомыми автогамия не может иметь место. С такого рода приспособлением мы встречаемся у лилейных, ирисовых, ластовневых, некоторых крестоцветных, губоцветных, гераниевых, тропических зингиберовых и многих других. Как правило, рыльце выставляется из зева цветка на гораздо большее расстояние, чем тычинки и поэтому самоопыление в форме автогамии кажется невозможным.

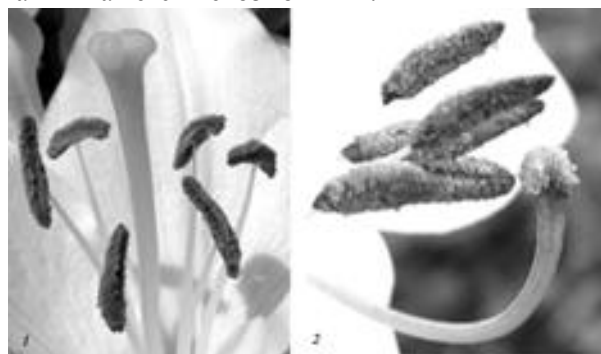


Рис. 6. Геркогамия у лилии (*Lilium* sp.):

1 – рыльце пространственно отделено от пыльников; 2 – рыльце приходит в соприкосновение с пыльниками (фото Н.О. Черткова)

Тем не менее далеко не всегда наличие дихогамии и геркогамии свидетельствует о возможности лишь перекрестного опыления. У многих дихогамных и геркогамных растений самоопыление часто наблюдается в конце цветения, если до этого по каким-либо причинам не произошло перекрестное опыление. При этом происходит изгибание столбиков и тычиночных нитей, нередко обоюдное. В результате репродуктивные органы приходят в соприкосновение в пределах цветка или соцветия, обеспечивая самоопыление (рис. 6).

3.2. Несовместимость у растений

Под несовместимостью у растений, контролируемой генетическими факторами, подразумевают неспособность пыльцевых трубок прорасти в столбик и совершать оплодотворение при разных вариантах скрещивания. Несовместимость при перекрестном опылении называют перекрестной несовместимостью, а несовместимость при самоопылении – самонесовместимостью.

Основная функция систем несовместимости заключается в предупреждении самоопыления и содействии перекрестному опылению. Разные системы несовместимости с различным успехом обеспечивают достижение этой цели, но широкое распространение механизмов несовместимости у цветковых свидетельствует об их общей эффективности в регулировании способов размножения. Кроме того, и это очень важно, системы несовместимости обеспечивают максимальную экономию женских гамет, поскольку возможность появления неудачных комбинаций гамет предупреждается до оплодотворения.

Исходя из обзоров ряда зарубежных и отечественных исследователей можно говорить о широком распространении несовместимости среди цветковых. Она установлена примерно у 10000 видов, принадлежащих более чем к 80 семействам, и встречается в каждой филогенетической линии (Brewbaker, Emery, 1961; цит. по: Суриков, 1972). Вероятно, это явление распространено еще шире, поскольку наличие несовместимости не входит в таксономические описания в отличие от других механизмов, способствующих перекрестному опылению. Для выявления несовместимости необходимы специальные тесты на скрещиваемость.

Несовместимость обнаружена также у грибов, водорослей, папоротников и голосеменных. Учитывая данные о распространении несовместимости среди низших и высших растений, следует согласиться с мнением зарубежных исследователей о том, что, по-видимому, несовместимость была свойственна уже первым цветковым растениям. Появление и широкое распространение на Земле цветковых связано с эволюцией в направлении увеличения эффективности перекрестного опыления за счет возникновения несовместимости. Вероятно, несовместимость следует считать еще более древней, учитывая данные о наличии ее у низших растений. Цветковые унаследовали ее от своих предшественников. Это означает, что системы несовместимости при половом размножении являются довольно «старым изобретением».

3.2.1. Самонесовместимость

Одной из самых действенных мер, направленных на ограничение самоопыления, является самонесовместимость, широко распространенная у покрытосеменных. Она выражается в отсутствии прорастания пыльцевых зерен на рыльцах или неспособности пыльцевых трубок вращаться в столбик, если опыление происходит в пределах одного цветка или особи. Гены, отвечающие за самонесовместимость, получили название S-гены. Пыльца и пестик несовместимы в том случае, если их контролируют идентичные S-гены (1 или 2 с серией множественных аллелей каждый). Опыление блокировано в том случае, когда пыльцевое зерно и столбик несут идентичные аллели. По мнению ряда исследователей, системы самонесовместимости являются уникальными среди систем распознавания “я/не я” и основаны скорее на самораспознавании, чем на узнавании другого организма.

В литературе иногда отождествляют термин “самонесовместимость” с самостерильностью. Понятие самонесовместимости охватывает иной круг явлений, нежели термин “самостерильность”. Так, у некоторых бобовых (например, у *Lotus corniculatus*, видов *Lathyrus* и многих других) самостерильность обусловлена наличием не физиологических барьеров, затрудняющих самоопыление, а механическими причинами – существованием мембраны на поверхности рыльца, препятствующей прорастанию как своей, так и чужой пыльцы. Кроме того, слово “самостерильность” невольно вызывает представление о вероятных нарушениях в споро- и гаметогенезе, тогда как самонесовместимость предполагает полное благополучие в этой сфере.

Как известно, у цветковых, помимо самонесовместимости, известны и другие механизмы, содействующие перекрестному опылению. Это дихогамия, образование раздельнополых цветков у двудомных и однодомных (в широком понимании) растений. Особый интерес представляют случаи сочетания у одного и того же вида различных систем, способствующих перекрестному опылению. Так, у кукурузы однодомность сочетается с дихогамией. У однодомных берез (*Betula pendula*, *B. pubescens*) обнаружена самонесовместимость. Существует множество подобных примеров. При этом следует помнить, что самонесовместимость в пределах родов носит изменчивый характер: различные виды могут быть самосовместимы (чаще всего однолетники) или самонесовместимы (обычно многолетники). Тем не менее тип механизма несовместимости постоянен в пределах каждого семейства. Различают гетероморфную и гомоморфную самонесовместимость

в зависимости от строения цветков того или иного вида.

3.2.1.1. Гетероморфная и гомоморфная самонесовместимость

Гетероморфная самонесовместимость свойственна гетероморфным гетеростильным растениям, цветки которых различаются по строению (ди- и тристильные) в пределах популяции (см. гл. 5). У них помимо морфологических структур, препятствующих самоопылению, четко выражены физиологические барьеры в форме гетероморфной самонесовместимости. Завязывание семян при гетероморфной самонесовместимости возможно только при переопылении разных морфологических типов цветков.

При гомоморфной самонесовместимости все цветки в популяции одинаковы со стороны морфологического строения. Этот тип несовместимости распространен гораздо более широко.

По времени действия генов и месту локализации их продуктов гомоморфную самонесовместимость подразделяют на гаметофитную и спорофитную. Не вдаваясь в генетический механизм этих систем¹, обратимся лишь к фенотипическому проявлению самонесовместимости (Вишнякова, 1997).

У гомоморфных видов со спорофитным контролем реакции пыльцы несовместимость протекает обычно в форме подавления прорастания пыльцевых зерен на рыльце самоопыляемого столбика. Пыльцевые зерна не прорастают совсем или небольшое их количество проникает в ткани столбика. Однако рост пыльцевых трубок прекращается вскоре после прорастания. Их кончики принимают уродливую, булавовидную форму, изгибаются по направлению к поверхности рыльца и часто лопаются.

В отличие от спорофитных видов у форм с гаметофитным контролем несовместимости реакция подавления возникает позже. Вначале, сразу после прорастания, самонесовместимые пыльцевые трубки гаметофитных видов растут сравнительно быстро, но затем по достижении определенной длины, неодинаковой у разных видов, их рост все более затормаживается и вскоре прекращается совсем. При этом типе контроля самонесовместимости реакция является результатом взаимодействия веществ мужского гаметофита (пыльцевого зерна) со спорофитными тканями пестика. В результате пыльцевые трубки не достигают зародышевого меш-

ка. Известно, что кончики несовместимых пыльцевых трубок у гаметофитных видов так же, как и у спорофитных, принимают вздутую, булавовидную форму. Этот признак можно применять в диагностических целях для различения совместимых комбинаций опыления.

Существует корреляция между типом пыльцевого зерна и типом несовместимости. Как известно, зрелая пыльца может быть в двуядерном или трехядерном состоянии в зависимости от времени прохождения второго митотического деления после мейоза. Тип пыльцевого зерна обычно постоянен для того или иного семейства. Только в 10 семействах цветковых зрелые пыльцевые зерна встречаются в 2- и 3-клеточном состоянии (например, у *Boraginaceae*, *Campanulaceae*, *Lamiaceae* и др.).

Виды со спорофитным контролем несовместимости имеют пыльцу трехядерную, с гаметофитным – двуядерную. Из литературы известно, что не было случая происхождения семейств с двуядерным типом пыльцы от семейств с трехядерным. На основании этого можно предположить, что гаметофитная система несовместимости эволюционно предшествовала спорофитной. Таким образом, она является более древней, а спорофитная система несовместимости - производная от нее.

Указанная зависимость типа самонесовместимости от строения зрелых пыльцевых зерен нарушается в случае гетероморфных гетеростильных видов. Последним присущ спорофитный тип самонесовместимости, но зрелые пыльцевые зерна их бывают двуядерными (*Primula* и *Lythrum*) или трехядерными (*Linum* или *Fagopyrum*). Структурные основы действия генов гетероморфной самонесовместимости к настоящему времени изучены недостаточно.

Обнаружена даже более сильная корреляция между типом пыльцевого зерна и участком, где протекает реакция несовместимости. У видов с трехядерными пыльцевыми зернами участок торможения расположен на поверхности рыльца. Это приводит к отсутствию прорастания пыльцы и указывает на то, что реакция несовместимости полностью протекает в пыльцевом зерне.

У видов с двуядерными пыльцевыми зернами подавление осуществляется только в период вставания пыльцевой трубки в столбике. Такое поведение свидетельствует о том, что в данной группе реакция несовместимости развивается во время роста пыльцевой трубки в столбик. Следовательно, участок, где протекает реакция несовместимости, тесно связан со вторым митотическим делением в пыльцевом зерне. Таким образом, типы зрелых пыльцевых зерен,

¹ Следует обратиться к специальной литературе: Суриков, 1972; Соснихина, 1974; Nettancourt, 1977; Lewis, 1979; Pandey, 1979; Dickinson, 1990 и др.

тип системы несовместимости и местоположение участка, где происходит торможение, тесно связаны между собой.

Впервые Д. Хеслоп-Харрисон (Heslop-Harrison, 1975), а позднее и другие авторы отметили различия в строении поверхности рылец у растений со спорофитным и гаметофитным контролем самонесовместимости. У первых воспринимающая поверхность рылец сухая, их сосочки покрыты пелликулой (белковый наружный слой кутикулы). Именно в ней и локализуются реагенты самонесовместимости, и реакция последней у видов со спорофитным контролем осуществляется рано – на рыльце пестика. Столбик сплошной (закрытый). При гаметофитном контроле воспринимающая поверхность рылец с сосочками влажная, с обильным секретом, а двуклеточные пыльцевые зерна покрыты полленитом (гомогенной липидной фракцией). Реакция самонесовместимости у них осуществляется позже – в полем (открытом) столбике или завязи.

Гаметофитная самонесовместимость широко распространена в природе. Она отмечена во многих семействах цветковых растений: *Fabaceae*, *Liliaceae*, *Poaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae* и др. Спорофитная самонесовместимость обнаружена только в 6 семействах: *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Corylaceae*, *Sterculiaceae*, *Ulmaceae* (Вишнякова, 1997).

У покрытосеменных самонесовместимость свойственна не только дикорастущим видам, но также и культивируемым растениям, хотя в сельском хозяйстве отдают предпочтение самоплодным формам. Это обстоятельство обусловило направленность искусственного отбора в сторону повышения самофертильности. Не случайно самофертильность возникла у тех культурных растений, дикие родственники которых являются самонесовместимыми (виды пшеницы и др.).

Среди растений, самонесовместимость которых представляет не только теоретический, но и значительный практический интерес, можно назвать рожь, свеклу, капусту, табак, клевер, люцерну, гречиху, яблоню, вишню, сливу, шоколадное дерево и многие другие.

Самонесовместимость, являясь основой генетического контроля полового размножения, в прямой степени затрагивает продуктивность сельскохозяйственных культур. Так, у плодовых растений подбор сортов-опылителей представляет серьезную экономическую задачу, поскольку односортовые насаждения, а также сочетания несовместимых сортов ведут к практически полной бесплодности.

Самонесовместимость не всегда абсолютная. Она может варьировать от 100% до очень слабого предпочтения чужой пыльцы. Специальные подсчеты показали, что в популяциях самонесовместимых видов имеется в среднем около 1% самофертильных растений. Кроме того, значительная часть растений может образовывать при самоопылении небольшое количество семян. Последнее объясняется мутацией генов самонесовместимости с потерей способности блокировать самоопыление.

У самонесовместимых растений часто отмечаются случаи псевдосовместимости как результат ослабления реакции несовместимости под влиянием условий среды. Нарушение ингибиторной функции может наблюдаться под воздействием внешних факторов (высокая температура, продолжительность светлого времени суток и др.) или внутренних (например, возрастных). Цветок, строго самонесовместимый в самом начале, становится постепенно в процессе развития менее самонесовместимым вследствие истощения ингибирующей системы. В такой ситуации на поздних стадиях может произойти самоопыление (Vogler, Stephenson, 2001). В результате потомство все же образуется, хотя оно может страдать от инбредной депрессии. Степень последней варьирует от едва заметной, которую можно выявить только с помощью статистического анализа, до весьма значительной, при которой организмы выживают только в оптимальных искусственных условиях.

Кроме того, исследования показали, что в популяциях одних и тех же видов разные особи обладают неодинаковой степенью проявления самонесовместимости. Так, обследование 35 особей колокольчика рапунцеливидного (*Campanula rapunculoides*) из двух разных популяций показало сильное варьирование по степени самонесовместимости: 45% особей оказались строго самонесовместимыми, 40% – среднесамосовместимыми, а 15% – слабосовместимыми. Более того, некоторые растения во все время цветения проявляли полное отсутствие самонесовместимости (Good-Avila, Stephenson, 2002). Подобная ситуация отмечена и у других растений (Weber, Goodwillie, 2007).

Экспериментальное преодоление самонесовместимости

В селекционно-генетической практике нередко возникает необходимость в преодолении самонесовместимости у исследуемых видов. Для этой цели существует несколько методов. Обратимся к наиболее часто используемым, обеспечивающим получение семян как в само-, так и в перекрестнонесовместимых комбинациях.

1. Опыление в бутонах.

Это наиболее широко распространенный метод преодоления несовместимости. Он пригоден для видов как с гаметофитной, так и со спорофитной несовместимостью. Метод заключается в опылении пестиков зрелой пыльцой за несколько дней до цветения. Для некоторых видов опыление в бутонах бывает еще более эффективным, если на незрелое рыльце наносят жидкость с поверхности зрелых рылец.

2. Преодоление самонесовместимости путем воздействия пониженной и повышенной температуры.

Под действием низких температур (около 5°) отмечалось подавление реакции самонесовместимости у черешни, березы, энотеры, свеклы и других растений. Рядом авторов показана возможная связь между величиной самофертильности популяций ржи и других самонесовместимых злаков в разные годы с неодинаковыми температурными условиями в период цветения.

Наряду с низкими высокими температуры также могут оказывать тормозящее действие в отношении реакции самонесовместимости. Например, у таких классических самонесовместимых растений, как энотера и лилия, помещение столбиков в воду на 1–2,5 минуты при температуре 50°С ускоряло рост самонесовместимых пыльцевых трубок при самоопылении.

3. Опыление в конце сезона.

У некоторых видов несовместимость значительно снижается в конце вегетационного сезона или у очень старых растений. Тем не менее вопрос об использовании этого метода весьма спорен: имеются противоречивые данные относительно его результативности даже у одного и того же вида.

4. Хирургические методы.

Помещение пыльцы на срезанную поверхность столбика после удаления рыльца (при спорофитной несовместимости) или введение пыльцы в завязь могут привести к успешному самоопылению у растений, обладающих сильной несовместимостью. У *Petunia* нанесение пыльцы непосредственно на плаценту в культуре *in vitro* приводило к образованию семян.

Существуют и другие методы преодоления барьера несовместимости: облучение пыльцы рентгеновскими и ультрафиолетовыми лучами, воздействие химическими мутагенами и различными веществами, оплодотворение *in vitro*, полиплоидизация, дополнительное опыление, опыление смесью пыльцы и т. д.

3.2.1.2. Самосовместимость

Согласно сводкам по способам репродукции цветковых растений (Fryxell, 1957; Stebbins, 1957, 1958 и др.) наряду с ксеногамными видами существует большое количество процветающих видов, размножающихся за счет самоопыления. Тенденция к ограничению генетической изменчивости связана с тем, что такие виды достигают оптимальной приспособленности к конкретным условиям среды. В подобных случаях ослабление генетической изменчивости достигается разными путями, в том числе и за счет перехода вида к самоопылению. Последнее становится возможным благодаря наличию самосовместимости.

Удачным примером подобных растений являются многие сорные растения, особенно однолетники. Самоопыление чаще всего отмечается у растений, где перекрестное опыление по тем или иным причинам оказывается ограниченным (см. гл. 8).

3.3. Гетеростильные растения

Термин гетеростилия (разностолбчатость) введен в литературу Гильдебрандом в 1863 г. Гетеростильными автор называет растения, имеющие два или три типа особей с цветками, различающимися по длине своих столбиков и тычинок, вследствие чего рыльца и пыльники расположены на разной высоте и не соприкасаются друг с другом.

Впервые полная характеристика гетеростилии дана в работе Ч. Дарвина «Различные формы цветов у растений одного и того же вида» (1877) (6 из 7 глав этого труда посвящены гетеростильным растениям). Другие ученые лишь дополнили наблюдения Дарвина на новом материале (собранном прежде всего в тропических районах земного шара). В последние десятилетия много внимания стали уделять генетике гетеростилии.

Различают два типа гетеростилии – дистилию и тристилию. У дистильных (диморфных) растений, примером которых могут служить виды *Primula*, длинностолбчатая форма имеет цветки с длинным столбиком, рыльце которого находится в зеве венчика, а тычинки расположены ниже, в глубине венчика. У короткостолбчатой формы обратное расположение столбиков и пыльников (рис. 7). Примула опыляется в основном медоносной пчелой. Когда последняя погружает свой длинный хоботок в трубку венчика короткостолбчатых цветков, чтобы достать нектар, она пачкается пыльцой как раз на том уровне, где располагается рыльце длинностолбчатого цветка.



Рис. 7. Дистилия у примулы (*Primula* sp.):

1–4 – короткостолбчатая форма: 1 – цветок в разрезе; 2 – короткий столбик с сосочковидной поверхностью рыльца при малом увеличении; 3 – то же при большом увеличении; 4 – пыльцевое зерно; 5–8 – длинностолбчатая форма: 5 – цветок в разрезе; 6 – длинный столбик с сосочковидной поверхностью рыльца при малом увеличении; 7 – то же при большом увеличении; 8 – пыльцевое зерно (Пономарев, Демьянова, 1980)

У тристильного (триморфного) дербенника иволистного (*Lythrum salicaria*) имеются коротко-, средне- и длинностолбчатые цветки, распределенные по разным особям. Тычинки в цветке каждой формы соответствуют по длине столбикам цветков двух других форм (рис. 8).

Нередко в популяциях гетеростильных

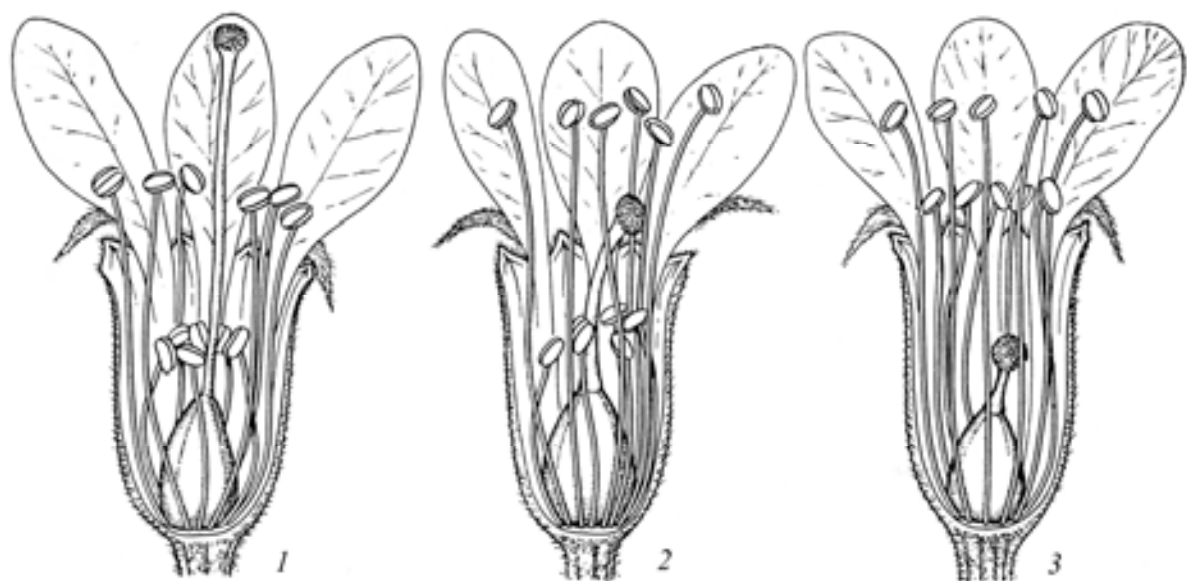


Рис. 8. Тристилия у дербенника иволистного (*Lythrum salicaria*):

1 – длинностолбчатая форма; 2 – среднестолбчатая форма; 3 – короткостолбчатая форма (Пономарев, Демьянова, 1980)

растений (ди- и тристильных) обнаруживаются гомостильные формы, у которых пыльники и рыльца находятся на одной высоте.

Обращает на себя внимание весьма слабая распространенность гетеростилии у покрытосеменных, особенно среди однодольных растений. В классе двудольных гетеростилия обнаружена у представителей 31 семейства и 165 родов, а в классе однодольных – всего у 5 семейств и 8 родов. Она присуща семействам исключительно с биотическим опылением (Vuilleumier, 1967; Агаджанян, 2000).

Среди гетеростильных растений преобладают дистильные виды из семейств *Boraginaceae*, *Gentianaceae*, *Iridaceae*, *Plumbaginaceae*, *Primulaceae*, *Rubiaceae* и др. Более редко встречающаяся тристилия отмечена в семействах *Lythraceae*, *Oxalidaceae*, *Pontederiaceae*, *Linaceae*, *Amaryllidaceae*, *Erythroxylaceae* (Ganders, 1979).

Наибольшее количество гетеростильных видов содержит сем. *Rubiaceae*, что было отмечено еще Ч. Дарвином: из всех гетеростильных родов (173) к этому семейству относится 91 род. Гетеростилия, обнаруженная у близких в систематическом отношении родов в сем. *Rubiaceae*, свидетельствует, по мнению Дарвина, об общности ее происхождения. Тем не менее, заметил автор, трудно сказать, что именно в конституции представителей этого семейства способствовало превращению многих из них в гетеростильные виды. Феномен приуроченности гетеростилии к мареновым не расшифрован и поныне. На этот вопрос тем более нелегко ответить, учитывая, что в некоторых семействах имеется всего по одному гетеростильному роду.

Более того, в пределах некоторых крупных родов обнаруживается только по одному гетеростильному виду. Такова, например, гречиха посевная (*Polygonum fagopyrum*=*Fagopyrum esculentum*) в сем. *Polygonaceae*.

Наиболее богат гетеростильными видами род *Primula*. Он включает около 600 видов, при этом более 90% последних являются гетеростильными, причем только дистильными. У других видов *Primula* отмечена постоянная гомостилия и самосовместимость и, как следствие, самоопыление (*P. laurentiana*). Напротив, род *Lythrum* содержит не только дистильные и гомостильные виды, но и тристильные, причем последних большинство.

По мнению Ч. Дарвина, не существует связи между жизненной формой, экологическими условиями и гетеростилией. Однако современные авторы склонны к признанию существования определенных закономерностей в распределении гетеростилии: приуроченность ее к травянистым растениям (преимущественно многолетникам), умеренному климату, продвинутому в филогенетическом отношении порядкам и отсутствие ее в наиболее примитивных порядках двудольных. Напротив, у однодольных гетеростилия присутствует в примитивных подклассах и отсутствует в продвинутых. Гетеростильных родов у двудольных более чем в пять раз больше, чем у однодольных. Вместе с тем гетеростилии лишены филогенетически самые обширные и быстро эволюционирующие семейства двудольных, такие как *Fabaceae* и *Asteraceae*; среди однодольных гетеростилия отсутствует у *Orchidaceae* и *Poaceae*.

Что касается связи гетеростилии с экологическими условиями, то подобные наблюдения крайне немногочисленны. Так, в популяциях дистильной *Primula macrocalyx* в Хакасии и Горном Алтае соотношение форм зависело от условий обитания. В сообществах с нормальным увлажнением доминировала короткостолбчатая форма, а при недостаточном увлажнении – длинностолбчатая (Гонтарь, Жанаева, 1997).

Косвенным свидетельством сопряженной связи гетеростилии и условий обитания служат примеры заметной географической изменчивости семенного размножения некоторых гетеростильных растений. Так, клоновое тристильное водное растение *Decodon verticillatus* (сем. *Lythraceae*) на северных границах ареала в Канаде мономорфно по длине столбика и почти не образует семян из-за особенностей окружающей среды, препятствующей опылению, оплодотворению и созреванию семян. В таких условиях растение размножается преимущественно вегетативным путем (Eckert et al., 1999).

У гетеростильных растений цветки актиноморфные, чаще трубчатые, реже колокольчатые. Флоральные формы отличаются одна от другой не только по длине столбика и положению тычинок, но и по ряду других признаков. Прежде всего им свойствен диморфизм пыльцы, проявляющийся в различии ее размеров из тычинок разных уровней, а также форме, окраске, скульптурном строении экзины, биохимизме и пыльцевой продукции пыльников. Так, у тристильного *Lythrum junceum* пыльники коротких тычинок содержат гораздо меньше пыльцы в сравнении с пыльниками длинных и средних тычинок. При дистилии у короткостолбчатых растений пыльца гораздо крупнее, чем у длинностолбчатых. Напротив, у длинностолбчатых форм лучше выражена сосочковая поверхность: сосочки на рыльце всегда длиннее и часто толще в сравнении с короткостолбчатыми формами. Они делают рыльца длинностолбчатых растений более шероховатыми и служат для лучшего прикрепления крупных зерен пыльцы, приносимых насекомыми с короткостолбчатой формы. По мнению Ч. Дарвина, это связано с тем, что пыльцевые трубки короткостолбчатых растений должны быть длиннее, поскольку они пронизывают более длинный столбик длинностолбчатых цветков.

Семяпочки (например, у *Primula veris*) обычно крупнее у длинностолбчатых форм в сравнении с короткостолбчатыми. Плоды обеих флоральных форм у одного и того же вида могут различаться по количеству семян, а иногда по их величине и весу. Например, короткостолбчатые растения медуницы лекарственной (*Pulmonaria officinalis*) несут больше цветков и завязывают больше плодов, однако количество семян в плодах меньше, чем у длинностолбчатых. У других растений могут быть обратные соотношения: больше цветков и плодов дают длинностолбчатые формы, в то время как короткостолбчатые являются лучшими донорами пыльцы.

Поскольку различия между флоральными формами касаются не одного признака, а нескольких, был предложен более общий термин – “гетероморфизм”.

Следует отметить, что степень выраженности указанных отличий неодинакова у разных видов. Так, у некоторых гетеростильных растений (например, у триморфного водного гиацинта – *Eichhornia crassipes*) пыльцевой диморфизм развит слабо. У дистильных видов *Narcissus* и *Mirabilis* полиморфизм при гетеростилии ограничен высотой столбика, а пыльники имеют одинаковое положение во всех формах цветка. У дистильного *Pentas lanceolata* (сем. *Rubi-*

сеае) пыльца короткостолбчатых форм имеет меньшие размеры и более тонкий рисунок на поверхности экзины. По другим признакам (форме, количеству и строению борозд) различий между пыльцой цветков разных типов не обнаружено.

Результативное опыление гетеростильных форм наблюдается только при таком способе опыления, когда пыльца переносится на рыльце одной формы от тычинок другой. Отклонения в соотношении флоральных морф в популяциях гетеростильных растений негативно сказываются на завязывании плодов и семян на плод. Плодообразование протекает гораздо успешнее в крупных популяциях в сравнении с мелкими, где возможен дефицит одной из форм. Кроме того, в последнем случае количества пыльцевых зерен, переносимых насекомыми, бывает недостаточно для оплодотворения всех семязачек и потенциальная плодовитость не может быть реализована.

Ч. Дарвин (1877) подчеркивал, что, хотя гетеростильные растения имеют обоеполые цветки, однако по отношению друг к другу они подобны мужским и женским экземплярам обычных однополых животных. В известном смысле их можно отнести к раздельнополым растениям, поскольку их формы должны взаимно опылять друг друга.

Опыление внутри одной и той же формы цветков (морфы) по предложению Ч. Дарвина называется иллегитимным (незаконным), а между различными морфами – легитимным (законным). Самоопыление как коротко-, так и длинностолбчатых форм дает очень мало семян. Так, в случае принудительного самоопыления в форме автогамии короткостолбчатых растений гречихи завязывается 3,8% семян, а длинностолбчатых – 1,1%. Почти такие же результаты наблюдались у этого растения при переопылении между растениями одного морфологического типа: между длинностолбчатыми – 2%, между короткостолбчатыми – 2,7%. Легитимное опыление всегда оказывается перекрестным. В этом случае рост пыльцевых трубок идет гораздо интенсивнее, чем при иллегитимном опылении. В последнем варианте пыльцевые трубки обычно не достигают завязи.

По мнению Ч. Дарвина, триморфные виды имеют определенное преимущество перед диморфными. Если две особи диморфного вида будут принадлежать к одной и той же форме, они не произведут семян. Напротив, у тристильных растений при совместном произрастании даже двух флоральных форм гораздо больше шансов, что они окажутся принадлежащими к разным флоральным формам и поэтому смо-

гут взаимно опылить друг друга (рис. 9).

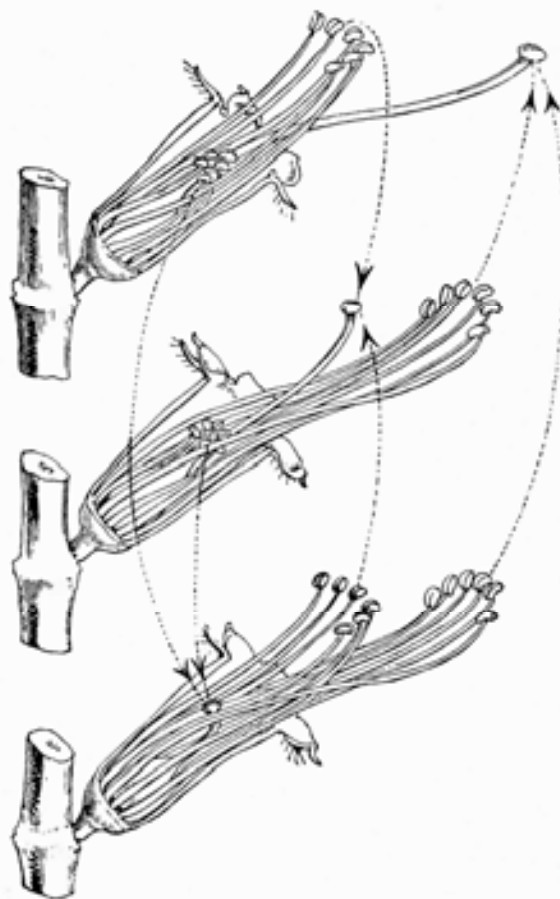


Рис. 9. Варианты легитимного опыления у тристильного дербенника (*Lythrum* sp.) обозначены пунктирными линиями (Loew, 1895)

У гомостильных особей наблюдается нормальное завязывание семян, главным образом в результате самоопыления. Гомостилия чаще свойственна длинностолбчатым формам, вероятно, из-за более слабо выраженной геркогамии в сравнении с другими флоральными формами. Гомостильные особи чаще встречаются на границе географического распространения вида. Самофертильные виды рассматриваются как производные от самонесовместимых предков.

Структура популяций у большинства гетеростильных растений довольно константна. Для нее характерна одинаковая представленность разных флоральных форм: 1:1 – у дистильных форм и 1:1:1 – у тристильных. Однако в литературе констатированы неоднократные случаи неравного соотношения цветочных форм, иногда с явным преобладанием одной из них. Так, в Южной Америке у *Pontederia rotundifolia* болотные популяции включали только короткостолбчатые растения. В речных популяциях этого растения наблюдалось равное соотношение длинно- и короткостолбчатых растений, а в Центральной Америке часть популяций этого вида состояла из одной формы, другая часть –

из двух. Тристильный *Decodon verticillatus* (сем. *Lythraceae*), распространенный на севере США и в Канаде, характеризуется заметным дефицитом среднестолбчатой формы. Математические расчеты показывают, что при наличии, кроме семенного, интенсивного вегетативного размножения искаженное соотношение морф в популяции подобных видов может сохраняться в течение длительного периода.

Очень своеобразно проявление гетеростилии у водного гиацинта (*Eichhornia crassipes*, сем. *Pontederiaceae*) – злостного водного сорняка тропических и субтропических районов. Долгое время он считался дистильным видом, так как не было сведений о короткостолбчатой форме. Недостающая форма обнаружена в низовьях Амазонии, и теперь вид следует отнести к тристильным.

Природные и адвентивные популяции водного гиацинта характеризуются преобладанием одного типа пестиков, что необычно для гетеростильных видов. В большинстве адвентивных местообитаний этого растения, занесенного человеком в новую для него область, преобладают среднестолбчатые формы, и лишь изредка встречаются длинностолбчатые.

С триморфизмом пестиков у этого растения связан и слабо выраженный триморфизм пыльцевых зерен. Все три формы *E. crassipes* легко самосовместимы, причем не наблюдается резких различий в семенной продуктивности как при самоопылении, так и перекрестном опылении. Тем не менее выход семян при законном опылении получается несколько большим, что свидетельствует о слабой или остаточной несовместимости. Завязывание семян при автогамии происходит лучше при тесном сближении пыльников и рылец, что наблюдается прежде всего у среднестолбчатой формы. При искусственном самоопылении у длинностолбчатых цветков завязывается только 0,5% семян, в то время как у среднестолбчатых – до 67%. Полученные результаты свидетельствуют о том, что у данного вида триморфизм может распадаться в направлении увеличения автогамии в популяциях, размножающихся половым путем. В большинстве популяций водного гиацинта тристилия не функционирует в полной мере как механизм перекрестного опыления. Основной формой воспроизводства служит вегетативное размножение (Barrett, 1979).

Таким образом, популяции некоторых гетеростильных растений весьма разнородны. Они могут быть представлены только гетеростильными (обычно дистильными) особями или гомостильными, или состоят из гетеростильных и гомостильных растений. Более того, в пределах

гетеростильных популяций имеются значительные различия в степени проявления гетеростилии среди различных растений, в частности имеются отличия в расстоянии между пыльниками и рыльцами в цветках. В таких случаях наблюдается постепенный переход от длинностолбчатых растений к равно- и короткостолбчатым.

До сих пор речь шла в основном о морфологическом проявлении гетеростилии. Однако, по мнению современных исследователей, самой существенной составной являющейся гетеростилии является реакция несовместимости (Ornduff, 1970). Ведь в природе нередко пыльцевые взятки насекомых в значительной степени состоят из смешанной, часто несовместимой пыльцы. К тому же и эффективность различных групп насекомых и птиц (в тропических районах) в качестве опылителей весьма неоднозначна. Попадание пыльцы на рыльце того или иного типа цветка случайное. В такой ситуации основной функцией системы несовместимости должно быть предотвращение образования вредных генотипов, тогда как гетеростилия в ее морфологическом проявлении должна лишь способствовать перекрестному опылению между совместимыми генотипами. По-видимому, физиологическая несовместимость появилась раньше – так создавались условия, благоприятствующие отбору морфологических видоизменений, как это наблюдается при гетеростилии. Она исключала возможность оплодотворения собственной пыльцой, но при этом непроизводительно погибало большое количество пыльцы и семязпочек. Появление гетеростилии ограничивает возможности самоопыления и тем уменьшает напрасное расходование гамет.

Тем не менее далеко не всегда гетеростилия сопровождается самонесовместимостью. В литературе описаны случаи отсутствия корреляции между гетеростилией и самонесовместимостью или о слабом проявлении последней у ди- и тристильных видов (Eckert, 2000). Кроме того, известны факты неодинакового проявления несовместимости у разных флоральных форм одного и того же вида. Так, у кислицы Нельсона (*Oxalis nelsonii*) наиболее сильно выражена несовместимость у короткостолбчатой формы, а наиболее слабо – у длинностолбчатой (Ornduff, 1983). При отсутствии самонесовместимости у гетеростильных видов или слабом ее проявлении такие растения способны давать семена при самоопылении.

Особого внимания заслуживает идея о возможной связи между гетеростилией и двудомностью, впервые высказанная Ч. Дарвином. Эта концепция возникла в первую очередь бла-

годаря особенностям структуры популяций у ди- и тристильных растений (1:1). По предположению Ч. Дарвина, у одних форм (обычно короткостолбчатых) могла происходить редукция женских органов, у других (длинностолбчатых) – мужских. Таким образом гетеростильные растения могли превратиться в двудомные. Подобная редукция отмечена у некоторых представителей сем. *Rubiaceae*, а также и в других семействах. Так, в роде жестер (*Rhamnus lanceolata*, сем. *Rhamnaceae*) наблюдается постепенный переход от гетеростилии к двудомности. Короткостолбчатая форма более плодovита, чем длинностолбчатая. Последняя в этом плане приближается к тычиночным особям двудомных растений. Кроме того, в этом роде зарегистрированы наряду с гермафродитными – крушина ломкая (*R. frangula*=*Frangula alnus*) и истинно двудомные растения – жестер слабительный (*R. cathartica*).

По мнению современных исследователей, в эволюции гетеростилии в двудомность велика роль опылителей. Гетеростилия, судя по ее морфологическому проявлению, предполагает возможность опыления разными группами насекомых. Однако последние в качестве опылителей весьма неравноценны. У многих видов короткостолбчатые цветки могут опылять только длиннохоботковые опылители: перепончатокрылые, чешуекрылые и птицы. Короткохоботковые перепончатокрылые и двукрылые эффективно опыляют только длинностолбчатые цветки. В случае перемены у некоторых дистильных растений длиннохоботковых опылителей на короткохоботковые будут опыляться только длинностолбчатые цветки пыльцой с длинных тычинок. Неопыляемые короткие пестики (у короткостолбчатых форм) и короткие неиспользуемые тычинки (у длинностолбчатых) становятся рудиментарными, и дистилия постепенно эволюционирует в двудомность. Например, виды группы *Linum perenne* могут опыляться крупными насекомыми (пчелы) и мелкими (двукрылые). Эффективное опыление у этих дистильных растений обеспечивается двумя типами опылителей. Однако при наличии одного типа опылителей указанные растения выступают как двудомные. Подобное приспособление следует рассматривать как переход от гетеростилии к двудомности.

Подчеркивая сходство между двудомностью и гетеростилией, Дарвин указывает на несомненное преимущество гетеростильных растений перед двудомными. У последних только половина особей (в лучшем случае!) производит семена, а у гетеростильных растений с их обоеполюми цветками все флоральные формы ока-

зываются плодущими. В то же время, подчеркивает Ч. Дарвин, гетеростильные растения не имеют преимуществ перед самонесовместимыми видами (автор называет их самостерильными). Последние, если они оказываются рядом, способны дать семена, поскольку многие виды цветковых растений являются частично самонесовместимыми. Напротив, если по соседству произрастают две особи одной флоральной формы, опыление между ними не приводит к завязыванию семян. Подобное положение связано с тем, что у гетеростильных растений различные механизмы в цветке морфологического характера, препятствующие самоопылению, “подкрепляются” и физиологическим барьером – самонесовместимостью. Поскольку последняя у гетеростильных растений сочетается с гетероморфизмом, ее называют гетероморфной несовместимостью. Подавление роста пыльцевых трубок при самоопылении у короткостолбчатых растений (например, у примулы бесстебельной *Primula acaulis*) происходит на рыльце, у длинностолбчатых – в тканях столбика или, реже, на рыльце.

Таким образом, гетеростилия определяется относительно редкой комбинацией морфологических, физиологических и генетических механизмов, способствующих перекрестному опылению. Тем не менее случаи самоопыления не исключены и у гетеростильных видов.

3.4. Суточный ритм цветения как приспособление к перекрестному опылению

Суточная ритмика цветения тесно связана с процессом опыления. Благодаря приуроченности цветения к конкретному времени суток цветки распускаются и бывают открыты в то время, когда активны определенные агенты опыления.

Явление суточной периодичности раскрытия и закрывания цветков некоторых растений было давно известно ботаникам. Еще Карл Линней наблюдал и классифицировал движения цветков в зависимости от времени суток. В Швеции (в Упсале) им были созданы знаменитые «цветочные часы» (или «часы флоры»). Он объединил растения по времени, когда раскрываются и закрываются их цветки, и нашел для каждого часа определенное количество видов. Разумеется, эти часы были правильными только для широты Упсалы (60° с. ш.).

Во второй половине XIX – начале XX в. физиологическая сторона движения растений, в частности механизм периодического раскрытия и закрывания цветков, изучалась видней-

шими ботаниками того времени (Декандоль, Пфеффер, Ч. Дарвин, Ф. Дарвин и др.). Результаты прежних работ и новых исследований по суточному ритму движений и физиологических процессов у растений обобщены Д. Голдсмитом и А. Хафенрихтером (Goldsmith, Hafenrichter, 1932). Э. Бюннинг (1961) выдвинул гипотезу «физиологических часов». Суть ее заключается в существовании у большинства живых организмов внутренней, передающейся по наследству способности измерять время – биологических часов. Механизм биологических часов локализован в клетке. В. Миус (Meeuse, 1968) пришел к выводу, что к ритму открывания и закрывания цветков причастна система фитохрома¹. Этой же точки зрения придерживаются и современные исследователи (Гэлстон, Девис, Сэттер, 1983; Чуб, 2005 и др.).

Суточные ритмы раскрывания цветков вышеназванными учеными рассматриваются как одно из проявлений биологических ритмов – периодически повторяющихся изменений интенсивности и характера биологических процессов и явлений. Биологические ритмы наследственно закреплены и являются важнейшими факторами естественного отбора и адаптаций организмов. Термин «суточные ритмы» часто используют как синоним циркадных ритмов.

Цветковые движения играют большую роль в защите генеративных органов от неблагоприятного воздействия среды (дождь, холод и т.п.), содействуют или препятствуют допуску насекомых-опылителей или других агентов опыления. Движения околоцветника, как будет показано далее, могут способствовать или препятствовать самоопылению.

Движения листочков околоцветника обуславливаются прежде всего влиянием света и температуры и носят название фотонастических и термонастических движений. Поскольку в природе такие движения воспроизводятся главным образом под влиянием смены дня и ночи, их объединяют под общим собирательным термином «никтинастические движения».

Механизм этих движений в большинстве случаев связан с неравномерным ростом внутренних и внешних сторон листочков околоцветника, обусловленных ростом клеток соответственно верхней и нижней сторон. Это явление особенно характерно для термонастических движений. Так, если начавший раскрываться цветок тюльпана перенести с улицы в теплую

комнату, сразу же фиксируется усиленное разрастание клеток на внутренней стороне листочков околоцветника. Благодаря этому цветок начинает понемногу распускаться. Внешняя сторона листочков околоцветника становится более или менее выпуклой, и цветок принимает бокальчатую форму. При закрывании интенсивнее разрастается наружная сторона листочков околоцветника, а внутренняя свой рост прекращает. Кроме того, при движении листочков околоцветника отмечены и изменения тургорного состояния клеток эпидермиса их наружной и внутренней поверхности.

Большинство цветков реагируют не на температурные импульсы, быстро сменяющиеся в течение суток, а прежде всего на смену света и темноты с одновременным действием и температуры. Кроме того, необходимо различать цветки, которые способны раскрываться и закрываться несколько раз в течение своей жизни (гемеранты) от распускающихся лишь один раз и затем увядающих. Продолжительность цветения отдельных цветков колеблется от нескольких минут до 80 дней в зависимости от количества пыльцы в отдельных цветках и от количества цветков на особи. Цветки с многочисленными тычинками и обильной пылью (например, у мака) обычно очень недолговечны, в то время как цветки, имеющие всего один пыльник (большинство орхидей), остаются жизнеспособными в продолжение нескольких недель. Если на особи развивается всего 1–3 цветка, последние долго остаются раскрытыми и не вянут – вороний глаз (*Actaea spicata*), одноцветка (*Moneses uniflora*), подснежник (*Galanthus nivalis*) и др. Чем дольше цветки остаются свежими и раскрытыми, тем больше у них шансов для осуществления перекрестного опыления.

Продолжительность цветения особи значительно увеличивается не только при большом количестве цветков на генеративных побегах (например, у крестоцветных), но и при распускании цветков через определенные промежутки времени, а не друг за другом. Например, у росянки новые цветки раскрываются через один день независимо от погодных условий. Таким образом, продолжительность цветения отдельной особи значительно возрастает.

В зависимости от приуроченности раскрывания цветков к определенному суточному периоду различают растения с утренним, дневным, вечерним, ночным, круглосуточным и двуразовым ритмом цветения. При этой классификации во внимание принимается время распускания цветков, а не тот период суток, в течение которого они бывают открыты. Так, цветки многих видов смолёвки, дрёмы белой и других

¹ Для углубленного изучения проблемы биологических часов следует обратиться к сборнику «Биологические часы» (1964) и соответствующим главам в учебниках по физиологии растений

растений распускаются вечером и поэтому относятся к вечернему типу, хотя остаются открытыми на протяжении всей ночи. Большинство дневных цветков перестает распускаться или даже закрываются с уменьшением интенсивности дневного света, т. е. к вечеру, в то время как у ночных цветков закрывание венчиков вызывается уже нарастанием световой интенсивности.

Природа внешних стимуляторов неодинакова для растений с разным суточным ритмом цветения. Так, у растений с утренним типом распускания цветков ведущим выступает фактор света, действующий одновременно с температурой (рис. 10). Особенно отчетливо это проявляется у сложноцветных – видов одуванчика, козлобородника, цикория дикого, осота полевого и др. Так, при затенении корзинок этих растений светонепроницаемыми изоляторами цветение приостанавливается, несмотря на почти одинаковую температуру воздуха под изолятором и вне его.

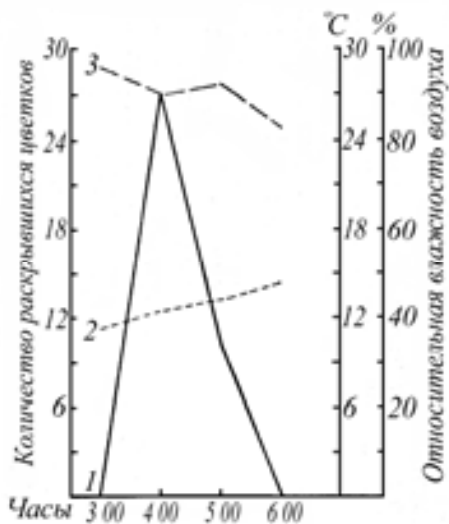


Рис. 10. Утренний тип распускания цветков у зверобоя изящного (*Hypericum elegans*):

1 – количество раскрытых цветков; 2 – температура воздуха; 3 – относительная влажность воздуха (Демьянова, Пономарев, 1979а)

У некоторых растений, например у вьюнка полевого (*Convolvulus arvensis*) и ипомеи пурпурной (*Ipomoea purpurea*), несмотря на утренний тип цветения, свет не влияет на раскрытие цветков. Они распускаются лишь при температуре 19–20°. Ведущим фактором выступает температура. У портулака крупноцветкового (*Portulaca grandiflora*) утреннее раскрытие цветков тоже обусловлено в первую очередь повышением температуры, а свет также не является необходимым фактором движения цветков. В утренние часы при перенесении в помещение с более высокой температурой цветки этого растения раскрываются и, наоборот, рас-

крытые цветки под действием низкой температуры закрываются. Лепестки реагируют на разницу температуры в 2°.

У растений с дневным ходом распускания цветков обнаруживается тесная связь с температурными условиями в приземном слое воздуха (рис. 11). Раскрывание цветков у них определяется главным образом суточным ходом температуры. Примерами могут служить растения из семейств бобовые, губоцветные, зонтичные, лилейные и др. Большинство из них можно характеризовать как термонастические. Опыление растений этой группы осуществляют дневные опылители – пчелы, шмели, дневные бабочки, осы, птицы.

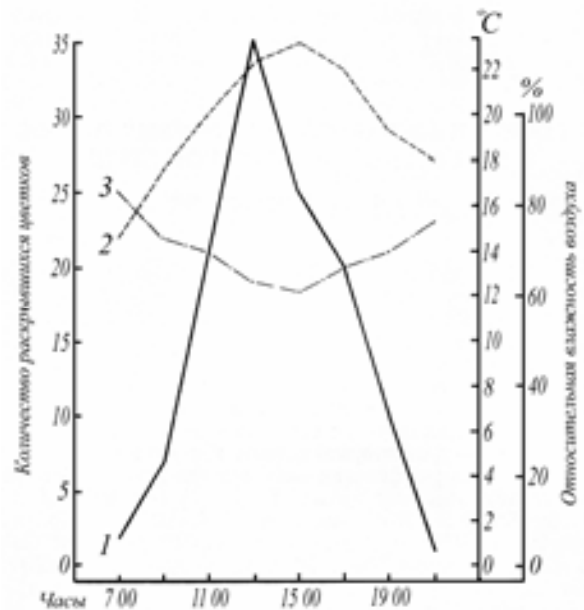


Рис. 11. Дневной тип распускания цветков у эспарцета песчаного (*Onobrychis arenaria*).

Обозначения те же, что и на рис. 10 (Пономарев, Демьянова, Лыков, 1978)

Для растений с вечерним типом распускания цветков ведущим фактором является уменьшение света (рис. 12). У них свет лимитирует цветение. Они относятся к фотонастическим растениям. Примером могут служить растения из семейств гвоздичные: дрёма белая (*Melandrium album*), смолёвки (*Silene multiflora*, *S. nutans*, *S. chlorantha*), белоцветковые виды гвоздики (*Dianthus acicularis*, *D. rigidus* и др.), ослинниковые (ослиник двулетний *Oenothera biennis*) и др. Опыление у этих растений совершают ночные опылители (ночные бабочки, летучие мыши и др.). Интересные опыты были проделаны со знаменитой викторией королевской (*Victoria regia*) в Южной Америке. Ее цветки раскрываются при заходе солнца около 18 ч. и только в это время. Процесс занимает примерно 30 мин. Опыт с затенением бутонов с целью вызвать раскрытие цветков в любое

время дня до 18 ч. не дал результатов. Только после этого времени достаточно 30 мин. затенения, чтобы произошло раскрытие цветков. В искусственных условиях (например, в оранжереях Мюнхена) раскрытие бутонов происходило также при заходе солнца – в июне около 20 ч., в сентябре – около 18 ч. Процесс раскрытия цветков оказался более длительным – 60–90 мин.

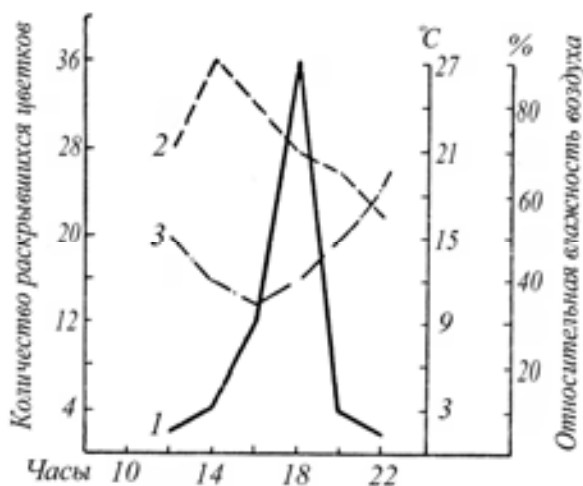


Рис. 12. Вечерний тип распускания цветков у гвоздики иглолистной (*Dianthus acicularis*).

Обозначения те же, что и на рис. 10 (Демьянова, Покатаева, 1977)

В умеренных широтах ночная ритмика цветения среди энтомофилов является довольно редкой. Например, она отмечена у коровяков фиолетового (*Verbascum phoeniceum*) и черного (*V. nigrum*) (рис. 13). Гораздо чаще ночной ритм цветения встречается у тропических растений, где опылителями являются ночные бражники и летучие мыши. В сухом и жарком климате ночное цветение и опыление являются средствами адаптации во избежание негативных влияний высоких дневных температур.

Круглосуточное распускание цветков отмечено В.А. Верещагиной (1966) у многих типичных растений темнохвойной тайги, что связано с выровненностью температуры и влажности воздуха в течение суток под пологом тайги. По наблюдениям М.С. Кайгородовой (1972) у подавляющего большинства энтомофилов Полярного Урала при круглосуточном освещении цветки распускались также круглосуточно, но наиболее интенсивно в теплые дневные часы (вересковые, брусничные, бобовые, норичниковые, розоцветные, камнеломковые и многие другие). По мнению автора, подобный ритм распускания цветков энтомофильных растений Полярного Урала (рис. 14) способствует их перекрестному опылению, так как у шмелей (основных опылителей) наблюдается почти круг-

лосуточная активность. К такому же выводу пришел и Е.А. Тихменев (1974), изучая анэкологию растений арктической тундры о. Врангеля. У ранневесенних растений широколиственного леса (эфемероидов): пролески сибирской (*Scilla sibirica*), хохлатки плотной (*Corydalis solida*), гусяного лука желтого (*Gagea lutea*) и др. – суточный ход распускания цветков относительно неустойчив и целиком определяется ходом температуры. Распускание цветков приходится у них на наиболее теплое время суток. Таким образом, цветки ранневесенних растений являются термонастичными и в этом отношении напоминают цветки арктических растений (Антонова, 1972).

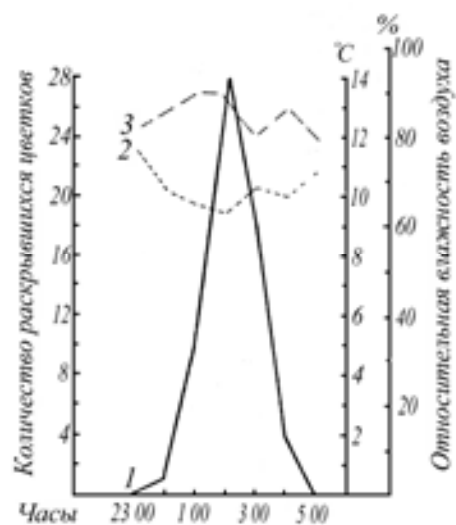


Рис. 13. Ночной тип распускания цветков у коровяка фиолетового (*Verbascum phoeniceum*).

Обозначения те же, что и на рис. 10 (Демьянова, Пономарев, 1979а)

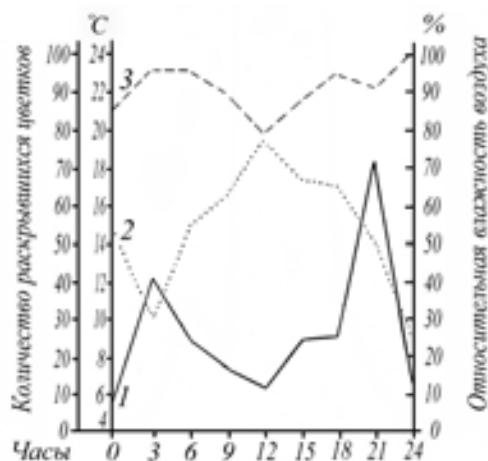


Рис. 14. Круглосуточный тип распускания цветков у голубики (*Vaccinium uliginosum*).

Обозначения те же, что и на рис. 10 (Кайгородова, 1975)

В зависимости от погодных условий суточные ритмы цветения могут изменяться. Наибольшую чувствительность к изменениям пого-

ды проявляют горечавковые в сравнении с представителями других семейств. Колебания температуры, освещенности, влажности воздуха вызывают у них почти мгновенное закрывание и открывание цветков. Особую мобильность в этом плане проявляют виды *Gentiana* (горечавка). Так, у произрастающей на уровне верхней границы леса в Скалистых горах Северной Америки *Gentiana algida* наблюдалось быстрое закрывание цветков при наступлении грозы и открывание при благоприятных условиях. Выявлено, что закрывание венчика обусловлено холодными температурами воздуха. Если закрывание цветка предотвращалось искусственно, то количество пыльцы после одного дождя уменьшалось на 40%, а выход семян за сезон снижался – на 42% (Yunum, Smith, 1994).

Лабильность суточного ритма цветения и его адаптационное значение известно, в первую очередь, из районов с суровым климатом: тундр (Шамурин, 1958б, 1966; Кайгородова, 1975; Тихменев, 1976 и др.), сухих горных степей Монголии (Беспалова, 1978а, б), высокогорий Восточного Памира (Новожилова, 1984). Последним автором, проводившим наблюдения за суточным ритмом цветения в разных высотных градиентах, отмечено, что в прохладную погоду распускание цветков на большей высоте происходит на 1–1,5 ч. позднее, чем на меньшей.

Подавляющее большинство анемофильных растений характеризуется утренней (точнее, раннеутренней) ритмикой раскрытия цветков¹. Рассеивание пыльцы утром следует рассматривать как приспособление к ветроопылению, поскольку температурные условия и относительная влажность воздуха в это время суток наиболее благоприятны для сохранения жизнеспособности пыльцы анемофильных растений. Утренний ритм раскрытия цветков свойствен польням (Беспалова, 1964а; Пономарев, Лыкова (Демьянова), 1966; Новожилова, 1984), пустынным маревым (Беспалова, 1964б; Демьянова, 1969, 1970, 1977а, б; Демьянова, Зубенина, 1978) и ситниковым (Антонова, 1972, 1976; Новожилова, 1974; Пономарев, Подосенова, 1974; Алексеев, 1981 и др.). Однако, как показали наблюдения Е.А. Тихменева (1979) на о. Врангеля, у арктических осок наблюдается круглосуточное выдвигание тычинок, но вскрывание пыльников отмечено только в околополуденные часы.

¹ У анемофильных растений суточный ритм раскрытия цветков определяется по тычиночной стадии (выдвиганию пыльников) у обоеполюх цветков (злаки, польни и др.) или по раскрытию тычиночных цветков в случае раздельнополости (однодомные и двудомные растения).

Огромная литература по суточной ритмике цветения посвящена злакам². Распускание цветков у них начинается с раздвигания цветковых чешуй, вызываемого набуханием лодикул за счет поглощения воды из соседних тканей. Набухая, они производят сильное давление, что вызывает отодвигание в сторону наружной цветковой чешуи и раскрытие цветков. Осмотическое давление в лодикулах во время цветения повышается в 2–3 раза. После цветения лодикулы спадаются в тонкие пленочки.

По характеру суточной периодичности цветения и опыления выделяют следующие группы злаков: ночные, утренние, околополуденные, послеполуденные, вечерние, с двух разовым цветением (утро и вечер) и круглосуточно цветущие (Пономарев, 1964). В пределах одного рода разные виды злаков могут цвести в разное время.

В средних широтах большинство злаков цветет утром и многие после полудня. В тропиках дело обстоит точно так же, но там, кроме того, некоторые группы злаков (например, сорговые) цветут преимущественно ночью.

Ночное цветение у северных внетропических злаков представляет редкое явление, оно отмечено у немногих видов. А.Н. Пономарев (1966) наблюдал ночное цветение у перистых ковылей (*Stipa pennata*, *S. zaleskii*) и других степных злаков в Троицком лесостепном заказнике (Челябинская обл.). Раскрывание цветков у ковылей в теплые ночи начиналось около полуночи – в 23.30–24 ч. при температуре 17,8–19,2° и относительной влажности воздуха 69–78%. Нередко поздно вечером (21–22 ч.) цветение наступало также и у овсяницы красной (*Festuca rubra*), тимофеевки степной (*Phleum phleoides*) и мятлика узколистного (*Poa angustifolia*), а пыление продолжалось всю ночь (до 4 и даже 6 ч. утра), причем наиболее интенсивным оно было в околополуденные часы. Однако в холодные ночи (< 8–10°) цветение и пыление указанных видов смещается к утренним часам с более высокой температурой воздуха.

Примечательно, что у злаков тропического происхождения (триба сорговые) ночной ритм цветения отмечен в световых и климатических условиях и средних широт. Так, у сорго обыкновенного (*Sorghum vulgare*) и сорго суданского (*S. sudanensis*) цветение оставалось ночным или было слегка сдвинуто на ранние утренние часы

² Здесь мы касаемся в основном работ пермских и харьковских антокологов. Заинтересованных лиц отсылаем к сводкам по цветению злаков А.Н. Пономарева (1964), Whithead (1969, 1983), Connor (1979, 1986), Linder (2000) и др.

(рис. 15) при пониженной температуре (Банникова, 1970).

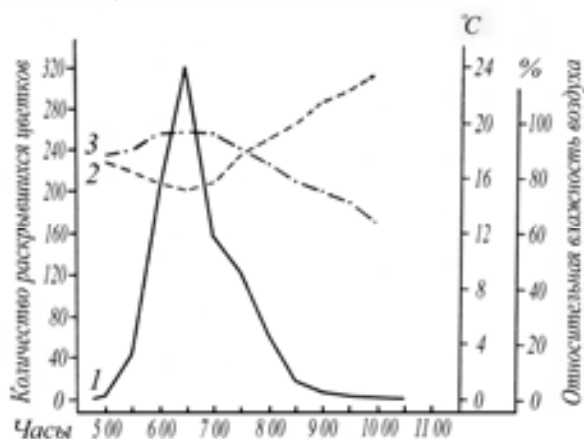


Рис. 15. Суточный ход распускания цветков у сорго обыкновенного (*Sorghum vulgare*).

Обозначения те же, что и на рис. 10 (Банникова, 1970)

Ведущим экологическим фактором для цветения злаков является температура. Для каждого вида имеются свои кардинальные температурные точки цветения (максимальная, минимальная, оптимальная температура). Колебания температуры стимулируют начало цветения. Относительная влажность воздуха не регулирует суточных сроков цветения, но является важным экологическим фактором, поскольку пыльца злаков очень чувствительна к сухости воздуха. Интенсивность света не играет роли для злаков, цветущих в светлое время суток, тогда как для ночных злаков свет (а точнее, его отсутствие) имеет решающее значение. Цветению злаков способствует механическое сотрясение соцветий при ветре, усиливая или ускоряя его. Например, известно, что рожь при ветре процветает быстрее, чем при тихой погоде.

Суточная ритмика цветения утренних и послеполуденных злаков протекает по-разному, в чем проявляется ее адаптация к резко отличным условиям этих периодов суток (Пономарев, Букина, 1953; Пономарев, Турбачева, 1962; Пономарев, 1964).

Утро представляет наиболее благоприятное время для цветения злаков. В это время относительная влажность воздуха бывает наибольшей (70–80%), а температура воздуха пониженной (менее 16–18°). У утренних (а также ночных) злаков пыльца не подвергается губительному действию дневного зноя и сухости воздуха. Цветение и опыление этих злаков длится около 4–6 ч., нарастая и затухая постепенно, и характеризуется одновершинной кривой. Такое цветение можно назвать постепенным. К злакам с утренней ритмикой цветения относятся овсяница луговая, райграсс высокий, костер Бенекена и др. (Пономарев, 1964; Пономарев, Ершова, 1978).

К утренним злакам очень близки злаки с двухразовым (утренним и вечерним) цветением в пределах суток. Такое двукратное цветение описано у ломкоколосника высокого, душистого колоска (*Anthoxanthum odoratum*), ежи сборной (*Dactylis glomerata*), тимофеевки луговой (*Phleum pratense*). У перечисленных растений более обильным и постоянным бывает утреннее цветение, а вечернее – редким, случайным и слабым (Пономарев, 1964).

Круглосуточное цветение отмечено В.А. Банниковой и М.Б. Гузик (1983) у видов зубровки (*Hierochlōa glabra*, *H. odorata*, *H. repens*) и у некоторых арктических злаков, в частности овсяниц (*Festuca* L.) (Левковский, Тихменев, 1977). В условиях высокоширотной Арктики у анемофилов, как и у энтомофилов, суточная периодичность опыления нередко нарушается, проявляясь лишь в благоприятных погодных условиях. Однако и в последнем случае максимальное количество открывшихся цветков приходится на определенные часы суток в зависимости от видовой принадлежности.

Совсем иначе протекает цветение и опыление послеполуденных злаков (Пономарев, 1960а, 1964; Пономарев, Турбачева, 1962; Пономарев, Русакова, 1968; Гузик, 1973). Они цветут и пылят при очень высокой температуре (около 30° и более) и низкой относительной влажности воздуха. Их пыльца в этих условиях недолговечна и утрачивает способность к прорастанию даже через 3–5 мин после рассеивания, если температура очень высокая. Казалось бы, что в этих ксеротермных условиях послеполуденного времени перекрестное опыление злаков с помощью ветра обречено на неудачу. Однако это не так. У них обнаружено замечательное приспособление к этим крайним условиям среды в форме взрывчатого и порционного цветения (Пономарев, 1964). Оно протекает довольно однотипно у всех злаков послеполуденного (предвечернего) ритма цветения (рис. 16). Вначале в популяции появляются у немногих особей единичные раскрытые цветки – предвестники приближающегося цветения. Последнее в дальнейшем не нарастает постепенно, а происходит сразу, спустя некоторое время (от 15–30 мин. до 2–3 ч.) после появления первых раскрытых цветков.

Взрывчатое цветение – это внезапное, одновременное, массовое и стремительное раскрытие цветков у локальной популяции вида, осуществляющееся в мгновение ока как бы по мановению волшебной палочки. Порционное цветение представляет особую форму взрывчатого (Пономарев, Турбачева, 1962; Пономарев, 1964; Банникова, 1964). В этом случае в пределах су-

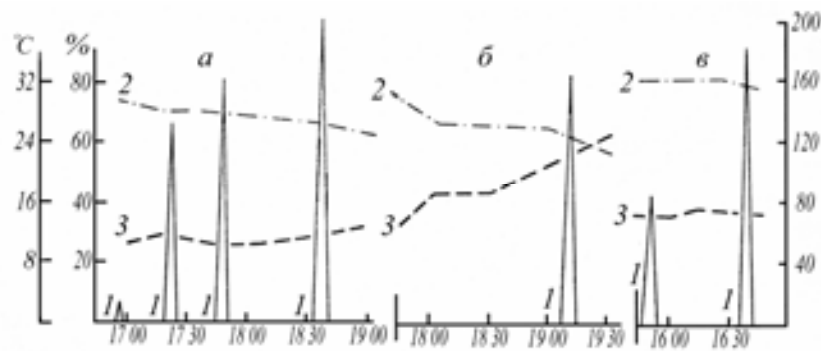


Рис. 16. Взрывчатое и порционное цветение злаков:
 а – у *Bromus inermis*; б – у *B. riparius*; в – у *Agropyron pectinatum*. Обозначения те же, что и на рис. 10 (Пономарев, Турбачева, 1962)

точного периода цветения бывает не один, а два-три последовательных взрыва цветения. Следует заметить, что одиночные взрывы цветения бывают более мощные, чем порционные. Эта разница особенно заметна в дни после предшествующей длительной задержки цветения из-за прохладной погоды. Взрывы цветения длятся лишь 3–5 мин., а пауза между ними, когда раскрытия цветков совсем не происходит, продолжается 30–60 мин., а иногда даже до 1,5–3 ч.

Одиночные и порционные взрывы цветения вызываются колебаниями температуры (0,5–2°), обычно ступенчатыми, преимущественно в сторону ее понижения. Поэтому-то эти злаки и цветут после полудня, когда уже начинается понижение температуры после дневного максимума. Таков механизм экологической регуляции («волшебной палочки») последовательных взрывов цветения, осуществляющийся у локальной популяции строго одновременно на значительной площади. Все особи вида в данной местности цветут и рассеивают пыльцу абсолютно синхронно.

Взрывы цветения можно вызвать искусственно. Для этого нужно внести в более прохладное помещение лаборатории или комнаты срезанные соцветия злака или затенить плотной тканью участок популяции. Из-за понижения температуры в тени через 5–7 мин. произойдет взрыв цветения. Пыление у таких послеполуденных злаков длится обычно 5–10 мин. Опыление у них осуществляется в немногие минуты, поскольку, как уже указывалось, их пыльца быстро теряет жизнеспособность.

В качестве примеров послеполуденных злаков со взрывчатым и порционным цветением

можно назвать костер безостый (*Bromopsis inermis*), костер береговой (*B. riparius*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*), пырей средний (*E. intermedia*), ячмень короткоостый (*Hordeum brevisubulatum*) и многие другие злаки (Пономарев, Турбачева, 1962; Пономарев, 1964).

По выражению А.Н. Пономарева (1964, 1966), взрывчатое и порционное цветение – своеобразное, замечательное, тонкое, гибкое и важное приспособление злаков к опылению ветром в крайних ксеротермных условиях послеполуденного времени. Опыление осуществляется в краткие мгновения. Тончайшая экологическая регуляция одиночных и порционных взрывов цветения обеспечивает точную синхронизацию их, что повышает эффективность перекрестного опыления при помощи ветра.

Таким образом, динамическая анемофилия, в той или иной форме, свойственна многим ветроопыляемым растениям. Однако некоторые анемофилы цветут и пылят в течение всего светлого времени суток (клещевина обыкновенная – *Ricinus communis*, конопля посевная – *Cannabis sativa* и др.). Ветроопыляемые деревья и кустарники (ольха клейкая – *Alnus glutinosa*, ольха серая – *A. incana*, орешник – *Corylus avellana*) в течение суток цветут длительное время, но основную массу пыльцы рассеивают около полудня. Тем не менее можно полагать, что суточная периодичность опыления является если не всеобщей, то все же широко распространенной у ветроопыляемых растений. Это важное приспособление к опылению ветром.

4. ПОЛОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

4.1. Классификация половых типов и форм растений и их распространение среди цветковых

Разнообразие половых форм среди покрытосеменных рассматривается как радикальное приспособление к перекрестному опылению. Первая классификация половых форм цветковых растений была предложена К. Линнеем в 1735 г. в работе «Systema Naturae». Она основывалась на признаках обоеполости или раздельнополости цветков изучаемого вида и характере распределения полов на отдельных особях. Линней выделил 4 основные сексуальные группы: гермафродитные, однодомные, двудомные и полигамные растения. К последним он относил виды, у которых в пределах одной особи или на разных особях, кроме обоеполых цветков, отмечаются и однополые. Такое подразделение, разумеется, носило слишком общий характер.

Более подробная классификация принадлежит А. Кернеру (1902). Он выделил 15 половых типов цветков. Однако эта классификация крайне условна и довольно субъективна. Автором должным образом не определена разница между отдельными половыми типами цветков (например, между ложно-обоеполыми плодущими цветками и настоящими плодущими цветками; ложно-обоеполыми тычиночными и настоящими тычиночными цветками), в результате чего в сущности одни и те же сексуальные типы растений оказались размещенными в разных половых группах. Тем не менее классификация А. Кернера наглядно демонстрирует многообразие проявления пола у цветковых растений.

В дальнейшем в трудах Ц. и Х. Ямпольских (Yampolsky C., Yampolsky H., 1922), К. Корренса (Correns, 1928), М.А. Розановой (1935), В.А. Моношко (1937), А.Е. Кожина (1941), Е.Л. Кордюм и Г.И. Глущенко (1976) была дана более стройная и детальная систематизация половых типов, отмеченных среди покрытосеменных. Однако, по нашему мнению (Демьянова, 1990), в этих классификациях следует более четко разграничивать типы и формы половой дифференциации цветковых. Мы предлагаем выделить 4 основных сексуальных типа покрытосеменных, каждый из которых, в свою очередь, состоит из нескольких половых форм. С внесенными нами изменениями классификация приобретает следующий вид:

I тип. Гермафродитные растения. Имеют только обоеполые цветки.

II тип. Однодомные растения (монойки-

сты). Разные половые типы цветков встречаются в пределах одной особи. Среди них выделяют следующие половые формы:

а) собственно однодомные (моноэцичные, эумонойкисты). Сюда относятся раздельнополые растения, развивающие тычиночные и пестичные цветки на одной особи (береза, дуб, орешник, кукуруза и др.);

б) андромоноэцичные растения (андромонкойкисты). У них обоеполые и тычиночные цветки располагаются на одной особи (многие зонтичные, злаки, розоцветные);

в) гиномоноэцичные растения (гиномонкойкисты). Имеют обоеполые и пестичные цветки на одной особи (многие сложноцветные (например, полыни), маревые, губоцветные, гвоздичные и др.);

г) тримонаэцичные растения (тримонкойкисты, или полимонойкисты). Имеют в пределах одной особи обоеполые, пестичные и тычиночные цветки (многие аралиевые, конский каштан, клен платановидный и др.).

III тип. Двудомные растения (диэцичные). У них тычиночные и пестичные, обоеполые и тычиночные или обоеполые и пестичные цветки располагаются на разных особях. Они подразделяются на следующие формы:

а) собственно двудомные растения (эудийкисты). Здесь одна группа особей формирует только пестичные цветки, а другая – только тычиночные (осина, тополь, ивы, конопля и др.);

б) андродиэцичные растения (андродиойкисты). Наряду с особями, развивающими только обоеполые цветки, встречаются экземпляры только с тычиночными цветками (чемерица Лобеля, некоторые лютики и др.);

в) гинодиэцичные растения (гинодиойкисты). Здесь одна группа особей имеет только обоеполые цветки, другая – только пестичные (многие губоцветные, гвоздичные, ворсянковые и др.);

г) многобрачно-двудомные растения (полидийкисты). У них тычиночные и пестичные цветки расположены на разных особях, причем к одному полу примешиваются цветки другого пола или обоеполые (щавель конский).

IV тип. Трехдомные (триэцичные) растения (триойкисты или полидийкисты). Разнообразие сексуальных типов цветков и их сочетаний проявляется в пределах трех или более особей вида:

а) трехдомные растения (триэцичные, триойкисты). Имеют группы особей соответственно трем сексуальным типам цветков – обоеполые,

тычиночные и пестичные (виды джужгуна – *Callicigonum*, курильский чай, ясень обыкновенный и др.);

б) собственно многодомные растения (полиэцичные). Здесь отмечается разнообразие сочетаний тычиночных, пестичных и обоеполых цветков в пределах трех и более особей (виды клена).

Кроме названных понятий в ботанической литературе широко используется термин “полигамные растения”, предложенный К. Линнеем. К ним относят многодомные растения, которые наряду с обоеполыми имеют и однополые цветки в различном их распределении на одной, двух, трех и более особях (андромоно- и андродиэцичные, гиномоно- и гинодиэцичные, тримоно- и триэцичные и полиэцичные растения).

Разнообразие половых типов и форм у покрытосеменных и связанных с полом различий в репродуктивной и вегетативной сферах требует введения широкого и емкого понятия – “половой полиморфизм”. Под половым полиморфизмом следует понимать наследственно устойчивые морфолого-физиологические различия, связанные с дифференциацией пола особей или цветков.

Рассмотренные классификации половых типов растений базируются лишь на морфологических признаках цветков. Они не учитывают других важнейших характеристик цветков, влияющих на степень выраженности того или иного пола.

Так, на половое состояние растений большое влияние оказывает диогогамия и гетеростилия. Как уже говорилось, при четко выраженной диогогамии, заключающейся в резкой демаркации тычиночной и рыльцевой фаз, диогогамные цветки становятся функционально однополыми (сем. *Ariaceae*, *Dipsacaceae*). В указанных таксонах диогогамия (в форме протандрии) часто бывает свойственна не только отдельным цветкам и соцветиям, но и всему растению в целом. При этом одно и то же растение выступает последовательно и многократно то в тычиночной, то в рыльцевой фазе, т.е. как функционально однополое растение. К такому выводу в отношении некоторых зонтичных пришел А.Н. Пономарев (1961а), а позднее С. Вэб (Webb, 1979), исследовавший цветение новозеландских видов этого же семейства.

При гетеростилии флоральные формы (коротко-, средне- и длинностолбчатые), не будучи раздельнополыми, выступают по отношению друг к другу как функционально однополые растения. Полная плодовитость наблюдается только при вполне определенных комбинациях скрещивания. Ныне это явление, как указыва-

лось ранее, объясняется наличием гетероморфной самонесовместимости.

Многообразие полового состояния цветковых растений увеличивает мужская и женская стерильность. В подобных случаях обоеполые цветки в зависимости от степени стерильности гинецея или андроцея выступают как однополые или почти однополые, и такие растения называют физиологически мужскими или физиологически женскими (Розанова, 1935).

Женская стерильность у растений исследована крайне неудовлетворительно. В литературе почти полностью отсутствуют сведения о степени распространения среди растений этого типа стерильности и причинах, ее вызывающих, не существует и классификации женской стерильности.

Напротив, мужская стерильность у растений изучена достаточно подробно, что обусловлено главным образом возможностью прикладного использования данного явления в практике растениеводства. К мужской стерильности, как указывает В.А. Крупнов (1973), относят все случаи, когда пыльца у растений совсем не формируется или оказывается нежизнеспособной, или развивается нормально, но вследствие разных причин не может высыпаться из пыльников. Мужская стерильность у растений вызывается наследственными факторами и неблагоприятными условиями внешней среды (недостаточностью освещения, влажности, низкими или, напротив, высокими температурами, скудностью минерального питания и другими причинами). В зависимости от причинного фактора существует несколько классификаций мужской стерильности (Рыбин, 1935; Jain, 1959; Крупнов, 1973, Budar, Pelletier, 2001 и др.).

Наиболее интенсивному изучению подвергся один из наследственно обусловленных типов мужской стерильности – цитоплазматическая (ЦМС), контролируемая по материнской линии. Этой проблеме посвящено огромное количество работ, в том числе и монографического характера (Сэджер, 1966; Орел, 1972; Крупнов, 1973 и др.). Интерес к этому вопросу связан с возможностью использования ЦМС для нужд селекционной практики и сельского хозяйства (получения гетерозисных гибридов многих культурных растений). При всех проявлениях мужской стерильности гермафродитные и однодомные растения функционируют как однополые женские, усиливая этим неоднородность полового состава популяций данного вида.

Половое разнообразие растений увеличивает и наличие в популяции интерсексуальных особей. Следует отметить, что это понятие в литературе трактуется неоднозначно – в узком и

широком смысле. В первом случае данное представление относят лишь к раздельнополым особям, имеющим промежуточное проявление признаков пола, приближающих их или к мужскому или к женскому полу (Гуляев, Мальченко, 1983). Во втором случае понятие интерсексов применимо и к гермафродитным растениям, у которых в той или иной степени нарушена мужская или женская репродуктивная сфера (Рыбин, 1935; Гроссет, 1974). Мы, вслед за последними авторами, придерживаемся более широкой трактовки этого понятия. У интерсексуальных особей морфологически обоеполые цветки могут функционировать как однополые в зависимости от степени редукции андроеца или гинецея. Чаще всего стерильности подвергается андроец. Таким образом, половая дифференциация цветковых растений более глубокая, чем это бывает отражено в классификациях их сексуальных типов и форм.

Отметим, что разнообразие половой дифференциации и наличие переходных форм у цветковых растений приводят к необходимости различать морфологические и функциональные особенности половых типов и форм. В результате в англоязычной литературе появился “количественный” подход к описанию пола у растений (Lloyd, 1976, 1979, 1980a, b; Delph, Wolf, 2005 и др.).

В современных исследования англоязычные авторы различают два понятия: “половой диморфизм” и “гендерный диморфизм” (Gender..., 1999)¹. Половой диморфизм (или полиморфизм) – существование различий между двумя (или более) особями или цветками по первичным половым признакам (наличие или отсутствие андроеца и гинецея в цветке) и вторичным (размер околоцветника, нектаропродуктивность и т.д.). Гендерный диморфизм – различия в степени выраженности отцовства или материнства особей, являющихся родителями следующего поколения. Таким образом, гендер – это количественная мера пола у растений. Он основывается на функции и зависит от генетической информации особи, переданной следующему поколению через спермии (пыльцевым родителем) или через яйцеклетку (семенным родителем). Существует несколько оценок гендера у растений (Lloyd, 1980a, b). Обратимся к понятиям фенотипический и функциональный гендер.

Фенотипический гендер вычисляют как долю пестичных цветков относительно общего количества тычиночных и пестичных цветков или как процент цветков, которые развиваются

в плоды на данной особи (Lloyd, 1980b). Фенотипический гендер описывает модель распределения ресурсов особью, но не оценивает ее вклада в следующее поколение относительно других особей в популяции (Lloyd, 1980a).

Функциональный гендер особи расценивает реальный генетический вклад родителей в потомство через мужскую и женскую функции в период от момента опыления до достижения потомством взрослого состояния. Функциональный гендер – это доля генетической информации особи, переданная через яйцеклетки или через спермии следующему поколению (Lloyd, 1980a; Lloyd, Bawa, 1984). Для точной оценки функционального гендера необходимо знать не только количество образуемых спермиев и яйцеклеток особями, но также и численного соотношения полов, степени самоопыления и уровня инбредной депрессии в популяции (Lloyd, 1980a,b). По справедливому замечанию В.Н. Година (2007), такая информация доступна только по небольшой группе растений. Тем не менее, по мнению Н.П. Старшовой (2000), количественный подход продуктивен для изучения процессов детерминации пола при разных системах скрещивания в эволюционном и экологическом аспектах и для выявления значимости сексуализации в репродуктивной биологии вида. Заметим, что термин “гендер” пока практически не используется в отечественной литературе. Расшифровки этого термина нет и в современных генетических словарях.

Определение пола у растений²

Половая дифференциация растений, их классификация и соотношение форм в популяциях, о чем пойдет речь далее, тесно связаны с вопросом наследования пола у растений.

Как известно, впервые ясность в вопросе пола у растений внесли исследования К. Корренса (Correns, 1928). Он установил генотипическое определение пола у двудомных растений и выявил гомогаметность женского и гетерогаметность мужского пола. При гетерогаметности одного из полов последний целиком определяется присутствием или отсутствием у хромосомы. Корренс выделил гены, контролирующие развитие признаков пола (детерминанты), и гены, ответственные за формирование органов размножения (реализаторы пола).

Однако признаки пола могут находиться не только в половых хромосомах, но и в аутосомах.

¹ Интерпретация указанной работы содержится в статье В.Н. Година (2007).

² Подробнее этот вопрос рассматривается в учебном курсе «Генетика» и в специальной литературе по вопросам эволюции пола у растений (Westergaard M., 1958; Mittwoch U., 1973; Смит, 1981; Чайлахян, Хрянин, 1982 и др.).

В этом случае пол определяется балансом аутосом и половых хромосом. Согласно современным воззрениям, пол у растений определяется сложным взаимодействием не только генов ядра, но и цитоплазмы, а развитие признаков пола контролируется не только генотипом, но и факторами внешней среды. Среда имеет особенно большое влияние в реализации признаков пола у смешанополовых организмов, например у однодомных растений. В таких случаях при известных условиях признаки одного из полов полностью подавляются: разнообразные внешние условия могут то усиливать признаки одного пола, то ослаблять признаки другого. В литературе описывается много примеров подобного рода, особенно для однодомных растений (Джапаридзе, 1963, 1965; Чайлахян, Хрянин, 1982; Сидорский, 1991; Хрянин, 2002 и др.).

В работах последних лет хорошо видна попытка учесть данные как внутренних (генетических), так и внешних (экологических) факторов при определении и развитии того или иного пола. В них содержатся следующие общие выводы.

Пол у растений – наследственно-детерминантный признак. Растения, как и животные, генетически бисексуальны, т.е. зигота обладает способностью развиваться и мужской, и женский пол. В дальнейшем развитие признаков пола контролируется не только генетически, но и факторами внешней среды. Различные воздействия внешней среды могут вызывать мутации как генов, контролирующих развитие пола, так и генов-реализаторов пола. В тех случаях, когда имеются выраженные половые хромосомы, среда может оказывать влияние на распределение половых хромосом.

Однако не у всех двудомных растений найдены половые хромосомы¹, т.е. эволюция двудомности не всегда сопровождалась морфологическим разделением половых хромосом. Кроме того, у некоторых двудомных растений имеются формы, промежуточные между чисто женскими и мужскими растениями. Наследование пола в таких ситуациях сложное, и в настоящее время его механизм до конца не выяснен.

4.1.1. Однодомные растения (моноэцичные в широком понимании)

Термин “моноэция”² предложен К. Линнеем (1735). Под этим термином он понимал наличие на одном и том же растении однополых цветков – пестичных и тычиночных. Примерами однодомных растений могут служить представители *Begoniaceae*, *Betulaceae*, *Casuarinaceae*, *Fagaceae*, *Juglandaceae*, *Lemnaceae*, *Palmae*, *Pandanaceae*, *Platanaceae*, *Sapindaceae*, *Sparganiaceae*, *Typhaceae* и других семейств. Указанные таксоны содержат только однодомные виды. В основном однодомные формы (за редким исключением) представлены у *Achariaceae* и *Cucurbitaceae*.

Согласно сводке С. Уампolsky, Н. Уампolsky (1922), однодомные растения составляют около 7% в рамках мировой флоры. В немногих изученных ботанико-географических районах пропорция однодомных видов может быть иной. Например, британская флора содержит 5,4–8,7% однодомных видов, а южно-австралийская – соответственно только 3,1%. В тропических листопадных лесах Мексики доля однодомных видов значительно выше (около 11–12%), чем в предыдущих анализируемых флорах. Такое положение связано, вероятно, с широкой представленностью древесных в тропических флорах, среди которых значительно распространена однодомность.

Наличие однодомности в разных семействах, часто не имеющих родственных связей между собой, приводит к убеждению о независимом ее происхождении в разных филах цветковых. Большинство исследователей придерживаются идеи происхождения однодомности от гермафродитизма. Подтверждением этого служат многочисленные примеры нахождения обоеполых цветков (у видов *Betula*, *Quercus*, *Scirpus*, *Carex*, однодомных *Palmae* и др.) в качестве анцестрального признака, свидетельствующего о происхождении однодомных растений от обоеполых.

Однако некоторые авторы придерживаются мнения о взаимосвязи однодомности и двудомности. Так, D. Lewis (1942) на основании анализа британской флоры сделал вывод, что двудомность могла часто, но не всегда, возникнуть от однодомности. Таким образом признается возможность возникновения двудомности из гермафродитизма, минуя стадию однодомности. Что касается непосредственно отдельных

¹ Гетерохромосомы найдены более чем у 70 видов растений (Хрянин, 2007). Морфологически хорошо выраженные половые хромосомы известны в 4 семействах (*Cannabiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Cucurbitaceae*, *Polygonaceae*) (Wang, Moore, Paterson, 2007).

² Моноэция, монэция (от греч. *monos* – один, *oikion* – дом).

однодомных видов, то одной из возможных причин их перехода от однодомности к двудомности может быть распространение самоопыления и инбредной депрессии в однодомных популяциях.

Согласно статистическим подсчетам моноэция в большей степени свойственна однодольным по сравнению с двудольными. Повидимому, обособление полов среди однодольных заканчивается на этапе однодомности, а у двудольных оно идет дальше – до полной двудомности (Моношкo, 1937; Уильямс, 1967).

Многие исследователи отмечают связь между однополостью и ветроопылением. Однодомные осоки, многие древесные породы (виды *Betula*, *Alnus*, *Quercus*, *Fagus*, *Carpinus* и др.), маревые, будучи анемофилами, подтверждают высказанное предположение. Тем не менее эта связь не абсолютна. По свидетельству McComb (1966), 38% негермафродитных видов Британских островов (в том числе однодомных и двудомных) относятся к энтомофилам. Из этого следует, что однополые растения в этом регионе возникли как в насекомоопыляемых филах (представители *Cucurbitaceae*, *Euphorbiaceae*, *Alismataceae* и др.), так и в ветроопыляемых. Не исключено, что взаимосвязь между однополостью (в частности, однодомностью) и насекомоопылением может быть неодинакова в разных районах земного шара.

В литературе отмечена корреляция между раздельнополостью, в частности однодомностью, и дихогамией в форме протогинии. В первую очередь это относится к ветроопыляемым однодомным растениям как древесным, так и травянистым. У большинства подобных растений, особенно у кустарников и деревьев, пыльца освобождается из пыльников лишь после того, как рыльца уже в течение 2–3 дней (а часто и раньше) становятся восприимчивыми к пыльце. За это время у них происходит только перекрестное опыление.

Взаимное расположение цветков того и другого пола неодинаково у разных растений. Чаще всего пестичные цветки находятся в нижней части соцветия и открываются первыми (реже, после тычиночных). При наличии нескольких соцветий на одном растении и совместности возможна гейтоногамия.

Разнополые цветки обычно различаются по строению околоцветника, причем размеры последнего не связаны с полом цветка. Обычно крупнее бывают тычиночные цветки, реже – пестичные. Так, у дикой тыквы (*Cucurbita maxima*) тычиночные цветки явно больше пестичных, они продуцируют пыльцу и нектар. Зато пестичные цветки вырабатывают в три раза

больше нектара. Их более высокая нектаропродуктивность способствует эффективному посещению насекомыми обеих форм.

Иногда разнополые цветки у однодомных растений выглядят настолько одинаково, что их путают даже опылители. Так бывает в случае, когда пестичные цветки вырабатывают мало нектара или не производят его совсем, но могут мимикрировать, подражая тычиночным, чтобы получить пыльцу.

Продолжительность цветения разнополых цветков неодинакова: она обычно короче у тычиночных. Длительность функционирования пестичных цветков большая и определяется успехом опыления. Иногда перерыв в цветении пестичных и тычиночных цветков так велик (1–3 дня), что однодомные растения функционируют как двудомные.

Как указывалось ранее, внешняя среда оказывает большое влияние в реализации признаков у смешанополых организмов, например у однодомных (в широком понимании) растений. Внешние условия (свет, температура, минеральное питание и др.) могут усиливать признаки одного пола и ослаблять другого. По отношению к однодомным растениям (особенно сельскохозяйственным) в литературе описывается много примеров подобного рода.

Соотношение цветков разной сексуализации может меняться в ходе онтогенеза у многолетних однодомных растений. Например, на молодых экземплярах гуттаперчевого дерева (*Eucommia ulmoides*), хурмы (*Diospyros kaki*), тунгового дерева (*Aleurites sp.*) и др. формируются преимущественно тычиночные цветки, а по мере старения – пестичные. Изменения в пропорции тычиночных и пестичных цветков могут происходить и в течение одного сезона. Так, у некоторых видов банана (*Musa sp.*) происходит переход от пестичных цветков к тычиночным, а у клевины и у огурцов наблюдается противоположное явление (Френкель, Галун, 1982). По мнению авторов, можно сделать вывод о неслучайном распределении в соотношении цветков разной сексуализации и постепенном изменении в этой пропорции в ходе онтогенеза.

4.1.2. Андромоноэцичные растения

Андромоноэцичные растения отмечены в ряде семейств – *Apiaceae*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae*, *Araliaceae*, *Actinidiaceae*, *Fabaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Solanaceae*, *Liliaceae* и др. Феномен андромоноэции лучше всего изучен у пасленовых, зонтичных и злаков. Что касается других семейств, то сведения немногочисленны и фрагментарны. Опыление андромоноэцичных растений осуществляется разными агентами –

обычно насекомыми, ветром (злаки и маревые), а в тропиках – птицами и летучими мышами.

Количественные соотношения между обоеполыми и тычиночными цветками неодинаковы у разных видов и колеблются от явного преобладания тычиночных цветков (у некоторых видов каштана) до 3–60% (у видов *Solanum* и *Acacia*). Доля тычиночных цветков на одной особи может быть еще большей. Так, у *Prunus caroliniana* (*Rosaceae*) на юге США обнаружены деревья, содержащие до 80% тычиночных цветков. Такие растения являются в сущности только донорами пыльцы (Wolfe, Drapalik, 1999). Благодаря большому количеству тычиночных цветков по сравнению с обоеполыми увеличивается приток собирающих пыльцу насекомых, однако при этом возможно уменьшение количества образующихся плодов и семян.

Тычиночные цветки обычно мельче обоеполых. Такое положение связано с локализацией тычиночных цветков в соцветии: они, как правило, расположены в его дистальных зонах (Diggle, Miller, 2004). Длина пыльников обычно одинакова у обеих форм. У тычиночных цветков не обнаружено превосходства по пыльцевой продукции в сравнении с обоеполыми цветками, а размеры и скорость прорастания пыльцевых зерен одинаковы у обеих половых форм (Manicacci, Despres, 2002).

У большинства андромоноэцичных растений обоеполые цветки открываются в начале цветения, а затем их пропорция постепенно уменьшается на отдельных растениях, а следовательно, и популяции в целом. Более раннее зацветание обоеполых цветков повышает успех перекрестного опыления и, кроме того, дает больше времени для созревания плодов. Что касается суточных сроков цветения, то они, как правило, совпадают у цветков обеих форм.

Несколько иначе ведут себя андромоноэцичные злаки из триб сорговые и просовые. Как правило (за редким исключением), тычиночные цветки раскрываются позднее, нежели обоеполые. Разница во времени может достигать 2–4 дня (Пономарев, 1964). Раздельноплодность и временной разрыв в раскрытии цветков разной сексуализации способствуют перекрестному опылению.

Соотношение цветков разной сексуализации у андромоноэцичных растений, как показали экспериментальные исследования, может меняться в зависимости от экологических условий: в стрессовых ситуациях (затенение, водный дефицит и т.д.) наблюдается увеличение тычиночных цветков и уменьшение количества обоеполых цветков, способных завязывать плоды и семена.

У подавляющего большинства андромоноэцичных растений присутствие тычиночных цветков не обязательно свидетельствует о преобладании у них перекрестного опыления. Например, при наличии совместимости некоторые виды *Andropogon* (сем. *Poaceae*) являются самоопылителями, а самонесовместимые виды этого рода относятся к облигатным перекрестникам. Из всего вышесказанного следует, что тычиночные цветки функционируют прежде всего как доноры пыльцы (Nortman, Scarel, 2000).

У *Apiaceae* андромоноэция известна давно и довольно хорошо изучена (Knuth, 1898; Пономарев, 1961а; Кордюм, Глущенко, 1976; Lloyd, 1973; Webb, 1976, 1979 и др.). Локализация тычиночных цветков в пределах растения подчинена определенной закономерности: количество тычиночных цветков увеличивается с высотой порядка зонтика. Реже они находятся в зонтиках всех порядков вместе с обоеполыми цветками (например, у *Coriandrum sativum*). Тычиночные цветки преобладают над обоеполыми в количественном отношении (Doust, 1980). Увеличение их количества, особенно в зонтиках высших порядков, повышает общую пыльцевую насыщенность популяции. Особенно важна роль тычиночных цветков в конце цветения особей и вида в целом. Именно в это время на других растениях в многочисленных зонтиках 2-го, отчасти и 3-го порядков наблюдается рыльцевая стадия.

Топография тычиночных цветков неодинакова в пределах зонтичков у разных растений: они могут быть краевыми, срединными, срединными и краевыми или иметь другую позицию. Тенденция к их формированию определяется генетически, но на нее могут влиять и окружающие условия.

У зонтичных андромоноэция сопровождается дихогамией в форме протандрии, свойственной отдельным цветкам и зонтикам, а нередко и всему растению в целом (Бекетов, 1889; Пономарев, 1961а и др.). Как уже обсуждалось ранее, распускание цветков, прохождение и смена тычиночной и рыльцевой фаз во всех зонтиках любого порядка происходит последовательно и многократно у каждой особи. Протандрия, охватывающая всю особь в целом, обеспечивает строгое перекрестное опыление и полностью исключает гейтоногамию. Такое же синхронизированное цветение отмечено и у некоторых аралиевых.

В заключение отметим, что недавние исследования подтвердили гипотезу, что у зонтичных роль тычиночных цветков как доноров пыльцы гораздо большая, нежели как средства привлечения опылителей (Schlessman et al., 2004). В этом семействе роль андромоноэции как

системы перекрестного скрещивания крайне невелика в сравнении с диогогамией в форме четко выраженной протандрии. Вполне возможно, что у других андроноэцичных растений роль тычиночных цветков может быть иной.

4.1.3. Гиномоноэцичные растения

Они отмечаются в ряде семейств – *Araceae*, *Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Poaceae*, *Polemoniaceae*, *Polygonaceae* и др.

В семействах гвоздичные и губоцветные гиномоноэция сопровождается гинодиэцией. У некоторых губоцветных, отмеченных в качестве гинодиэцичных, гиномоноэцичные особи встречаются в популяциях даже гораздо чаще, чем женские (например, у видов *Dracosephalum*, *Nepeta* и др.).

Абсолютное большинство гиномоноэцичных видов относится к *Asteraceae*. Здесь гиномоноэция является вполне устойчивым систематическим признаком. Она отмечена в «Определителях» и «Флорах», где служит важным показателем при разграничении более мелких таксонов внутри этого семейства. Числовые соотношения между обоеполюми и пестичными цветками вполне стабильны в пределах соцветия, генетически закреплены и мало подвержены влиянию погодных условий. Как правило, пестичные цветки располагаются по периферии корзинок, центр которых занимают обоеполюе – виды *Achillea*, *Artemisia* (подрод *Artemisia*; рис. 17), *Erigeron*, *Filago*, *Inula*, *Aster* и др. Наибольшее количество гиномоноэцичных видов среди сложноцветных обнаружено в трибе *Anthemideae* (Поляков, 1967). Присутствие пестичных цветков способствует снижению вероятности опыления в пределах одного цветка и может содействовать привлечению опылителей (особенно язычковыми женскими цветками).

Большая часть гиномоноэцичных растений принадлежит к многолетним травянистым растениям. Одно-двулетники отмечены гораздо реже (например, *Poa annua*).

Энтомофильное опыление свойственно гвоздичным, губоцветным, синюховым и большинству сложноцветных. Обращает на себя внимание следующее обстоятельство: энтомофилия у сложноцветных, составляющих среди гиномоноэцичных растений абсолютное большинство, производится весьма неспециализированными насекомыми-опылителями – мухами, короткохоботными пчелами, трипсами. Насекомые, передвигаясь по соцветию с густо расположенными цветками, казалось бы, способствуют не столько перекрестному опылению, сколько самоопылению в форме гейтоногамии. Однако широкое распространение среди сложноцветных систем

спорофитной самонесовместимости ограничивает самоопыление и содействует перекрестному энтомофильному опылению.



Рис. 17. Гиномоноэция у полыней из подрода *Artemisia*.

Полынь австрийская (*Artemisia austriaca*): 1 – краевой пестичный цветок; 2 – корзинка в рыльцевой стадии (протогиния); 3 – обоеполюе цветок в рыльцевой стадии; 4 – рыльце обоеполюе цветка; 5 – корзинка в рыльцевой стадии (после завершения тычиночной фазы); п. шелковистая (*A. sericea*): 6 – краевой пестичный цветок; 7 – обоеполюе цветок в рыльцевой стадии; 8 – рыльце обоеполюе цветка (Пономарев, Демьянова, 1966)

Ветроопыление присуще маревым, гречишным, а также полыням из сем. сложноцветные. Анемофилии названных таксонов благоприятствует прежде всего четко выраженный ритм суточного цветения и относительная долговечность рылец обоеполюе и пестичных цветков.

По мнению D. Lewis (1942) и П.П. Полякова (1967), у сложноцветных возможна параллельная эволюция двудомности и однодомности из гермафродитизма. Возникновение моноэции совершалось независимо у разных видов *Asteraceae*. Вероятно, также самостоятельно происходило и развитие гиномоноэции.

4.1.4. Трименоэцичные растения

Трименоэция встречается сравнительно редко, и литературные сведения о ней крайне фрагментарны. У единичных видов она отмечена

на в семействах *Amaranthaceae*, *Chenopodiaceae*, *Hippocastanaceae*, *Cucurbitaceae*, *Poaceae*, *Araliaceae*, *Polygonaceae* и др. (Yampolsky, Yampolsky, 1922; Кордюм, Глущенко, 1976). Обычно тримonoэичные особи наблюдаются совместно с однодомными или обнаруживаются в таксонах, где нередко отмечается однодомность. Например, в популяциях средиземноморского “бешеного огурца” (*Ecballium elaterium*, *Cucurbitaceae*) наряду с однодомными растениями встречаются особи, содержащие обоеполые цветки вместе с раздельнополыми. Таким образом, дикорастущие популяции этого вида представлены однодомными и тримonoэичными растениями. Такая же ситуация обнаружена в этом семействе и у арбуза. У столового арбуза (*Citrullus edulis*) имеются пестичные, тычиночные и обоеполые цветки в пределах одного растения, в то время как у дикорастущих видов (*C. ancestralis* и *C. colocynthis*) все цветки могут быть обоеполыми или быть раздельнополыми в однодомном распределении.

В метелке цизании широколистной (*Zizania latifolia*), как показали наблюдения, проведенные в окрестностях г. Перми, содержится следующие типы цветков: обоеполые, пестичные, тычиночные и функционально тычиночные (Банникова, 1976). Последние, по определению автора, такого же строения, как и обоеполые, но отличаются от них меньшими размерами пестика. Рыльца таких цветков настолько малы, что не выдвигаются из цветка и не улавливают пыльцы.

Расположение цветков разной сексуализации подчинено определенной закономерности. Пестичные цветки сосредоточены на верхушке метелки и в верхней части осей II порядка. Ниже их расположены немногочисленные обоеполые цветки. В средней и нижней частях метелки и в нижней части осей II порядка преобладают тычиночные и функционально тычиночные цветки. В соцветиях явно преобладают тычиночные и функционально тычиночные цветки (около 380–520), пестичных значительно меньше (около 110–250 на одну метелку). Очень мало в метелке обоеполых цветков – 36–70.

Во время цветения соцветие цизании широколистной последовательно проходит 3 фазы: 1-я фаза (раскрываются только пестичные цветки) длится 7–11 сут.; 2-я фаза (цветут обоеполые и пестичные цветки одновременно с немногочисленными тычиночными и функционально тычиночными цветками) – 2–3 сут.; 3-я фаза (в большом числе раскрываются тычиночные и функционально тычиночные цветки, а также единичные обоеполые и пестичные цветки) – 7–

13 сут. Общая продолжительность цветения метелки составляет 16–27 сут.

Расположение пестичных цветков в верхней части соцветия и на концах осей II порядка является приспособлением к перекрестному опылению. Однако строго перекрестное опыление происходит лишь в 1-ю фазу цветения метелки. В дальнейшем вполне возможна гейтоногамия, особенно на 3-й фазе цветения.

К сожалению, других сведений о наличии тримonoэии у цветковых растений мы не обнаружили.

4.2. Двудомные растения (в широком понимании). Собственно двудомные растения

Напомним, что к этому половому типу относятся диэичные растения (в узком понимании – собственно двудомные растения), а также андро- и гинодиэичные и многобрачно-двудомные (полиэичные) растения. У них раздельнополые, равно как обоеполые и раздельнополые, цветки располагаются на разных особях, а потому перечисленные формы очень удобны в методическом плане для изучения соотношения полов в популяции. Пропорции полов определяют пыльцевой режим в фитоценозах, что сказывается на обеспечении женских особей пыльцой, а следовательно, на интенсивности семенного размножения.

Соотношение полов лучше, хотя и явно недостаточно, изучено именно у этой половой формы. Наиболее детальному обследованию подверглись древесные формы. Пропорция полов, близкая к единице, выявлена лишь у немногих из них (осина, облепиха). У большинства же изученных растений доля тычиночных и пестичных растений в составе популяций весьма неодинакова.

По мнению исследователей, числовые соотношения между полами, как и причина отклонения от пропорции 1:1, могут быть разными. Так, Д. Ллойд (Lloyd, 1973) приводит три группы теорий, объясняющих различия в соотношении полов:

1. Пропорция полов регулируется хромосомным механизмом определения пола. При этом для большинства видов автоматически устанавливается равное количество мужских и женских форм. Если будет нарушено равенство генотипов, то нарушается и равенство в соотношении полов. Так, например, обстоит дело с полиплоидами, имеющими более одного мужского генотипа.

2. Р. Фишер (Fischer, 1930; цит. по: Lloyd, 1973) предложил гипотезу о равенстве роди-

тельских затрат на образование мужских и женских потомков. При соблюдении этого правила устанавливается максимальная плодовитость растений и в популяции соотношение полов будет одинаковым.

3. Соотношение полов устанавливается на таком уровне, при котором семенная продуктивность в популяции в итоге оказывается наибольшей. Половая структура изменяется от равенства до превосходства женских форм в популяциях.

Анализ литературных источников позволяет утверждать, что, как правило, в популяциях древесных и кустарниковых двудомных растений в различных по климатическим условиям районах преобладают тычиночные особи. Доминирование последних связывают с их более низкими репродуктивными затратами по сравнению с пестичными растениями. Последние характеризуются более высокой репродуктивной эффективностью, обусловленной образованием плодов и семян. Смещение полов в сторону пестичных особей наблюдается довольно редко (*Rumex thyrsiflorus*; Rychlewski, Zarzycki, 1986).

На соотношение полов в популяциях может оказывать влияние и ряд других обстоятельств, например продолжительность жизни растения. Так, в популяциях однолетних двудомных растений могут преобладать пестичные формы, а среди долгоживущих деревьев и кустарников – тычиночные. Способ семенного размножения, наличие или отсутствие вегетативного размножения также способны изменить соотношение половых форм.

Пропорции между половыми формами в популяции могут меняться в течение жизненного цикла одного и того же вида. Например, у щавеля малого (*Rumex acetosella*) на начальных стадиях сукцессии преобладают пестичные растения, тогда как на давно заброшенных участках доминируют тычиночные. Повторяющееся цветение и плодоношение вызывает прогрессивное устранение пестичных особей, теряющих способность к формированию семян. Напротив, тычиночные растения, менее ослабленные половым размножением, активно размножаются вегетативным путем, а потому на поздних стадиях сукцессии они встречаются чаще. Изменения половой структуры популяций в процессе сукцессии известны и для других растений.

На половой состав двудомных растений существенное воздействие оказывают неодинаковая требовательность разнополых особей к факторам внешней среды (почвенному увлажнению, освещенности, засоленности почв и др.),

их разная конкурентная способность в одинаковых условиях обитания и другие причины.

Так, при изучении внутривидовых и межвидовых взаимоотношений В.Н. Сукачев (1953) обратил внимание на то, что в чистых посевах однолетних растений при густом стоянии растений чаще гибнут тычиночные особи. По его мнению, высокая устойчивость пестичных особей в условиях сильной конкуренции представляет важное свойство для сохранения вида, приобретенное в процессе естественного отбора. Подобная тенденция обнаружена и у некоторых многолетних растений (*Rumex acetosa*, *R. thyrsiflorus*) как результат их лучшей приспособленности к среде, что обеспечивает более высокий процент их выживаемости в борьбе за существование.

Повышенная требовательность к почвенному увлажнению пестичных особей отмечена как у древесных, так и у травянистых растений. В засушливых условиях их количество значительно уменьшается, а при улучшении водоснабжения, напротив, повышается (Шереметьев, 1984; Чайлахян, Хрянин, 1982 и др.).

Разнополые особи двудомных растений оказались неодинаковыми по устойчивости к действию повреждающих агентов. Так, большую устойчивость к действию ядовитых веществ проявили пестичные особи дремы белой и щавеля пирамидального. У осины они же оказались более устойчивыми к поражению стволов ложным трутовиком. Индивиды разного пола различаются и по уровню окислительно-восстановительных ферментов и газообмену: последние обычно выше у пестичных особей.

Устойчивость обоих полов к фактору засоления также неодинакова. На засоленных субстратах в большинстве случаев господствуют тычиночные особи двудомных древесных и кустарниковых растений (осина, тополь, ива). Наоборот, на слабозасоленных почвах преобладают пестичные экземпляры (до 80%).

Разной требовательностью к условиям произрастания, вероятно, определяются и особенности географического распространения половых форм у двудомных растений. Если в благоприятных условиях у них бывают представлены обе половые формы, то на границах ареала определенного вида или при расселении его на другие территории, включая континенты, может встречаться только одна половая форма. В таких случаях особи размножаются только вегетативно.

Нами (Демьянова, 1990) определена половая структура популяций у 18 двудомных растений (12 родов из 9 семейств) в 6 разных ботанико-географических районах – в Троицком лесостепном заказнике (Челябинская обл.), Кунгур-

ском лесном заказнике (Пермский край), заповедниках Окском, Центрально-черноземном, Хомутовская степь, Аскания-Нова. У 8 двудомных видов соотношение полов изучено в 2 и более районах, что дает возможность говорить об устойчивости или лабильности половой структуры их популяций в географическом аспекте.

У большинства двудомных растений соотношение полов оказалось довольно стабильным, не подверженным значительным отклонениям. Наибольшие колебания отмечены у смолевки полынной (*Silene artemisefolium*) и тринии жесткой (*Trinia hispida*). У этих видов слабее выраженная половая дифференциация популяций, проявляющаяся в уменьшении доли пестичных форм, отмечена на северной границе ареалов: у *S. artemisefolium* в Центрально-черноземном заповеднике (по сравнению с Хомутовской степью, где она обильна и входит во многие ассоциации), а у *T. hispida* – в Хомутовской степи (по сравнению с Асканией-Нова, где это растение является типичнейшим представителем разнотравья). Таким образом, литературные сведения и собственные наблюдения дают возможность еще раз утверждать, что в более благоприятных условиях отмечается повышение доли пестичных особей, а при ухудшении, напротив, увеличивается процент тычиночных форм.

Разнополые особи двудомных растений могут различаться и по ряду морфологических признаков, затрагивающих их генеративную и вегетативную сферу. Их называют вторичными половыми признаками (“secondary sex characters”, Lloyd, Webb, 1977), поскольку они непосредственно не связаны со строением андроеца и гинецея.

С позиций антрологии внимание в первую очередь привлекают те вторичные половые различия, которые имеют отношение к цветению и опылению (разница в размерах цветков и соцветий, их окраске, нектаровыделении, высоте растений и, следовательно, их заметности для насекомых и др.).

Анализ многочисленных отечественных и зарубежных литературных источников и собственных наблюдений (Демьянова, 1990), касающихся антрологических особенностей двудомных растений, позволил сделать следующие выводы:

1. Фенологические сроки цветения неодинаковы у раздельнополых особей, причем, как правило, первыми зацветают тычиночные. Они же и заканчивают цветение. Реже раньше зацветают пестичные особи, у которых пик цветения наступает ранее тычиночных (например, у *Aralia nudicaulis* (сем. *Araliaceae*; Flanagan, Moser, 1984). Таким образом, сроки цветения пестич-

ных растений вполне укладываются в период цветения тычиночных – доноров пыльцы, что способствует успеху перекрестного опыления.

2. Длительность жизни пестичных цветков, напротив, обычно гораздо более тычиночных. Кроме того, у некоторых женских особей (например, у видов *Silene* из секции *Otites*) часть цветков экспонирует рыльца еще до раскрытия околоцветника, что значительно увеличивает рыльцевую стадию и также содействует ксерогамии. Соцветия женских особей также характеризуются более длительным цветением в сравнении с мужскими.

3. Тычиночные цветки, как правило, крупнее пестичных. Реже они не отличаются по размерам.

4. Наиболее важной чертой антрологии двудомных растений мы считаем большую численность тычиночных цветков в соцветиях и всей особи в целом в сравнении с женскими растениями. Все это свидетельствует о значительных затратах пластического материала на нужды перекрестного опыления. К этому следует добавить еще одно немаловажное обстоятельство – в популяциях двудомных растений преобладают мужские особи, не продуцирующие семян. С этими обстоятельствами и связано представление об “неэкономичности” крайнего разделения полов как средства предупреждения самоопыления.

Адаптивное значение разделения полов у цветковых растений

В литературе не существует единого мнения о первичности или вторичности гермафродитизма, эволюционной оценке отдельных половых типов, адаптивном значении разделения полов и о путях дальнейшей эволюции половых типов у цветковых растений.

В настоящее время большинство исследователей признают обоеполюый цветок за исходный тип (Тахтаджян, 1970, 1980, 1987 и др.). Об этом свидетельствует наличие у многих однополых цветков рудиментов, которые А.Л. Тахтаджян (1970) называет «живыми свидетелями прошлой обоеполюости». О былом гермафродитизме свидетельствует появление обоеполюых цветков и соцветий у однодомных березы и бегонии, двудомных ив, конопли и др. Образование обоеполюых цветков, по мнению наблюдателей, является возвратом к предковой форме и подтверждает, что обоеполюый тип цветков является более примитивным. Хорошим доказательством первичности обоеполюости цветка служит и многочисленность гермафродитов среди покрытосеменных. Судя по сводке Ц. и Х. Ямпольских (1922) они составляют 72% в рамках

мировой флоры. На долю всех остальных типов приходится только 28%.

О первичности гермафродитизма свидетельствуют и цитоэмбриологические данные: у многих раздельнополых цветков на ранних этапах органогенеза закладываются зачатки другого пола (Кордюм, Глущенко, 1976; Поддубная-Арнольди, 1976 и др.). По мнению большинства современных исследователей, однополые цветки, вероятно, произошли от обоеполых при редукции микро- или мегаспорофиллов.

Ч. Дарвин (1877) был более осторожен в своих суждениях о первичности или вторичности обоеполого цветка. По его мнению, отдельные двудомные виды произошли от раздельнополых предков и никогда не были гермафродитами, однако большинство раздельнополых растений возникли от гермафродитных предков.

Большинство исследователей, начиная с Дарвина, разделение полов у цветковых растений обычно рассматривают в качестве важнейшего приспособления для нужд перекрестного опыления, причем наиболее эффективным средством для достижения этой цели считается двудомное состояние. Однако среди ученых нет единого мнения в эволюционной оценке двудомности как конечного этапа разделения полов и путей, ведущих к ней. Так, П.М. Жуковский (1967) процесс редукции у цветковых микро- и мегаспорофиллов, приводящий в конечном итоге к двудомности, рассматривает как «генеральную линию эволюции» этого таксона, поскольку именно двудомность, по мнению автора, наилучшим образом обеспечивает гетерозиготность, а следовательно, изменчивость и жизнеспособность.

Иной точки зрения придерживается У. Уильямс (1968), не склонный к переоценке роли двудомности в эволюции цветка. Он полагает, что двудомность представляет собой лишь кратковременную реакцию на аутбридинг: в соревновании с гермафродитами, у которых инбридинг снижает система самонесовместимости, двудомным видам предстоит исчезнуть или возвратиться к гермафродитизму.

Среди исследователей нет единогласия и о путях, ведущих к двудомности. Так, по мнению В.А. Рыжкова (1966), переходное состояние в процессе эволюции пола демонстрирует однодомность, поскольку здесь имеются гены, обеспечивающие развитие признаков обоих полов. Согласно В.А. Монюшко (1937), такой переходной формой, представляющей собой раннюю стадию обособления полов, служат полигамные растения, обладающие как обоеполыми, так и раздельнополыми цветками.

По мнению Р. Орндафа (Ornduff, 1966), переход к двудомности возможен и через гетеростилию. К этому выводу автор пришел при изучении нескольких видов *Nymphoides* (сем. *Menyanthaceae*), где наряду с гетеростильными видами (*N. peltata*, *N. humboldtiana* и *N. indica*) встречаются и двудомные (*N. cordata* и *N. aquatica*). У последних в цветках одного пола имеются рудиментарные органы другого. Автор высказывает уверенность в происхождении последних растений от гетеростильного предка и о возможности возникновения двудомности от гетеростилии.

В качестве промежуточного этапа на пути от гермафродитизма к истинной двудомности наиболее часто рассматривается гинодиэция (Монюшко, 1937; Ross, 1970; Пономарев, Демьянова, 1975а и др.). Впервые эта идея высказана Ч. Дарвином (1877). Случаи, когда двудомность развилась через гинодиэцию, отмечены у *Brausaisia arguta* (сем. *Saxifragaceae*), видов *Gouldia* (сем. *Rubiaceae*; Carlquist, 1966), *Pimelea* (сем. *Thymelaeaceae*; Burrows, 1960) и др.

Другие авторы, напротив, считают, что гинодиэция обеспечивает эффективный механизм перекрестного опыления и предполагают, что она нечасто дает начало двудомности (Lewis, 1942). Не склонны к переоценке роли гинодиэции как переходной ступени к двудомности и другие исследователи. Так, Дж. Мак Комб (McComb, 1966) виды из “сводной” (полигамной) группы половых форм юго-запада Западной Австралии рассматривает как промежуточный этап на пути от гермафродитизма к двудомности. Тем не менее гинодиэцичные виды, также относящиеся к “сводной” группе, по мнению автора, вполне устойчивы и не обнаруживают направленности к двудомности. М. Росс (Ross, 1970) указывает, что в семействах *Caryophyllaceae* и *Plantaginaceae* обнаруживается некоторая тенденция перехода через гинодиэцию к двудомности, однако гинодиэция как половая форма в этих таксонах все же довольно устойчива. По свидетельству А.Е. Кожина (1941), в каждой реальной обстановке направление отбора создавало сексуальные типы, состав и характер которых наилучшим образом удовлетворяли задачам перекрестного опыления.

Таким образом, разделение полов у цветковых растений длительное время связывалось лишь с нуждами перекрестного опыления. Мнения исследователей расходились лишь в эволюционной оценке той или иной половой формы, и прежде всего двудомности, рассматриваемой в качестве надежного и эффективного средства для достижения ксеногамии.

Согласно современным воззрениям, адаптивное значение разделения полов заключается не только в обеспечении перекрестного опыления, повышающего гетерозиготность популяций, но и в дифференциации половых форм по экологическим нишам, что неоднократно отмечалось в литературе (Шахов, 1956; Lloyd, Webb, 1977; Чайлахян, Хрянин, 1982; Шереметьев, 1983; Демьянова, 1990 и многие другие). Неодинаковая требовательность разных половых форм к условиям обитания уменьшает внутривидовую конкуренцию и повышает общую конкурентоспособность видов, характеризующихся половым полиморфизмом.

4.2.1. Гинодиэцичные растения

Термин предложен Ч. Дарвином (1877). Гинодиэция (женская двудомность) характеризуется наличием в популяции одного вида гермафродитных особей, имеющих обоеполые цветки, и пестичных с однополыми андростерильными цветками. Особенности последних – редукция андроеца, полная стерильность пыльцы, уменьшение размеров околоцветника (особенно венчика) по сравнению с обоеполыми цветками.

Ч. Дарвин и другие исследователи становление гинодиэции как половой формы связывали с возросшей семенной продуктивностью пестичных особей в сравнении с гермафродитными. Гинодиэцичные виды обнаружены им у *Lamiaceae*, *Boraginaceae*, *Dipsacaceae*, *Plantaginaceae* и др.

После работы Ч. Дарвина список гинодиэцичных видов значительно пополнился. В настоящее время наиболее полный перечень гинодиэцичных видов в рамках мировой флоры составлен нами (Демьянова, 1985). Он включает 613 видов из 185 родов, относящихся к 52 семействам, произрастающих в разных флористических районах Земли¹. Из анализа списка можно сделать следующие выводы.

Гинодиэция, по-видимому, возникала независимо в ходе эволюции цветковых растений. Она встречается в разных порядках и семействах, часто филогенетически не связанных друг с другом. Однако в ее распределении обнаруживается вполне определенная закономерность: с повышением филогенетического уровня того или иного таксона увеличивается и число гинодиэцичных видов, отмеченных в его пределах. Женская двудомность чаще встречается в семействах, наиболее продвинутых в филогенети-

ческом отношении. Подавляющее большинство из них занимает верхнее положение в системе (Тахтаджян, 1987). Гинодиэция широко распространена в семействах гвоздичные, губоцветные, ворсянковые, гераниевые, валерьяновые, подорожниковые. Она в большей степени свойственна двудольным, нежели однодольным. Так, из 52 семейств, где отмечена гинодиэция, только 6 относятся к однодольным (осоковые, лилейные, злаковые и др.).

Женская двудомность в большей степени присуща энтомофилам, чем анемофилам. У последних гинодиэция зарегистрирована примерно у 6%. Более того, в пределах одного и того же рода женская двудомность встречается лишь у видов с энтомофильным опылением, отсутствуя при орнитофилии и других способах перекрестного биотического опыления. Хорошим примером могут служить виды родов *Salvia* и *Echium*, тропические формы которых опыляются птицами и не принадлежат к гинодиэцичным. В умеренных широтах многие виды указанных родов обладают женской двудомностью.

Эти факты позволяют предположить, что становление гинодиэции как половой формы сопряжено с эволюцией антофильных растений. Анализ окраски цветков гинодиэцичных видов подтверждает такую возможность: она бывает чаще всего синевато-фиолетовой, пурпурной, желтой и белой, т.е. тех тонов, которые различают перепончатокрылые, двукрылые и чешуекрылые. Среди известных к настоящему времени гинодиэцичных видов нет ни одного с ярко-красной окраской цветков. Даже среди гвоздичных и губоцветных, столь богатых гинодиэцичными видами, женская двудомность не отмечена у растений с ярко-красными венчиками. Выразительным примером могут служить *Lychnis chalconica* и *Salvia splendens*, где гинодиэция не обнаружена, хотя она свойственна другим видам этих родов.

Доказательством сопряженной связи антофильных насекомых и гинодиэцичных видов служит приуроченность последних к умеренной зоне. Анализ литературных данных свидетельствует о том, что в тропиках и даже субтропиках гинодиэцичные виды довольно редки. В умеренных широтах энтомофилия как способ ксеногамного биотического опыления играет более существенную роль, нежели в тропической и субтропической зонах, где, помимо нее, столь широко распространены орнито- и хиро-птерофилия.

Обращает на себя внимание связь гинодиэции со строением зрелых пыльцевых зерен у растений, которым она свойственна. Как известно, дву- и трехклеточная пыльца различа-

¹ Судя по литературным сведениям, после выхода нашей работы он должен быть увеличен примерно на 60–70 видов.

ются рядом особенностей. Двуклеточная пыльца коррелирует с гаметофитным типом несовместимости, для нее характерно долгое сохранение жизнеспособности и успешное прорастание *in vitro*. Трехклеточной пыльце соответствуют спорофитный тип несовместимости, слабое прорастание *in vitro* и быстрая утрата жизнеспособности. Она отличается более высокой интенсивностью дыхания, значительным ускорением процессов метаболизма. У некоторых семейств с трехклеточной пыльцой, например у сложноцветных, обнаружены более высокоорганизованные митохондрии. Формирование пыльцевой трубки идет без синтеза белков, выявленного у двуклеточной пыльцы. Трехклеточная пыльца считается производной от двуклеточной.

Семейства, где женская двудомность широко распространена, характеризуются трехклеточной зрелой пыльцой. К ним относятся гвоздичные, гераниевые, ворсянковые, валерьяновые, сложноцветные, зонтичные, злаки. Кроме того, в семействах, где встречается дву- и трехклеточная зрелая пыльца, гинодиэцичные виды, как правило, приурочены к таксонам с трехклеточной пыльцой и отсутствуют или встречаются крайне редко у видов этого же семейства с двуклеточной (например, у губоцветных, бурачниковых, горечавковых).

Особенно четко такая взаимосвязь прослеживается у губоцветных. Так, согласно данным Е.И. Демьяновой (1981), из 115 гинодиэцичных видов, обнаруженных к настоящему времени у этого семейства, 102 свойственна трехклеточная пыльца (88,7%). В сем. бурачниковые гинодиэция отмечена только у видов с трехклеточной пыльцой и не обнаружена у растений, обладающих двуклеточными пыльцевыми зернами. Из 613 гинодиэцичных видов, включенных в цитируемую сводку (Демьянова, 1985), женская двудомность свойственна 79,3% растений с трехклеточной зрелой пыльцой, а с двуклеточной – 18,9%¹.

Заслуживает внимания тот факт, что у гинодиэцичных видов с двуклеточной пыльцой, как показали наблюдения, доля женских особей в природных популяциях обычно гораздо меньше в сравнении с видами, обладающими трехклеточной зрелой пыльцой. По-видимому, у первых этот половой тип находится еще в стадии становления. Таким образом, корреляция между гинодиэцией как своеобразной половой формой и зрелой пыльцой, столь свойственной видам с женской двудомностью, не вызывает сомнений. Гораздо труднее установить причин-

ную взаимосвязь между этими явлениями. По этому поводу мы можем высказать следующие предположения (Демьянова, 1985, 1990).

Женская двудомность – форма полового диморфизма на уровне особи, следовательно, – механизм ксеногамии. В популяциях гинодиэцичных видов часть особей всегда опыляется только перекрестным путем. Это женские (пестичные) особи. Самоопыление в любой его форме у них невозможно из-за полной стерильности своей пыльцы. При неудаче перекрестного опыления (при отсутствии нужных опылителей, неблагоприятной для лета насекомых погоде и т.д.) они не завязывают семян. Отсюда следует, что для женских форм, у которых перекрестное опыление представляет единственный и неизбежный тип опыления, крайне важна степень готовности репродуктивной сферы к восприятию пыльцы и оплодотворению. В этом отношении трехклеточная пыльца имеет определенные преимущества перед двуклеточной. У гермафродитных же форм гинодиэцичных видов возможно не только перекрестное, обычно энтомофильное, опыление, но и не исключено самоопыление в форме авто- и гейтоногамии.

Гинодиэция присуща преимущественно многолетним формам и почти не встречается среди однолетников и двулетников. Даже при ее наличии процент женских особей в популяциях одно- и двулетников мал. У родов, где женская двудомность отмечается довольно часто (например, в роде *Salvia*), у однолетних видов (*S. viridis*, *S. horminum*) при массовых посевах на коллекционном участке в течение нескольких лет нами не обнаружена женская двудомность. У многолетних шалфеев гинодиэция – обычное явление.

Исключение составляет семейство гвоздичные, где женская двудомность нередко отмечается и у однолетников (например, в роде *Dianthus* L., *Silene* L. и др.). Однако, как показали наблюдения, и в этом случае в природных популяциях таких растений процентное участие женских особей бывает незначительным.

Широкое распространение гинодиэции у отдельных видов наглядно демонстрирует проявление закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова (1935). Частая встречаемость женской двудомности в пределах одного рода (например, у *Salvia*, *Thymus*, *Mentha*, *Dianthus*, *Silene*, *Geranium*, *Fuchsia* и многих других) позволяет с большой достоверностью предполагать ее наличие и у других видов этих родов, пока еще не отмеченных в качестве гинодиэцичных.

Все вышеизложенное дает возможность сделать вывод о более широкой представленности гинодиэции среди цветковых в системати-

¹ У 11 видов с женской двудомностью не обнаружено сведений о строении пыльцевых зерен.

ческом, фитоценотическом и географическом аспектах, чем это считалось ранее. Анализ гинодизии и коррелирующих с ней особенностей семейств цветковых позволяет квалифицировать ее как прогрессивную адаптивную форму полового полиморфизма. В связи с этим гинодизия может иметь и филогенетическое значение, указывая на степень эволюционной продвинутости таксона, которому она свойственна.

Как указывалось ранее, важным фенотипическим признаком гинодизичных растений Ч. Дарвин (1877) считал крупноцветковость гермафродитных и мелкоцветковость пестичных особей. Поскольку после его исследований список гинодизичных видов значительно расширился, возникла необходимость убедиться, во всех ли случаях эта закономерность имеет место.

Исследования показали, что в большинстве семейств, где широко представлена гинодизия, например у губоцветных и гвоздичных, морфологическое проявление ее совершенно отчетливое (рис. 18). Размеры обоеполых и пестичных цветков постоянны, при этом обоеполые цветки всегда крупнее пестичных. В этих семействах хорошо проявляется действие стабилизирующего отбора, зафиксировавшего в пределах вида два разных стандарта цветков в зависимости от полового знака (Берг, 1956, 1958).



Рис. 18. Гинодизия у шалфея степного (*Salvia steposa*, 1–3) и гвоздики разноцветной (*Dianthus versicolor*, 4–6):

1 – обоеполый цветок шалфея степного; 2 – пестичный цветок; 3 – он же в разрезе; 4 – обоеполый цветок гвоздики разноцветной; 5 – пестичный цветок; 6 – он же в разрезе (видны редуцированные тычинки) (Пономарев, Демьянова, 1980)

Однако далеко не во всех семействах морфологические различия половых форм цветков выражены столь отчетливо. Например,

в семействах колокольчиковые и норичниковые половые формы цветков не строго дифференцированы (рис. 19). Размеры венчиков значительно варьируют, и по внешнему виду трудно судить о принадлежности цветков к той или иной половой форме (виды *Campanula*, *Pedicularis*). Однако просмотр большого материала и его математическая обработка позволяют, тем не менее, утверждать о больших размерах обоеполых цветков в сравнении с пестичными (Демьянова, Титова, 1981).



Рис. 19. Гинодизия у мытника Кауфмана (*Pedicularis kaufmannii*):

1 – обоеполый цветок (2 тычинки сняты); 2 – он же в разрезе; 3 – пестичный цветок; 4 – он же в разрезе (2 тычинки сняты)

Неодинаковое фенотипическое выражение гинодизии в разных семействах подчеркивает ее самостоятельное происхождение в различных филогенетических линиях цветковых. Вероятно, эта причина – не единственная. Не исключено, что отчетливое проявление ее у гвоздичных и губоцветных и морфологическая невыразительность у норичниковых и колокольчиковых связана с разным цитологическим характером стерильности женских форм. Возможно, на размеры околоцветника женских форм более губительно влияет редукция пыльников и пыльцы, осуществляющаяся на ранней стадии в сравнении с дегенерацией их на более поздних стадиях. Высказанное предположение вполне согласуется с гипотезами Г. Бейкера (Baker, 1957) и А. Плэка (Plack, 1957) о влиянии гормонов тычинок на рост венчика у гинодизичных видов.

Статистическая обработка материала доказала отсутствие разницы в размере завязи у цветков разных половых форм (Демьянова, Титова, 1981). Редукция мужской сферы коррелятивно не связана с женской. Напротив, у большинства видов пестичные цветки имеют лучше выраженную рыльцевую поверхность или рыльца у них длиннее, нежели у обоеполых (рис. 20). Увеличение длины столбика и рылец следует рассматривать как приспособление женских форм к единственно возможному для них перекрестному опылению. Это узкоспециа-

лизированные цветки. У некоторых гинодиэичных видов отмечено и большее число семян в завязях пестичных цветков.

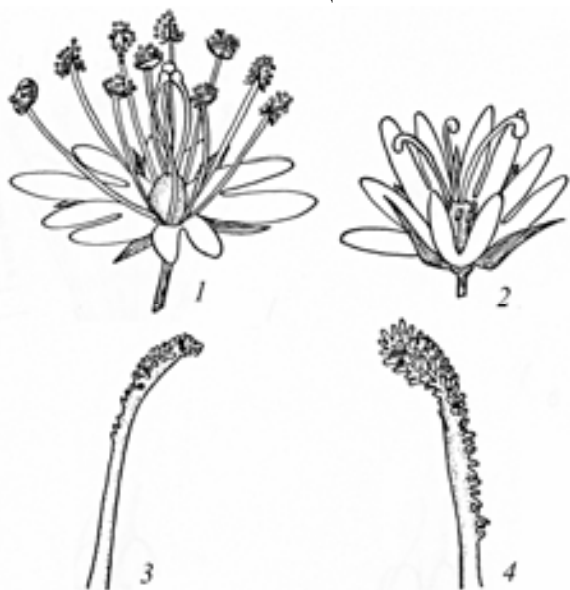


Рис. 20. Половые формы цветков у звездчатки злаковидной (*Stellaria graminea*):

1 – обоеполый цветок; 2 – пестичный цветок; 3 – рыльцевая поверхность обоеполого цветка; 4 – рыльцевая поверхность пестичного цветка

Следует обратить внимание и на другое обстоятельство. При тенденции к уменьшению околоцветника, что свойственно женским формам, у типичных мелиттофильных цветков (например, у губоцветных и норичниковых) высота зева (расстояние от средней лопасти нижней губы до верхней) осталась почти неизменной. Это очень важно. При чрезмерном уменьшении «посадочной площадки» и высоты зева женские особи оказались бы в крайне затруднительном положении по отношению к опылителям.

Трудности с перекрестным опылением у женских форм заключаются и в частичной редукции нектарников, что ведет к снижению нектаропродуктивности (рис. 21). Более того, у некоторых гинодиэичных видов женские особи вообще не образуют нектара (*Lobelia spicata*; Molano-Flores, 2002). В подобной ситуации, осложняемой к тому же отсутствием пыльцы как важного пищевого ресурса, посещение опылителями женских форм бывает более слабым в сравнении с гермафродитными формами.

Важным адаптивным приспособлением, повышающим вероятность перекрестного опыления у женских форм, является заблаговременное экспонирование ими рылец, иногда еще в стадии бутона (у многих гвоздичных), и общая длительность рыльцевой стадии, превышающая таковую у гермафродитных форм. Таким образом, дефицит опыления, связанный с пониженным нектаровыделением и, как следствие, сла-

бым посещением насекомыми в определенной мере компенсируется большей продолжительностью рыльцевой стадии у женских форм. В итоге суммарное количество пыльцы, получаемое цветками обеих форм, оказывается достаточным для их опыления и оплодотворения.

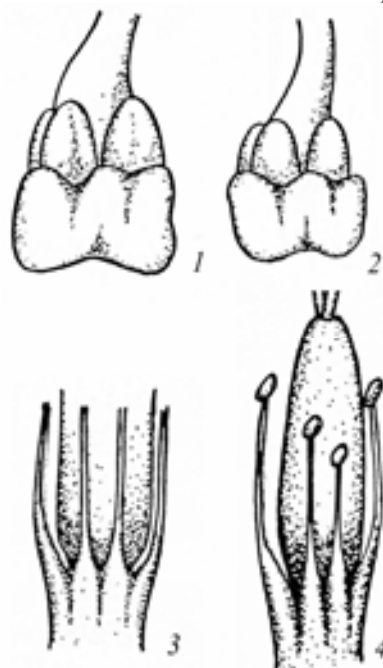


Рис. 21. Размеры нектарников у обоеполых и пестичных цветков у гинодиэичных растений:

1 – нектарники обоеполых и 2 – пестичных цветков у шалфея степного (*Salvia stepposa*); 3 – нектарники обоеполых и 4 – пестичных цветков у гвоздики разноцветной (*Dianthus versicolor*)

Отметим, что продолжительность рыльцевой стадии у обеих форм, а особенно у женских, определяется успехом опыления. У одного и того же вида цветки женской формы живут разное время. При искусственном нанесении пыльцы они увядают вскоре после экспонирования из только что раскрытого цветка или даже из рыхлого бутона. Напротив, при несостоявшемся перекрестном опылении цветки долгое время продолжают оставаться жизнеспособными. Так бывает, например, при затянувшемся дождливом ненастье, препятствующем лету насекомых. Рыльца при этом увеличиваются в размерах и далеко выставляются из околоцветника.

Наблюдения за суточным ритмом цветения обеих половых форм у многих гинодиэичных видов позволили констатировать более раннее распускание цветков у пестичных особей. Заблаговременное раскрывание цветков у них, в свою очередь, форсирует и подготовку рылец к восприятию пыльцы. Таким образом, ко времени распускания обоеполых цветков и вскрывания их пыльников пестичные цветки оказываются полностью подготовленными к незамедлительному восприятию пыльцы.

У некоторых гинодиэичных видов распускание обоеполых и женских цветков начинается одновременно. Совпадение суточных сроков цветения у них или тем более заблаговременное экспонирование рылец у женских особей благоприятствуют перекрестному опылению и служат важной антэкологической чертой гинодиэичных растений.

Предварительная подготовка к восприятию пыльцы характерна не только для цветков женской формы, но и для особи в целом. Она заключается в том, что пестичные растения в популяциях многих видов зацветают на 1–3 дня ранее гермафродитных. Подобное положение отмечено как в природных популяциях, так и в условиях интродукции.

Эффективным средством, гарантирующим успех перекрестного опыления, мы считаем более дружное цветение женских особей в популяции (рис. 22). Они процветают быстрее гермафродитных даже при условии бóльшего числа цветков у них в расчете на особь. Стремительное и дружное цветение цветков, особей и всей женской фракции в составе популяций гинодиэичных видов гарантирует успех перекрестного опыления и более раннее созревание семян у женских форм в сравнении с гермафродитными.

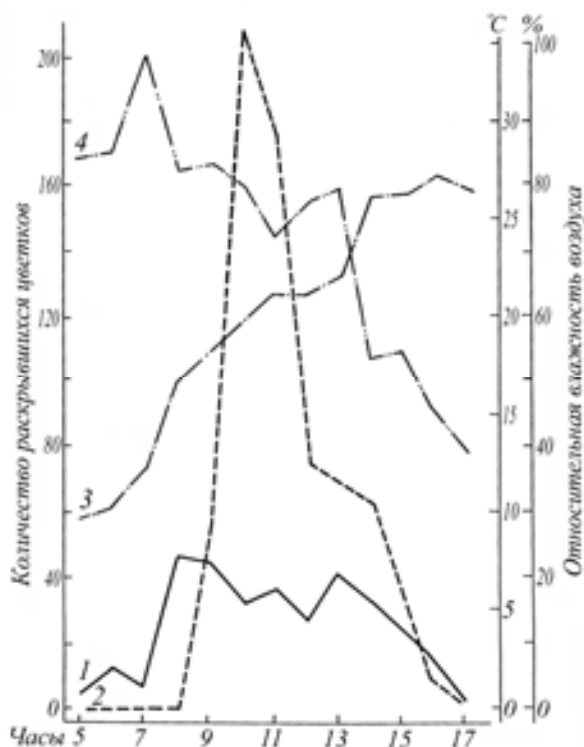


Рис. 22. Суточный ход распускания обоеполых и пестичных цветков у шалфея молдавского (*Salvia moldavica*):

1 — количество раскрывшихся обоеполых цветков; 2 — количество раскрывшихся пестичных цветков; 3 — температура воздуха; 4 — относительная влажность воздуха

Особый интерес представляют исследования семенной продуктивности гинодиэичных видов в плане сравнения обеих сексуальных форм. Ведь именно с возросшей продуктивностью женских форм Ч. Дарвин связывал возможный вариант происхождения гинодиэии.

Анализ литературных сведений и собственных наблюдений свидетельствует о неоднородности результатов при решении этого вопроса: у одних видов женская форма оказалась продуктивнее гермафродитной (некоторые виды *Thymus*, *Silene acaulis*, *S. vulgaris*, *Lobelia siphilitica*; Демьянова, 1990; Dudle, 1998; Mottis, Doak, 1998; Taylir et al., 1999), у других обе половые формы по этому признаку одинаковы и, наконец, у третьих — гермафродитная форма продуктивнее женской (Демьянова, 1980, 1990; Weller, Sakai, 2005 и др.). Однако при всей противоречивости полученных результатов важное значение имеет тот факт, что семена, завязавшиеся у женских форм, получены в результате только перекрестного опыления¹, повышающего уровень гетерозиготности популяций. Нередко высокая встречаемость женских особей в популяциях гинодиэичных видов объясняется преимуществом их гибридного потомства, а не их высокой плодовитостью. При этом имеет место так называемый “материнский эффект”, когда повышается качество семян, приводящее к увеличению числа выживающих особей и возрастанию численности потомства. В большинстве случаев женские особи компенсируют утрату мужской функции повышением если не количества семян, то их качеством, что является механизмом сохранения их в популяциях.

Что касается гермафродитных растений, то у них помимо перекрестного опыления возможно и самоопыление (обычно в форме гейтоногамии, реже автогамии). Судя по литературным сведениям, многие из них, несмотря на наличие протандрии, характеризуются самосовместимостью. В большинстве случаев у семян женских растений выше всхожесть, чем у гермафродитных, из-за частичного самоопыления и инбредной депрессии последних.

4.2.1.1. Субдиэичные (функционально двудомные) растения

Для оценки эволюционной значимости гинодиэии как одного из переходных этапов от гермафродитизма к двудомности несомненный интерес представляет исследование гинодиэичных видов, переходных (близких) к истинно двудомным (Пономарев, Демьянова, 1975а; Демьянова, Пономарев, 1979). Это функцио-

¹ При отсутствии апомиксиса у таких видов.

нально двудомные виды, занимающие промежуточное положение между диэцичными и гинодиэцичными растениями. В литературе их называют субдиэцичными (subdioecy; Ross, 1980).

По морфологическим признакам они весьма близки к обычным гинодиэцичным видам. Их популяции состоят из крупноцветковых «гермафродитных» особей, практически не завязывающих семян, и фертильных мелкоцветковых пестичных растений с рудиментарными тычинками. Подобные растения отмечены в разных семействах цветковых, филогенетически не связанных друг с другом: у мальпигиевых (Steiner, 1985), камнеломковых (Olson, 2001), логаниевых (Humeau et al., 2003) и др.

Нами субдиэцичные растения обнаружены у губоцветных (*Nepeta parviflora*), гвоздичных (*Eremogone longifolia*, *Gypsophila altissima*¹) и зонтичных (*Trinia hispida*, *Seseli ledebourii*). Указанным видам посвящена серия публикаций (Пономарев, Демьянова, 1975а; Демьянова, Пономарев, 1979; Демьянова, Надольская, 1982; Демьянова, 1990, 1995, 2001).

В функциональном отношении «гермафродитные» особи исследованных видов крайне неравнозначны: в основном они являются функционально тычиночными и совершенно бесплодными, но у немногих из них небольшая часть цветков завязывают плоды и семена. В отличие от настоящих гинодиэцичных растений, где к продуцированию семян способны обе половые формы, у субдиэцичных растений семенное возобновление обеспечивается почти полностью за счет пестичных форм. Таким образом, подобные растения нельзя безоговорочно отнести ни к гинодиэцичным видам, где обе половые формы вполне фертильны, ни к истинно двудомным, где одна из форм совершенно бесплодна. Их популяции состоят из фертильных пестичных особей (с андростерильными, как у гинодиэцичных видов, цветками), бесплодных тычиночных (с рудиментарными пестиками) и «гермафродитных», немногочисленные цветки которых завязывают плоды и семена, а большинство цветков являются бесплодными.

Как и у гинодиэцичных растений, околоцветник «обоеполюх» цветков у субдиэцичных видов крупнее, чем у пестичных (рис. 23). Им свойственны два типа пестиков. В одних цветках пестики имеют сравнительно хорошо развитую поверхность рылец, и в дальнейшем такие немногочисленные цветки завязывают плоды, а

рыльца других бывают развиты несравненно хуже. Последние цветки – функционально тычиночные (рис. 24). Кроме того, на «гермафродитных» особях встречаются цветки и с разным числом редуцированных тычинок.



Рис. 23. Строение цветков у субдиэцичного качима высочайшего (*Gypsophila altissima*):

1 – «обоеполюх» цветок; 2 – пестичный цветок; 3 – он же без околоцветника (видны редуцированные тычинки) (Пономарев, Демьянова, 1980)



Рис. 24. Строение рыльцевой поверхности у половых форм цветков субдиэцичной песчанки длиннолистной (*Arenaria longifolia*):

1–3 – у «обоеполюх» цветков; 4–6 – у пестичных цветков (видны редуцированные тычинки)

В антэкологическом отношении все изученные нами субдиэцичные виды имеют много общего. Так, в отличие от обоеполюх цветков гинодиэцичных видов тех же семейств и даже родов (например, *Eremogone*) экспонирование

¹ Ранее Ж. Турсуновым (1966, 1969) функциональная двудомность отмечена у *Gypsophila paniculata*.

тычинок у субдизичных видов занимает более длительный срок – от 2 до 5 суток, а их выдвижение и вскрывание пыльников идет также более медленными темпами. У них первыми зацветают «гермафродитные» особи. Начало цветения пестичных растений, как правило, запаздывает на 1–2 дня. В то же время они раньше заканчивают цветение. Различия в фенологических сроках цветения, а именно более раннее и продолжительное цветение «гермафродитных» особей (доноров пыльцы) способствуют лучшей обеспеченности пыльцой пестичных растений.

У подавляющего большинства изученных нами субдизичных растений «гермафродитные» особи посещаются насекомыми интенсивнее пестичных, предоставляя им пыльцу и нектар. Исключение представляет жабрица Ледебура (*Seseli ledebourii*), где, судя по подсчетам, почти не наблюдается разницы в посещении насекомыми обеих половых форм (Лыков, Демьянова, 1995).

4.2.2. Андродизичные растения

Эта форма половой дифференциации встречается крайне редко. Вероятно, именно по этой причине наличие ее в природе до сих пор вызывает сомнение у исследователей. Еще Ч. Дарвин (1877) отметил: «Природа считает не стоящим обречь целую особь на производство только пыльцы, за исключением двудомных видов, где это совершенно неизбежно». Однако автору уже был известен пример такого рода (калужница болотная). К этой мысли он возвращался еще раз, указывая, что «существование мужских и гермафродитных растений является чрезвычайно редким».

Негативное отношение к существованию андродизии прослеживается и у современных авторов. По их мнению, одновременное существование в популяции гермафродитных особей, имеющих репродуктивное преимущество перед тычиночными, будет вести к элиминации последних. Тычиночные растения должны обладать значительно более высокой пыльцевой продуктивностью в сравнении с гермафродитными, чтобы их поддерживал отбор. Иллюстрацией подобных растений являются, например, датиска клубочковая (*Datisca glomerata*, *Datisca* spp.) и пролесник однолетний (*Mercurialis annua*, *Euphorbiaceae*). У первого вида тычиночные растения имеют в 3,8 раза больше фертильных тычинок, чем гермафродитные при равном числе цветков на растениях, а у второго вида тычиночные экземпляры продуцируют в 5–10 раз больше пыльцы, чем обоеполые (Liston et al., 1990).

В последние годы появились сообщения о

наличии андродизии в разных семействах цветковых (*Ranunculaceae*, *Liliaceae*, *Oleaceae*, *Myrtaceae*, *Solanaceae* и др.). У некоторых андродизичных видов отмечена высокая пропорция тычиночных особей в популяциях. Так, у ветроопыляемого кустарника *Phillyrea angustifolia* (сем. *Oleaceae*) на юге Франции обнаружено 50% тычиночных особей (Vassiliadis et al., 2002). У этого вида обе половые формы оказались одинаковыми и по фертильности пыльцы.

Однако эволюционная и функциональная значимость мужской двудомности весьма неодинакова у разных видов перечисленных семейств. По мнению некоторых исследователей, к приводимым в литературе сведениям следует относиться с осторожностью. В отдельных случаях андродизия лишь кажущаяся, она имеет лишь морфологическое проявление. На самом деле такие растения являются функционально двудомными, поскольку у них пыльца гермафродитных растений стерильна. К подобным растениям относится, например, *Saurauia veraquensis* (сем. *Dilleniaceae*) из Южной Америки (Haber, Wawa, 1984). Пыльца обоеполых цветков этого растения стерильна и служит, вероятно, лишь для привлечения опылителей (цветки не выделяют нектара). В тычиночных цветках пестик рудиментарный, плоды никогда не образуются. Такая же ситуация характерна и для видов *Eugenia* (сем. *Myrtaceae*) из Южной Африки, у которых обоеполые цветки являются функционально женскими (Wyk, Dedeking, 1985). Функционально двудомен и василистник многодомный (*Thalictrum polygamum*, *Ranunculaceae*; Melampy, Naugtoorth, 1980). Таким образом, следует различать истинную андродизию, при которой обе формы имеют фертильную пыльцу, от функциональной двудомности, когда морфологически гермафродитные особи являются функционально женскими.

Среди исследователей нет единодушного мнения и по вопросу эволюционной оценки андродизии как одного из возможных путей развития двудомности. Большинство авторов, подчеркивая редкую встречаемость андродизии среди цветковых, указывают, что она, в отличие от других половых форм, не играла роли в происхождении двудомности (Charlesworth, 1984). Тем не менее некоторые исследователи, напротив, полагают, что двудомность в отдельных таксонах, где она встречается наряду с андродизией, могла как раз возникнуть из последней (например, в роде *Saurauia*, *Dilleniaceae*).

Обращает на себя внимание коррелятивная связь между андромоно- и андродизией. Судя по литературным сведениям у видов, где обнаружена андродизия, в популяциях отмечаются

и андромоноэцичные особи. Популяции таких видов состоят из гермафродитных, андромоноэцичных и тычиночных особей. Так, андродиэция у 4 видов *Pulsatilla* (*P. vernalis*, *P. vulgaris*, *P. pratensis*, *P. montana*) одновременно сопровождается андромоноэцией, причем случаи последней отмечаются чаще, чем андродиэция (Knuth, 1899). Такое же положение характерно и для калужницы болотной (*Caltha palustris*). По наблюдениям П. Кнута (Knuth, 1899), андромоноэция обычна у видов *Fritillaria*, *Veratrum*, *Ranunculus*. Во всех этих родовых таксонах отмечена и андродиэция. Нами эта половая форма обнаружена в Троицком лесостепном заказнике (Челябинская обл.) у *Fritillaria meleagroides* и *Ranunculus pedatus* (Демьянова, 1990; рис. 25, 26). Дальнейшие поиски андродиэцичных растений следует вести в первую очередь в тех таксонах, где обнаружена андромоноэция.

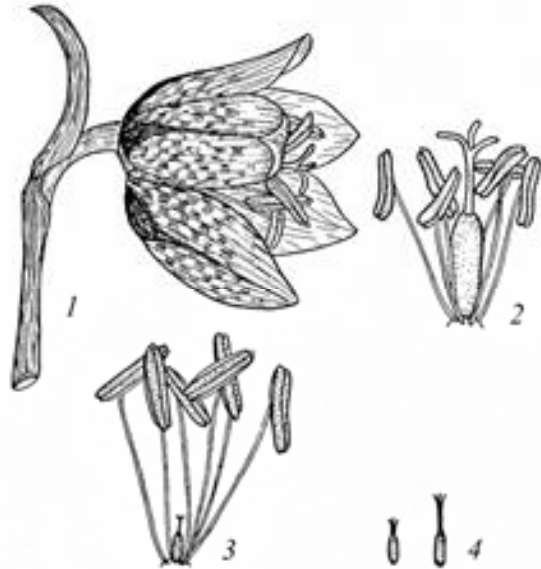


Рис. 25. Андродиэция у рябчика шахматовидного (*Fritillaria meleagroides*):

Обоеполые цветки: 1 – с околоцветником, 2 – без околоцветника; тычиночные цветки: 3 – без околоцветника; 4 – редуцированные пестики тычиночных цветков

4.3. Триэцичные растения

В триэцичных популяциях одновременно присутствуют особи с тычиночными цветками (мужские), с пестичными цветками (женские) и особи с обоеполыми цветками (гермафродитные). Этот сексуальный тип очень редок среди покрытосеменных, и литературные сведения о нем крайне ограничены. Единичные случаи триэциции известны среди *Polygonaceae*, *Cactaceae*, *Caryophyllaceae*, *Rosaceae*, *Thymelaeaceae*, *Vitaceae*, *Oleaceae* и др. Как видно из перечисленного, указанные семейства филогенетически не связаны друг с другом. По способу опыления в

этих таксонах отмечаются как энтомофильные, так и (реже) анемофильные триэцичные растения. Обычно это многолетники, как исключение – однолетники (например, шпинат огородный).



Рис. 26. Андродиэция у лютика стоповидного (*Ranunculus pedatus*):

Обоеполые цветки: 1 – с околоцветником, 2 – апокарпный гинецей; тычиночные цветки: 3 – с околоцветником; 4 – редуцированный гинецей

У большинства триэцичных растений половые формы хорошо обособлены и не меняют своего полового статуса. При этом наибольшей стабильностью отличаются пестичные растения. Цветки разных половых форм могут различаться по их числу на разнополых особях, размерам околоцветника, объему выделяемого нектара и содержанию в нем сахарозы, фертильности пыльцы у обоеполых и тычиночных цветков, количеству завязывающихся плодов и семян у гермафродитных и пестичных растений. Так, изучение циркумполярного растения-подушки смолёвки бесстебельной¹ (*Silene acaulis*, *Caryophyllaceae*) в субарктическом районе Финляндии (Alatalo, Molau, 2001) доказало большую семенную продуктивность пестичных особей и лучшую жизнеспособность их проростков в сравнении с гермафродитными. Фертильность пыльцы у тычиночных растений в среднем выше, чем у гермафродитных. Сопоставление семенной продуктивности пестичных цветков при двух вариантах опыления (искусственном и свободном) показало лучшую завязываемость семян при искусственном опылении. Подобный результат можно объяснить недостатком пыльцы при свободном опылении из-за преобладания пестичных особей в популяциях этого растения. Заметим, что завязывание семян у последних (при невозможности у них самоопыле-

¹ На Аляске этот вид числится как гинодиэцичный (Morris, Doak, 1998).

ния) в большей степени зависит от агентов опыления, нежели у гермафродитных.

Примечательно, что более высокая фертильность пыльцы у тычиночных особей свойственна и триэичному ясеню высокому (*Fraxinus excelsior*, *Oleaceae*) в сравнении с гермафродитными растениями (Morand-Prieur et al., 2003).

Различия между половыми формами могут проявляться и в вегетативной сфере. Например, у шпината огородного (*Spinacia oleracea*, *Chenopodiaceae*) такие различия обнаружены по высоте растений, биомассе корней и наземных органов, что можно рассматривать как важные хозяйственно-ценные признаки (Vitale, Freeman, 1985).

Половая структура популяций изучена у немногих триэичных растений. Она достаточно индивидуальна для каждого растения. Так, во французских популяциях волчника волосистого (*Thymelaea hirsuta*, *Thymelaeaceae*) половину особей составляли гермафродитные формы, 40% – пестичные и 10% – тычиночные (Domme et al., 1984). По наблюдениям Э.А. Елумеева (1976), в дальневосточных популяциях свободнойягодника колючего (*Eleutherococcus senticosus*, *Araliaceae*) преобладают тычиночные особи и пестичные, в то время как гермафродитные встречаются крайне редко. По данным автора, первыми зацветают пестичные растения, спустя 4–6 дней – тычиночные, а гермафродитные особи – последними. Таким образом, сроки цветения пестичных растений укладываются в период цветения доноров пыльцы – тычиночных и гермафродитных особей. Интенсивность нектаро-выделения приходится на разные стадии цветения разнополых цветков этого растения. В обоеполых и тычиночных цветках начало обильного выделения нектара приурочено ко времени вскрытия пыльников и становится ме-

гда начинают опадать лепестки, и продолжается на протяжении всего периода постфлорального цветения¹. Энтомофауна опылителей свободнойягодника колючего довольно многочисленна и разнообразна (мухи, осы, пчелы, муравьи). Большим предпочтением опылителей пользуются тычиночные и гермафродитные особи и гораздо меньшим – пестичные. Последние посещаются насекомыми лишь в период постфлорального цветения, когда в цветках начинается выделение нектара.

Позднее триэция была обнаружена и у другого представителя аралиевых – заманихи высокой (*Oplapanax elatus*). Однако сексуализация этого растения оказалась еще более сложной, чем у предыдущего вида. По наблюдениям О.Н. Симоновой (1980), у заманихи три половые формы цветков распределены не на трех разных особях (как у элеутерококка), а на четырех. У нее обнаружены еще и особи с тычиночными и обоеполыми цветками в одном соцветии. Таким образом, триэция у заманихи высокой сочетается с андромоноэцией.

Наиболее подробно явление триэции недавно изучено В.Н. Годиным (2003–2009) у пятилистника кустарникового (*Pentaphylloides fruticosa*, *Rosaceae*) в Алтае-Саянской горной области. Автором отмечено синхронное распускание цветков всех половых форм, разница – в диаметре их околоцветника, длине тычиночных нитей и завязи. Меньшие размеры околоцветника имеют пестичные цветки, однако им свойственна лучше выраженная рыльцевая поверхность и более длинные стилодии в сравнении с обоеполыми цветками. Более высокая фертильность пыльцы обнаружена у тычиночных особей (рис. 27).

В условиях Горного Алтая исследованные

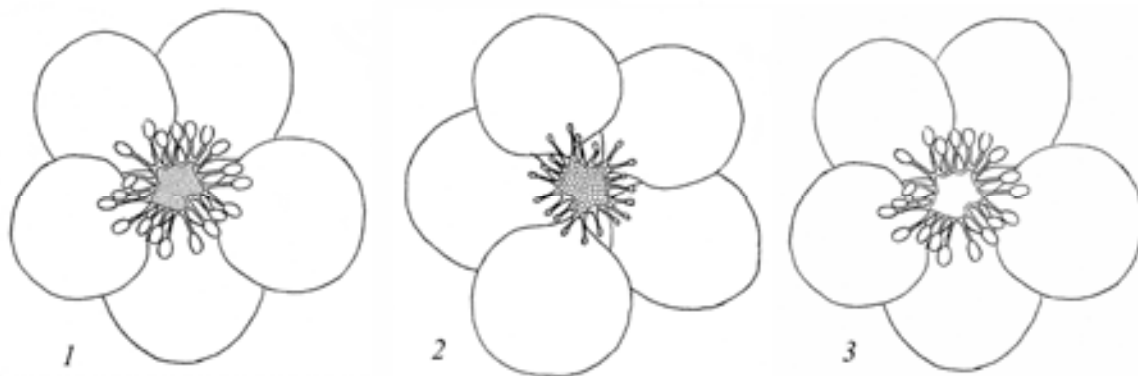


Рис. 27. Триэция у пятилистника кустарникового (*Pentaphylloides fruticosa*):

1 – обоеполый цветок; 2 – пестичный цветок; 3 – тычиночный цветок (Годин, 2009)

нее интенсивным к началу созревания рылец у первых и резко сокращается по окончании пыления у вторых. В пестичных цветках выделение нектара совпадает с созреванием рылец, ко-

¹ Автор так называет фазу, когда при опадении лепестков рыльца приобретают восприимчивость к пыльце.

автором ценопопуляции подразделяются на мноморфные, включающие особи с обоеполюми цветками, и гетероморфные, представленные двумя половыми типами (дизэичные) или тремя (триэичные). Мноморфные популяции встречаются во всех поясах, но, в основном приурочены к нижним поясам гор. Напротив, гетероморфные ценопопуляции в большей степени характерны для высокогорий, причем в них преобладают пестичные растения. Таким образом, в поясно-высотном градиенте наблюдается закономерная смена половых форм в составе ценопопуляций: от доминирования гермафродитных особей до преобладания пестичных.

Нами (Демьянова, 1990) в Троицком лесостепном заказнике (Челябинская обл.) триэция обнаружена у щавеля солончакового (*Rumex pseudonatronatus*, *Polygonaceae*)¹ и щавеля конского (*R. confertus*). У последнего вида разнообразие половых форм ранее было отмечено С.А. Марковой (1968) и Г.Б. Салаховой (1985). По нашим наблюдениям, завязывание семян у них бывает наиболее успешным у женских особей в сравнении с обоеполюми. Основной способ опыления – анемофилия. Энтомофилия не играет заметной роли, поскольку насекомые собирают пыльцу с цветков гермафродитных и мужских особей и при этом не посещают женские растения.

В заключение отметим, что из-за чрезвычайной редкости триэции в настоящее время трудно судить о ее распространении и приуроченности к определенным семействам цветковых, а также о ее сопряженных связях с другими сексуальными типами.

4.4. Совмещение половых форм у растений одного вида

Наличие у одного вида нескольких половых фенотипов называют половым полиморфизмом растений. С генетических позиций подобное явление относят к категории варьирования экспрессии пола². Лабильные в отношении экспрессии пола растения способны под воздействием тех или иных факторов внешней среды, выключающих соответствующие гены, образовывать другой тип цветков. Лабильность экспрессии пола отмечена у многих растений. К настоящему времени она обнаружена у 105 видов из 62 родов и 35 семейств покрытосеменных (Korpelainen, 1998). Приведем некоторые примеры.

Так, многие исследователи явления гинодиэции фиксировали наличие пестичных цветков на гермафродитных особях. В таких случаях

природные популяции бывают представлены не двумя половыми формами (гермафродитной и пестичной), а тремя. К указанным двум присоединяются гиномоноэичные особи. Более того, как показали наши наблюдения (Демьянова, 1990а), у некоторых гинодиэичных видов гиномоноэичные особи в природных популяциях встречаются даже чаще, чем пестичные (*Polemonium caeruleum*, *Silene noctiflora*, *Stellaria nemorum*, *Valeriana rossica*, *V. tuberosa*, *Nepeta pannonica*, *N. cataria*, *Dracocephalum ruyschiana* и др.). У гиномоноэичных особей явно преобладают обоеполюе цветки (рис. 28). Количество андростерильных цветков на гермафродитных особях неодинаково у разных растений и, как показали опыты, подвержено колебаниям в разные сезоны у одних и тех же экземпляров. Напротив, многолетние наблюдения свидетельствуют о том, что у пестичных особей не зарегистрировано ни одного случая появления обоеполюх цветков, т.е. возврата к обоеполюсти, хотя бы частичного, у них не отмечено.



Рис. 28. Гиномоноэция у шалфея степного (*Salvia stepposa*, А) и гвоздики травянки (*Dianthus deltoids*, Б):
1 – обоеполюый цветок; 2 – пестичный цветок

У зонтичных гинодиэция сочетается с андромоноэцией (*Seseli libanotis*, *Heracleum sibiricum* и др.). В этом случае популяции подобных растений состоят из андромоноэичных особей и пестичных, у которых все цветки в зонтиках любого порядка являются андростерильными.

Картина половой дифференциации становится еще более сложной, если морфологическое строение цветков не соответствует выполняемой функции. Например, при внешней морфологической обоеполюсти у части растений в популяции одного вида в пыльниках не образуется пыльцы, а у других – семян, т.е. цветки при этом становятся функционально однополюми. Подобные растения с полным правом можно отнести к функционально двудомным.

¹ У этого вида триэция отмечена впервые.

² Expression (англ.) – выражение, выразительность.

Уровень экспрессии генов пола зависит от внутренних факторов (возраст, баланс фитогормонов и др.) и внешних условий, влияющих на гормональный баланс растения. Последний определяет преимущественное развитие тычиночных или пестичных цветков. Внешние условия, вызывающие стресс (уменьшение освещенности ниже минимального уровня, ухудшение минерального питания, водный дефицит), способствуют тому, что образуются мужские генеративные органы. Когда экспрессия пола коррелирует с размером растения, то, как правило, тычиночные растения мельче пестичных. Таким образом, многие однодомные и двудомные растения могут изменять свой половой статус в ответ на перемены условий среды, а также изменений в размере и возрасте. В отечественной литературе многочисленны примеры подобного рода приведены в работах М.Х. Чайлахяна и В.Н. Хрянина (1982), а в зарубежной литературе обстоятельный критический обзор сделан Д. Ллойдом и К. Бава (Lloyd, Bawa, 1984).

Наиболее ярким примером растений, изменяющих свой пол, является двудомная аризема трехлистная (*Arisaema triphyllum*, *Araceae*), длительные наблюдения за которой проведены в Северной Америке многими исследователями. Это лесное многолетнее травянистое растение. Аризема необычна тем, что ее особи могут менять пол в тесной зависимости от размеров: мелкие особи не цветут, более крупные репродуцируют как тычиночные, а самые крупные –

как пестичные. Поскольку у растений увеличиваются или уменьшаются размеры, соответственно меняется и пол (Bierzychudek, 1984). По наблюдениям автора, 64% тычиночных и 63% пестичных особей сменили пол от одного сезона к другому. Соотношение полов в популяции зависит от факторов среды (рН, плодородие почвы). Пестичные особи преобладали в наименее тенистых местообитаниях, в которых рН и плодородие почвы были более высокими. Тычиночные растения доминировали в более затененных местах и на участках с низким рН. Эксперименты по пересадке особей в различные местообитания приводили к изменению пола (Doust, Cavers, 1982). По мнению авторов, изменение пола у ариземы в наибольшей степени зависит от влияния внешней среды и такие трансформации следует признать адаптивными.

Лабильность пола может быть неодинаковой у разных особей одного вида. Например, у волчника волосистого (*Thymelaea hirsuta*, *Thymelaeaceae*) в пустынных районах Египта обнаружено существование двух отчетливо обособленных групп особей: около 1/3 из них характеризуются стабильным полом, в то время как остальные проявляют существенную лабильность по экспрессии пола (El-Keblawy et al., 1996).

В заключение отметим, что виды со способностью менять свой пол имеют селективные преимущества в неоднородных и изменчивых условиях среды в сравнении с не обладающими такой способностью.

СПОСОБЫ ПЕРЕКРЕСТНОГО ОПЫЛЕНИЯ

5. БИОТИЧЕСКОЕ ОПЫЛЕНИЕ

По современным представлениям исходной и основной формой опыления покрытосеменных является биотическое опыление, осуществляемое прежде всего насекомыми (энтомофилия), а также птицами (орнитофилия), летучими мышами (хироптерофилия) и др.

5.1. Энтомофилия

Значение насекомых исключительно велико не только в эволюции цветка, но и в его происхождении. Первичные покрытосеменные, очевидно, имели обоеполые энтомофильные цветки, но нектарники у них отсутствовали. Тандем растений и насекомых возник на почве питания последних пыльцой. Обоеполость цветка явилась предпосылкой для автогамии. Раздельнополость и способность к ветроопылению у покрытосеменных имеют вторичное происхождение.

Первичные цветковые растения, видимо, не были узкоспециализированны по способу опыления, и энтомофилия у них была довольно примитивной. Вполне возможно, что наряду с насекомопылением некоторую роль играло и ветроопыление и даже самоопыление. Эта неупорядоченность опыления представляла на первых порах даже некоторое преимущество, поскольку разные способы опыления как бы подстраховывали друг друга.

В развитии энтомофилии следует различать два периода – древний и современный (Гринфельд, 1983). Энтомофилия у первых покрытосеменных была очень примитивна и не давала им каких-либо существенных преимуществ по сравнению с опылением ветром. Насекомые привлекались в цветок пыльцой. Опыление первоначально осуществлялось жуками (кантарофилия). Перелом в развитии энтомофилии был связан с возникновением нектарников и выделением ими нектара в цветках в меловом периоде мезозойской эры. Нектар стал основным компонентом пищи и дополнительным (к пыльце) пищевым ресурсом, привлекавшим насекомых к цветку. С его появлением значительно увеличилась интенсивность посещения цветков насекомыми, в первую очередь теми, которые питались ранее пыльцой. Нектар коренным образом изменил состав опылителей. Если первоначальными опылителями были, вероятно, только жуки, то теперь главными опылителями стали высшие перепончатокрылые, двукрылые и чешуекрылые. Этот перелом в развитии энтомофилии подготовил быстрое возвышение цветковых растений в середине мелового периода. С этого времени начинается современный период в развитии энтомофилии.

Нектар в цветках приобрел новое биологическое свойство: он стал играть важную роль в перекрестном опылении растений. Его появление вызвало видообразование среди насекомых и покрытосеменных. Он явился причиной специализации и направленной эволюции как цветков, так и антофильных насекомых. У цветков удлинилась трубка венчика и уменьшился его диаметр, что устранило примитивных опылителей с грызущим ротовым аппаратом, не имеющих хоботка и, с другой стороны, способствовало развитию хоботка у антофильных насекомых. Основными опылителями стали представители высших отрядов насекомых: перепончатокрылые, чешуекрылые и двукрылые. Позвоночные животные (птицы, летучие мыши, грызуны) позже включились в эволюцию нектароносных цветков, но они стали играть значительную роль в опылении растений в тропиках.

Пыльца и нектар (первичные аттрактанты). Хорошо известно, что насекомые посещают цветки для сбора пищи (пыльцы и нектара). Но иногда играют роль другие причины – поиски убежища, отложение яиц в цветке, сбор строительного материала и даже имитация удовлетворения полового инстинкта.

Пыльца является важнейшим источником пищи, которую насекомые находят в цветке. Она содержит белки, жиры, углеводы, зольные элементы, ферменты и витамины и является высокоценным питательным материалом. Поэтому насекомые собирают пыльцу не только энтомофильных, но и анемофильных растений (орешник, злаки, подорожники и т.д.), при этом их не опыляя. Пыльценосные анемофильные растения, отвлекая насекомых, могут иногда косвенно влиять на опыление энтомофильных растений, снижая его интенсивность.

Существует заметное различие в химическом составе пыльцы у энтомо- и анемофильных растений. У первых она более богата жирами и белками, а у вторых – углеводами, особенно крахмалом. Поэтому в качестве пищи пыльца энтомофильных растений имеет определенные преимущества в сравнении с пыльцой анемофилов.

У энтомофильных растений сцепление пыльцевых зерен друг с другом и к посещающим цветки насекомым происходит двумя способами: посредством выделяемой пыльцой клейкой слизи, называемой полленкином, или гибких висци-

новых нитей. При помощи слизи пыльцевые зерна приклеиваются к телу насекомого (например, у лютика едкого), а висциновыми нитями они прикрепляются к щетинкам и волоскам насекомых (например, у видов рододендрона). Пчелы увеличивают клейкость пыльцевых зерен и нитей отрыванием нектара или клейким секретом, выделяемым рыльцами цветков.

Цветки, привлекающие насекомых пыльцой, образуют огромное количество пыльцевых зерен (ветреница, мак, шиповник, зверобой и др.). Мак и пион по размеру пыльцевой продукции превосходят многие анемофильные растения.

У большинства растений существует определенный дневной ритм в рассеивании пыльцы. Вскрытие пыльников и экспонирование пыльцы происходит либо в течение всего дня, либо в определенные сроки (утром, после полудня, в первую половину дня и т. д.).

У энтомофильных растений пыльца относительно долговечна. Жизнеспособность ее не ограничивает сроков эффективного перекрестного опыления, по крайней мере, в течение нескольких дней. Вода губительна для пыльцы. Растения имеют разные приспособления для защиты ее от дождя и росы. Из них следует упомянуть ориентацию колокольчатых, бокальчатых и чашевидных цветков открытым зевом венчика вниз, благодаря чему предотвращается попадание дождевых капель внутрь цветка. Такое положение венчика цветка вниз у некоторых растений бывает постоянным и сохраняется все время, пока пыльца нуждается в защите (черника, брусника, ландыш, спаржа, наперстянка, одноцветка, колокольчики). У других растений изгибание цветоножек и поникание цветков совершается периодически, перед дождем, в пасмурную погоду или ночью (адонис весенний, ветреницы, звездчатка злаковидная). Такую же функцию защиты пыльцы играет закрывание цветков перед дождем, на ночь и в пасмурную погоду у горечавок, некоторых колокольчиков, кувшинок. Надежно укрыта пыльца от дождя в цветках хохлаток, львиного зева, льнянки, в лодочке цветка бобовых, под верхней губой губоцветных. Пыльники и пыльца у ирисов прикрыты сверху широкими лопастями рыльца. У некоторых растений нет, казалось бы, никаких приспособлений к защите пыльцы от воды: цветки открыты, ориентированы своим зевом вверх. Однако первые капли дождя задерживаются в зеве венчика и закрывают выход воздуха, заполнившему цветочную трубку. Благодаря этому вода не проникает в цветок. Так обстоит дело у флоксов и примул.

Нектар является также важнейшим источником питания для всех опылителей. Он выде-

ляется особыми экскреторными железами – нектарниками, цветковыми (флоральными) и внецветковыми (экстрафлоральными). Последние не имеют отношения к процессу опыления. Обычно цветочный нектар бесцветен, но у некоторых растений с о. Маврикий обнаружен красный нектар. Эволюционный смысл этого феномена не вполне ясен. Отметим, что наличие нектара не говорит однозначно о биотическом опылении. Он имеется также у ветроопыляемых и самоопыляемых видов.

Нектар представляет собой водный раствор сахаров – фруктозы, сахарозы, мальтозы и др. Концентрация сахаров в нектаре зависит от вида растения и условий среды. Она достигает 70% и более (у конского каштана – 74,5%, липы – 72%, душицы обыкновенной – 60%, а у софоры японской – даже 80%). Обычно содержание сахаров в нектаре колеблется в пределах 30–50%, причем оно меняется в течение дня. Высококонтентированного, а также жидкого нектара пчелы избегают, тогда как птицы-опылители в тропиках предпочитают водянистый нектар.

У различных цветковых растений, опыляемых насекомыми, а также другими биотическими агентами, в состав нектара в небольших или в значительно меньших количествах, чем сахара, могут входить также другие органические вещества, а именно: аминокислоты, белки, органические кислоты, витамины, алкалоиды, гликозиды и т.д.

В исследованиях Герберта и Ирен Бейкерров (Baker H., Baker J., 1975) интересны попытки установить функциональное значение каждой из названных групп веществ нектара и определить их место в ходе сопряженной эволюции цветковых растений и их опылителей.

По составу сахаров, которые, несомненно, являются основным для опылителей пищевым (углеводным) компонентом нектара, изученные в этом плане энтомофильные растения разделяются на две группы. Преобладающее содержание в нектаре сахарозы по сравнению с глюкозой и фруктозой свойственно цветкам более примитивного строения, обратное соотношение – более специализированным цветкам с глубоко спрятым нектаром. Что касается концентрации сахаров в целом, то она выше в цветках, опыляемых насекомыми, чем в опыляемых позвоночными животными. Заметим, что у некоторых растений отмечена изменчивость в соотношениях сахаров на протяжении жизни цветка и сезона цветения.

Из аминокислот, которые наряду с сахарами могут служить не только источником питания для опылителей, но и как исходный материал для синтеза белков, чаще других в нектаре встреча-

ются аспарагиновая и глютаминовая кислоты, серин, глицин и аланин (у некоторых видов в нектаре присутствует до 13 различных аминокислот). Концентрация аминокислот в целом увеличивается от более примитивных цветков с открытым положением нектара к цветкам, где нектар скрыт в его глубине, от древесных растений к травянистым, от обладателей актиноморфных цветков к видам с зигоморфными цветками, от раздельнолепестных к спайнолепестным. Что касается отдельных растений, то каждому из них свойственно внутривидовое постоянство аминокислотного состава нектара цветков.

Содержание белка в нектаре достаточно высокое, чтобы служить существенным источником питания для опылителей, отмечено лишь у немногих растений (у вереска обыкновенного, гречихи). Чаще белки присутствуют в нектаре лишь в незначительных количествах и являются ферментами, т. е. веществами, определяющими ход тех или иных химических превращений.

Аскорбиновая кислота (витамин С) – витамин, наиболее часто присутствующий в нектаре, по-видимому, функционирует как антиоксидант, т. е. вещество, препятствующее окислению других органических соединений.

Алкалоиды и гликозиды, токсичные для тех или других групп насекомых, присутствуют в нектаре специализированных растений, приспособленных к опылению лишь определенным опылителем. Их наличие в составе нектара (например, у волчегодника и аконита) может рассматриваться как выработанное в ходе эволюции средство отпугивания нежелательных посетителей цветков.

Наконец, из работ Герберта и Ирен Бейкеров (Baker H., Baker J., 1975) известно, что в нектаре ряда растений (представителей 40 семейств, в том числе толокнянки обыкновенной, вахты трехлистной, лютика ползучего и др.) в небольшом количестве содержатся жирные масла, которые в дополнение к сахарам могут служить источником энергии, необходимой для полета опылителей.

Выделение нектара представляет собой весьма динамичный процесс. Оно зависит от времени дня, возраста и стадии развития цветка, условий освещения, температуры, влажности воздуха и почвы и других экологических факторов, причем проявляется эта зависимость у разных видов неоднозначно. В условиях опыта растения, которые поливали, давали гораздо больше нектара на цветок, чем контрольные. Ветер также влияет на процесс выделения нектара, но это влияние косвенно, так как ветер изменяет микроклиматические условия. В сухих районах отмечено относительно малое число видов,

обильно выделяющих нектар. Хотя способность к нектаровыделению наследственно закреплена, она может реализоваться, только если позволяют условия среды. В аридных районах многочисленны виды с обильным и постоянным производством пыльцы, а не нектара.

Особый интерес представляет вопрос о зависимости нектаровыделения от стадий развития цветка. Наиболее интенсивное выделение нектара связано обычно, но не всегда, с фазой зрелого рыльца.

Суточная динамика выделения нектара неодинакова у разных видов. Согласно результатам исследований Н.Н. Карташовой (1965) наиболее интенсивно нектар выделяется утром (липа, яснотка белая, душица обыкновенная), но у некоторых видов – днем (фацелия), под вечер (синюха голубая, дербенник иволистный) или имеется утренний и вечерний максимумы выделения нектара (клевер луговой, горошек мышиный, чина луговая и др.).

Нектаропродуктивность цветков весьма различна. Наряду с обильными нектароносами имеются виды, скудно выделяющие нектар или лишенные его вовсе. Нектароносность цветков у одного и того же вида сильно колеблется в разные годы и в разные сроки вегетационного периода в зависимости от климатических и почвенных условий. У представителей нашей флоры огромное количество нектара обнаружено у княжика сибирского (*Atragene sibirica*) – до 90 мг и гвоздики пышной (*Dianthus superbus*) – до 44 мг в одном цветке.

У некоторых растений выявлены существенные различия в среднем объеме нектара, концентрации и общем содержании сахара на цветок как в пределах популяции, так и между цветками на одном растении. Отмеченные различия не коррелируют с факторами среды и, по-видимому, находятся под генетическим контролем. Например, у раздельнополых цветков объем и состав сахаров в нектаре может быть весьма неодинаков. У однодомной кокосовой пальмы (*Cocos nucifera*) тычиночные цветки продуцируют относительно небольшое количество нектара, более чем на 90% состоящего из сахарозы. В пестичных цветках выделяется намного больше нектара, который содержит менее 10% сахарозы, преобладает же в нем гексоза.

У двудомного рожкового дерева (*Ceratonia siliqua*) объем и содержание сахаров в нектаре выше в пестичных цветках, чем в тычиночных. Долговечность пестичных цветков больше в сравнении с тычиночными. Тем не менее последние чаще посещались насекомыми-опылителями.

Форма и расположение цветковых нектар-

ников весьма разнообразны. Они возникали независимо в разных филетических линиях покрытосеменных. Нектарники встречаются на разных органах цветка – на чашелистиках, лепестках, цветоложе, тычиночных нитях, на наружной поверхности плодolistиков. Иногда они скрыты в шпорцах, представляющих модифицированные чашелистики (настурция) или лепестки (борец, водосбор, живокость). Хорошо известны нектарные ямки (кармашки) у основания лепестков лютиков. Функции нектарников могут выполнять расширенные основания тычиночных нитей (гвоздичные). У спайнолепестных двудольных нектарники нередко имеют вид кольца, окаймляющего верхнюю завязь (норичниковые, бурачниковые, губоцветные). В цветках с нижней завязью они имеют вид диска, окружающего столбик (зонтичные, колокольчиковые, сложноцветные). Таким образом, у представителей примитивных семейств нектарники обычно расположены на наружном круге частей цветка, а у наиболее продвинутых перемещаются к основанию столбика. Изредка отмечаются случаи, когда цветки содержат нектарники двух типов. Например, у австралийского *Thryptomene calycina* (сем. *Myrtaceae*) нектарники представлены подпестичным диском и нектароносными придатками на концах пыльников (вероятно, это выросты связников). У этого растения обнаружены незначительные различия в сроках и продолжительности секреции нектарников разных типов, что, по-видимому, объясняет посещение цветка очень многими насекомыми-опылителями.

В настоящее время известно, что помимо нектара и пыльцы в качестве приманки в цветках иногда выступают жирные масла (липиды), имеющие довольно сложный химический состав. Об этом впервые сообщил Стефан Фогель (Vogel, 1974). Он установил, что нектарники в таких цветках отсутствуют. Жирные масла выделяются в них особыми железками – элайофорами, образованными подушечками железистых волосков или 1–2-слойным железистым эпителием. Опыление производится одиночными пчелами-антофорами. Самки их собирают масло в чистом виде или в смеси с пыльцой и переносят на волосках своего тела. Пыльца как добавочный продукт добывается из тех же «масляных» цветков или из особых пыльцевых цветков. Масло, обычно в смеси с пыльцой (в виде кашицы), пчелы откладывают в подземные выводковые ячейки как корм для личинок. Для собственного пропитания пчелы сосут нектар из нормальных нектароносных цветков. В настоящее время известно более 1300 видов с масловыделяющими цветками. Они принадлежат к 5 семействам (мальпигиевые, крамериевые, но-

ричниковые, касатиковые, орхидные) и распространены в тропиках Нового Света по обе стороны экватора до 41° северной и южной широт.

Ранее «масляные» цветки были известны только в Капской провинции в Африке и Южной Америке. Позднее обнаружили, что подобные цветки могут встречаться и в более северных широтах. В настоящее время известно около 150 видов растений с масловыделяющими цветками, обычно желтой окраски, распространенных в Голарктике. Примерами могут служить виды *Primula*, *Lysimachia vulgaris* и *L. nummularia*. Они выделяют жирные масла для привлечения пчел из рода *Macropis*. Самки видов *Macropis* на нижней части передних ножек имеют подушечки, состоящие из зубчатых волосков, которыми они впитывают масло, а затем смешивают его с пыльцой, образуя кашицу, которой наполняют щетки задних ножек. Кашица служит для кормления только личинок (Vogel, 1976, 1986).

В качестве пищи для насекомых могут служить также питательные волоски и ткани цветка (тропические орхидеи, виды коровьяка).

Окраска. Для привлечения опылителей помимо пищи служат вторичные аттрактанты, важнейшие из которых окраска и запах цветка. Заметность цветков определяется их окраской и цветовым контрастом с окружающей зеленью. Окрашены бывают листочки простого околоцветника, чашелистики, лепестки, тычинки, верхушечные листья и прицветники. Окраска цветков представляет полную цветовую гамму от длинноволновых лучей красного цвета до коротковолновых – ультрафиолетовых лучей, не воспринимаемых человеческим глазом, но воспринимаемых пчелами. Она обусловлена различными пигментами – флавоноидами (антоцианами и флавонами), каротиноидами, антофеином, бетацианинами.

Антоцианы растворены в клеточном соке, но иногда могут выпадать в клетках в форме кристаллов. Они широко распространены у растений. Большинство окрасок цветков можно приписать им. В зависимости от реакции клеточного сока антоцианы вызывают красную окраску (в кислом растворе), синюю (в слабо щелочном растворе), фиолетовую (в нейтральном растворе). Желтая окраска цветков зависит от присутствия флавонов, их производных и каротиноидов. Последние определяют, например, желтую окраску цветков лютиков, купальницы, калужницы, чистотела, донника лекарственного, зверобоя продырявленного, подсолнечника и других растений. Чистые кристаллы каротина обуславливают красную окраску привенчика нарцисса. Производные флавонов (лютеолин и др.) вызывают желтую окраску у анютиных гла-

зок, наперстянок и дрока красильного. Черные пятна на лепестках конских бобов, бурая окраска нектарников живокости и венчиков некоторых тропических орхидей связаны с присутствием коричневого пигмента антофеина. Белая окраска цветков объясняется не каким-либо особым пигментом, а очень рыхлым строением лепестков вследствие наличия в них множества воздухоносных полостей (межклетников).

Кроме огромного разнообразия окрасок, доступных восприятию человека, цветки имеют еще одну «окраску», которая не воспринимается нами, но хорошо различается пчелами. Речь идет об ультрафиолетовом излучении цветков (Kugler, 1966). Известно, что около 65% видов покрытосеменных имеют цветки, поглощающие ультрафиолет, в то время как отражающие эти лучи встречаются реже (Burr et al., 1995).

Обнаружены некоторые закономерности между окраской цветков, их размерами и способностью к отражению ультрафиолета. Так, синие и желтые цветки обычно отражают ультрафиолет, а оранжевые, белые, коричневые и зеленые чаще всего его поглощают. Крупные и средних размеров цветки значительно чаще являются отражающими, чем мелкие.

Сильное ультрафиолетовое отражение обнаружено у цветков многих растений — дербенника иволистного, ослинника двулетнего, переступня двудомного и др. Очень незрачные для нас цветки переступня хорошо различаются и интенсивно посещаются пчелами благодаря отражению ими ультрафиолетовых лучей. Отдельные участки венчика в разной степени отражают ультрафиолетовые лучи, подобно тому как лепестки в разных частях имеют неодинаковую видимую окраску. Действительно, очень часто цветки имеют пеструю окраску, тот или иной узор или рисунок. Контрастная окраска внутри венчика выделяет репродуктивные органы цветка и служит на коротких расстояниях указателем для насекомых пути к нектару. На лепестках можно видеть точки, штрихи, линии, пятна разной величины и окраски и т.д. Характер этих меток, топография их на венчике, соотношение видимых и невидимых знаков характеризуются определенной правильностью. Такие знаки или метки рассматривались еще в конце XVIII в. одним из предшественников Ч. Дарвина — Христианом Конрадом Шпренгелем как указатели нектара у нектаровыделяющих цветков или как указатели пыльцы у безнектарных пыльцевых цветков (рис. 29). Примеры этого можно найти почти в любом цветке самой различной окраски, от интенсивно красной до ультрафиолетовой. У насекомоопыляемых цветков установлено три типа указателей: 1) контрастно окра-

шенный центр лепестков; 2) контрастные метки на лепестках; 3) контрастно окрашенные лепестки и репродуктивные органы. Эти видимые (цветные) или невидимые (ультрафиолетовые) метки, образующие тот или иной рисунок на цветке, указывают кратчайший путь к нектару. По меткому выражению Чарльза Даддингтона, они являются как бы вывесками ресторана, в который приглашаются опылители. Таковы, например, красный привенчик у нарцисса настоящего, желтое кольцо в голубом цветке незабудки, темно-желтые пятна у основания лепестков примул, фиолетовые штрихи на лепестках герани, темно-желтое пятно на нижней губе льнянки, крапинки (точки) на внутренней стороне нижней губы наперстянки пурпуровой и т.д. Подобные же, но невидимые для нашего глаза, ультрафиолетовые метки имеются у очень многих цветков, например у герани луговой, переступня двудомного, турнепса и др. (рис. 30).

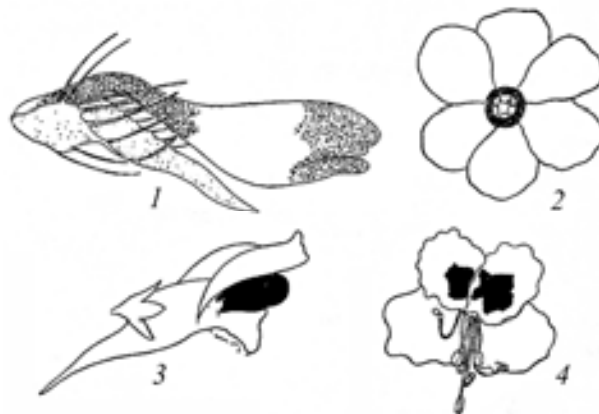


Рис. 29. Цветные метки (указатели нектара) у энтомофильных растений:

1 – марьянник полевой (*Melampyrum arvense*); 2 – проломник Бунге (*Androsace bungeana*); 3 – льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris*); 4 – конский каштан обыкновенный (*Aesculus hippocastanum*) (Kugler, 1955)

Ультрафиолетовые узоры дополняют видимые насекомыми узоры, давая им информацию о размещении нектарников и пыльников. Наиболее сложные УФ-узоры отмечены у цветков, опыляемых пчелами, например у многих *Liliidae*. В пределах вида отражательные характеристики цветка вполне стабильны. Они способствуют посещению насекомыми цветков у одного и того же вида. Иногда цветки разной формы и функционального значения неодинаково реагируют на ультрафиолет даже в пределах одного соцветия. Так, трубчатые цветки в соцветиях однодомной мать-и-мачехи поглощают ультрафиолет, а краевые язычковые его отражают. Тенденция к отражению ультрафиолета и частота образования ультрафиолетовых узоров возрастает по направлению от актиноморфных к зигоморфным цветкам. Эксперимен-

тальным путем доказано, что эти указатели нектара различаются не только по цвету, но также по запаху, о чем будет сказано несколько ниже.



Рис. 30. UV-метки (указатели нектара) у энтомофильных растений:

1 – герань луговая (*Geranium pratense*); 2 – наперстянка пурпурная (*Digitalis purpurea*); 3 – проломник Бунге (*Androsace bungeana*); 4 – льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris*) (Kugler, 1970)

Обнаружено, что нектар обладает способностью к поглощению ультрафиолетовых лучей и флюоресценции. Степень последней и поглощение УФ-лучей может служить указателем для потенциальных опылителей о наличии и количестве нектара. Этот механизм повышает посещаемость еще не опыленных цветков.

Сравнением указателей в видимых спектрах насекомых и человека установлено, что у дикорастущих видов контрастная окраска цветков выражена сильнее в видимом спектре насекомых. Цветки культурных сортов селекционировались для яркой окраски в видимом спектре человека. У них указатели нектара выражены значительно слабее, чем у диких видов.

У некоторых растений наблюдается изменение окраски в течение жизни, на что чутко реагируют опылители. Наиболее известным примером в этом отношении является медуница (*Pulmonaria obscura*, *P. mollissima*, *P. collina*), у которой цветки при распускании бывают розово-пурпуровыми, а потом становятся синими. У чины весенней (*Orobis vernus*) цветки сначала красные, а затем зеленовато-синие. Иногда меняется окраска какой-либо части цветка, как, например, у конского каштана, у которого желтое пятно на лепестках становится сначала оранжевым, а потом карминно-красным, причем нектар выделяется только в начальной (желтой) фазе.

Изменение окраски наблюдается чаще всего после опыления, т. е. пусковым механизмом служит взаимодействие между рыльцем и пыльцевыми зернами. Предполагается, что пыльца

несет «фактор», который переходит из пестика в лепестки и стимулирует синтез иных пигментов. Как правило, смена окраски сопровождается утратой чувствительности рылец, завершением опыления и началом развития зародыша. У растений более чем 50 семейств покрытосеменных сохраняются цветки, прошедшие фазу опыления, изменяющие при этом цвет (Weiss, 1989).

Иногда смена окраски у цветков бывает связана с их возрастом, а не с опылением. Изменившие окраску старые цветки дают мало пищевого вознаграждения опылителям и обладают пониженной репродуктивной способностью. Они функционируют как намек на бесперспективность дальнейшего пребывания на этом растении. Во всех случаях видоизменение окраски цветков позволяет насекомым издалека ориентироваться в наличии нектара или пыльцы, что увеличивает вероятность посещения большого количества цветков и одновременно способствует сбережению энергии опылителя. Сохранение же старых цветков повышает общую привлекательность соцветия на большом расстоянии, а изменение цвета позволяет насекомым различать старые и молодые цветки на близком расстоянии. Эта адаптация могла возникнуть много раз у большого числа растений с мелкими цветками. У многих растений после опыления при изменении цвета попутно видоизменяется и степень отражения ультрафиолетовых лучей, что также влияет на взаимоотношения между насекомыми и цветками.

Разнообразная окраска цветков, безусловно, имеет приспособительное значение, привлекающая насекомых-опылителей. Последние обладают способностью различать цвета, но их цветовое зрение, особенно у пчел, отличается рядом особенностей по сравнению с цветовым зрением человека. Главная особенность цветового зрения пчел заключается в их слепоте к красному цвету и восприимчивости к коротковолновым ультрафиолетовым лучам. По этой причине «пчелиные» цвета отличаются от окраски цветков, воспринимаемых человеческим глазом (Мазохин-Поршняков, 1965).

Белые цветки довольно слабо отражают ультрафиолетовые лучи (до 3%) и воспринимаются пчелами как беловато- или сине-зеленые, например у нарцисса, земляники, груши, ветреницы лесной. Белые соцветия маргаритки кажутся пчелам голубовато-зелеными звездочками. Желтые и оранжевые цветки, кажущиеся нам однотонно окрашенными, по-разному отражают ультрафиолетовые лучи, а поэтому окраска их для пчел изменяется от пчелиного желтого до пчелиного пурпурового. Эти цветки отражают ультрафиолет в разной степени – от 2–10 до 20–40%.

Таковы подмаренник настоящий (*Galium verum*), дрок красильный (*Genista tinctoria*), зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*) и адонис весенний (*Adonis vernalis*). Пчелы отличаются слепотой к красному цвету, поэтому окраску цветков тюльпана, фасоли и мака они воспринимают как «ультрафиолетовую», поскольку такие цветки отражают ультрафиолетовые лучи.

Цветовое зрение обнаружено и у других опылителей – бабочек (дневных и ночных), мух (цветочных мух-сирфид и жужжала).

Среди дневных бабочек можно наметить две группы. Одни из них – белянки (Pieridae) и парусники (Papilionidae) – летят в поисках пищи на красное, желтое и сине-фиолетовое, тогда как другие – нимфалиды (Nymphalidae) и бархатницы (Satyridae) – оказывают предпочтение желтому и голубому. Среди цветков, опыляемых дневными бабочками с длинным хоботком, надо упомянуть прежде всего пурпурно-красные цветки гвоздик. Дневной бражник (*Macroglossum stellatarum* из сем. *Sphingidae*) летает днем при полном солнечном освещении и в вечернее время. Он не воспринимает красную часть спектра, но различает цвета голубой, синий и желтый, в дневные часы посещает также белые цветки мыльнянки (*Saponaria officinalis*).

Посещение цветков дневным бражником направляется только оптически, без участия запаха. Специальными опытами, проведенными Ф. Кноллем (Knoll, 1956), было доказано, что желтые пятна на нижней губе цветка льнянки хорошо различаются чисто оптически. Воздействие запаха было исключено, поскольку цветки прикрывались стеклом. Желтые пятна выступают в роли указателей нектара: они прежде всего (в опытах через стекло) ощупывались хоботком.

Цветки, опыляемые ночными бабочками, обычно имеют светлую окраску – белую, бледно-желтую и светло-пурпуровую. Такая окраска, контрастирующая с общим темным фоном, делает цветки более заметными. Светлая окраска цветков сама по себе, без содействия запаха, может обуславливать характер полета таких крупных бабочек, как бражник вьюнковый (*Protoparce convolvuli*). Эта ночная бабочка обладает хорошим цветовым зрением. Она отличается не только светлую, но и темно-фиолетовую и темно-пурпуровую окраску от темно-серой или черной даже при такой интенсивности освещения, при которой человеческий глаз их уже не может воспринимать.

Цветки, опыляемые ночными бабочками, источают к вечеру или ночью сильный аромат. Это дало повод думать, что запах является для ночных бабочек единственным средством ори-

ентации. Привлекающее действие запаха весьма вероятно, однако этот вопрос еще подлежит исследованию. По-видимому, ночные бабочки ориентируются как оптически, так и по запаху.

Двукрылые посещают цветки ради пыльцы и нектара, используемых ими на месте для собственного пропитания. В качестве посетителей и опылителей наиболее важны цветочные мухи (Syrphidae) и жужжала (*Bombylus*). Посещаемые ими цветки имеют яркую желтую, синюю и фиолетовую окраску, причем и белая окраска не исключена. У жужжал хорошо выражено цветовое зрение, и они привлекаются к цветку издали оптически.

В географическом распределении окраски цветков обнаруживаются некоторые закономерности. Обращает на себя внимание обилие в тропиках ярких оранжевых и красных цветков, которые почти отсутствуют в средних и высоких широтах. Это связано, видимо, с тем, что в тропиках большую роль в опылении играют птицы, которые различают красный цвет. В высокогорьях и приполярных областях растения с белыми цветками составляют до 38–40%, тогда как в Средней Европе таких растений около 23%, а в пустынях и сухих областях их еще меньше. Желтые цветки одинаково часты как в пустынях, так и в приполярных странах (32 и 33%). Что касается растений с синими цветками, то они довольно редки в пустынях и других сухих областях (только 4%) и в приполярных областях (5%). Цветки голубой окраски сравнительно немногочисленны. Чаще всего они отмечаются у сложноцветных и лилейных, наиболее высокопродвинутых семейств среди двудольных и однодольных. Следовательно, влияние среды не может быть единственным фактором, определяющим голубой цвет.

Связь окраски цветков с комплексом экологических факторов отдельных зон не вполне неясна. По-видимому, не следует видеть в окраске цветка только приспособление к определенным опылителям (Насимович, 1986). Допускается возможность, что пигменты цветка представляют собой приспособление к поглощению солнечного света, в связи с чем окраска цветков может зависеть от климатических условий.

Запах. Цветки привлекают насекомых-опылителей не только окраской, но часто также и запахом. При этом связь между насекомыми-опылителями и растениями через запах цветка может быть очень сложной и трудно выявляемой экспериментально. Насекомые не просто следуют по градиенту запаха в поисках того или иного цветка. Запахи служат опылителям для распознавания растений, в которых они могут найти пропитание, принося этим последним

пользу для поддержания репродуктивной изоляции. Кроме того, запах может снабдить опылителя информацией, когда и где можно получить нектар или пыльцу. Как будет показано далее, запах может служить для обманного привлечения насекомого для опыления (без вознаграждения).

Аромат энтомофильных цветков очень разнообразен. Различают примерно 500 разных цветочных запахов. Удовлетворительной классификации их нет. Сравнительно редко цветки и соцветия растений испускают отвратительный трупный запах гниющего мяса или рыбы, разлагающейся мочи и навозной жижи. Такие запахи свойственны початкам аронников (*Arum*), цветкам южноафриканских стапелий (*Stapelia*), тропических паразитных раффлезий (*Rafflesia*), многих видов кирказонов (*Aristolochia*). Эти цветки опыляются мухами, привлекаемыми запахом падали. К тому же и окраска цветков у раффлезий имитирует разлагающееся мясо.

Более распространены у цветков аминокислотные запахи, обусловленные наличием различных аминов (метиламин, диметиламин, триметиламин и т.д.). Такие цветки посещаются настоящими мухами и жуками. Аминокислотные запахи свойственны цветкам боярышника, рябины, калины, кизила, барбариса и т. д.

Чаще всего запахи цветков обусловлены эфирными маслами. Последние представляют смесь веществ, различающихся в химическом и физическом отношении. Наиболее важными из веществ, входящих в состав эфирных масел и определяющих запахи цветков, являются различные спирты, альдегиды, кетоны, фенолы, простые и сложные эфиры, терпены и т. д. Запах может быть связан с присутствием в цветке какого-либо одного химически чистого вещества, но большей частью определяется их сложной смесью. Так, запах розы вызывается первичными спиртами – гераниолом, неролом, цитронеллолом, запах ландыша – третичным спиртом линалоолом, запах гиацинта – коричневым спиртом, фиалки – кетоном пармоном, жасмина – сложной смесью веществ – бензилацетатом, линалоолом, индоллом, жасмоном и т.д. Ароматические вещества действуют как газы. Они распространяются токами воздуха или благодаря диффузии. Источником запаха являются обычно лепестки, но источают пахучие вещества также тычинки, стаминодии и нектарники. Иногда имеются специальные многоклеточные железки, выделяющие эфирные масла со специфическим запахом. У ясенца (*Dictamnus*) пурпурные железки на тычинках выделяют эфирное масло с лимонным запахом.

Упомянутые выше метки или знаки на лепестках в виде пятен, точек, штрихов разной

окраски, образующие тот или иной рисунок, воспринимаются насекомыми не только оптически, но и по запаху. Так, у нарцисса настоящего красный привенчик источает более интенсивный и своеобразный запах, чем прочие части цветка, причем запах этот усиливается к основанию привенчика и листочков околоцветника. Медоносные пчелы отличают запах привенчика от запаха околоцветника. Подобное же явление обнаружено у видов первоцвета, настурции, ириса германского, живокости высокой, фиалки трехцветной. У яснотки крапчатой верхняя и нижняя губа пахнут одинаково, но у последней запах более сильный. У нашего обычного сорного растения пикульника красивого светло-желтые цветки имеют на нижней губе венчика темно-фиолетовое пятно, которое обнаруживает качественно иной, но более слабый запах, чем остальной венчик. У конского каштана (*Aesculus hippocastanum*), подснежника белоснежного (*Galanthus nivalis*) цветные метки на лепестках пахнут интенсивнее, чем другие части венчика. У конского каштана одновременно с изменением окраски цветного пятна на лепестках с желтой на красную изменяется и запах. опыты с дрессировкой пчел показали, что яркие пятна, обладающие наиболее сильным ароматом, указывают им путь к нектару.

Однако в ряде случаев различие в качестве и интенсивности запаха отдельных частей венчика не сопровождается соответствующими особенностями в их окраске. У растений с однообразно окрашенным венчиком (например, у колокольчика раскидистого, чубушника венечного и др.) запах усиливается в направлении от наружных частей лепестков к внутренним. У основания лепестков указанных растений имеется сильно пахнущий участок, обладающий качественно иным запахом. У выюнка полевого белые полосы, не заметные на белом венчике, пахнут сильнее и иначе, чем остальная часть венчика. У нектарников запах иной и более интенсивный, чем у других частей цветка.

Иногда в пределах одного и того же вида особи обладают разным запахом. Например, в горных популяциях синюхи клейкой (*Polemonium viscosum*) в Южной Америке имеются растения со сладким и отвратительным запахом цветков. Сладкий запах выделяют нектарники, отвратительный – клейкие волоски на чашечке. Разные опылители неодинаково реагируют на запахи этого растения. Шмели и муравьи предпочитают сладкий запах и избегают отвратительного, а пчелы и многие мухи безразличны к запаху. Однако мухи сем. *Muscidae* и *Antomyidae* отдают предпочтение отвратительному запаху. В нижних популяциях, где основными

опылителями являются мухи, больше семян образывали цветки с отвратительным запахом, в верхних популяциях, где обычны шмели, цветки со сладким запахом (Galen, 1985).

Запах пыльцы отличается от запаха цветка. Медоносные пчелы их хорошо различают. У проандрических цветков горца змеиного, или раковых шеек (*Polygonum bistorta*), запах появляется при созревании и вскрытии пыльников в тычиночную фазу и исчезает после ее окончания. Довольно неприятные запахи цветков калины и дерена белого обязаны своим происхождением аминам, содержащимся в пыльце. Источником запаха является выстилающий слой (тапетум) пыльников, оболочки пыльцы, реже стаминодии. У ветроопыляемых и орнитофильных цветков запах пыльцы очень слабый. По мнению О. Порша (Porsch, 1956), запах пыльцы является наиболее древним запахом цветков, наиболее давним аттрактантом опылителей. Среди современных цветковых растений он обнаруживается впервые у саговниковых, встречается постоянно у представителей многоплодных, среди высших раздельнолепестных и спайнолепестных. Например, у видов шиповника (*Rosa rugosa* и *R. canina*) в летучих выделениях пыльцы выявлено и идентифицировано 31 вещество. Среди них обнаружены ароматические соединения, терпеноиды и др. Большинство летучих веществ сохранилось в пыльцевых оболочках.

Прежде приписывали большое значение медовому запаху в привлечении насекомых к цветку. Однако чистый нектар лишен собственного запаха, но может поглощать запах других частей цветка. Насекомые до посещения цветка не могут установить, имеется в них нектар или нет. Об этом свидетельствуют безуспешные попытки их высасывать нектар из пыльцевых цветков, лишенных нектара (мак, зверобой, люпин).

В испускании запаха, как и в выделении нектара, наблюдается известная суточная периодичность. У цветков некоторых растений интенсивность запаха резко колеблется и достигает максимума в определенное время суток. Наиболее известным примером в этом отношении являются мыльнянка, смолевки, ослинник, вечерница, петуния, любка двулистная, лилия кудреватая и т. д. У многих из этих растений цветки распускаются к вечеру и открыты ночью – они опыляются ночными бабочками. Наоборот, цветки, которые распускаются днем и опыляются дневными бабочками, пчелами и шмелями, наиболее ароматны в дневное время (клевер, люцерна, яблоня и др.).

Какова сравнительная роль окраски и запаха в привлечении насекомых к цветкам?

Эти факторы действуют совместно, но относительное значение их неодинаково на дальнем и близком расстоянии. Дальнее действие вызывает прилет насекомого-опылителя к цветку, а действие с близкого расстояния влечет за собой посещение цветка. Прилет к цветку не обязательно сопровождается его посещением. Иногда насекомое, подлетев к цветку, не посещает его, а как бы «отворачивается» от него.

Окраска цветков является в большинстве случаев фактором дальнего действия. Насекомые-опылители в прилете к цветку ориентируются чисто оптически. Таковы пчелиные, дневной бражник, бражник вьюнковый, бражник олеандровый, дневные бабочки, жужжала и т. д. Такое оптическое дальнее действие основано преимущественно на цветовом контрасте цветка с окружающей обстановкой.

Запах, как фактор дальнего действия, за некоторыми исключениями, о которых будет сказано позднее, не играет существенной роли в прилете насекомых к цветку. Он выступает как решающий химический фактор близкого действия, определяющий посещение цветков. Без воздействия запаха на близком расстоянии, в сущности, не происходит никакого или почти никакого посещения цветков. опыты показали, что запах цветка на близком расстоянии действует сильнее, чем его окраска, как бы перебивая или заглушая действие последней. Таким образом, прилет насекомых к цветку и последующее посещение его определяются взаимодействием (игрой) оптического (окраска) и химического (запах) факторов на дальнем и близком расстоянии.

Однако в отдельных случаях запах является важнейшим фактором дальнего действия, вызывая прилет насекомых к цветку. Сюда относятся многие двукрылые (мухи). Они ориентируются в прилете и посещении цветков с трупным запахом (у аронников, раффлезий, стапелий). Бабочки также могут лететь к цветку исключительно по причине воздействия запаха. Так, ориентируется бабочка ленточник Камиллы (*Limenitis camilla*) при посещении цветков крушины и липы. Ночные бабочки также в основном ориентируются по запаху.

Другие аттрактанты. Помимо окраски цветков и их запаха – основных вторичных аттрактантов, насекомых-опылителей могут привлекать и другие особенности цветковых растений, чаще всего фенотипические. Приведем несколько примеров.

Так, крупные цветки могут иметь больший репродуктивный успех, чем мелкие благодаря большому количеству пыльцы, производимой ими, и соответственно большей частоте и более раннему посещению опылителями. Наблюдения

показывают, что опылители охотнее посещают и более высокие по сравнению с соседними растения. По-видимому, это связано с большей заметностью таких особей и лучшей доступностью цветков для опылителей.

Кроме того, опытным путем определено, что при индивидуальной изменчивости симметрии и размеров цветков (например, у иван-чая) посещаемые шмелями цветки были более крупными и более симметричными, чем ближайшие соседние цветки. Установлено, что симметричные цветки этого растения продуцируют больше нектара, что может объяснить оказываемое ими шмелями предпочтение. Таким образом, симметрия цветков отражает нектаропродуктивность и способствует, следовательно, переносу пыльцы. В итоге пыльца симметричных цветков переносится в первую очередь на другие симметричные цветки, т.е. симметрия выступает как индикатор качества. У таких растений пыльца симметричных доноров имеет определенное превосходство в качестве и может обеспечивать лучшую завязываемость семян.

Примером визуальных аттрактантов могут быть бесплодные язычковые цветки, столь характерные для многих сложноцветных (например, у подсолнечника). Они служат для привлечения насекомых к опылению плодущих трубчатых цветков. В опытных условиях удаление язычковых цветков у подсолнечника в два раза снижает посещаемость его опылителями и видовой состав насекомых в сравнении с контрольными растениями. У последних выход семян был более чем в два раза большим в сопоставлении с безязычковыми растениями.

Для эффективного привлечения насекомых служит и увеличение продолжительности цветения особей и цветков. Например, длительность цветения отдельных растений у зонтичных может достигнуть 1 месяца и более, а у раннецветущих хохлаток при несостоявшемся опылении отдельные цветки живут до 25 дней. Этот срок бывает еще более длительным у энтомофильных древесных форм.

На частоту посещений цветущих растений оказывает влияние структура и плотность популяции. Насекомые-опылители, особенно шмели и длиннохоботные пчелы, более охотно посещают растения с высокой плотностью популяции, нежели с низкой. Подобные результаты следует рассматривать с позиции сохранения энергии опылителя, не затрачивающего ее на перелет между цветущими особями. Что касается опыления растений, то количество пыльцевых зерен на рыльцах уменьшается с удалением цветков от источника опыления.

Особо следует сказать и о гелиотропизме

цветков, улавливающих солнечные лучи, и о термогенных цветках, выделяющих теплоту. Гелиотропизм в большей степени свойствен растениям высоких широт и альпийским видам. Это явление реже встречается у растений умеренных широт. Так, некоторые арктические растения (куропаточья трава, полярный мак и др.) имеют цветки, которые следят за солнцем, работая как сферические или параболические зеркала, и фокусируют солнечные лучи на генеративные органы. В результате температура вокруг них повышается примерно на 2–8° в сравнении с окружающим воздухом. Эффект нагревания исчезает при скорости ветра выше 3,8 м/сек и в пасмурные дни, но его наличие содействует активизации жизни насекомых, обитающих в цветках и опыляющих их (Kevan, 1975). Насекомые-опылители предпочитают посещать цветки, расположенные перпендикулярно к падающим солнечным лучам. Такие цветки лучше опылялись и давали больше семян в сравнении с цветками, расположенными под острым углом к солнечным лучам.

Термогенные цветки, подавляющее большинство которых относится к семейству аронниковые (*Araceae*), обычно опыляются жуками и мухами. В результате усиленного дыхания в цветках выделяется теплота и углекислый газ. При этом температура внутри цветка повышается на 10–40° выше температуры окружающего воздуха. В тепле значительно обостряются запахи аминов, индолов и других подобных веществ, которые и привлекают опылителей – жуков и мух. Об этом подробнее изложено в разделах «Кантарофилия», «Миофилия» и «Обманное опыление».

5.1.1. Меллитофилия (опыление при помощи перепончатокрылых)

Перепончатокрылые относятся к наиболее подвижным, активным, эффективным опылителям. В первую очередь это пчелы и шмели. Роль их исключительно велика, по сравнению с другими группами опылителей (Фегри, Пэйл, 1982).

Это относительно крупные насекомые с довольно значительными потребностями в пище для себя и для выращиваемого потомства. Они легко обучаются на протяжении своей короткой жизни, легко приобретают определенные навыки и посещают только те цветки, в которых имеется большое количество пыльцы и нектара. Лишь по истощении ресурсов у таких цветков они переходят к менее урожайным.

Все указанное прежде всего относится к общественным пчелам (родам *Apis* и *Bombus*). Подсчитано, что количество пищи, принесенное медоносной пчелой, в 100 раз больше ее собственных потребностей. Волоски на теле пчел и

шмелей хорошо приспособлены для переноса пыльцы – до 15000 пыльцевых зерен на одной особи. У пчел выработалась система общения, позволяющая оповещать друг друга о местонахождении и характере источника пищи. Хорошо изучен «танец» медоносной пчелы, характеризующий наличие пищи, дальность ее расположения и направление полета (рис. 31). Это наиболее сложная адаптация насекомых к посещению цветков, не обнаруженная среди других беспозвоночных. Их цветовое зрение и способность запоминать формы цветка превосходят способности всех других опылителей. При этом надо отметить, что чисто геометрические формы (квадрат, треугольники), которые в природе не имеют для них никакого значения, они не способны распознавать.

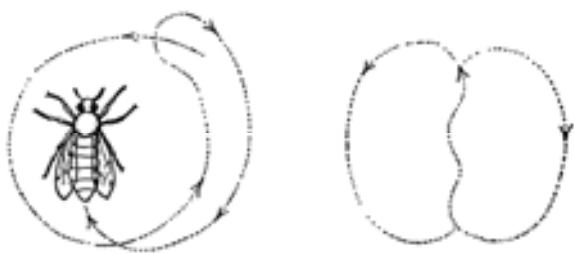


Рис. 31. «Танец» пчелы (Kugler, 1955)

Крупные пчелы и шмели настолько сильны, что они могут открывать цветки, недоступные для более мелких и более слабых насекомых. Одиночные пчелы в опылительном плане менее эффективны.

Синдром (совокупность признаков) цветков, опыляемых шмелями и пчелами:

- цветок зигоморфный, глубокий, устойчивый к механическим воздействиям, с достаточно удобной посадочной площадкой и поверхностью, дающей хорошую опору (рис. 32);



Рис. 32. Строение меликтофильного цветка шалфея лугового (*Salvia pratensis*) в разрезе (Proctor, Yeo, 1972)

- цвет яркий, желтый или синеватый, обычно с указателем нектара. Нектар спрятан, но не слишком глубоко, он содержится в достаточном количестве. Репродуктивные органы

скрыты, тычинок обычно несколько. Цветки с глубоко спрятанным нектаром пчелы не могут использовать.

Пчелы, в особенности шмели, обычно собирают пыльцу на тех же цветках, что и нектар, однако для сбора пыльцы они могут посещать и цветки другого морфологического устройства, если они богаты пыльцой. Типичные цветки, опыляемые пчелами, характерны для *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Fabaceae*, *Orchidaceae*.

Рассмотрим более подробно роль отдельных групп перепончатокрылых как опылителей растений. Значимость медоносной пчелы как основного опылителя энтомофильных сельскохозяйственных растений трудно переоценить. Эффективное завязывание плодов и семян многих экономически важных растений (гречихи, подсолнечника, бахчевых, огородных и садовых культур) напрямую зависят от ее опылительной деятельности. Она не имеет конкурентов по продолжительности летного периода среди опылителей.

Тем не менее медоносная пчела не является универсальным и повсеместным опылителем цветковых растений. В опылении последних, особенно дикорастущих растений, активное участие принимают и другие опылители из перепончатокрылых (одиночные пчелы, шмели и отчасти осы).

Одиночные пчелы как опылители менее эффективны в сравнении с медоносной пчелой, хотя также относятся к важнейшим опылителям. В зависимости от приуроченности к определенному кругу посещаемых растений их подразделяют на монотрофных, олиготрофных и политрофных пчел.

К немногочисленной группе монотрофных одиночных пчел относят тех из них, самки которых для сбора пыльцы и нектара на корм своим личинкам посещают лишь один вид растения. Для последнего они обеспечивают регулярное перекрестное опыление. Для собственного пропитания они все же могут бывать и на других цветках, но провизии с них не заготавливают.

Другая наиболее многочисленная группа одиночных пчел – олиготрофные пчелы. Для корма своих личинок они посещают довольно широкий круг растений, хотя чаще всего представителей какого-либо одного семейства, например сложноцветных или бобовых. Такие растения для них являются основными, но они могут встречаться и на цветках растений из других семейств.

К политрофным одиночным пчелам относят виды, которые подобно медоносной пчеле собирают пыльцу и нектар с самых различных доступных для них растений. Семейства расте-

ний, на цветках которых встречаются оба пола данного вида пчел, считаются их основными кормовыми растениями.

В отличие от медоносной пчелы, посещающей при благоприятных условиях различные в систематическом отношении растения в течение всего теплого сезона (с ранней весны до поздней осени), деятельность одиночных пчел по сбору пыльцы и нектара ограничивается очень коротким сроком – не более одного-двух месяцев. Остальное время года подавляющее большинство из них проводит в недеятельном состоянии, чаще всего на стадии покоящихся личинок. Тем не менее короткий срок оживленной деятельности одиночных пчел совпадает по времени с цветением определенных, предпочитаемых ими растений. Оценивая их опылительную деятельность, не следует забывать, что они могут опылять растения, недоступные для медоносной пчелы. В первую очередь это относится к люцерне посевной – культуре, крайне важной в экономическом отношении.

Шмели являются превосходными опылителями множества диких и культурных растений (рис. 33). Это обитатели главным образом северного полушария (Гринфельд, 1962), где они распространены преимущественно в умеренных широтах и особенно в горных областях. Они не так теплолюбивы и светолюбивы, как медоносная пчела или одиночные пчелы. В летнее время в светлые северные ночи они работают на цветках ягодных вересковых далеко за полярным кругом. В умеренных широтах в прохладные летние вечера после захода солнца они продолжают опылять цветки и тогда, когда другие опылители уже отсутствуют.



Рис. 33. Опыление шалфея клейкого (*Salvia glutinosa*) (Proctor, Yeo, 1972)

Следует отметить, что скорость работы шмелей при перекрестном опылении ими растений очень высокая. По сравнению с медоносной пчелой они работают на цветках в 3–5 раз быстрее.

Некоторые из шмелей при добывании нектара из цветков с глубокими венчиками пользуются иногда «незаконным способом». Вместо того, чтобы опускать хоботок в зев венчика, они прорезают его трубку с помощью сложенных нижних челюстей, за что их и называют «операторами». Таким путем они обеспечивают возможность собирать нектар из глубины венчиков и другим посетителям цветков, не производящих при этом опыления.

Менее эффективными опылителями являются осы. Это в основном хищные насекомые. Пища их личинок состоит главным образом из животных белков. Углеводы (нектар) нужны взрослым осам лишь для поддержания собственной жизнедеятельности. В наших широтах осы особенно активны в конце лета, когда потомство больше не нуждается в заботе. Лишь очень немногие из них (*Polistes*) являются регулярными опылителями, запасаящими для потомства нектар помимо животной пищи.

Тем не менее наряду со случайным потреблением нектара у некоторых ос возникли стабильные мутуалистические взаимосвязи с некоторыми растениями. Одним из ярких примеров взаимной приспособленности растения и насекомых являются взаимоотношения между диким инжиром, смоковницей или винной ягодой *Ficus carica* (*Moraceae*) и осой *Blastophaga psenes* (*Hymenoptera*, *Agaoidea*). Растение распространено в Азии и Средиземноморье, особенно в Италии. Оно широко культивируется и в других районах земного шара со сходными климатическими условиями.

Мелкие невзрачные цветки смоковницы находятся внутри полого грушевидного соцветия – сикония, имеющего наверху небольшое отверстие. У смоковницы наблюдается дистилия. На внутренней стороне соцветий у одних растений развиваются длинностолбчатые цветки, у других – короткостолбчатые. В соцветиях с длинностолбчатыми цветками, кроме пестичных цветков, образуются недоразвитые тычиночные, лишённые пыльников. В соцветиях с короткостолбчатыми цветками тычиночные цветки вполне развиты. Они созревают позже пестичных цветков на 2–3 недели.

Оса откладывает яйца в короткостолбчатые тычиночные цветки. Ко времени превращения личинок во взрослых ос в цветках созревают пыльники. Молодые осы, покрытые пыльцой, выходят из соплодия и перелетают в пестичное созревшее соцветие, в котором они опыляют длинностолбчатые цветки. Однако отложить яйца в завязи этих цветков они не могут вследствие недостаточной длины яйцевода. Соцветия с длинностолбчатыми цветками

функционально являются пестичными, соцветия с короткостолбчатыми цветками – тычиночными. На каждом дереве развиваются цветки только одной формы.

Мужские растения инжира, называемые каприфигами, дают 3 урожая в год: в апреле–мае, мае–июле, июле–сентябре. Их плоды горькие и несъедобные. На женских деревьях соплодия (фи́ги) созревают только два раза в год: в апреле–мае и в июле–сентябре. Основной урожай плодов получают от июльских женских соплодий. Весенние соцветия обычно опадают, так как к этому времени не успевают появиться опылители. Опыление пестичных соцветий осуществляется осами, вылетающими из тычиночных соцветий второго урожая.

Взаимосвязь между растением и опылителем такова, что у инжира не может быть завершен жизненный цикл без осы, а оса полностью зависит от инжира в отношении пищи. Гибель растения неминуемо влечет за собой гибель насекомого и наоборот.

Плодоношение культурного инжира, образующего только пестичные цветки, всецело зависит от дикого вида, дающего пыльцу, и от ос, которые его опыляют. Поэтому среди особей культурного инжира всегда высаживают дикие. Интродуцированный в Калифорнию инжир не плодоносил до тех пор, пока туда не завезли дикий вид и осу *Blastophaga psenes*.

Следует заметить, что не только дикий инжир, но и другие виды *Ficus* характеризуются облигатной мутуалистической взаимосвязью с осами-опылителями (Hymenoptera, Agaonidae). Этим взаимоотношениям посвящена обширная библиография. Согласно литературным сведениям, род *Ficus* включает около 750 видов. Опыление фиговых деревьев производят около 300 из 750 видов ос Agaonidae (Noort, 2004). Это очень мелкие осы, живущие всего несколько дней. Найти нужные деревья им помогают летучие выделения – химические сигналы, воспринимаемые опылителями. С поведением агаонидных ос связана надежность опыления фиговых деревьев. Для успеха опыления цветение должно быть синхронным в пределах дерева и, напротив, асинхронным между деревьями. Осы являются эффективными агентами распространения пыльцы на большие расстояния, они курсируют на дистанциях до 10 км между цветущими деревьями. При таких условиях поддерживаются исключительно высокие уровни внутривидовой генетической изменчивости, несмотря на низкую популяционную плотность одновременно зацветающих деревьев.

5.1.2. Миофилия (опыление при помощи двукрылых)

Поведение Diptera на цветках характеризуется гораздо большим многообразием, чем у представителей какой-либо иной группы насекомых. В первую очередь это связано с их огромной видовой насыщенностью. Однако в пределах семейства или рода двукрылых, напротив, существует большое однообразие в питании, как нектаром, так и пыльцой.

Двукрылые не выкармливают свое потомство, а потребляют пищу только для поддержания собственной жизнедеятельности, нуждаясь главным образом в углеводах. Белки они получают не только из пыльцы, но и из других источников.

Отдельные таксономические группы двукрылых весьма неодинаковы в качестве опылителей: одни из них питаются пыльцой и нектаром, обнаруживая более тесную связь с растением, другие только пыльцой или нектаром. Так, в литературе имеются указания на то, что комары, как кровососущие, так и некровососущие, питаются нектаром. Кровососущие комары из рода *Aedes* посещают цветки многих растений, в том числе отмечаются и на некоторых орхидеях. Опыление производят как самцы, так и самки. Посещение цветков дает возможность молодым самкам длительно существовать и поддерживать активность до питания кровью. Они продолжают потреблять нектар и после принятия крови в период созревания половых продуктов, а также после переваривания крови. Самцы *Aedes* также отыскивают нектар, но используют его менее активно, чем самки.

В питании нектаром отмечены и другие комары (к. звонцы, к. долгоножки, толстоногие комары, грибные комары). Обнаружено, что грибные комары являются основными опылителями тайника сердцевидного (*Listera cordata*, сем. *Orchidaceae*) в прибрежных лесах Северной Калифорнии (США). Они обеспечивают высокую эффективность плодоношения не за счет частоты посещений, а за счет высокой концентрации числа особей в своих популяциях (Mesler et al., 1980). Опытным путем установлено, что грибные комары гарантируют не только самоопыление, но и перекрестное опыление у 4 видов *Mitella* (сем. *Saxifragaceae*), характеризующихся наличием полового полиморфизма. Согласно наблюдениям, несмотря на разную половую организацию растений (гинодиэцичный, двудомный и два гермафродитных вида), главными опылителями оказались грибные комарики, переносящие пыльцу на своих длинных ножках.

Мелкие кровососы (мокрецы, москиты, мошки, галлицы) также посещают цветки и питаются нектаром. Известно, что в Африке мокрецы являются главными опылителями цветков шоколадного дерева (*Theobroma cacao*, *Sterculiaceae*), а в Южной Америке они опыляют каучуковые деревья.

Многие орхидные Капской провинции ЮАР (например, *Disa draconis*) опыляются слепнями. У последних ротовой аппарат представляет длинный шприцеобразный орган, который позволяет сосать нектар, расположенный глубоко в цветках (Johnson, 1993).

Высокоорганизованными опылителями среди двукрылых считаются журчалки (*Syrphidae*), напоминающие ос, которые имеют короткий хоботок и питаются нектаром, а также собирают и пережевывают пыльцу. Затем идут похожие на шмелей жужжала (*Bombyliidae*) с хоботком длиной приблизительно 10 мм, дающим возможность использовать довольно глубоко спрятанный нектар.

Сирфиды как посетители цветков занимают первое место среди двукрылых. Они распространены по всему миру. Обладая большой подвижностью, они перелетают с цветка на цветок на 1–2 м и дальше. Большинство цветочных мух имеет хорошо выраженное опушение, удерживающее много пыльцы, особенно на нижней стороне тела. Они посещают открытые цветки розоватых, лютиковых, зонтичных и др. В перекрестном опылении этих растений журчалки играют большую роль. На некоторых растениях, например на луке, они являются основными опылителями. При наличии пыльцы и нектара другую пищу сирфиды не употребляют.

Жужжала являются также постоянными посетителями цветков. Большинство из них питаются нектаром и пыльцой. Последнюю они несут на поверхности своего тела, покрытого густыми волосками. Жужжала отличаются от других двукрылых изумительной силой и ловкостью полета. Они то мчатся с громадной быстротой, то, наоборот, останавливаются в одной точке совершенно неподвижно или начинают опускаться сложные петли с крутыми поворотами. У жужжал хорошо выражено цветовое зрение, и они привлекаются к цветку издали оптически.

В отношении физических возможностей и «интеллекта» специализированные двукрылые сравнимы с соответствующими группами шмелей или бражников, уже способных парить во время посещения цветков.

Неспециализированные двукрылые ограничиваются более просто устроенными для посещения опылителей цветками. Ограничивающими факторами в данном случае служат ко-

роткие хоботки и маленький размер насекомого. Они не могут переносить большой груз пыльцы. Двукрылые обычны в цветках с открытым нектаром или с очень короткими трубками таких растений как зонтичные, цирцея альпийская, виды вероники, звездчатки.

Поскольку двукрылые собирают пищу только для собственного пропитания, они обычно используют много различных источников пищи, а потому их опылительная активность непостоянна и ненадежна. В литературе известны единичные примеры, когда растение опыляется только одним представителем *Diptera*. В таких случаях выживание растения зависит от наличия у него возможностей к самоопылению. Многие же специализированные цветки, имеющие в своем арсенале высокоспециализированных опылителей, страдают от беспорядочного посещения мухами, которые хаотично перелетают от одного вида к другому и редко приносят достаточное количество совместимой пыльцы к какому-либо одному виду.

С другой стороны, двукрылые могут играть важную роль в определенных климатических районах, неблагоприятных для более требовательных к условиям существования шмелей и пчел. Так, в северных районах опыление многих растений всецело зависит от двукрылых. Это также справедливо для неблагоприятных климатических условий (например, Фарерские острова, Арктика и др.). Близость подходящих для размножения мест (часто влажного гниющего материала) важна для обеспечения активного опыления с помощью мелких насекомых, которые не могут перемещаться на далекие расстояния.

Эффективность опыления мелкими двукрылыми, так же как и любыми мелкими насекомыми, ограничена их размерами. В больших цветках мелкие насекомые, питающиеся пыльцой, часто не достигают рыльца, а мелкие потребители нектара могут также не достигать пыльников. Однако в опылении маленьких цветков они могут быть весьма эффективными, а их ограниченные транспортные возможности компенсируются невероятно большим количеством. В связи с низкими энергетическими затратами эти насекомые удовлетворяются минимальным количеством нектара, находящимся в мелких цветках. Однако упомянутая экологическая ниша пригодна только для маленького опылителя.

Даже в отдельных районах тропиков (например, в Бразилии) с их обилием опылителей из разных систематических групп насекомых некоторые мухи, в первую очередь мухи-журчалки, составляют значительную часть по-

сетителей, около одной трети их общего количества. Они опыляют разные виды растений, большинство из которых принадлежат к семействам сложноцветные и сапидовые, цветущих белыми, зеленоватыми или кремовыми душистыми цветками. Одновременно с мухами эти цветки посещают и другие насекомые из отрядов двукрылых, перепончатокрылых, бабочек, жуков и клопов.

Поведение мух изучено гораздо хуже, чем поведение перепончатокрылых. Однако известно, что обычные мухи обладают способностью различать некоторые цвета (по крайней мере, желтый и голубой) и что они оказывают предпочтение желтому. Если цветки обладают запахом разлагающегося белка, то предпочтительными оказываются коричнево-пурпурные оттенки (см. раздел «Обманное опыление»). Положительную роль играют радиальные отметки, служащие указателями нектара для мух. Однако постоянства к каким-либо цветкам они не обнаруживают.

Синдром опыления мухами: цветок правильный, простой, неглубокий, окраска обычно светлая, но не яркая. Часто присутствуют указатели нектара. Запах слабый. Нектар открытый или легко доступен. Репродуктивные органы отчетливо выступают наружу.

Из литературы известно, что многие мелкие перепончатокрылые (а иногда жуки и чешуекрылые) часто встречаются на одних и тех же цветках вместе с мухами. Такой тип опыления называют неспециализированным по наиболее характерному опылителю – неспециализированным мелким мухам.

5.1.3. Психофилия (опыление дневными бабочками) и фаленофилия (или сфингофилия) (опыление ночными бабочками)

Бабочки не выкармливают свое потомство – собранная пища идет на свои нужды. Часть из них употребляют пыльцу и нектар для питания, другие откладывают в цветках яйца. Личинки бабочек в дальнейшем питаются семяпочками этих растений.

К переносу пыльцы чешуекрылые плохо адаптированы. Чешуйчатая поверхность их тела почти не удерживает пыльцу. Ее они переносят на хоботке, верхней части головы и ногах. Цветовое зрение доказано как для дневных, так и для ночных бабочек. Дневные бабочки хорошо различают красный цвет.

Дневные и ночные бабочки как опылители неодинаковы по поведению: дневные садятся на цветок, а сумеречные или ночные парят рядом с цветком. В том и другом случае у опыляемых ими

растений нет «посадочной площадки», характерной для пчелоопыляемых растений (рис. 34).

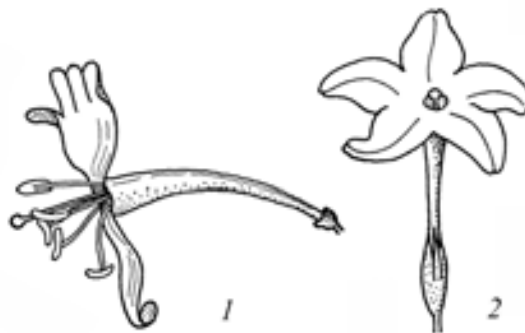


Рис. 34. Цветки, опыляемые бабочками:

1 – жимолости (*Lonicera* sp.); 2 – табака (*Nicotiana* sp.) (Proctor, Yeo, 1972)

Цветки, опыляемые дневными бабочками, яркие, прямостоячие, актиноморфные. Нектар глубоко спрятан в трубках или шпорцах, цветочная трубка узкая, нектар обильный. Как правило, присутствуют указатели нектара. Цветки характеризуются дневным ритмом распускания, на ночь они обычно закрываются. Запах имеют слабый. Дневными бабочками опыляются цветки некоторых горечавок, гвоздики травянки, г. разноцветной и других растений.

Цветки, опыляемые ночными бабочками, характеризуются светлой окраской, вечерним или даже ночным ритмом распускания цветков. Ночью они источают сильный сладковатый аромат, постепенно ослабевающий к утренним часам. Нектар глубоко спрятан в длинных узких трубках венчика или шпорцах. В составе нектара преобладает сахароза. Указатели нектара отсутствуют. Окраска цветков белая или они слабо окрашенные (рис. 35).



Рис. 35. Опыление бражником цветков дремы (*Melandrium* sp.) (Фарб, 1971)

Ночное опыление производится в основном многочисленными видами бражников. Так,

специальные подсчеты показали, что в Северной Америке, к северу от Мексики, список сфингофильных растений включает 105 видов из 16 семейств, которых опыляют 115 видов бражников из 40 родов (Grant, 1983). Некоторые из них (особенно тропические и субтропические виды) обладают хоботками по 10–14 см длины. Более того, у одной мадагаскарской орхидеи из рода *Angraecum*, имеющей нектароносный шпорец длиной 33,3 см, наконец-то недавно обнаружен опылитель – ночная бабочка с соответствующей длиной хоботка. Он был обнаружен спустя более 130 лет после описания цветка.

Растения, опыляемые ночными бабочками, относятся к семействам разного филогенетического уровня. Чаще всего сфингофильные виды отмечаются среди *Onagraceae* (виды *Oenothera*), *Solanaceae* (виды *Datura*), *Nyctaginaceae*, *Amaryllidaceae*, *Liliaceae*, *Caryophyllaceae*, *Orchidaceae*. Установлена прямая зависимость между увеличением шиповатости пыльцевых оболочек и прилипанием пыльцы к телу насекомого. В зависимости от степени выраженности этого признака цветки, посещаемые ночными бабочками, делятся на 2 группы: 1) опыляемые хоботками, 2) также другими частями тела.

Многие ночные бабочки посещают растения с целью отложения яиц. Развившиеся из яиц личинки питаются семяпочками, но съедают обычно лишь часть их. Остальные семяпочки сохраняются и продуцируют семена. Таким образом ведут себя ночные бабочки по отношению к видам *Melandrium*, *Silene* и другим представителям семейства гвоздичные.

Ночные бабочки откладывают яйца в завязи не сразу в один цветок, а постепенно в несколько цветков. Методично посещая разные цветки и разные особи, они способствуют как перекрестному опылению, так и самоопылению в случае самосовместимости.

Ночными бабочками опыляются виды жимолости, ослинника, душистый табак, многие белоцветковые гвоздики (г. иглистая, г. пышная) и др. Обоим видам гвоздики свойственны глубоко рассеченные светлые лепестки, крупная чашечка и усиливающийся в сумерках и ослабевающий днем запах цветков.

Многие ночные бражники активны и в дневное время. Так, после раскрытия цветка лилии-саранки (*Lilium martagon*) столбик пестика изгибается в сторону наибольшей интенсивности света. Порхающий перед цветком бражник при внедрении хоботка в цветок прежде всего соприкасается с рыльцем. Затем при высасывании нектара из отдельных нектарников, находящихся в основании листочков околоцветника, насекомое подбирает своим телом пыльцу с пыльников. По-

сле этого бражник перелетает на другой цветок и, приходя в контакт с рыльцем, производит опыление (Brantjes, Bos, 1980).

Если цветки растений, опыляемых преимущественно ночными бабочками, на день не закрываются, в дневное время их посещают другие насекомые – длиннохоботные пчелы и шмели, дневные бабочки, птицы (в тропиках), хотя наиболее эффективными опылителями являются как раз ночные бабочки.

Интересно, что именно среди последних установилась очень тесная сопряженная связь между опылителем и определенным растением. Отметим, что идеальное соотношение «один цветок – один опылитель» наблюдается в природе в крайне редких случаях. Такая связь обнаружена между ночной бабочкой-молью *Tegiticula (Pronuba) yuccasella* и южноамериканской юккой (*Yucca filamentosa*, *Liliaceae*).

У этой моли, как и у других представителей рода, верхняя челюсть снабжена шиповатым хватательным отростком. Привлеченная запахом, который цветки юкки распространяют по ночам, моль сначала направляется к тычинкам, где с мелких пыльников собирает порошкообразную пыльцу. С помощью верхнечелюстного отростка она слепляет из нее твердый комочек, размером примерно в три раза больше собственной головы, и уносит его прочь. Затем моль летит к завязи другого цветка, где с помощью длинного яйцеклада откладывает яйца среди семяпочек. После этого она спускается по свисающему вниз столбику и, достигнув рыльца, заталкивает принесенный комочек пыльцы в его углубление. Таким образом обеспечивается перекрестное опыление у самонесовместимого вида *Yucca filamentosa*. Пик численности взрослых бабочек совпадает с пиком цветения юкки.

Хотя гусеницы этой моли питаются семяпочками по мере их развития в семена, у юкки они столь многочисленны, что оставшихся семяпочек вполне достаточно для образования семян. Связь между растением и опылителем настолько тесная, что они стали жизненно необходимы друг другу. В Европе, где этот вид моли не встречается, юкка никогда не приносит плодов. В свою очередь, в отсутствии ее моль обречена на гибель. Однако приспособление видов юкки к опылению исключительно юкковой бабочкой ограничивает процесс видообразования у обоих организмов.

Как и при других способах биотического опыления, в случае психофилии (а также фалеофилии) обнаруживается совмещение опылителей у цветков одного вида. Так, в опылении видов ваточника (*Asclepias verticillata* и *A. syriaca*, *Asclepiadaceae*) принимают участие

дневные опылители (пчелы и шмели) и ночные (бабочки). Опытным путем установлено, что более эффективными опылителями являются ночные бабочки. Наибольшее выделение нектара у обоих видов приурочено к вечерним часам, что рассматривается как приспособление к привлечению ночных, более эффективных опылителей. Тем не менее участие и других насекомых в опылении обуславливает лучшее плодородие у этих растений. В холодных пустынях Аризоны (Северная Америка) сумеречные бабочки посещали цветки *Nicotiana attenuata* (сем. *Solanaceae*) в ночные часы, а в утренние и вечерние часы цветки регулярно навещали мигрирующие самки и молодые колибри (Aigner, Scott, 2002).

5.1.4. Кантарофилия (опыление при помощи жуков)

Жуки (Coleoptera) – древний отряд насекомых, возникший задолго до появления высших цветковых растений. Они были многочисленны уже в верхней юре или нижнем меловом периоде, т.е. когда высшие растения только появились. Высших перепончатокрылых и чешуекрылых наиболее важных опылителей в настоящее время тогда еще не было, или они были весьма редки. Питаясь пыльцой, жуки явились одними из первых опылителей и могли иметь значение в появлении цветка и энтомофилии у растений. Краткий обзор ископаемых репродуктивных структур ранних покрытосеменных из нижнего и среднего мела свидетельствует о большой роли жуков как опылителей этих растений (Endress, 1986a).

В наши дни определенные виды жуков, этого громадного по численности отряда, встречаются на цветках не случайно, а систематически, закономерно, поэтому они приобрели соответствующие адаптации. Жуки питаются пыльцой или нектаром, не трогая при этом других частей растения. Повреждения, если они имеют место, обычно наблюдаются на нераспустившихся цветках или у тех растений, тычинки которых скрыты в трубке венчика (например, у бобовых) и недоступны жукам. Во всяком случае польза, которую жуки приносят, опыляя растения, больше вреда, который могут нанести растению те немногие жуки, которые постоянно повреждают цветки.

Будучи древнейшими опылителями, жуки принимают участие в опылении цветковых, стоящих на различных ступенях эволюционного развития. В примитивном подклассе *Magnoliidae* опыление жуками преобладает во многих семействах, но даже в этой древней группе растений примитивный, неспециализированный

тип опыления имеет место наряду с более специализированным. Специализация здесь выражается в возрастании размеров цветка и увеличении количества и одновременно уплощении генеративных органов. Из-за малой длины ротовых частей жуки способны только слизывать нектар с очень открытых плоских цветков, но они хорошо адаптированы к пережевыванию пищи. Такие жуки обычно посещают цветки только одного вида или иногда нескольких видов.

У очень немногих жуков длина максилл равна или даже превышает длину самого насекомого. У подобных видов строение ротовых частей ограничивает возможности в добывании пищи: такие жуки могут питаться лишь глубоко лежащим нектаром и не в состоянии использовать другие источники пищи.

Тем не менее большая часть адаптаций, обнаруженных у жуков, довольно груба. Жуки имеют грызущие ротовые органы. Инстинкты этих насекомых, очевидно, весьма примитивны. Они не способны «приземлиться» точно на цветок, поэтому могут иметь дело только с простейшими цветками, главным образом дисковидными или блюдцевидными, и питаются либо пыльцой, либо очень открытым, доступным нектаром, служащим аттрактантом. Опыление происходит во время кормления. Постоянного посещения цветков одного вида обычно не наблюдается.

Как известно, пыльца энтомофильных растений липкая и способствует прилипанию пыльцы не только к волоскам на теле жука, но даже и к гладкой поверхности. Поскольку все жуки, посещающие цветки, имеют опушение на ногах, нижней стороне головы, груди или других частях тела, то главная масса прилипшей пыльцы обычно сосредоточена именно на этих местах. Пыльца так прочно прилипает к поверхности тела жуков, что не теряется во время полета.

Хорошим примером жуков-опылителей являются виды *Oedemera*. Последние нередко посещают цветки в умеренных широтах, где они играют определенную роль в опылении. Жуки достигают 10 мм в длину и 2 мм в ширину, имеют хоботок, который несет длинные, жесткие щетинки и приспособлен для сбора пыльцы и всасывания нектара. Из-за его небольшой длины они могут использовать только цветки с достаточно большим количеством нектара и пыльцы, особенно среди *Apiaceae* (нектар и пыльца) и *Asteraceae* (пыльца). Их кормовые растения имеют белые, желтые или зеленоватые цветки (84%). Перенос пыльцы облегчается обильным опушением на туловище жуков (Kugler, 1984).

Тем не менее виды *Oedemera* не являются постоянными и обязательными опылителями цветков. В умеренных широтах нет растений, цветки которых специально приспособлены к опылению Coleoptera. Опыляемые жуками цветки более характерны для тропических зон.

Довольно часто связи между жуком и цветком основаны на обмане: насекомое непреодолимо влекут сильные запахи (фруктовый, аминокислотный, бродильный или сперматический), хотя цветок при этом не дает никакой компенсации в виде первичного аттрактанта (см. раздел «Сапромиофильное опыление»).

Обратимся к конкретным примерам кантарофилии. *Magnolia* – один из примитивных родов, у которых опыление жуками принято всеми исследователями. Более того, некоторые из них считают, что только жуки – эффективные опылители этих цветков, где в огромных цветках нет никаких указателей нектара. Жуки проникают в цветок на всех стадиях его развития, начиная с бутона. Однако наблюдения за цветением магнолии крупноцветковой на юге США позволили установить, что жуки отнюдь не являются единственными ее опылителями. Хотя они иногда и посещали цветки и переносили пыльцу, гораздо чаще это делали пчелы (Allain, 1999).

В семействе аронниковые соцветия используются жуками не только как источник пищи, но и как место спаривания. Аромат, исходящий от соцветий, в первую очередь приманивает жуков, как и желтая окраска соцветия.

Нередко эти опылители отмечаются на цветках многих пальм, которых привлекает сильный запах в рыльцевую стадию цветения. Именно жуки являются главными опылителями масличной пальмы в тропической Америке, завезенной из тропической Африки. При недостатке этих опылителей в отдельных районах американского континента рекомендуется их интродукция для обеспечения опыления масличной пальмы.

У некоторых маковых (например, *Argemone aurantiaca*) жуки вызывают самоопыление, в то время как посещающие эти же цветки перепончатокрылые производят перекрестное опыление. У самосовместимых видов жуки нередко способствуют гейтоногамии.

Следует признать, что у подавляющего большинства цветковых кантарофилия – явление сравнительно редкое и нерегулярное. Как опылители жуки, как правило, встречаются совместно с другими насекомыми у представителей различных семейств, находящихся на разных ступенях эволюции. Тем не менее они нередки на цветках розоцветных (например, видов *Filipendula*, *Rosa* и др.), зонтичных, сложно-

цветных, некоторых касатиковых. В этом случае опыление жуками не служит показателем примитивности растений, как у *Magnoliidae*, а является сравнительно недавно возникшим экологическим приспособлением растений. Иногда жуки посещают цветки не только ради пищи, но используют их как место спаривания, не принимая участия в опылении.

Синдром кантарофилии: посещаемые жуками цветки обычно актиноморфные, неглубокие. Указатели нектара отсутствуют. Цветки чаще всего крупные, плоские, цилиндрические или продолговатые, чашеобразные, иногда закрытые, легко доступные (ведь жуки плохо летают). В качестве приспособления к опылению жуками рассматривается и полиандрия (многотычинковость). В этом случае хотя бы часть тычинок остается несъеденной (Gotisberger, 1977). Окраска цветков неяркая, часто зеленоватая или беловатая. Однако из наблюдений, сделанных недавно в Израиле, следует, что жуки хорошо различают и красный цвет.

Запах цветков сильный, фруктовый или аминокислотный. Аттрактанты (пыльца и нектар) открыты, легко доступны. Репродуктивные органы выдаются из цветка.

Однако этот синдром не должен заслонять факт, что жуки являются обычными опылителями также и более развитых цветков, например орхидных. Например, в роде южноафриканской орхидеи (*Ceratandra*) 3 из 5 видов опыляются одним видом пчелы и имеют хорошо развитые выделяющие масло железы, а 2 других вида опыляются жуками. Последних масляные железки не привлекают, они посещают цветки только для поиска половых партнеров (Steiner, 1994).

5.1.5. Мирмекофилия (опыление при помощи муравьев)

Суждения исследователей по поводу опылительной деятельности муравьев диаметрально противоположны. Так, по мнению К. Фегри и Л. ван дер Пэйла (1982), чаще всего их роль как опылителей ничтожна¹. Сахар они стараются извлечь из любого источника: из цветков, экстрафлоральных нектарников, тли и т. д. Для выкармливания потомства им нужны белки, причем также не имеет значения, из какого источника они его получают. Они живут сообществами, очень воинственны, атакуют любое насекомое, которое собирается есть на растении. Насекомые стараются держаться в стороне от му-

¹ Здесь мы не касаемся случаев симбиоза с муравьями, отмеченного у многих тропических и субтропических растений, в частности их защитных функций от растительноядных животных.

равьев. Покровы тела муравьев твердые, не приспособленные для переноса пыльцы. Размеры малы, в результате чего муравьи проникают к нектарникам, часто не касаясь пыльников и рыльца. Они скорее могут вызвать авто- и геитогамию, нежели способствовать перекрестному опылению.

Случаи истинного опыления муравьями крайне немногочисленны. Они известны у *Glaux maritima* (Dahl, Hadac, 1940), *Polygonum cascadense* (Hickman, 1974). В Швеции изучен процесс опыления с помощью муравьев у дивалы многолетней (*Scleranthus perennis*, *Caryophyllaceae*). Среднее расстояние переноса пыльцы этими насекомыми составляет всего 22,5 см. По мнению исследователей, возможной причиной незначительного распространения мирмекофильных растений является именно пространственное ограничение переноса пыльцы. Поскольку ползающие опылители (например, муравьи) тратят на перемещение несравненно меньше энергии, чем летающие, мирмекофильные растения могут производить меньше нектара, теряя при этом в дальности переноса пыльцы (Svensson, 1985).

Как правило, случаи мирмекофилии обнаруживаются в районах, где истинные опылители практически не встречаются, например в пустынях и в альпийской высокогорной тундре. В этих районах муравьи активно посещают цветки низких подушечных растений. По мнению Дж. Хикмана (Hickman, 1974), мирмекофилия свойственна растениям сухих жарких или холодных местообитаний. Мелкие сидячие цветки их расположены у поверхности почвы. Нектарники неглубокие с крайне небольшим количеством нектара, который не интересует достаточно крупных опылителей. Пыльца обычно очень мелкая и клейкая, прилипающая к телу муравьев, количество семязачатков в одном цветке незначительно.

В литературе отмечены случаи посещения цветков муравьями совместно с другими опылителями. Так, например, обстоит дело у орхидей *Epipactis palustris* и *Schomburgkia tibitinus* (Brantjes, 1981; Rico-Gray, Thien, 1989). Оба энтомофильных растения посещались разными насекомыми: пчелами, пилильщиками, паразитическими перепончатокрылыми, мухами и муравьями. В такой ситуации определить роль муравьев как опылителей крайне затруднительно, хотя они и были основными посетителями (у *Epipactis palustris* – 50%). Тем не менее при искусственном исключении их из опылительного процесса значительно уменьшилось завязывание плодов.

Известны и другие примеры совместного посещения цветков муравьями не только с другими насекомыми, но даже и с позвоночными.

Например, яркие и крупные цветки *Ruellia radicans* (сем. *Acanthaceae*) выделяют много нектара, собираемого колибри совместно с несколькими видами муравьев.

Исследования экологии цветения и опыления свободнойгодника колючего (*Eleutherococcus senticosus*, *Araliaceae*), проведенные Э.А. Елумеевым (1974) на Дальнем Востоке, показали, что муравьи являются одними из наиболее частых посетителей цветков этого растения. Одновременно на растении отмечено и множество других визитеров из отрядов двукрылых, перепончатокрылых, чешуекрылых и жесткокрылых. Муравьев можно было встретить на цветках, когда другие насекомые на них отсутствовали или их было очень мало. Однако, по мнению автора, частота посещений цветков муравьями еще не свидетельствует об их заметной роли в опылении свободнойгодника колючего.

Напротив, Дж. Гомез (Gomez, 2000) не сомневается в роли муравьев как основных опылителей кормового растения лобулярии морской (*Lobularia maritima*, *Brassicaceae*). По наблюдениям автора, проведенным в Испании в течение 2 сезонов, цветки лобулярии посещались более чем 50 видами опылителей из 30 семейств со значительными вариациями обилия и видового состава. В летнее время муравьи, особенно *Camponatus micans*, составляли до 84,2% визитеров. Цветки, посещаемые только муравьями, давали значительно больше семян, чем изолированные от них. Таким образом, среди исследователей не существует единодушия по поводу оценки муравьев как агентов опыления.

5.1.6. Трипсофилия (опыление с помощью трипсов)

Трипсов можно отнести к числу второстепенных опылителей. Эти крошечные насекомые более известны как вредители сельскохозяйственных культур (хлебный трипс, табачный трипс и др.).

Они могут повреждать и цветки. У них клоюще-сосущий ротовой аппарат, а потому общепринятым является мнение, что трипсы питаются соками тканей цветка. Тем не менее почти постоянное присутствие трипсов в цветках многих растений (в отечественной флоре чаще всего у представителей сложноцветных и лютиковых) приводит к убеждению, что они выполняют определенную роль в опылении некоторых цветковых.

Питание трипсов и их личинок пыльцой впервые установлено Э.К. Гринфельдом (1962). Насекомые прокалывают оболочку пыльцевого зерна и высасывают его содержимое. Отмечено, что трипсы концентрируются в цветках с со-

зревшими пыльниками, где на стенках венчика имеется много пыльцы. Они питаются и нектаром, окуная в его каплю конец ротового конуса, а также эксудатом рыльца, содержащего сахар и жир. Однако основной их пищей является пыльца.

Приведем примеры растений, в опылении которых принимают участие трипсы. Наиболее яркой иллюстрацией является лантана камара (*Lantana camara*, *Verbenaceae*) – красивоцветущее полукустарниковое тропическое растение, культивируемое в северных широтах в оранжерейных и комнатных условиях. Мелкие цветки собраны в густые зонтиковидные соцветия. На протяжении своей жизни они способны к изменению окраски. На опытном участке в Индии (Дели) изучено изменение окраски цветков от бутона до увядания и установлена причина этих изменений (Mathur, Ram, 1978; Ram, Mathur, 1984). Бутоны обычно ярко-розовые, только что открывшиеся цветки желтые, далее их окраска становится оранжевой, багряно-красной, а увядающие цветки имеют фиолетовый цвет. Экспериментально установлено, что опыление, производимое в условиях Дели трипсами, является пусковым механизмом для быстрого синтеза антоциана. Даже присутствие одного пыльцевого зерна на рыльце желтого цветка было достаточно, чтобы началось изменение окраски лепестков. Предполагается, что пыльца несет “фактор”, который переходит из пестика в лепестки и стимулирует синтез антоциана. Изменение окраски лепестков после опыления вызывается маскировкой каротиноидов антоцианами. Поскольку трипсы посещают исключительно желтые цветки, изменение окраски цветков после опыления рассматривается как механизм, играющий роль в сохранении энергии опылителя. Лишь в стадию желтого цветка трипсы добывают с рылец эксудат, содержащий сахар и жир, а с тычинок пыльцу, производя при этом опыление. После опыления рыльце прекращает выделять эксудат, и изменение окраски свидетельствует о бесплодности посещения цветков иной, кроме желтой, окраски. Цветки еще посещаются несколькими видами бабочек, но их роль в опылении этого растения ничтожна.

Трипсы принимают участие и в опылении лобелии колосистой (*Lobelia spicata*, *Campanulaceae*) – ксеногамного, гинодизичного, самосовместимого вида. Пестичные цветки этого растения не содержат нектара и, разумеется, пыльцы. Трипсы посещают только обоеполые цветки, способствуя гейтоногамии. Основными опылителями этого растения являются пчелы.

Опыление с помощью трипсов зарегистрировано в различных районах земного шара, при-

чем у растений разных жизненных форм (от деревьев до трав) и разного филогенетического уровня. Однако все исследователи единодушны в признании факта, что трипсы чаще всего способствуют самоопылению (обычно в форме гейтоногамии), поскольку они редко выходят за пределы одной особи растения (Baker, Cruden, 1991). В гораздо меньшей степени они содействуют перекрестному опылению.

5.1.7. Сапромиофильное опыление (цветки-ловушки)

Цветки привлекают насекомых главным образом своим запахом. На приманку чаще всего попадают падальные и навозные мухи и жуки. Они не заинтересованы ни в пыльце, ни в нектаре и не имеют стимула для посещения каких-либо специальных частей цветка. Они привлекаются и летят на запах разлагающегося белка, ожидая найти белок как источник этого запаха. Не найдя его, они обычно после некоторого бесцельного перемещения пытаются покинуть цветок, но на какое-то определенное время не могут этого сделать.

Сапромиофильные цветки обнаружены в различных таксономических группах: *Araceae*, *Orchidaceae*, *Rafflesiaceae*, *Aristolochiaceae*, *Annonaceae* и др. (Meeuse, 1978; Lack, Diaz, 1991; Gibernau, Varabe, 2002 и др.). Литературные сведения по этой тематике весьма многочисленны.

Цветки-ловушки более всего свойственны представителям сем. аронниковые (*Araceae*). У большинства видов цветки раздельнополые, в однодомном распределении, расположенные на початке отдельными группами. Початком и покрывающим его прицветным листом образуется камера для ловли насекомых-опылителей. Цветки протогиничны. Попадая в камеру во время рыльцевой стадии цветения, насекомые (мухи, комары, жуки) не могут из нее выйти. Во время тычиночной стадии они обсыпаны пыльцой и выпускаются из камеры после увядания специальных стерильных волосков, заграждающих выход, и перелетают на другие растения.

Во время цветения придатком початка выделяется теплота и сильный запах. Высокая температура обусловлена повышенным дыханием придатка. Разница между температурой вокруг початка и температурой окружающего воздуха может достигать значительной величины. Цветки, у которых опыление сопровождается повышением температуры, получили название термогенных.

Повышенная температура в початке особенно важна для опылителей в холодную погоду. Так, североамериканский вид ароидных *Symplo-*

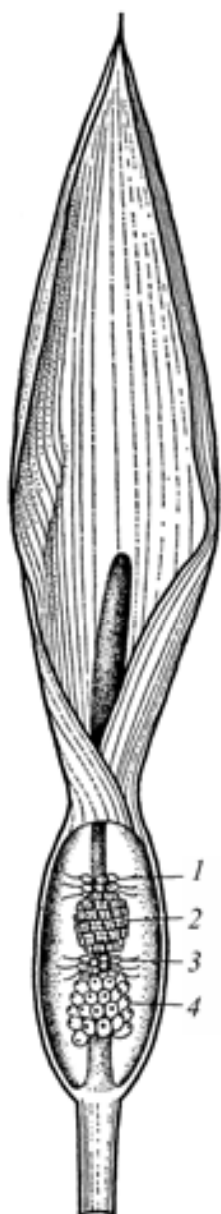


Рис. 36. Соцветия-ловушки у аронника пятнистого (*Arum maculatum*): 1, 3 – стерильные цветки; 2 – тычиночные цветки; 4 – пестичные цветки (Lothar, 1973)

Классический объект изучения цветков такого типа – виды *Arum* (*A. maculatum*, *A. nigrum*, *A. italicum* и др.). Они имеют цветки со скользкими ловушками. Соцветие-початок закрыто широким и крупным кроющим прицветником или покрывалом, окружающим центральную ось (рис. 36). Оно суживается книзу, образуя «перехват». Верхушка оси соцветия, или початка, вытянута и образует на конце придаток – булавовидное утолщение вроде колоса красноватого цвета.

На початке располагаются цветки, делящиеся на 3 группы. В самом низу находятся пестичные цветки, над ними – тычиночные, а еще выше группа недоразвитых (редуцированных) тычиночных цветков, которые видоизменены в кольцо направленных вниз волосков. Эти волоски находятся как раз в области «перехвата» и таким образом частично загораживают

carpus foetidus, названный за свой неприятный запах скунсовой капустой, зацветает рано, иногда при остатках снежного покрова. Соцветия пробиваются сквозь снег, образуя вокруг себя тальные пятна. Початок выделяет теплоту, повышая температуру между собой и покрывалом до 22–23°C, что примерно на 18° выше температуры, окружающей початок извне. Выделяющие тепло соцветия служат убежищем для насекомых опылителей. Запах зависит от летучих соединений, выделяемых придатком (амин, индол, скатол и др.). Повышение температуры внутри соцветий способствует большей летучести названных ароматических веществ (Knutson, 1979).

К этому времени рыльца пестичных цветков готовы к приему пыльцы. Если попавшие в плен насекомые принесли пыльцу с ранее посещенных цветков, они опыляют рыльце. Подсчитано, что одна муха несет на себе более 150 пыльцевых зерен. Этого вполне достаточно для опыления всех пестичных цветков соцветия. Пойманные насекомые слизывают жидкость, выделяемую рыльцем.

На следующее утро пыльники вскрываются и пойманные насекомые обсыплются пыльцой. Волоски, ранее преграждавшие путь, вянут, масло высыхает, и насекомые могут выбраться наружу. Обертка бывает скользкой только в рыльцевую фазу. Переползая через тычиночные цветки, насекомые оказываются обсыпанными пыльцой. При посещении других соцветий они снова попадают в ловушки и пыльцой, которую они переносят на своих покровах, могут опылить пестичные цветки. Самоопыление отсутствует, поскольку пестичные цветки увядают до созревания пыльцы в тычиночных цветках и из-за самонесовместимости. Если муха принесла пыльцу из соцветий того же клона, опыления не происходит. Поэтому некоторые соцветия, уловившие мало мух, совсем не образуют плодов.

Цветки-ловушки могут быть и другого устройства в зависимости от систематического положения растений.

проход, ведущий вниз, к функционирующим цветкам.

Ось початка в начале цветения испускает очень сильный запах, напоминающий разлагающиеся фекалии человека. Выделение запаха сопровождается образованием большого количества тепла за счет расходования крахмала из верхушки початка. Этот запах привлекает падальных и навозных мух. Насекомые скользят по внутренней поверхности обертки и оси початка, эпидермис которых покрыт каплями масла и многочисленными сосочками, направленными вниз. У насекомых нет никакой возможности зацепиться за что-нибудь, чтобы найти опору. Те из них, которые садятся на верхнюю часть обертки и начинают исследовать ее, чтобы установить источник запаха, теряют опору и падают вниз в камеру, образованную основанием соцветия.

Пойманные насекомые не могут выбраться вследствие особенностей эпидермальных клеток и из-за направленных вниз волосков-щетинки стерильных цветков, которые мешают им выбраться наружу, и скользких масел, выделяемых осью початка.

К этому времени рыльца пестичных цветков готовы к приему пыльцы. Если попавшие в плен насекомые принесли пыльцу с ранее посещенных цветков, они опыляют рыльце. Подсчитано, что одна муха несет на себе более 150 пыльцевых зерен. Этого вполне достаточно для опыления всех пестичных цветков соцветия. Пойманные насекомые слизывают жидкость, выделяемую рыльцем.

5.1.8. Обманное опыление

Как известно, для привлечения насекомых-опылителей цветки используют целый арсенал аттрактации, своего рода «красивой рекламы»: форму, цвет, запах, нектар, пыльцу, жирные масла, съедобные волоски на органах цветка, видимые и невидимые метки нектара и т.д. За опыление и возможность завязывания плодов и семян растения, как правило, «расплачиваются» продукцией первичных аттрактантов.

Однако некоторые из них добиваются успеха опыления обманным путем, привлекая насекомых «пустыми обещаниями» и не давая взамен никакой пищи или предоставляя некоторое ее количество, но значительно меньше ожидаемой. Так, существуют ложно-нектарные, ложно-пыльцевые и ложно-масличные цветки. Имитаторы наличия цветовой пищи фактически паразитируют на взаимосвязи между поставляющим эту пищу цветком и его посетителями – насекомыми.

Для обманного опыления у растений выработался целый ряд приспособлений – от сравнительно простых к сложным. Особую изобретательность в обмане опылителя демонстрируют орхидные. Так, *Orchis mascula* по наблюдениям, проведенным в Швеции, имеет красно-фиолетовые цветки, собранные в колосовидные соцветия. Цветки лишены нектара и действуют обманом на различных пчел (Nilsson, 1983a). Последние привлекаются и эксплуатируются растением благодаря превосходству орхидеи в окраске ее цветков по сравнению с другими нектароносными видами сообщества. Орхидея не имитирует ни одно из служащих пищей пчелам растений ни своим видом, ни запахом. Успеху посещения ее опылителями способствует и малочисленность цветущих одновременно с нею пищевых растений. Цветки посещают самки шмелей и многие одиночные пчелы. Морфология цветков *O. mascula* приспособлена к группе нескольких видов пчел-опылителей, но не специализирована на каком-либо одном виде из этой группы.

Более сложные отношения между цветком и опылителем складываются в случае мимикрии как способа привлечения опылителей. Орхидеи имитируют нектароносные и богатые пыльцой цветки, полового партнера, убежище для отдыха и место откладывания яиц. Приведем некоторые примеры.

Южно-африканская орхидея *Disa ferruginea* опыляется единственным видом бабочек-нимфалид *Meneris tulbaghia* (Johnson, 1994). Цветки орхидеи лишены нектара и запаха. Посещение их бабочкой обусловлено значительным сходством по окраске и форме венчика с

нектароносными цветками из других семейств, цветущих в это же время. Бабочки, как показали наблюдения, не различают виды растений – модель и имитатора. Возможно, развитие мимикрии цветка при утрате нектароносности дает растениям энергетический выигрыш, снижая затраты на производство нектара.

Подобное поведение обнаружено и у других орхидных. Так, австралийская орхидея *Diuris maculata* привлекает насекомых-опылителей морфологическим сходством своих цветков с нектаровыделяющими цветками местных бобовых. У пыльцеголовника красного (*Cephalanthera rubra*) на острове Готланд (Балтийское море) его розовые безнектарные цветки подражают цветкам рядом растущих колокольчиков (особенно *Campanula persicifolia* и *C. rotundifolia*). Орхидею опыляют самцы двух видов одиночных пчел, причем самки этих видов собирают пыльцу исключительно с колокольчиков. Цветки пыльцеголовника длиннолистного (*Cephalanthera longifolia*) также не дают опылителям ни пыльцы, ни нектара. Они их «обманывают», привлекая ароматом (Dafni, Ivri, 1981). На некоторое время пчела одурманивается выделениями цветка и на 1 минуту задерживается. В это время к ее телу прилипают затронутые во время движения поллинии, которые она затем переносит на другие цветки.

Иная тактика привлечения опылителей обнаружена у средиземноморской орхидеи *Serapias vomeracea*. Ее цветки предоставляют ночное убежище самцам некоторых одиночных пчел (*Eucera* sp., *Andrena* sp.). Пчелы заползают в цветки в послеполуденные жаркие часы и остаются там до утра, причем каждая в отдельном цветке. Таким образом цветки этой орхидеи предоставляют опылителям убежище, имитирующее норки в земле (Dafni et al., 1981). Утром спящие в цветках пчелы согреваются от солнечных лучей, поднимающих внутри цветка температуру на 3°C выше по сравнению с окружающей средой. Вылетая, они уносят поллинии орхидеи. Изолированные от насекомых растения дали крайне низкий процент семян (3,5%), в то время как образование семян в цветках, посещаемых насекомыми, составляло от 55 до 74%.

Еще более сложные взаимоотношения создаются между опылителями и цветками, если последние имитируют внешность самок определенных видов насекомых и выделяют при этом половые феромоны, привлекая самцов ос и одиночных пчел для опыления цветков во время псевдокопуляции. Синдром половой аттракции пока обнаружен только у орхидных.

Псевдокопуляционные синдромы отмечены в разных районах Земли. При этом самцы

насекомых при приближении к цветкам и посещении их демонстрируют поиск партнера. Пищевое вознаграждение в цветках отсутствует. При движении сокоупления на цветках к телу самцов прилипают поллинии. Успех опыления часто невелик, но благодаря продолжительному цветению орхидей завязываемость семян достаточно высокая.

Наиболее впечатляющим примером половой аттракции служат виды *Ophrys*. Цветки офрис, особенно губа, нередко напоминают насекомых (шмелей, пчел, мух) и воздействуют на половые инстинкты насекомых-самцов, имитируя их самок (рис. 37). Кроме того, губа выделяет летучие вещества из группы феромонов, идентичных секрету желез насекомых. Самцы пчел из родов *Andrena*, *Eucera*, *Anthophora* и др. появляются после перезимовки несколько раньше самок и летят на цветки офрис, побуждаемые половым инстинктом. При копуляционных движениях поллинии прилипают к телу насекомого и переносятся на другие цветки. Каждый вид *Ophrys* имеет в определенном регионе один, редко несколько близко родственных видов опылителей (Paulus, Gack, 1981). Иногда в разных географических районах у одного вида *Ophrys* опылители разные.

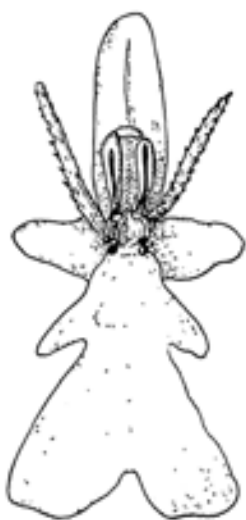


Рис. 37. Цветки *Ophrys insectifera*, имитирующие самок перепончатокрылых (Kugler, 1955)

Подобное же явление сексуальной обусловленности опыления половыми аттрактантами обнаружено и у других орхидных (*Oncidium*, *Cryptostylis*, *Calochilus*, *Brassia*).

Примеры обманной аттракции известны и у растений других семейств (см. «Сапромиофильное опыление»). Немецкий исследователь Стефан Фогель (Vogel, 1975, 1994), оценивая явление обманной аттракции, считает ее как своего рода паразитизм, при котором растения используют врожденные механизмы условных реакций насекомых. Предоставляя аттрактанты, многие цветки, “занимаясь обманом”, принуждают опылителей вести себя так, как будто в цветках имеется какая-либо пища или присутствует половой партнер.

5.2. Опыление позвоночными животными

5.2.1. Орнитофилия (опыление при помощи птиц)

Во многих районах земного шара, особенно тропических, значима роль птиц в опылении растений. Районы распространения орнитофилии следующие: тропическая Америка, а также внетропические районы южного полушария, тропическая Азия и Австралия, пустыни Южной Африки. Израиль является северной границей распространения орнитофилии, где насчитывается всего 2 вида растений, опыляемых птицей *Nectarinia asea*.

Орнитофилия обнаружена примерно в 110 семействах цветковых растений (протеиновые, банановые, бромелиевые, миртовые, лилейные, бобовые и др.). Известно около 2000 видов птиц из 50 семейств, осуществляющих орнитофилию. Например, в Америке это в основном колибри, в Старом Свете – цветососы и нектарницы, в Австралии и Азии – медососы и попугаи лори. Необыкновенно велико разнообразие орнитофильных видов в горах Центральной и Южной Америки.

В Индии около 60 видов птиц из 16 семейств посещают цветки 93 видов растений. Как правило, на одних и тех же растениях отмечаются разные виды птиц (рис. 38). В Австралии свыше 100 видов птиц регулярно посещают цветки 250 видов растений. Чаще всего птицы опыляют растения родов *Eucalyptus*, *Callistemon*, *Grevillea* и др. (Ford et al., 1979). В Австралии и Новой Зеландии птицы заменяют отсутствующих там высокоспециализированных опылителей из длиннохоботковых пчел и шмелей.



Рис. 38. Строение клювов у различных птиц-опылителей из различных семейств:

1, 2 – сем. Meliphagidae; 3 – сем. Nectariniidae; 4, 5 – сем. Drepanididae; 6–8 – сем. Trochilidae (Kugler, 1955)

Как полагали ранее, в Европе птицы (главным образом из семейства славковые) посеща-

ют цветки лишь случайно и не являются основными опылителями. Процесс питания птиц наблюдали на цветках видов *Acer*, *Calystegia*, *Citrus*, *Euphorbia*, *Fritillaria* и др. (рис. 39). Однако недавно на юге Испании обнаружена орнитофилия у средиземноморского третичного реликта *Anagyris foetida* (*Fabaceae*). Это первое доказательство существования орнитофилии у европейского вида растения (Ortega-Olivencia et al., 2005). По мнению исследователей, крайне незначительное присутствие насекомых на этом растении можно объяснить его ранним цветением – в течение осени-зимы, т. е. в самые холодные и дождливые месяцы года. При изоляции цветков от птиц-опылителей плодоношение растения было чрезвычайно низким.

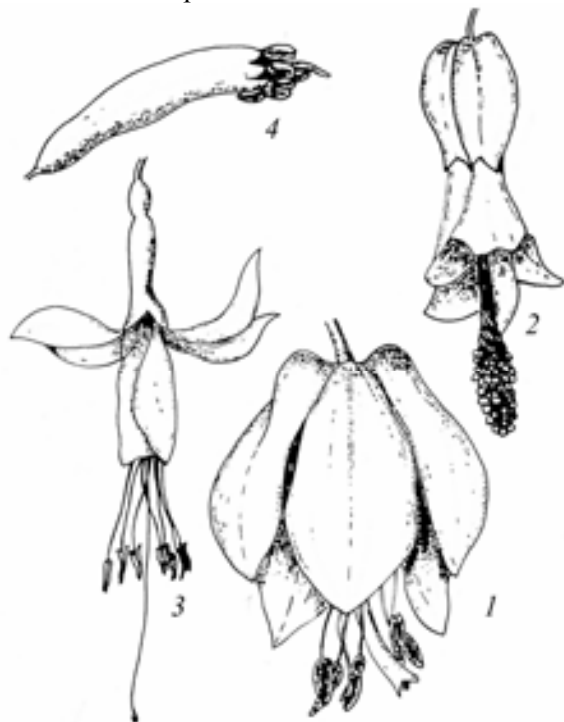


Рис. 39. Орнитофильные цветки:

- 1 – рябчик императорский (*Fritillaria imperiales*);
 2 – абутилон месопотамский, «комнатный клен» (*Abutilon megapotamicum*); 3 – фуксия (*Fuchsia* sp.); 4 – алоэ древовидное (*Aloe arborescens*) (Kugler, 1970)

Для орнитофилов характерны цветки преимущественно красного или оранжевого цвета. Однако на Гавайях они могут быть синими или зеленоватыми. Размеры цветков самые разные. Они лишены запаха, или птицы его игнорируют, и содержат нектар невысокой концентрации (10–33%) с преобладанием сахарозы. Пыльца часто клейкая и переносится птицами обычно на перьях лобной и нижней частей головы и на клюве. Птицы довольно редко используют пыльцу как источник белка.

Орнитофильные цветки характеризуются, как правило, утренним типом цветения. Они

имеют прочный околоцветник, защищенную завязь и глубоко спрятанный нектар. Обычно цветки зигоморфные, чаще всего трубчатые или висячие, одиночные или собранные в соцветия – щетковидные (*Eucalyptus*), головчатые (протейные, сложноцветные, лилейные). Типичные орнитофильные цветки свойственны многим тропическим бобовым. В семействе *Cactaceae* зигоморфны только орнитофильные цветки, у других видов они актиноморфные.

Во взаимоотношениях различных видов птиц и растений в подавляющем большинстве случаев специализация отсутствует. Одни и те же виды растений опыляются разными птицами, а последние для сбора нектара используют различные растения. Но иногда взаимные приспособления бывают выражены достаточно отчетливо (например, у американских колибри и опыляемых ими растений). Такая же явная специализация обнаружена в Центральной Африке между нектарницами и цветками видов полупаразитического семейства лорантовые. У последних опыление сопровождается резким (взрывным) раскрытием цветков, который могут осуществить только птицы ударами клюва.

Как уже упоминалось ранее, орнитофильные цветки могут опыляться и другими агентами, обычно насекомыми, реже летучими мышами, обнаруживая при этом удивительную лабильность. Известно, что некоторые растения за период цветения меняют цвет венчика с темного (красного) на более светлый. Так, например, ведет себя *Ipomopsis aggregata* (*Polemoniaceae*) на юге США. В конце периода цветения в популяции зацветают новые особи со светлыми венчиками. Изменения в цвете венчика совпадают с отлетом колибри, посещающих красные цветки. Основными опылителями становятся бабочки, которые отдают предпочтение светлым венчикам, особенно в ночное время (Paige, Whitham, 1985). Интродуцированные в Австралию из Европы пчелы стали частыми посетителями соцветий самосовместимого опыляемого птицами местного кустарника *Grevillea macleayna* (*Proteaceae*). Активность пчел настолько велика, что участие птиц в опылении кустарника нередко становится незначительным (England et al., 2001).

Следует отметить, что птицы-опылители, как и насекомые, нередко «воруют» нектар, прокалывая основание трубки венчика и не производя опыления. Повреждения венчиков приводят не только к уменьшению количества нектара, но и подавляют его секрецию. В такой ситуации опылители часто прекращают посещение цветков, что оказывает негативное воздействие на завязывание плодов и семян.

Географическое распространение птиц-

опылителей и одиночные случаи орнитофильных типов цветков в разных таксонах растений указывают на то, что орнитофилия возникла сравнительно недавно. По поводу появления орнитофилии существует несколько предположений. Возможно, что опыление птицами возникло в результате поедания ими цветков и плодов или питания их соками. Не исключена и идея, что птицы, преследуя насекомых, находили нектар или прокалывали сочные ткани цветков. Привычка собирать нектар является, вероятно, полифилетической, возникшей у различных групп птиц в разных районах Земли. Наиболее допустимым кажется предположение, что растения-орнитофилы произошли от видов, опыляемых насекомыми. Птицы в большей мере, чем насекомые, способствуют аутбридингу, поскольку разносят пыльцу на большие расстояния.

5.2.2. Хироптерофилия (опыление при помощи летучих мышей)

Опыление летучими мышами распространено в тропиках Азии, Америки, реже Австралии и Африки. Ориентированность на опыление летучими мышами присутствует у более 60 семейств, примерно 270 родов и 750 видов покрытосеменных. Примерно 80% известных опыляемых летучими мышами видов являются неотропическими, а остальные 20% - палеотропическими. В Америке некоторые виды летучих мышей летом мигрируют в южные штаты США, посещая кактусы и агавы в Аризоне. В указанных районах совместно существуют насекомоядные и растительные летучие мыши. Полагают, что эволюция последних шла от употребления в пищу плодов некоторых тропических растений к использованию для этой же цели цветков. Питание нектаром сформировалось, как и у колибри, в результате охоты за насекомыми.

Хироптерофильные растения – это большей частью деревья (притом нередко высокие) и лианы, реже кустарники и даже травы. Они относятся ко многим семействам из разных подклассов двудольных, особенно *Dilleniidae* (*Bombacaceae*, *Marcgraviaceae*, *Sapotaceae* и др.), *Rosidae* (*Myrtaceae*, *Fabaceae*, *Sonneratiaceae*) и *Asteridae* (*Bignoniaceae*, *Gesneriaceae*, *Polemoniaceae*), а также к однодольным (виды банана, агав; рис. 40). «Услугами» летучих мышей пользуются многие виды агав, такие известные представители баобабовых, как обитатель африканских саванн баобаб (*Adansonia digitata*), южно-американское «шерстяное дерево» (*Ceiba pentandra*) и бальса (*Ochroma lagopus*), азиатский дуриан (*Durio zibethinus*). В Австралии летучие мыши посещают цветки эвкалиптов наряду с птицами.

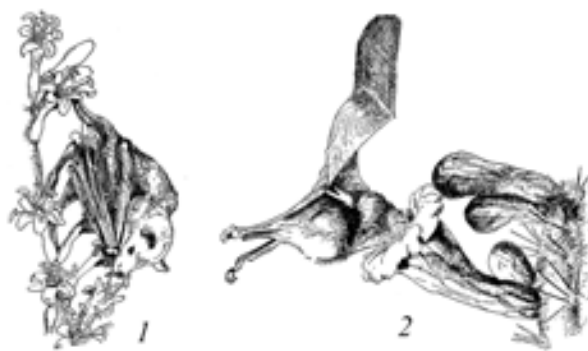


Рис. 40. Опыление летучими мышами:

1 – агав (*Agava schottii*) в Мексике; 2 – *Carnegia gigantea* на юго-западе США (Faegri, Pijl, 1966)

Между животными и растениями возникли взаимные адаптации. Летучие мыши посещают и опыляют цветки в сумерках и ночью. Опыляемые ими цветки характеризуются вечерним и ночным ритмом раскрытия, а потому их пыльца и нектар становятся доступными только для сумеречных опылителей. К утру цветки обычно увядают. Окраска цветков может быть беловатая и кремовая, рассчитанная на хорошее зрение опылителей для их близкой ориентации или, напротив, тусклая зеленовато-желтая, коричневая или фиолетовая. Цветки с темноватой окраской посещаются летучими мышами, характеризующимися цветовой слепотой.

Цветки или соцветия хироптерофильных растений обычно крупные, с прочным околоцветником и надежными «посадочными площадками» для опылителей в виде толстых цветоножек или цветоносов, или, наконец, прилегающих безлистных участков ветвей. Цветки и соцветия имеют верхушечное расположение. Такие цветки опыляют довольно крупные животные, цепляющиеся за них когтями большого пальца. Некоторые более мелкие виды летучих мышей могут парить рядом с цветком, как колибри. Иногда хироптерофильные растения характеризуются каулифлорией (например, виды *Cactaceae*). Период цветения хироптерофильных растений обычно совпадает с сезоном размножения летучих мышей, когда у последних наибольшие потребности в пище.

В хироптерофильных цветках образуется много слизистого нектара с низкой концентрацией сахаров (около 15–20%) и пыльцы. Последняя служит источником белка для летучих мышей, притом высокого качества и в достаточном количестве. Цветки имеют неприятный затхлый запах секрета желез самих летучих мышей, позволяющий им ориентироваться в стае. Запахи также могут быть фруктовыми, гнилыми, пахнуть плесенью и брожением.

Поверхность тела летучих мышей покрыта волосками, хорошо удерживающими пыльцу. У некоторых видов волоски снабжены чешуйками,

сходными по размеру с чешуйками на волосках, покрывающих брюшко шмеля. У них прекрасно развито обоняние для дальней ориентации в поисках нужных цветков. В сравнении с насекомоядными родственниками, летучие мыши, питающиеся нектаром, имеют длинную мордочку, сильно вытянутый язык с длинными мягкими сосочками на конце. Они легко перемещаются в пределах растения и могут летать на большие расстояния (до 30 км), унося пыльцу. Поскольку время активности дневных птиц и сумеречных летучих мышей не совпадает, а период раскрытия цветков столь длителен, то те и другие опылители могут их посетить.

Наиболее специализированными опылителями среди летучих мышей являются представители семейства Glossophaginae, использующие высокоразвитую ультразвуковую систему ориентации при посещении ими растений. Несколько сотен видов неотропических растений опыляются летучими мышами этого подсемейства. Для некоторых растений представители данного таксона являются единственными эффективными опылителями, в то время как другие (например, колибри и пчелы) относятся к числу случайных опылителей. Недавно обнаружено, что цветки опыляемой ими лианы *Mucuna holtoni* (сем. Fabaceae) имеют особый акустический ориентир. Им является маленькое углубление на «парусе», отражающее большую часть генерируемого мышами ультразвука обратно. Цветочные бутоны такими свойствами еще не обладают. Другие виды посетителей, представленные мелкими палеотропическими рукокрылыми, не имеют эхолокационной системы, не обладают и акустическим ориентиром.

В качестве примера хирофтерофильного растения можно привести паркию (*Parkia clappertoniana*) из подсемейства мимозовые семейства бобовые. У этого дерева саванн Западной Африки соцветия представляют собой плотные шаровидные скопления диаметром до 5 см, состоящие из двух тысяч и более цветков, расположенных на длинных (более 30 см), прочных и гибких цветоносах, обращенных книзу. Как и у большинства других хирофтерофильных растений, соцветия висят далеко от листвы и бывают хорошо заметны для опылителей. Цветки источают слабый фруктовый запах. Соцветие состоит из фертильных (плодущих) протандричных и тычиночных (стерильных) цветков (рис. 41). Главная функция последних – выделение нектара ночью. Стекая вниз по соцветию, он скапливается в небольшом углублении – кольцевом желобке. Последний располагается на границе между стерильными и плодущими цветками. Каждое соцветие паркии за одну ночь выделяет около 5 мл нектара. Последовательное прохождение ста-

дий цветения (раскрывание цветка, пыление, увядание тычинок, появление рылец) сопровождается сменой окраски фертильных цветков от красноватой, через фиолетовую к желтовато-розовой.

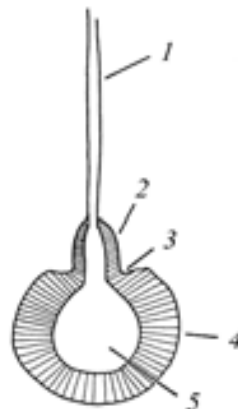


Рис. 41. Диаграмма строения соцветия парки (*Parkia clappertoniana*):

1 – цветоножка; 2 – стерильные цветки, выделяющие нектар; 3 – кольцевой желобок, где скапливается нектар; 4 – фертильные цветки; 5 – цветоложе (Proctor, Yeo, 1972)

Как уже указывалось, некоторые хирофтерофильные растения опыляются не только летучими мышами (ночью), но одновременно птицами и пчелами (днем). Например, у *Eucalyptus gummifera* в течение суток изменяется как запах цветков, так и его интенсивность. При этом меняется и спектр посещающих цветки животных (летучие мыши, птицы, пчелы). У бальсы (*Ochroma lagopus*, сем. Bombacaceae) в течение дня нектар и пыльца привлекают пчел, позднее цветок посещают птицы, а ночью летучие мыши. Цветки бальсы, как и цветки баобаба, по своему положению на ветвях, строению, запаху, окраске, обилию пыльцы и нектара замечательно приспособлены к опылению летучими мышами, которые в данном случае являются основными опылителями.

Для колонновидных кактусов пустыни Сонора (*Carnegie gigantea*, *Pachycereus pringlei*, *Stenocereus thurberi*) более эффективными опылителями являются летучие мыши в сравнении с птицами и пчелами, также посещающими их цветки в дневное время. Заметим, что у летучих мышей-опылителей нектар и пыльца – не единственный источник пищи. Помимо них растительноядные мыши питаются плодами многих тропических растений.

В заключение отметим, что, по мнению исследователей, хирофтерофилия – относительно молодой способ биотического опыления (Фегри, Пэйл, 1982), распространенный в весьма эволюционно продвинутых семействах цветковых растений (*Capparidaceae*, *Cactaceae*, *Bignoniaceae*, *Bombacaceae* и *Sapotaceae*).

5.2.3. Опыление нелетающими млекопитающими

Это явление характерно для тропических стран. Подобный способ опыления наиболее широко представлен в Южной Африке (Капская область) и в Юго-Западной Австралии. В качестве опылителей выступают мышеподобные сумчатые животные, грызуны (мыши, крысы, землеройки), лемуры, опоссумы и др. (Armstrong, 1979). На шерсти они переносят пыльцу как в пределах одного растения, вызывая гейтоногамию, так и между растениями, осуществляя ксеногамию. Наиболее частыми посетителями цветков являются млекопитающие с массой тела около 100 г. Вероятно, они нуждаются в нектаре как дополнительном источнике питания. Многие из опылителей потребляют и пыльцу (например, опоссум в Австралии).

Наиболее часто нелетающими млекопитающими посещаются протейные и миртовые, реже – представители других семейств, имеющие клейкую пыльцу. Последняя без посредников не может попасть на рыльце даже своего цветка. Цветение протейных происходит ночью, начинаясь с 18 часов, во время активной жизнедеятельности нелетающих млекопитающих. Соцветия часто скрыты в листве и не могут быть замечены и опылены птицами. Цветки нередко развиваются близ поверхности почвы или низко над почвой, и сами растения весьма низкорослы. Цветки собраны в корзинки или головки или цветки крупные. В некоторых случаях они прикрыты жесткими чешуями, для открывания которых опылитель должен приложить значительную силу (например, у *Ravenala madagascariensis*, *Strelitziaceae* – «деревя путешественников» с Мадагаскара) (Kress et al., 1994). Цветки выделяют большое количество нектара с преобладанием сахарозы и имеют дрожжевой запах. Мелкие млекопитающие, засовывая мордочки в цветки, захватывают на шерсти до нескольких тысяч пыльцевых зерен за каждый визит.

Хорошим примером связи растение – нелетающее млекопитающее является австралийский хоботноголовый кускус (*Tarsipes spencerae*; рис. 42). Это мелкое ночное животное из сумчатых замечательно адаптировалось к древесному образу жизни и питанию пыльцой и нектаром цветков. Язык этого проворного зверька, легко перебирающегося с ветки на ветку с помощью цепкого хвоста, представляет собой своеобразную кисточку для сбора пыльцы, а его вытянутая в виде хоботка мордочка приспособлена к втягиванию нектара. Интересно, что, как и австралийские птицы-медососы, хоботноголовый кукус совершает миграции, связанные с ходом зацветания древесных растений, на которых он проводит жизнь и получает пищу.



Рис. 42. Опыление нелетающими млекопитающими:

хоботноголовый кукус (*Tarsipes spencerae*) на ветви опыляемого растения (Пономарев, Демьянова, Грушвицкий, 1980)

По мнению некоторых исследователей, опыление нелетающими млекопитающими – архаичная система опыления, а опыление птицами и летучими мышами – более продвинутая. Отмечено отсутствие соответствия между структурой цветка и строением животного в противоположность большинству других систем опыления (Wiens, 1985). Что касается сем. *Proteaceae*, то его виды, опыляемые нелетающими млекопитающими, произошли в процессе односторонней эволюции от видов, опыляемых птицами. Параллельная эволюция животных и растений в приспособлении к опылению была бы невозможной, поскольку протейные предоставляют пищу нелетающим млекопитающим лишь во время цветения (несколько дней в году). Кроме того, для последних нектар не главный и не единственный источник питания. Также и для протейных млекопитающие не единственные, хотя и главные опылители (они лучше осуществляют контакт с рыльцем цветка).

Недавно опыление грызунами впервые отмечено и в семействе лилейные – у *Massonia depressa* из сухих районов Капской области (ЮАР). Она цветет в период зимних дождей и, как свойственно эфемероидам, вегетирует не более 2 месяцев (Johnson et al., 2001). Нектар *M. depressa* необычайно вязкий, желеобразный и скапливается в основании чашевидных цветков. В свете новых данных можно предположить, что опыление нелетающими млекопитающими более распространено, чем обычно принято считать.

6. АБИОТИЧЕСКОЕ ОПЫЛЕНИЕ

6.1. Гидрофилия, синдром признаков, распространение

Обитание цветковых растений в водной среде, особенно в морях, вероятно, вторично. Лишь около 40 видов покрытосеменных живут в морях. Морская стихия оказалась для большинства из них недоступной.

Как правило, водные растения образуют цветки и соцветия над поверхностью воды. Опыление у них, как и у их наземных сородичей, осуществляется в воздушной среде при помощи насекомых и ветра. Так, гигантская *Victoria amazonica* с плавающими на воде листьями до 2 м в поперечнике и цветками, достигающими 35 см в поперечнике, опыляется одним из видов хрущей (*Melolontha melolontha*). Энтомофильны многие виды *Nymphaea* (*N. alba*, *N. mexicana*, *N. gigantea* и др.), опыляемые различными насекомыми (мухами, жуками, пчелами). Кабомба (*Cabomba caroliniana*), широко известная у нас как аквариумное растение, у себя на родине в теплых районах Северной Америки опыляется мелкими двукрылыми, привлекаемыми нектаром. Насекомоопыление свойственно водокрасу (*Hydrocharis morsus-ranae*), частухе (*Alisma plantago-aquatica*), стрелолисту (*Sagittaria sagittifolia*), турче (*Hottonia palustris*), пузырчатке (*Utricularia vulgaris*). Несмотря на энтомофильный облик, нектаровыделение, диогогамию и нередкую раздельнополость цветков (в одно- или двудомном распределении) семенное размножение у перечисленных выше растений крайне подавлено. Слабое плодonoшение, отмеченное у большинства из них, связано с недостатком эффективных опылителей. У многих из этих видов завязи abortируются из-за отсутствия оплодотворения. Широкое распространение описываемых видов определяется вегетативным способом размножения. Только при наличии достаточного количества опылителей наблюдается успешное завязывание семян. Подобные, хотя и весьма редкие факты отмечены в литературе.

Анемофилия присуща рдестам (виды *Potamogeton*), урути (*Myriophyllum spicatum*), камышам (виды *Scirpus*), рогозам (виды *Typha*) и многим другим водным и земноводным растениям. Ряски (виды *Lemna*) способны опыляться перекрестно насекомыми (мелкими двукрылыми), водяными клещами и ветром, а также самоопыляться, если перекрестного опыления не произошло. У водяного ореха (*Trapa natans*) доминирует самоопыление, хотя наблюдается и перекрестное опыление (энтомофилия). Надводные и подводные цветки лобелии Дортманна

(*Lobelia dortmanna*), несмотря на энтомофильный облик, обычно самоопыляются, а при произрастании в более глубоких местах водоема у этого вида отмечено нерегулярное клейстогамное цветение (Лодкина, 1981). Гидрофилия у перечисленных растений полностью исключена.

Собственно гидрофилия (перенос пыльцы с помощью воды) встречается исключительно редко. Это особый случай абиотического опыления, обусловленный эдафическими условиями. Гидрофилия обнаружена у 140 видов из 22 родов 7 семейств однодольных и лишь у одного рода двудольных (*Ceratophyllum*), что составляет лишь 0,00062% общего числа покрытосеменных (Philbrick, 1991). Гидрофильные растения в одинаковой степени распространены в тропических и умеренных областях, что, безусловно, связано с физическими свойствами водной среды. Остается нерешенным вопрос, почему гидрофилия практически не встречается у двудольных растений.

У большинства высокоспециализированных гидрофильных растений околоцветник (особенно у однополых цветков) сильно редуцирован. Их репродуктивные органы приспособлены к опылению водой.

У одних гидрофильных растений опыление происходит под водой (гипогидрофилия), у других – на поверхности воды (эпигидрофилия). Опыление в толще воды свойственно взморникам (виды *Zostera*), дзанныкеллии щитовидной (*Zannichellia peltata*), наядам (виды *Najas*), посидонии океанской (*Posidonia oceanica*), солелюбкам (виды *Halophila*), талассии Хемприха (*Thalassia hemprichii*), роголистникам (виды *Ceratophyllum*) и некоторым другим представителям семейств рдестовые, водокрасовые, посидониевые, дзанныкеллиевые, талассиевые, солелюбковые, роголистниковые. Как следует из перечисления, гипогидрофилия отмечена только у морских растений (за исключением видов роголистника).

В приспособлениях этих растений к опылению в воде имеется много общего. Так, их цветки распускаются в воде, не выступая над ее поверхностью. Пыльца лишена наружной оболочки (экзины) или последняя сильно редуцирована. Она может долгое время пребывать под водой, в то время как у сухопутных растений малейшая сырость очень быстро лишает пыльцу жизнеспособности. Вес пыльцы оказывается либо легче воды, либо имеет один с нею удельный вес. В последнем случае она будет плавать в толще воды и опыление происходит под водой. Пыльца гидрофильных растений огромна по размерам по

сравнению с пылью наземных видов. В некоторых случаях она более чем в 120 раз превышает по размерам пыльцу последних (например, в роде *Thalassodendron*, сем. *Cymodoceaceae*). Как правило, она имеет вытянутую форму, иногда на концах снабжена крючочками. Так, у *Zostera* пыльца имеет 2500 мкм в длину и скорее напоминает пыльцевую трубку нежели пыльцевое зерно. У некоторых морских гидрофилов пыльцевые зерна соединены в длинные слизистые цепочки («спагетти»). У других пыльца прорастает в пыльниках и с пыльцевыми трубками плавает до встречи с пестиком. При столкновении с рыльцами она прикрепляется к ним своими крючочками или обвивается вокруг них. Исследователи предполагают, что при этом в зоне контакта пыльцевых зерен и рылец происходит аутолиз. Биологический смысл подобных приспособлений заключается в увеличении вероятности оплодотворения.

Однако такие адаптации в сфере опыления, в свою очередь, увеличивают риск самоопыления, в связи с чем в водной среде встречается много двудомных растений. Наличие раздельнополых, обычно дихогамных цветков, следует рассматривать как приспособление к перекрестному опылению. Тем не менее вероятность последнего у описываемых гидрофилов крайне невелика, поскольку возможность повторного опыления совсем ничтожна. Гидрофильные растения, подобно анемофилам, имеют только один семязачаток в завязи. Размножение у них преимущественно вегетативное.

Обратимся к растениям нашей флоры, у которых опыление также происходит в толще воды. Примером их могут служить виды роголистника (*Ceratophyllum*), встречающиеся в пресных водах. Лучше других изучен роголистник темно-зеленый (*C. demersum*), известный и как аквариумное растение (Шамров, 1980).

В природных условиях цветение наблюдается крайне редко и только у особей, закрепленных на дне водоема. Роголистник относится к раздельнополым однодомным растениям с одиночными цветками. Последние с простым чашечковидным околоцветником. Количество тычиночных и пестичных цветков во время массового цветения примерно одинаково и составляет 8–10 на одно растение. В тычиночных цветках – около 15 тычинок.

Процесс опыления идет под водой. Созревшие тычинки отрываются от цветоложа и всплывают либо на поверхность воды, либо прикрепляются шипиками, находящимися в верхней части тычинки, к листьям. Всплывание тычинок происходит за счет ткани, расположенной в верхней части пыльника, содержащей

воздух. Пыльники вскрываются, и пыльца, которая тяжелее воды, опускается на пестичные цветки. Дистальная часть плодолистика функционирует как рыльце, способное воспринимать попадающую на него пыльцу. Перед опылением изменяется положение рыльца так, что его желобок оказывается обращенным вверх. Несмотря на сравнительно большое число образующихся цветков, зрелых плодов обнаруживается немного – 1–3 на растение. Однако отметим, что у других видов *Ceratophyllum* расположение цветков делает возможным перенос пыльцы разными способами: по воздуху, по поверхности воды и опыление под водой (Philbrick, Anderson, 1992; Jäggi, Cook, 1998).

Иначе происходит опыление на поверхности воды. Примером подобных гидрофильных растений может служить валлиснерия спиральная (*Vallisneria spiralis*, сем. *Hydrocharitaceae*).

Это двудомное растение погружено в воду. Оно распространено в стоячих водах Южной Европы и как аквариумное. В нашей стране валлиснерия образует большие заросли на мелководьях в северной части Каспийского моря близ устья Волги (рис. 43). У нее лентовидные листья, сгруппированные розетками на концах ползучих побегов. Околоцветник развит слабо. В пазухах листьев образуются почки, дающие начало новым вегетативным или генеративным побегам. Последние растут вверх и заканчиваются вздутием в виде пузыря. Этот пузырь состоит из двух овальных, чашевидных, полупрозрачных, сросшихся друг с другом прицветников, из которых один охватывает другой своими краями, крепко замыкая пузырь. В них находятся цветки.

Пестичных цветков в каждом пузыре образуется всего один, редко 2–5. В каждом цветке различают длинную цилиндрическую нижнюю завязь, увенчанную тремя сравнительно большими, по краям слегка бахромчатыми рыльцами. Ко времени цветения цветоножки пестичных цветков удлиняются и выносят цветки на водную поверхность, где они и раскрываются.

Тычиночные цветки собраны в большие группы в пузырьевидном покрове. При созревании они отделяются от общей оси и всплывают на поверхность воды. Вначале цветки имеют вид шариков, а позднее они раскрываются. При этом листочки околоцветника в каждом пыльнике опрокидываются назад и книзу и цветок приобретает вид маленькой лодочки.

Пыльца сравнительно больших размеров. При этом отдельные пыльцевые зерна склеиваются между собой и образуют комочки. Подгоняемые ветром, тычиночные цветки могут столкнуться с рыльцем, и при соприкосновении часть пыльцы неизбежно повиснет на бахромча-

том крае рыльца. Вскоре после прикрепления пыльцы к рыльцу пестичный цветок увлекается под воду, причем длинная цветоножка закручивается и принимает форму винта. Обороты его, в конце концов, настолько сближаются, что оплодотворенная завязь, а позднее плод помещаются под самым илистым дном водоема.

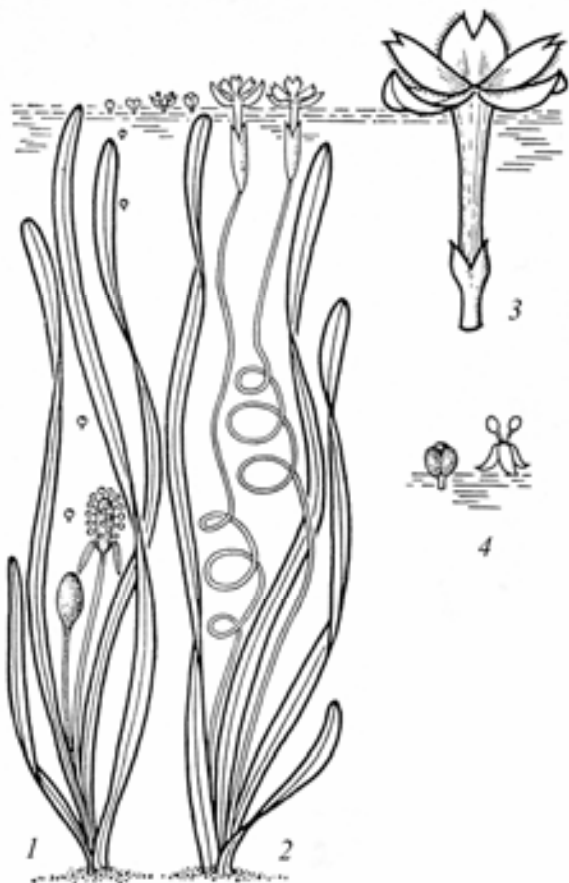


Рис. 43. Гидрофилия у валлиснерии спиралевидной (*Vallisneria spiralis*):

1 – тычиночное растение; 2 – пестичное растение; 3 – тычиночный цветок; 4 – пестичный цветок (Lothar, 1973)

Опыление на поверхности воды происходит также у видов руппии (*Ruppia*, сем. *Ruppiaceae*), гидриллы (*Hydrilla*) и элодеи (*Elodea*) из сем. *Hydrocharitaceae*. Возможностей для опыления здесь больше, чем под водой.

У видов *Ruppia*, обитающих только в солоноватых водоемах, пыльники вскрываются под водой, пыльца всплывает на ее поверхность, образуя скопления. Последние приходят в соприкосновение с рыльцами пестичных цветков благодаря колебаниям водной поверхности, двигаются вокруг них, что приводит к опылению.

Из видов *Elodea* со стороны антропоэкологических особенностей лучше изучена *E. canadensis*. Гидрофилия свойственна элодее канадской лишь на ее родине (устье р. Святого Лаврентия в Северной Америке). У нас это двудомное растение,

будучи заносным, образует только пестичные цветки. Напротив, в Австралии, где она быстро расселилась на ирригационных системах, обнаружено особей с пестичными цветками.

У видов болотника (виды *Callitriche*) расположение однополых в однодомном распределении цветков предполагает вероятность переноса пыльцы по воздуху, по поверхности воды и возможность опыления под водой. Вследствие перехода к опылению с помощью воды или ветра цветки совершенно лишены околоцветника. В пестичном цветке имеются два нитевидных столбика, переходящих в нитевидные рыльца. Тычиночный цветок состоит из одной тычинки.

У большинства видов болотника с надводным опылением тычинки располагаются на относительно длинных тычиночных нитях и нитевидные рыльца выступают из воды в средней части розеток плавающих листьев. После вскрытия пыльников пыльцевые зерна могут попасть на поверхность воды или рассеиваются ветром, так или иначе попадая на воспринимающую поверхность рылец. Под водой такие виды с надводным опылением не образуют цветков.

У видов болотника с подводным опылением освобождающиеся из пыльников пыльцевые зерна переносятся водой или длинные нитевидные рыльца непосредственно контактируют со вскрывшимися пыльниками. При этом возможно осуществление как перекрестного опыления, так и самоопыления (в форме гейтоногамии). В последнем случае не имеющие хорошо выраженной экзины пыльцевые зерна прорастают внутри пыльника. При вскрывании пыльника пыльцевые трубки продолжают свой рост и достигают рылец, а затем растут по ткани столбика до семязпочки.

Развитие гидрофилии происходило, видимо, двумя путями – непосредственно от энтомофильных предков или от них же, но через промежуточный этап анемофилии. Некоторые гидрофильные виды сочетают перенос пыльцы водой с ветроопылением – они гидроанемофильны (например, *Ruppia maritima*).

Большинство гидрофилов характеризуются слабой генетической изменчивостью, связанной с преобладанием у них вегетативного размножения. Последнее приводит к тому, что целые заросли какого-либо вида представлены единственным клоном, а опыление в такой ситуации чаще всего бывает гейтоногамным. Недавние опыты по искусственному скрещиванию взморника морского (*Zostera marina*) выявили высокий дефицит гетерозиготности и фрагментарное распределение генотипов в его зарослях (Rhode, Emmert, 2004). Все это свидетельствует о том, что вид размножается главным образом

вегетативно, автогамно или гейтоногамно. Дефицит гетерозиготности свойствен и другим морским травам – видам *Posidonia*, *Thalassia*, *Halophila*, *Cymodocea*, у которых популяционно-генетическая структура определяется балансом между половой репродукцией и вегетативным размножением.

6.2. Анемофилия (опыление с помощью ветра). Синдром признаков, распространение

По мнению большинства современных исследователей анемофилия у цветковых вторична. Анемофильные растения произошли от энтомофильных предков, в том числе и от продвинутых в эволюционном отношении. Ветроопыление у покрытосеменных возникло на основе обополого энтомофильного цветка и вызвало его структурную перестройку. Оно представляет особое направление приспособительной эволюции цветковых в условиях, ограничивающих биотическое опыление.

Количественное соотношение энтомофильных и анемофильных растений в мировой флоре точно не установлено. Предполагают, что примерно одна десятая часть всех семенных растений опыляется ветром. Соотношения между ветроопылением и другими способами опыления будут неодинаковыми в разных регионах земного шара. Более четкие пропорции известны для районов, где флористический состав исследован довольно полно. Так, ветроопыление указывается примерно для 21% цветковых Германии и примерно такой же уровень анемофилов отмечен во флоре Чехословакии (Kugler, 1970; Daumann, 1972a). Для последней сделаны отдельные подсчеты анемофилов и энтомофилов среди однодольных и двудольных растений, которые оказались весьма неодинаковыми в этом отношении. Среди двудольных растений соотношение между энтомофилами и анемофилами составляло соответственно 87 и 4,6%, а у однодольных – 33 и 59%. Высокий уровень анемофилов у однодольных связан, по мнению автора, с видовым богатством среди злаковых и осоковых во флоре Чехословакии.

Для верной оценки относительного значения энто- и анемофильных растений необходимо учитывать не только их количественное соотношение в мировой флоре, но и их важность в растительных сообществах Земли. Специальные подсчеты показали, что подавляющее большинство растений, доминирующих в растительном покрове внетропической суши, “вверяют перенос своей пыльцы ветру” (Лавренко, 1947). Таковы, например, злаки в степях, на лу-

гах и в саваннах, различные маревые и полыни в пустынях, карликовые березки в тундре, пушицы и осоки на болотах и в тундре, листопадные породы в лесах умеренного климата. Следует отметить, что в этих местообитаниях анемофильные растения играют ведущую роль если не по количеству видов, то по численному участию их особей в растительных сообществах.

В тропическом поясе, особенно в дождевых тропических лесах, изобилующих опыляющими животными, господствуют биотические способы опыления. Мощная завеса листьев, фильтрующая пыльцу, и ежедневные ливневые дожди неблагоприятны для опыления ветром. Богатство видового состава тропических флор, приводящее к удаленности друг от друга растений одного вида, также не способствует ветроопылению.

6.2.1. Структурная анемофилия

Анемофилия характеризуется обычно только с морфологической стороны. Такую анемофилию можно назвать структурной или статической (Пономарев, 1966; Пономарев, Прокудин, 1975). С этих позиций синдром анемофилии может быть охарактеризован следующими признаками: цветки не имеют околоцветника, или он значительно редуцирован; множество мелких невзрачных цветков, лишенных окраски, запаха и нектара; цветки собраны в соцветия, часто подвижные (сережка, кисть, метелка, колос), нередко цветки раздельнополые в однодомном или двудомном распределении, часто протогиничные. У анемофилов продуцируется много пыльцы, она легкая, сыпучая и летучая. Экзина пыльцевых зерен тонкая и гладкая, лишенная скульптуры. Рыльца относительно долговечны и имеют большую поверхность для улавливания пыльцы из воздуха. Завязь одна, количество семязачатков в завязи уменьшено до одного.

Перечисленные признаки структурной анемофилии общеизвестны, но не все из них бесспорны (Пономарев, 1964; Пономарев, Демьянова, 1980). У анемофильных растений раздельнополость цветков действительно представляет более частое явление, чем у энтомофилов. Подсчеты показали, что в Средней Европе около 99% насекомоопыляемых видов имеют обополюе цветки, а у ветроопыляемых – только 67%. Вероятно, раздельнополость можно считать характерной чертой анемофилии, для которой она имеет определенные преимущества перед обополюестью.

Раздельнополость у анемофилов нередко сочетается с протогинией (рис. 44). Как указывалось ранее (см. раздел «Протогиния»), благоприятное экспонирование рылец является важным приспособлением к краткому суточно-

му рассеиванию пыльцы, ограниченному немногими часами и даже минутами.



Рис. 44. Анемофильные соцветия у березы (*Betula pendula*):

1 – пестичные соцветия; 2 – тычиночные соцветия (Rothmaler, 1988)

Спорным является вопрос о количестве пыльцы и дальности ее рассеивания у анемофилов. Не доказано, что ветроопыляемые растения продуцируют пыльцы больше, чем насекомоопыляемые в расчете на один цветок, одну тычинку и одну семяпочку. Вопрос о сравнительной пыльцевой продукции анемофильных и энтомофильных растений специально исследован Ф. Полем (Pohl, 1937). Оказалось, что не существует принципиального отличия между ветроопыляемыми и насекомоопыляемыми растениями по количеству продуцируемой пыльцы в расчете на одну семяпочку. Соотношения по последнему признаку были весьма индивидуальны и независимы от способа опыления. Например, анемофильная рожь образует пыльцы на одну семяпочку меньше (52310), чем энтомофильные конский каштан, клен-явор, груша (соответственно 451543, 94078 и 60778), но больше, чем энтомофильная липа мелколистная (43500). В свою очередь, последняя больше продуцирует пыльцы, чем анемофильные кукуруза (14636) и береза (6734). Таким образом, представление о более высокой пыльцевой продукции анемофилов по сравнению с энтомофилами не нашло подтверждения в полученных фактических данных.

Принято думать, что пыльца у анемофилов легкая, летучая и что она разносится ветром на большие расстояния. С этим нельзя согласиться. Пыльца у ветроопыляемых растений тяжелая, поскольку богата крахмалом и вовсе не распространяется на большие расстояния.

Рассеивание пыльцы анемофилов изучалось методом экспонирования предметных стекол, смазанных вазелином или глицерин-

желатином. Стекла экспонировались на разном расстоянии от материнского растения, на разной высоте от поверхности почвы, в разном положении (под углом или вертикально), в определенные часы суток и т.д.

Наблюдения показали, что пыльца злаков, пустынных маревых, многих ветроопыляемых древесных пород оседает неподалеку от продуцирующих ее растений. Например, у костра безостого на расстоянии 25 м от материнского растения содержание пыльцы в приземном слое воздуха составило 31%, а в удалении на 300 м – только 0,5% (Jones, Newell, 1946). Таким образом, пыльца злаков никогда не разносится в большом количестве на значительные расстояния, а в основном оседает поблизости от материнского растения. Недавние наблюдения о дальности распространения пыльцы овсяницы красной, проведенные в Карпатах, подтвердили, что основная масса пыльцы рассеивается в радиусе 0,5–5 м и по мере удаления от источника пыления ее концентрация падает (Дмитрах, 1988). Подобные результаты получены и для культурных злаков (рожь, пшеница, кукуруза), пыльца которых выпадает в основном в пределах их посевных площадей.

Вопрос о сфере эффективного ветроопыления имеет важное прикладное значение в селекции при определении дальности изоляции чистосортных посевов во избежание «загрязнения» их пыльцой других сортов. Изоляция в 300–500 м считается достаточной для этой цели.

У анемофильных древесных пород (береза, дуб, граб) пыльца оседает также недалеко от материнского растения, причем максимальное ее количество падает непосредственно под кроной дерева или в пределах крон соседних деревьев (Федорова, 1952, 1956). Экспериментальным путем доказано, что у ветроопыляемых растений успешность опыления зависит в значительной мере от высоты особей. Так, у древесных двудомных растений более высокие из них лучше функционируют как тычиночные формы, т. е. обеспечивают большую дальность разноса пыльцы. Напротив, у пестичных растений высокие особи получают меньше пыльцы в сравнении с низкими, поскольку концентрация пыльцы со снижением высоты возрастает.

Для иллюстрации возможности ветроопыления на дальней дистанции обычно приводятся факты заноса пыльцы древесных пород на десятки и даже сотни километров. Такие случаи не подлежат сомнению. Однако биологическое значение дальнего воздушного транспорта пыльцы крайне проблематично для целей опыления, поскольку пыльца анемофилов, находясь в воздухе, быстро утрачивает жизнеспособность, как это

было установлено для злаков. Ныне не вызывает сомнения факт, что эффективное перекрестное опыление при помощи ветра осуществляется на небольшом расстоянии, между ближайшими особями, удаленными друг от друга самое большее на несколько десятков или сотен метров. Иначе говоря, популяции ветроопыляемых видов более замкнуты, чем это казалось ранее, поскольку сфера эффективного ветроопыления у них весьма ограничена небольшими дистанциями. Именно тяжесть пыльцы и слабая ее летучесть у анемофильных растений являются факторами, способствующими перекрестному опылению при помощи ветра, и важными приспособлениями к анемофилии.

Для анемофильных растений характерна сыпучесть пыльцы, связанная с отсутствием или малым количеством клейких веществ и жирных масел на поверхности пыльцевых зерен. Последние благодаря этому сухие, обособлены, не склеены друг с другом. Остатки небольшого количества масел на поверхности пыльцевых зерен многих анемофильных растений свидетельствуют об их происхождении от энтомофильных предков (например, у подорожников, злаков), но у некоторых видов пыльца полностью лишена следов жирных масел (лещина, береза).

Экзина пыльцевых зерен анемофильных растений тонкая, вследствие чего пыльца очень чувствительна к сухости и быстро утрачивает жизнеспособность. Особенно замечательны в этом отношении злаки, у которых жизнеспособность пыльцы ограничена несколькими минутами (у цветущих после полудня) или немногими часами (у цветущих рано утром). Рыльца же, наоборот, долговечны, сохраняются живыми в течение нескольких суток, особенно в случае протогинии (подорожники, осоки, маревые, некоторые злаки).

Мощная листовая поверхность представляет собой как бы завесу, препятствующую распространению пыльцы. Поэтому у листопадных деревьев умеренного пояса цветение происходит очень рано, до распускания листьев (*Alnus incana*, *A. glutinosa*), либо же (что бывает чаще) одновременно с распусканием листьев. Примером могут служить виды берез (*Betula pendula* и *B. pubescens*). В качестве дополнительного механизма, способствующего ветроопылению у этого дерева, служит расположение соцветий на периферии, а не в глубине кроны. У травянистых ветроопыляемых растений соцветия возвышаются над листовой массой (у злаков, осок, подорожников).

Само строение цветков и соцветий способствует рассеиванию пыльцы. У многих анемофильных растений цветки и соцветия неподвижны, но в цветках имеются очень длинные, тонкие

тычиночные нити, повисающие или торчащие из цветка. Пыльники раскачиваются на этих нитях и рассеивают пыльцу (злаки, осоковые, ситниковые, подорожники). У других анемофилов, напротив, соцветия и тычинки неподвижны: соцветия имеют прочную ось, а тычиночные нити толстые и короткие (рдесты, ежеголовники, триостренники и др.). У них пыльца выдувается ветром непосредственно из пыльников или сначала падает в цветок и уже из него уносится ветром. Редкий случай представляют анемофилы с «взрывчатыми» цветками (например, крапива двудомная). У нее рано утром на восходе солнца пыльца в виде легкого облачка выбрасывается из тычиночных цветков (рис. 45). Это связано с тем, что тычинки в таких цветках находятся в согнутом напряженном состоянии. При внезапном распрямлении тычинок пыльники вскрываются одновременно и выбрасывают пыльцу в воздух.



Рис. 45. «Взрывчатые» цветки крапивы двудомной (*Urtica dioica*):

1 – тычинки находятся в согнутом состоянии; 2 – тычинки распрямляются, выбрасывая пыльцу (Lother, 1973)

Важнейшую роль в перенесении пыльцы и дальности ее распространения играют направление и сила ветра, а траектория разноса пыльцы определяется соотношением направления ветра с положением оси цветка. У ветроопыляемых растений обнаружена видовая специфичность анемофилии в соответствии с величиной и удельным весом пыльцы, плотностью строения соцветий и другими морфологическими особенностями. Прежние представления о том, что при ветроопылении преобладают случайные процессы, должны быть оставлены. В первую очередь это касается злаков как высокоспециализированных анемофилов. В действительности, напротив, существует высокая степень контроля над этими случайными на вид процессами. Так, специальные опыты, проведенные в последние годы (Niklas, 1985, 1988), показали, что, несмотря на разнообразие в строении соцветий злаков, у них имеются общие черты в способе улавливания пыльцы. Выяснилось, что колосковые и цветковые чешуи создают турбулентное движение воздуха и завихрения вокруг себя. В зависимости от плотности соцветия аэродинамические свойства играют большую или меньшую роль в улавлива-

нии пыльцевых зерен. Анемофильные растения приспособились использовать энергию воздушных течений, создавая высоко упорядоченный характер воздушных потоков вокруг рылец, при этом предоставляя преимущество пыльцевым зернам своего вида.

Рыльца у злаков и других анемофилов являются активными ловушками пыльцы (Niklas, Buchmann, 1985). На них задерживается гораздо больше пыльцевых зерен в сравнении с другими частями цветка и листьями. По свидетельству упомянутых авторов, для некоторых ветроопыляемых растений экспериментальным путем доказано, что чем выше скорость ветра, тем эффективнее функционируют рыльца как ловушки пыльцы.

6.2.2. Динамическая анемофилия. Ее роль в видообразовании у злаков

Охарактеризованный выше синдром структурной анемофилии оставляет в стороне динамику самого процесса (Пономарев, 1966; Пономарев, Прокудин, 1975). По мнению упомянутых исследователей, именно в этой динамике проявляются наиболее важные и удивительные приспособления к опылению ветром. В своей эффективности они не уступают соответствующим приспособлениям наиболее специализированных энтомофилов. Авторы имеют в виду суточную ритмику цветения и опыления, составляющую суть динамической анемофилии. Наиболее отчетливо она выражена у злаков.

Динамическая анемофилия проявляется в приуроченности цветения и опыления каждого вида злаков к определенному периоду суток (см. раздел «Суточная ритмика цветения»). В этом плане, безусловно, наибольший интерес представляют послеполуденные злаки с взрывчатым и порционным цветением. Совмещение рассеивания пыльцы у особей каждого вида злаков в пределах ограниченного времени, иногда очень краткого, весьма повышает возможность попадания пыльцы на рыльце вследствие воздушных течений. При таком одновременном и кратком цветении в течение суток у каждого вида в соответствующие сроки создается высокая насыщенность приземного слоя воздуха пыльцой, несравненно более значительная, чем она была бы в том случае, когда то же самое ее количество рассеивалось непрерывно в течение многих часов или суток подряд. В этом и проявляется своеобразная «экономность» анемофилии. На равнинных безлесных участках Троицкого заказника (Челябинская обл.) взрывы цветения происходили одновременно на большой площади, по крайней мере, на расстоянии 2 км (костер безостый, житняк гребневидный, ячмень короткоостый). По выражению А.Н. Пономарева,

«цветки злаков представляют, следовательно, как бы следящие системы, регулирующие колебаниями температуры внешней среды».

Таким образом, не только структурные особенности цветка и пыльцы, но и динамика самого процесса опыления имеют важное приспособительное значение для опыления ветром. По мнению А.Н. Пономарева (1964), приуроченность цветения и опыления к тому или иному периоду суток у большинства видов злаков столь определенны и постоянны, что должны считаться хорошим видовым признаком, не менее значимым, чем какие-либо морфологические особенности. Они обусловлены генетически и присущи каждому виду. Сведения о суточной ритмике цветения злаков вошли в крупную монографическую сводку «Злаки Украины» (1977) наряду с таксономическими характеристиками видов.

Изучение динамической анемофилии у некоторых полиморфных видов злаков, предпринятое пермскими и харьковскими ботаниками, дали очень интересный фактический материал, который можно интерпретировать не только с таксономических позиций, но и в эволюционном плане. Речь идет о роли динамической анемофилии в микроэволюции и, в конечном счете, в процессе видообразования у злаков. В отечественной литературе этот вопрос был впервые поставлен А.Н. Пономаревым (Пономарев, 1959, 1969; Пономарев и Русакова, 1968), высказавшим мнение о вероятной роли биологической изоляции, вызванной несовпадением суточных периодов опыления в симпатрическом видообразовании у злаков. Вполне независимо к сходным представлениям по данному вопросу пришел харьковский ботаник Ю.Н. Прокудин (1969, 1973).

Обратимся к случаям симпатрического видообразования у злаков.

В лесостепном Зауралье встречаются два вида типчака – овсяница скальная (бороздчатая) – *Festuca rupicola* (бывш. *F. sulcata*) и овсяница ложноовечья (*F. pseudovina*). Оба вида близки в систематическом и экологическом плане. Они нередко произрастают совместно в одном фитоценозе, не обнаруживая какой-либо экологической изоляции, т. е. вполне симпатричны. Тем не менее они сохраняют свою самостоятельность и достаточно четко морфологически оформлены. Наблюдения показали, что причиной этого является неодновременное цветение обоих видов, что приводит к биологической изоляции. Установлено, что овсяница бороздчатая цветет между 15 и 19 часами, а интенсивное пыление бывает около 16–17 часов. Овсяница ложноовечья зацветает на 1–1,5 часа раньше, т. е. время опыления у них не совпадает. Ко вре-

мени зацветания овсяницы бороздчатой пыление овсяницы ложноовечьей заканчивается и цветки последней закрываются. Формирование этих двух видов типчака вызвано биологической изоляцией популяций вследствие несовпадения у них суточных сроков опыления. Подобное же явление биологической изоляции этих же видов было констатировано А.О. Тарасовым и Л.П. Худяковой (1968) в степях Заволжья. На Украине В.В. Тверетинова (1973) в рамках сложного вида-агрегата *Festuca sulcata* s.l. различила 4 симпатрических вида, изолированных друг от друга экологически или по суточным ритмам цветения. Подобные примеры известны и для других полиморфных видов злаков – *Koeleria cristata* (L.) Pers. s.l., *Agrostis canina* L. s.l. и др. (Пономарев, Прокудин, 1975). Таким образом, демаркация суточных ритмов опыления у отдельных популяций влечет за собой их биологическую изоляцию и систематическую дифференциацию, что является предпосылкой симпатрического видообразования.

У аллопатрических таксонов (в ранге вида или подвида), возникших в процессе географического (аллопатрического) видообразования, обнаружено несовпадение суточной периодичности цветения и опыления в разных провинциях обширной Евразийской степной области. Исследованию подверглись тонконог гребенчатый (*Koeleria cristata* (L.) Pers. s.l.) и полевица собачья (*Agrostis canina* L. s.l.). Таким образом, роль суточной ритмики цветения и опыления у

злаков оказалась неодинаковой при аллопатрическом и симпатрическом видообразовании (Пономарев, Прокудин, 1975).

По мнению авторов, при аллопатрическом видообразовании ведущую роль в обособлении новых таксонов (географических рас) играет пространственная и, отчасти, экологическая изоляция. Различия в суточной опылительной ритмике являются следствием, а не причиной систематической дифференциации. Напротив, при симпатрическом видообразовании возникающие в процессе микроэволюции различия в суточной периодичности опыления отдельных популяций выступают в качестве основной причины обособления новых видов. Несовпадение суточных периодов опыления отдельных популяций вызывает их биологическую изоляцию и систематическую дифференциацию, приводящую к симпатрическому видообразованию.

Отметим, что благодаря работам А.Н. Пономарева и Ю.Н. Прокудина, а также их учеников и последователей впервые была доказана возможность симпатрического видообразования у анемофилов на примере злаков. Ранее предполагалось, что при ветроопылении отсутствуют механизмы для биологической изоляции. Авторы доказали, что симпатрическое видообразование осуществляется у таких специализированных анемофилов, как злаки, благодаря наличию дифференцированной суточной периодичности опыления, обуславливающей биологическую изоляцию внутривидовых популяций.

7. СОВМЕЩЕНИЕ ЭНТОМОФИЛЬНОГО И АНЕМОФИЛЬНОГО СПОСОБОВ ОПЫЛЕНИЯ (АМБОФИЛИЯ)

Некоторые анемофильные растения могут опыляться также и насекомыми. Такое двойственное опыление получило название амбофилии. Сочетание энтомо- и анемофилии отмечено у многих растений из разных семейств: у видов *Plantago*, *Carex*, *Scirpus*, *Typha*, *Rumex*, *Polygonum*, *Rheum*, злаков (тропических и умеренных широт) и многих других. Исследователи полагают, что в процессе эволюции переход к амбофилии совершался двумя путями: 1) у анемофильных видов в популяциях, живших в защищенных от ветра местностях, где отбор благоприятствовал особям, опыление которых происходило с помощью биотических агентов; 2) в популяциях энтомофильных видов, обитавших в открытых ветреных местах, где элиминация особей с облигатной энтомофилией также вела к амбофилии (Stelleman, 1984). Обратимся к конкретным примерам.

У осоковых опыление невзрачных цветков, собранных в густые соцветия, происходит в основном с помощью ветра. Однако в ряде районов Земного шара (Центральной Америке, Южной Африке, Западной Африке, тропической Австралии) в их опылении активное участие принимают насекомые – мухи-журчалки, настоящие мухи, пчелы и жуки. В указанных районах привлечение насекомых идет за счет прицветников. Так, у *Dichromena ciliata*, распространенной в тропической Америке, насекомых привлекают крупные белые прицветники, а у *Ficinia radiata* из Капской провинции Южной Африки – большие, золотисто-желтые прицветники. У *Cyperus pulchellus* из тропической Австралии для привлечения насекомых служат ярко-белые колосковые чешуйки. Переход к энтомофилии у этого вида объясняется цветением в сырой период, когда ветроопыление затруднено. Энтомофилия у названных видов носит вторичный характер (Keighery, 1984).

В прибрежных районах Голландии мухи-журчалки постоянно посещают цветки осоковых и ежеголовника прямого (*Sparganium erectum*). Насекомоопыление, наряду с ветроопылением, зарегистрировано и в других районах Европы.

Так, опыление насекомыми и ветром свойственно и частухе подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*). По результатам исследований, проведенным Э. Дауманом (1965) в Чехословакии в течение нескольких лет, установлено, что пыльца частухи содержит сравнительно небольшое количество склеивающих веществ,

свойственных анемофильным растениям. Вследствие этого опыление у частухи проходит по типу промежуточного (между анемо- и энтомофилией), причем у отдельных растений может преобладать то один, то другой тип опыления. В ветреную погоду опыление насекомыми бывает минимальным и преобладает ветроопыление. При более слабом ветре пыльца попадает только на соседние экземпляры или же происходит самоопыление. С филогенетических позиций автор считает опыление частухи переходной стадией от энтомофилии к ветроопылению как вторичному способу опыления.

Напротив, в семействе ореховые (*Juglandaceae*), типично ветроопыляемом, у платикарии шишконосной (*Platycarya strobilacea*) опыление двукрылыми рассматривается как переход от анемофилии к энтомофилии. У этого вида имеются черты энтомофильной организации, не свойственной другим ореховым (Endress, 1986).

Эффект амбофилии наиболее подробно рассмотрен в литературе на примере видов *Plantago*, особенно *P. lanceolata*. Этому виду свойственна дихогамия (в форме протогинии), самонесовместимость и гинодиэция. В качестве посетителей отмечены мухи-сирфиды (журчалки). Опыты, проведенные в Нидерландах по определению наличия и значения энтомофилии у ветроопыляемого *P. lanceolata*, показали, что на защищенных от посещения насекомыми местах растения продуцировали на 35% меньше семян по сравнению с контрольными. В этом же районе цветки *P. media* также охотно посещаются сирфидами.

В Троицком заказнике (Челябинская обл.) исследованные виды подорожника весьма различались по своей антрокологии. Цветки и соцветия *P. cornuti*, *P. major* и *P. salsa* невзрачные, не посещаются насекомыми и вполне анемофильны. Указанные виды произрастают группами, обильно, иногда зарослями.

Ко второй группе принадлежит *P. stepposa* и *P. maxima*. Они сохранили некоторые энтомофильные черты. Их цветки и соцветия хорошо заметны благодаря серебристо-белой окраске лепестков и наличию белых, бело-розовых и сиреневых тычиночных нитей. Они источают слабый аромат и нередко посещаются ради пыльцы медоносными пчелами и сирфидами. Эти виды произрастают рассеянно. Тем не менее роль насекомых-опылителей и в этом случае невелика, поскольку они бывают на цветках только в тычиночную стадию. Они могут быть

полезны в какой-то мере только в случае, если в пределах соцветия наблюдается совмещение рыльцевой и тычиночной фаз. При строгой и безупречной протогинии растения не посещаются насекомыми в рыльцевую стадию (Пономарев, Колесник, 1974). Приведенные примеры свидетельствуют о роли энтомо- и анемофилии у разных видов *Plantago*.

Виды клена (*Acer*), судя по литературе, опыляются также разными агентами: *A. platanoides* и *A. pseudoplatanus* – насекомыми, а *A. californicum* и *A. negundo* – ветром. Подобная ситуация известна также и для видов кровохлебки (*Sanguisorba*), василистника (*Thalictrum*) и др.

Совмещение энтомо- и анемофилии свойственно и видам ивы (*Salix*). Недавние исследования, проведенные на севере Японии, показали, что в зависимости от погодных условий значение насекомо- и ветроопыления бывает неодинаковым. Во влажную и пасмурную весну высокая завязываемость семян больше зависела от насекомоопыления, а в сухую и солнечную весну – от ветроопыления. Поскольку эффективность ветроопыления в большей степени подчинена погодным условиям, чем насекомоопыление, последнее в этом районе играет роль подстраховки.

Таким образом, суждение о способах опыления, опирающееся только на морфологиче-

ское строение цветков, должно быть оставлено. Примеры амбофилии свидетельствуют о возможности совмещения различных (абиотических и биотических) агентов опыления. Более того, у некоторых растений наблюдается даже определенная закономерность в смене способов опыления. Хорошим примером является опыление каштана настоящего (*Castanea sativa*, сем. *Fagaceae*). По мнению одних исследователей, цветки этого растения ветроопыляемы, согласно другому суждению – насекомоопыляемы. Более тщательные наблюдения позволили установить наличие у него энтомо- и анемофилии. Цветки хорошо посещаются насекомыми-опылителями из различных отрядов насекомых – *Lepidoptera*, *Diptera*, *Coleoptera* и *Hymenoptera*, привлекаемые нектаром и сперматическим запахом. Пыльцевые зерна, в отличие от других энтомофилов, лишены скульптуры, слабо клейкие. После открывания пыльников пыльца теряет даже свою слабую клейкость и тогда она легко рассеивается ветром. Таким образом, в конце цветения каштан настоящий переходит к ветроопылению. Подобная же смена способов опыления в процессе цветения обнаружена и у других цветковых (виды *Calluna*, *Erica*, *Cyclamen* и др.).

8. ПРИСПОСОБЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ К САМООПЫЛЕНИЮ

Возможность самоопыления у покрытосеменных отнюдь не исключена, несмотря на наличие у них разнообразных устройств, противодействующих ему. Для подавляющего большинства покрытосеменных, за исключением двудомных и строго самонесовместимых видов, следует допустить, что некоторая, иногда довольно большая часть семян ежегодно образуется в результате самоопыления (автогамии, гейтоногамии, клейстогамии).

Самоопыление возникает на основе ксеногамного опыления в результате нарушения (дегенерации) важнейших его механизмов: диогогамии, геркогамии и самонесовместимости. Диогогамия становится как бы стертой из-за удлинения начальных фаз (рыльцевой и тычиночной) в развитии цветка, благодаря чему эти фазы совмещаются или налегают друг на друга. У самонесовместимых видов в конце цветения происходит сдвиг в сторону более или менее полной фертильности вследствие подавления генов самонесовместимости.

Рассмотрим подробнее разные способы самоопыления.

8.1. Автогамия

В хазмогамных (открытых) обоеполюх цветках она происходит в разные периоды цветения: в самом начале, иногда даже в бутонах (буточная автогамия), на протяжении всего периода цветения или в самом конце его.

Буточная автогамия (термин предложен Hagerup, 1954) встречается реже, чем другие способы автогамии. При этом пыльники растрескиваются в бутоне и автогамия происходит до раскрытия цветка. Эта форма самоопыления отмечена у растений из разных семейств. Так, О. Хагеруп (1951) обнаружил ее на Фарерских островах у представителей *Caryophyllaceae* (*Cerastium caespitosum*, *Stellaria media*), *Fabaceae* (*Lotus corniculatus*), *Rosaceae* (*Potentilla erecta*), *Rubiaceae* (*Galium saxatile*), *Scrophulariaceae* (*Euphrasia borealis*, *Veronica beccabunga*). Дальнейшие исследования показали, что буточная автогамия чаще всего встречается у бобовых и злаков, как дикорастущих, так и культурных. Она обнаружена у однолетних видов *Medicago*¹, *Vicia*, *Astragalus*, *Onobrychis*, *Arachis hypogaea*, *Phaseolus vulgaris*, *P. aureus*, *Pisum sativum*. У злаков буточная автогамия отмечена в роде *Avena*, *Hor-*

deum, *Oryza*, *Triticum*, у некоторых дикорастущих видов *Lolium* и *Agropyron*. В других семействах это явление отмечается гораздо реже (Уильямс, 1968; Френкель, Галун, 1982). Буточная автогамия по своему функциональному значению близка к клейстогамии, когда хазмогамное цветение, казалось бы, делается излишним.

Более обычна автогамия в конце цветения, когда перекрестного опыления с помощью ветра или насекомых по каким-либо причинам (дождливая и холодная погода, отсутствие опылителей и др.) не произошло. В этом случае страхующая функция автогамии выступает очень наглядно.

В цветке покрытосеменных имеются разнообразные приспособления к автогамии, не менее удивительные, чем те, которые выработались у них для обеспечения перекрестного опыления. Автогамия реализуется разными способами: при прямом соприкосновении рыльца и пыльников (контактная автогамия), при выпадении пыльцы из пыльников и оседании ее на рыльце под действием собственной тяжести (гравитационная автогамия), ветра (ветроавтогамия), мельчайших насекомых, обитающих в цветке (трипс-автогамия).

Контактная автогамия (термин предложен Hagerup, 1954) наиболее обычна. В начале цветения, когда еще не утрачены возможности перекрестного опыления, пыльники и рыльца созревают, как правило, в разное время или взаиморасположены таким образом, что непосредственный контакт между ними невозможен (проявление геркогамии). Позднее в цветке происходят изменения во взаимном расположении пыльников и рыльца. Они связаны с ростовыми процессами и проявляются в удлинении или изгибе тычинок или столбиков, благодаря чему вскрывшиеся пыльники и восприимчивое рыльце располагаются на одном уровне и в непосредственной близости. Контактную автогамию можно наблюдать у растений, типичных для темнохвойного леса – седмичника европейского (*Trientalis europaea*), цирцеи альпийской (*Circaea alpina*), майника двулистного (*Maianthemum bifolium*) (Knuth, 1898–1899; Пономарев, Верещагина, 1973). Цветки у них слабо протогиничны. Рыльце восприимчиво к моменту распускания цветка. В это время пыльники находятся примерно на одном уровне с рыльцем и рядом с ним, что делает возможным их соприкосновение. Липкое рыльце прочно удерживает пыльник, который при вскрытии высыпает на него пыльцу. Аналогичный механизм автогамии отмечен и у некоторых культурных бобовых (Френкель, Галун, 1982).

¹ В ряде публикаций В.А. Верещагиной и Л.В. Новоселовой автогамные однолетние люцерны неверно отнесены к клейстогамным (см.: Демьянова, 2005).

Контактная автогамия может происходить и другими способами. Так, по наблюдениям О. Хагерупа (Hagerup, 1951), у некоторых растений Фарерских островов (зверобой прекрасный, горичвет обыкновенный, горичвет кукушкин, армерия обыкновенная) увядающий венчик, сжимаясь, охватывает и прижимает друг к другу рыльца и тычинки, обеспечивая самоопыление. По наблюдениям О. Хагерупа (1954), позднее подтвержденных В.Ф. Шамуриным (1960), у некоторых вересковых (толокнянка “медвежье ушко”, андромеда многолистная, кассиопея четырехугольная) опадающий вместе с тычинками венчик, проскальзывая мимо рыльца, способствует нанесению пыльцы на него. Подобным же образом происходит автогамия и у однолетнего льна лугового (*Linum pratense*): после опадения короткоживущих лепестков чашелистики прижимаются к тычинкам и приводят в соприкосновение растрескивающиеся пыльники и рыльца. Таким же способом осуществляется автогамия у некоторых древесных *Cistaceae* (Guemes, Boscaiu, 2003) и орхидных (Андропова, Филиппов, 2007).

К автогамии может привести и закрывание венчика перед дождем или на ночь. Подобные примеры приведены в ряде работ (Knuth, 1898-1905; Кернер, 1902; Kugler, 1970 и др.). Наиболее полный перечень автогамных видов дает в своей работе П. Фрайкселл (Fruhell, 1957). Согласно автору, автогамия чаще всего встречается в сем. *Roaceae* (45 видов), *Fabaceae* (41), *Caryophyllaceae* (27). К настоящему времени список автогамных видов значительно пополнился.

У перечисленных ранее растений автогамия имеет более или менее случайный характер. Никаких структурных приспособлений к автогамии и связанных с ней редуций в цветке нет. При посещении цветков насекомыми вполне возможно перекрестное опыление. Однако у некоторых растений автогамия совершается с большой регулярностью.

Обязательная контактная автогамия наблюдается у копытня европейского (*Asarum europaeum*, сем. *Aristolochiaceae*). Копытень европейский – характерное растение еловых лесов южной тайги, а также смешанных и широколиственных лесов. Он цветет в мае и первой половине июня. Цветки одиночные, невзрачные, располагаются у поверхности почвы и скрыты листьями. Венчик колокольчатый, спайнолепестный, снаружи буроватый, изнутри грязно-пурпуровый. Долгое время способ опыления у копытня оставался неясным, лишь предполагалось существование у него мирмекофилии. Сейчас единодушно признается наличие у этого вида обязательной контактной автогамии (Daumann, 1972).

В развитии цветка копытня можно выде-

лить три фазы – начальная рыльцевая, средняя обополая и конечная тычиночная (рис. 46). Для опыления имеет значение только вторая стадия. Цветки протогиничны: в бутоне и тотчас после распускания цветка рыльце восприимчиво к пыльце, но пыльники 12 тычинок еще пока не вскрыты. В следующей обополой стадии, при еще функционирующем рыльце, пыльники 6 длинных тычинок внутреннего круга выдвигаются между лопастями рыльца и, вскрываясь, оставляют на них свою пыльцу. В этот период можно обнаружить целые связки пыльцевых трубочек, растущих в рыльце. Наконец, в последней тычиночной стадии развития цветка рыльце уже утратило восприимчивость, а пыльники 6 наружных тычинок вскрываются, но будучи более короткими, не достигают уровня рыльца. В результате это конечная стадия, как и первая, не имеют сейчас значения для опыления, но могли иметь его в филогенетическом прошлом, когда копытень был еще энтомофильным растением. Обязательная (обязательная) автогамия копытня очень близка к клейстогамии. Иногда у него обнаруживаются закрытые цветки, в которых произошла автогамия (Knuth, 1899; Daumann, 1972). Согласно недавним исследованиям, проведенным в Китае, автогамия свойственна и *Asarum henryi*. Обязательная контактная автогамия отмечена и у поддельника обыкновенного (*Hypopitys monotropa*).

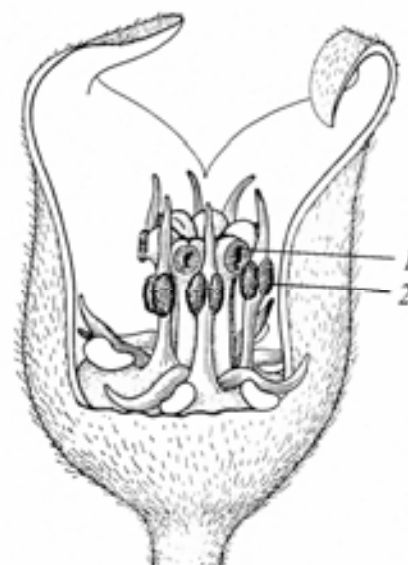


Рис. 46. Контактная автогамия у копытня европейского (*Asarum europaeum*):

1 – рыльце; 2 – пыльник (Пономарев, Демьянова, 1980)

С гравитационной автогамией можно познакомиться на примере одноцветки (*Moneses uniflora*). Крупные белые венчики источают аромат, но не посещаются насекомыми. Это автогамное растение. Для осуществления автогамии у одноцветки необходима определенная

ориентация (изгиб) цветоножки. При этом столбик располагается не отвесно, а косо вниз, что облегчает попадание пыльцы на рыльце (рис. 47). Гравитационной автогамии может содействовать ветер, поскольку при раскачивании и сотрясении растений происходит высыпание пыльцы через отверстия (поры), имеющиеся в пыльниках вересковых и грушанковых (рис. 48).



Рис. 47. Гравитационная автогамия у одноцветки крупноцветковой (*Moneses uniflora*):

1 – продольный разрез через бутон перед раскрытием цветка (видны s-образно согнутые тычиночные нити и рожковидные выросты пыльников, обращенные кверху); 2 – общий вид растения после раскрытия цветка (цветоножка изогнута дуговидно, отчего цветок поникает; столбик пестика направлен отвесно); 3 – распрямление тычиночных нитей и постепенное перевертывание пыльников для высыпания пыльцы; 4 – общий вид растения во время автогамии (цветок принимает наклонное положение, столбик с рыльцем направлен косо вниз и высыпавшаяся пыльца попадает на рыльце); 5 – то же, цветки в разрезе (видны s-образно согнутые тычиночные нити с пыльниками, отверстия которых обращены книзу) (Пономарев, Демьянова, 1980)

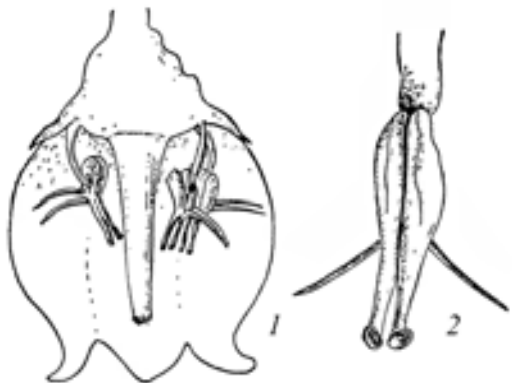


Рис. 48. Цветки голубики (*Vaccinium uliginosum*):

1 – цветок в разрезе; 2 – рожковидные выросты на пыльниках, из отверстия которых высыпается пыльца (Kugler, 1955)

Автогамии могут способствовать мельчайшие насекомые, обитающие в цветке – трипсы. Трипс-автогамия встречается у самых различных растений, чаще всего у сложноцветных с мелкими трубчатыми цветками (см. раздел «Трипсофилия»).

Своеобразный способ автогамии при помощи дождя (омброавтогамия) описаны О. Хагерупом (1954) у калужницы болотной и других растений на Фарерских островах (рис. 49). Венчик во время дождя наполняется водой до определенного уровня, причем пыльца плавает на ее поверхности. Пыльцевые зерна переносятся на рыльце того же цветка дождевыми каплями. Несколько действенен способ опыления при помощи дождя, мало что известно. По поводу омброавтогамии высказываются сомнения, поскольку пыльца, попавшая в воду, довольно быстро утрачивает жизнеспособность. Тем не менее эта идея полностью не оставлена (Catling, 1983). По мнению автора, автогамии тропической орхидеи *Liparis loeselii* способствуют капли воды, которые, скатываясь, силой сцепления увлекают поллинии на рыльца. Кроме того, они же при своем испарении могут также содействовать и передвижению пыльцы. При этом их поверхность уменьшается и, притягивая, сдвигает пыльцу. Автор полагает, что дождь или конденсация паров (особенно в высокогорных лесах на уровне облаков) могут эффективно способствовать автогамии и у других тропических видов орхидей.



Рис. 49. Омброавтогамия у лютика жгучего (*Ranunculus flammula*):

1 – околоцветник наполняется водой; 2 – цветки после дождя (Proctor, Yeo, 1972)

8.2. Гейтоногамия

Гейтоногамия, соседственное опыление, – явление, при котором опыление происходит в пределах одного растения или при переносе пыльцы с цветка на цветок различными способами. Термин предложен А. Кернером (1902). Гейтоногамия в отличие от автогамии возможна не только у обоеполых растений, но и у однодомных при широком понимании явления однодомности. Она может совершаться различными путями. Например, под влиянием собственной

8.3. Клейстогамия

тяжести пыльца с верхних цветков соцветия может попасть на рыльца нижерасположенных цветков. Таким способом происходит опыление в однобоких кистях многих *Ericaceae* и *Vacciniaceae*, у которых поникающие цветки направлены зевом все в одну сторону – косо вниз. При неудавшейся энтомофилии, которая у них преобладает (Reader, 1975; Fröberg, 1996), пыльца с верхних цветков легко попадает на нижние. В конце цветения рыльце всегда выступает за пределы околоцветника, что значительно облегчает улавливание им пыльцы соседних вышерасположенных цветков.

Гейтоногамии может содействовать ветер или животные, чаще всего насекомые или птицы (в тропиках), посещающие цветки. Передвигаясь в поисках нектара и пыльцы, они попутно способствуют гейтоногамии. Последняя возможна и при непосредственном контакте восприимчивых рылец одних цветков со вскрывшимися пыльниками соседних цветков. В таких случаях часто наблюдается удлинение столбиков или тычиночных нитей, что облегчает соприкосновение генеративных органов. Подобный контакт нередко отмечается в густых соцветиях, состоящих из множества мелких цветков, находящихся в разной стадии цветения (некоторые *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Juncaceae*). Многочисленные примеры гейтоногамии указаны в сводках П. Кнута (Knuth, 1898-1905), А. Кернера (1902), О. Хагерупа (Hagerup, 1951), Г. Куглера (Kugler, 1970) и др. Обращает на себя внимание тот факт, что гейтоногамия совершается чаще всего в конце цветения, когда утрачены шансы на перекрестное опыление.

В генетическом отношении гейтоногамия равноценна автогамии, поскольку опыление происходит внутри одного генотипа (идиогамия). Гейтоногамии способствует самосовместимость. Однако соседственное опыление возможно и у дихогамных, и самонесовместимых растений как резервный способ опыления при несостоявшемся перекрестном опылении. В таких случаях происходит подавление генов самонесовместимости (S-генов) и сдвиг в сторону более или менее полной самосовместимости. Дихогамия становится как бы сглаженной по причине удлинения начальных фаз (тычиночной или рыльцевой) в развитии цветка. Это совмещение фаз способствует гейтоногамии.

Гейтоногамия как одна из форм самоопыления чаще встречается у однолетних растений, чем у многолетних. Особо важное значение она имеет у сорных растений, где, согласно «закону» Baker (1955, 1967), самоопыление является предпосылкой для успешных миграций.

Термин предложен М. Куном (Kuhn, 1867) для цветков, которые *никогда* не открываются, но тем не менее завязывают плоды и семена в результате самоопыления¹. Клейстогамия представляет собой крайнее выражение автогамии, логическое завершение последней. Это явление широко распространено у дикорастущих и культурных растений. Наиболее полные списки клейстогамных видов принадлежат Ч. Дарвину (Darwin, 1877), К. Эпхофу (Uphof, 1938) и Э. Лорд (Lord, 1981). Согласно последней сводке клейстогамия обнаружена у 287 видов однодольных и двудольных растений из 59 семейств. Это явление не приурочено к определенным таксонам, но чаще других отмечено в семействах злаковые, бобовые, бальзаминовые, фиалковые, орхидные и кисличные. Клейстогамными видами наиболее богат род *Viola* L. (Безделева, 1988; Семенова, 1991, 1997; Berg, 2003; Елисафенко, 2008 и др.).

Анализ списков свидетельствует, что клейстогамия чаще наблюдается у однолетников, чем у многолетних. Особенно четко эта тенденция просматривается на примере дикорастущих и культурных злаков, у которых многолетние растения обычно опыляются перекрестно.

Клейстогамия имеет экологический характер и вызывается неблагоприятными условиями внешней среды. Эти факторы многочисленны и часто противоречивы: клейстогамию могут вызывать недостаток и избыток воды в окружающей среде, повышенная или пониженная относительная влажность воздуха, затенение, низкая или высокая температура, бедность почвы, почвенная засуха, несоответствие длины фотопериода, недостаток опылителей и т.д. Клейстогамия отмечена как у наземных, так и у водных растений. У последних клейстогамные цветки обычно погружены в воду (например, у лобелии Дортманна). Многочисленные примеры подобного рода приведены в упомянутой сводке К. Эпхофа. Правильное объяснение действия многих факторов затрудняется тем, что на одном и том же растении хазмогамные цветки появляются вслед за клейстогамными и наоборот. Тем не менее в ряде работ факт влияния экологических факторов был установлен экспериментальным путем. Так, у фиалки душистой при про-

¹ В этом свете вызывает удивление введение термина «буточная клейстогамия» (Kalin Arroyo M.T. // Adv. Legume Syst. Roy. Bot. Gardens, Kew. 1981. Vol. 1. P. 723–769), широко внедряемое в отечественную литературу целым рядом публикаций В.А. Верещагиной и Л.В. Новоселовой (см.: Демьянова, 2005).

должительности дня менее 11 часов образуются нормальные хазмогамные цветки, более 14 часов – клейстогамные, а при промежуточной длине дня – цветки переходного строения, сочетающие в своем устройстве особенности цветков обоих типов.

Клейстогамия – явление крайне неоднородное. Общепризнанной классификации клейстогамии не существует (Darwin, 1877; Uphof, 1938; Lord, 1981; Френкель, Галун, 1982 и др.). Наиболее приемлемым представляется разделение клейстогамии на облигатную и факультативную (Пономарев, Демьянова, 1980), или конституциональную и факультативную (Френкель, Галун, 1982).

К облигатной (обязательной) клейстогамии относятся случаи, когда у вида постоянно образуются клейстогамные цветки, обнаруживающие черты более или менее далеко зашедшей редукции. Как правило, у облигатных клейстогамов на одной и той же особи образуются обычные хазмогамные цветки и редуцированные клейстогамные, причем последние являются плодущими. Хазмогамные цветки при неудавшемся перекрестном опылении часто оказываются бесплодными.

Обе формы цветков одного вида развиваются в разные сроки, реже одновременно. Крайне редко у растений отмечаются только клейстогамные цветки (у злаков *Sporobolus subinclusus*, *Tetrapogon spathaceus*, *Leersia oryoides*). Указанные примеры требуют дополнительных наблюдений, поскольку чисто клейстогамных популяций у этих видов не обнаружено. Исключением, вероятно, является *Gerbera kunzeana* (сем. сложноцветные), у которой хазмогамные цветки в природе неизвестны. Их не удалось получить и в культуре при разном температурном и световом режимах (Rongeeot et al., 1989). Единичны случаи, когда цветки обеих форм располагаются на разных особях, например у некоторых *Cistaceae*.

Хазмогамные цветки у всех клейстогамных видов могут опыляться перекрестно различными агентами и быть самоопыляемыми, в то время как клейстогамные цветки узко специализированы к единственному у них способу опыления – самоопылению.

Соотношение клейстогамных и хазмогамных цветков у облигатных клейстогамов определяется экологическими факторами и бывает неодинаковым в разные вегетационные сезоны. Баланс между клейстогамией и хазмогамией – весьма динамичный адаптивный признак, в значительной степени зависящий от внешних условий. В неблагоприятных для вегетативного рос-

та условиях клейстогамия имеет несомненное преимущество.

В строении клейстогамных цветков (независимо от их филогенетической принадлежности) отмечаются общие черты. Они гораздо мельче хазмогамных, никогда не раскрываются и напоминают бутоны. Как правило, они не выделяют нектара и не испускают аромата. Все части цветка в большей или меньшей степени редуцированы. Чашечка видоизменена в целом слабее, чем другие части цветка, но тем не менее и она уменьшена в размерах. Венчик обычно утрачивает характерную окраску, лепестки рудиментарны или отсутствуют. Нектарники редуцированы. У злаков наблюдается полная или частичная редукция лодикул и колосковых чешуй. В клейстогамных цветках число тычинок уменьшено, пыльники мельче, чем в хазмогамных цветках и содержат мало пыльцы. Пыльцевые зерна мелкие, причем часть из них может быть стерильной. Иногда пыльцевые зерна в хазмогамных и клейстогамных цветках могут иметь разные форму и фертильность. У последних пыльцевые зерна не высыпаются на рыльце, а обычно прорастают в гнездах пыльников. Механизм проникновения пыльцевых трубок к рыльцу исследован у небольшого числа растений и происходит неодинаково, вероятно, в зависимости от систематической принадлежности к определенному семейству – через стенку пыльника или через разрыв в стенке пыльника. Однако заметим, что прорастание пыльцы внутри пыльников отмечено и у некоторых неклеистогамных растений из различных семейств, причем у отдельных видов количество проросшей таким образом пыльцы составляло от 1 до 60% (Pacini, Franchi, 1982).

В клейстогамных цветках число плодolistиков нередко уменьшено. Столбики укорочены, а слабо развитая воспринимающая поверхность нередко отмечается только на верхушке плодolistиков. Пыльцевые мешки располагаются на одном уровне с рыльцами и в непосредственной близости с ними, что облегчает самоопыление. Все исследователи единодушно указывают на синхронность формирования пыльцы и зародышевых мешков в клейстогамных цветках, что, несомненно, способствует самоопылению. Мейоз в зародышевых мешках протекает без особых отклонений от нормы. Наблюдаются случаи отсутствия оплодотворения при нанесении пыльцы хазмогамных цветков на рыльце клейстогамных одного и того же растения, что объясняется различиями в физиологических свойствах этих цветков. Иногда в клейстогамных цветках, в отличие от хазмогамных, опло-

дотворение не обнаружено, что позволяет предполагать апомиктичную природу зародыша.

По мнению К. Эпхофа (1938), клейстогамные цветки следует рассматривать как запаздывающие в развитии, рано функционирующие формы хазмогамных цветков. У многих клейстогамных растений хорошо заметен переход от хазмогамных цветков к клейстогамным, сопровождающийся нарастающей редукцией околоцветника. Клейстогамные цветки похожи на бутоны хазмогамных цветков, они узко специализированы к постоянному самоопылению, которое является у них единственным способом опыления.

Наиболее известными примерами облигатных (постоянных) клейстогамов уральской флоры могут служить виды *Viola L.* – фиалка удивительная (*V. mirabilis*), фиалка опушенная (*V. hirta*), фиалка холмовая (*V. collina*) и другие (рис. 50) и кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*).



Рис. 50. Клейстогамия у фиалки опушенной (*Viola hirta*):

1 – общий вид растения; 2 – клейстогамные цветки; 3 – плоды, развивающиеся из клейстогамных цветков; 4 – отдельный клейстогамный цветок (Пономарев, Демьянова, 1980)

Фиалка удивительная образует весной более или менее одновременно клейстогамные и хазмогамные цветки. Хазмогамные цветки, как правило, стерильны и не образуют семян из-за недостатка опылителей. У фиалки опушенной наблюдается заметное чередование в появлении хазмогамных и клейстогамных цветков. У этого вида ранней весной вначале появляются красивые хазмогамные цветки на длинных цветоножках с крупными фиолетовыми венчиками. Они имеют нормально развитые тычинки и завязи, но, как правило, остаются бесплодными из-за

малочисленности опылителей во время ее цветения. После их увядания развиваются крошечные клейстогамные цветки, сидящие на коротких цветоножках. Их слабо развитые венчики прикрыты чашечкой. Ко времени, когда начинает развиваться завязь, тычинки и лепестки в виде шапочки располагаются на рыльце. Из клейстогамных цветков образуются крупные многосеменные коробочки. Они сидят на удлинившихся к этому времени цветоносах, протягивающихся по поверхности земли.

Кислица обыкновенная – характерное растение темнохвойной тайги. Она цветет в конце весны – начале лета (май-июнь). Крупные белорозовые цветки многочисленны и весьма декоративны. Они являются настоящим украшением сумрачных еловых лесов. Хазмогамные цветки образуют некоторое количество плодиков-коробочек. Клейстогамные цветки возникают позже. Их появление совпадает с началом созревания семян в коробочках хазмогамных цветков (примерно спустя месяц после цветения последних). Клейстогамные цветки мелкие, напоминают бутоны (не превышают 3 мм в длину), сидят на коротких цветоножках, скрытых в моховом покрове. Лепестки сильно редуцированы и имеют вид крошечных чешуек. Их пыльники никогда не вскрываются, пыльца прорастает непосредственно в пыльниках. При этом пыльцевые трубки проникают через стенку пыльника и растут в сторону рыльца, нередко круто изгибаясь. По сравнению с хазмогамными цветками гинецей здесь отличается тем, что столбики у него короче и сосочки на рыльцах развиты слабее. Иногда столбики отсутствуют, и тогда рыльцевая поверхность располагается на вершине плодолистиков. Клейстогамия у кислицы обусловлена сильным затенением и отчасти повышенным или избыточным увлажнением (Пономарев, Верещагина, 1973).

Среди облигатных клейстогамов особую группу составляют так называемые амфикарпные (геокарпные) растения с подземными клейстогамными цветками. У них, кроме надземных генеративных побегов с хазмогамными цветками, имеются подземные столоны с формирующимися на них клейстогамными цветками, дающими подземные плоды. Наиболее часто амфикарпные растения отмечаются у злаков и бобовых. Полагают, что амфикарпия развивается при благоприятных почвенных условиях: развитию столонов способствует дренированный субстрат с хорошей аэрацией. Амфикарпия оказалась генетическим признаком, стойко передаваемым по наследству. Из этой группы лучше других известен арахис подземный (*Arachys hypogaea L.*), называемый также китай-

скими орешками. Это культурное масличное растение родом из Южной Америки, возделываемое во всех районах земного шара, где позволяют условия. Бобы, формирующиеся из подземных клейтогамных цветков, с самого начала развиваются под землей. Однако у арахиса имеются еще и надземные цветки с оранжево-желтыми венчиками, расположенные у самой поверхности почвы или несколько выше на стебле. После опыления этих цветков их завязи внедряются в почву на глубину 8 см вследствие удлинения ножки (гинофора), на которой сидит завязь. Подземные клейтогамные цветки обнаружены и у других однолетних бобовых (виды *Phaseolus*, *Vicia*, *Pisum*).

Факультативная клейстогамия, будучи по своей природе также экологической, представляет как бы начальную фазу развития данного явления. Она далеко не столь постоянна, проявляется лишь при определенном сочетании условий среды, неблагоприятных для открытого цветения, и не сопровождается (это самое главное!) признаками редукции в цветке. В зависимости от условий внешней среды цветение происходит открыто или закрыто, при этом оба типа цветков могут переходить друг в друга. Таким образом, в случае факультативной клейстогамии ее происхождение от хазмогамии еще более очевидно.

Факультативная клейстогамия довольно обычна. Она встречается как у дикорастущих злаков, так и у культивируемых (ячмень, овес, пшеница, сорго и др.), а также у некоторых водных и болотных растений (частуха подорожниковая, вахта трехлистная, вербейник обыкновенный, виды росянок и др.).

Превосходный пример факультативной клейстогамии представляют ковыли – характернейшие растения степей. У ковылей бывает открытое (хазмогамное) и закрытое (клейстогамное) цветение (Пономарев, 1961; Солнцева, 1965). Открытое цветение и перекрестное опыление при помощи ветра происходит у них ночью и на рассвете, но бывает далеко не всегда. Нередко ковыли полностью или частично цветут клейстогамно. Клейстогамия вызывается у них почвенной засухой (ксероклейстогамия) или пониженной температурой (термоклеистогамия). Закрытое цветение у ковылей усиливается и становится преобладающим в более сухие сезоны и в более засушливых районах. Клейстогамное цветение, вызванное действием низких температур, отмечено и у некоторых арктических и гипоарктических злаков (Левковский, Тихменев, Левковский, 1981).

Экологический характер имеет клейстогамия и у хлебных злаков. У овса она вызывается

высокой или очень низкой температурой, а у ячменя – недостатком тепла и дождливой погодой на севере и засухой в степной зоне. Что касается пшениц, то представления об условиях, способствующих или препятствующих открытому цветению их, очень противоречивы. По-видимому, теплая и влажная погода благоприятствует открытому цветению, тогда как засуха и высокая температура – клейстогамному.

Недостатком почвенной влаги и высокими температурами во время цветения обусловлена и клейстогамия у пустынных видов сем. *Chenopodiaceae* (гиргенсония супротивноцветковая, галимокнемис мохнатый, петросимония трехтычинковая, климакоптера супротивнолистная). В семействе маревые клейстогамия, вероятно, находится еще в стадии становления (Пономарев, Лыкова (Демьянова), 1960; Лыкова (Демьянова), 1964). Околоцветник клейстогамных цветков почти полностью сомкнут, пыльники не показываются наружу, а муфточкой со всех сторон окружают рыльце (рис. 51). Цветки облекаются прицветником и никогда широко не открываются. Это создает благоприятные предпосылки для клейстогамии или, вернее, почти клейстогамии, поскольку у них наблюдается едва заметное раздвигание листочков околоцветника.

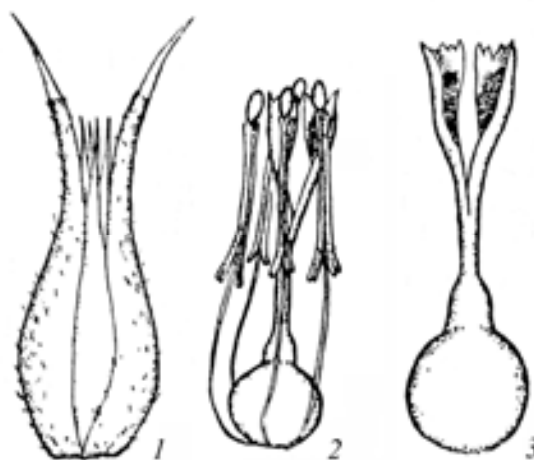


Рис. 51. Клейстогамия у галимокнемиса мохнатого (*Halimocnemis villosa*):

1 – цветок с прицветниками; 2 – пыльники плотно окружают рыльце; 3 – рыльце клейстогамного цветка (на внутренних лопастях находится собственная пыльца)

Таким образом, переход от хазмогамного цветения к факультативной клейстогамии происходит при наступлении неблагоприятных погодных условий. Клейстогамию можно расценивать как прогрессирующую адаптацию к среде обитания.

В генетическом отношении клейстогамия изучена слабо. По мнению Д. Магешвари

(Maheshwari, 1962), ее следует рассматривать как продукт взаимодействия генотипа и среды. Немногочисленные сведения говорят о наследуемом характере облигатной клейстогамии (Uphof, 1938; Bell, Quinn, 1987). При факультативном проявлении клейстогамии вариации не наследуются в потомстве: они вызываются условиями окружающей среды (температурой, светом, водой и т.д.). Наличие клейстогамных и хазмогамных цветков у одного и того же вида делает устойчивой его систему размножения, сочетающую выгоды перекрестного опыления и самоопыления.

Особое значение приобретает клейстогамия (как и другие формы самоопыления) при миграции растений на новые места обитания. В первую очередь именно клейстогамные виды наиболее успешно завоевывают нарушенные местообитания, нередко у них обнаруживается более высокая выживаемость всходов. Согласно специальным подсчетам энергетические затраты на опыление при хазмогамии в 2–3 раза выше, чем при клейстогамии. Одновременно клейстогамия выступает как важный фактор репродуктивной изоляции близкородственных внутривидовых таксонов.

Несомненна связь между клейстогамией и автогамией. Эта корреляция особенно наглядно видна на примере орхидных, где наряду с удивительнейшими приспособлениями к перекрестному опылению широко представлены оба способа самоопыления (Catling, 1983, 1984). Клейстогамия представляет собой, в сущности, дальнейшее развитие автогамии, ее крайнюю форму.

8.4. Распространение самоопыления среди цветковых

Самоопыление (в любой его форме) рассматривается как вторичное явление, вызванное крайними условиями среды, неблагоприятными для перекрестного опыления. В таких случаях оно выполняет страховую функцию, выступая в качестве резервного способа опыления.

Литературные сведения подтверждают, что чаще всего случаи самоопыления отмечаются у растений тундр, темнохвойной тайги, высокогорий, пустынь и у ранцвещающих весенних растений. Приведем примеры.

Теме экологии цветения и опыления типичных представителей арктических и горных тундр (российских и канадских) посвящена обширная литература (Шамурин, 1958б, 1960, 1969; Bliss, 1962; Кайгородова, 1972, 1978, 1979, 1984; Kevan, 1972; Ходачек, 1980; Khodachek, 1997; Тихменев, 1974, 1981; Tikhmenev, 1997 и др.). Экстремальные условия частот препятствуют

процессам перекрестного опыления с помощью ветра и насекомых. В связи с этим сформировалась наиболее целесообразная адаптация – лабильность способов опыления одних и тех же видов, обусловленная, прежде всего, подвижностью диогогамии. При неблагоприятных погодных условиях происходит совмещение тычиночной и пестичной стадии, что облегчает самоопыление, чаще всего в форме контактной автогамии. Например, совпадение само- и перекрестного опыления отмечено у 76 растений из 100 изученных М.С. Кайгородовой (1984). По мнению автора, перекрестному опылению способствует широкая экологическая амплитуда цветения и опыления, сезонная и суточная ритмика цветения, заблаговременность подготовки к опылению пыльников и рылец, продолжительное функционирование отдельных цветков (до 15 сут).

Широкое распространение самоопыления свойственно и пустынным растениям, что было отмечено еще О. Хагерупом (Hagerup, 1932). Антэкологические исследования отечественных ботаников коснулись главным образом пустынных маревых, играющих ведущую роль в сложении растительного покрова средних территорий. О широком распространении самоопыления у солянок и саксаулов писали Т. Витович (1934) и З.П. Бочанцева (1948), позднее – Е.И. Демьянова (1969, 1970, 1975а, б, в), проводившая наблюдения в каменистой и солончаковой пустынях Юго-восточного Казахстана. По мнению последней, ведущим способом опыления пустынных маревых является самоопыление. Это важнейшая их адаптация к пустынной среде. Она обусловлена экстремальными условиями, затрудняющими осуществление ксеногамии. Энтомо- и анемофилия лишь сопутствуют перекрестному опылению. Широкому распространению самоопыления у маревых содействует и отсутствие в этом семействе резко выраженной специализации в экологической морфологии цветка к определенным способам опыления, в связи с чем имеющиеся адаптации к таковым мало выразительны.

У весенних эфемеров и особенно эфемероидов также наблюдается лабильность способов опыления в зависимости от складывающихся погодных условий. Самоопыление, как правило, свойственно самым ранцвещающим видам. В более поздние фенологические сроки в большей степени начинает доминировать энтомофилия. Последняя обычно совпадает с вылетом самок шмелей и других опылителей (например, мух-журчалок), поскольку посещение цветков насекомыми четко регулируется температурой воздуха. Подавляющее большинство ранневесенних растений имеют долгоживущие

цветки, им свойственна самосовместимость, что облегчает самоопыление и не препятствует перекрестному опылению (Motten, 1982, 1986; Williams, 2004 и др.).

Самоопыление в большей мере свойственно однолетникам, чем многолетникам (Fruхell, 1957; Baker, 1959; Уильямс, 1968; Френкель, Галун, 1982 и др.). Известно много примеров, указывающих на распространение в пределах одного рода самоопыления у однолетников и ксеногамии у многолетников. Представителями таковых могут служить виды люцерны, колокольчика и др. По мнению Г. Стеббинса (Stebbins, 1957), это обусловлено следующими обстоятельствами. Популяции однолетних растений подвержены значительным колебаниям численности в разные годы. Самоопыление позволяет такой популяции более легко и быстро восстановиться, если она сократилась до малого числа особей или даже единственного экземпляра. Кроме того, однолетние растения обычно связаны с узко ограниченными и вполне определенными местообитаниями. Благодаря самоопылению адаптации их к соответствующим местообитаниям вполне устойчивы, что дает им определенные преимущества в конкурентной

борьбе (Levin, 1972a,b; Solbrig, Rollins, 1977; Солбриг, Солбриг, 1982).

Тем не менее и у самоопыляемых однолетников не утрачена возможность перекрестного опыления, что может повысить гетерогенность популяции и создать предпосылку для их расселения и освоения ими новых местообитаний. Даже незначительный процент скрещивания способен поддержать достаточную гетерозиготность, обеспечивающую постепенную адаптацию популяций к колебаниям климата и другим факторам внешней среды. Согласно результатам проведенных исследований, определенный уровень генетической изменчивости поддерживается и в самоопыляемых популяциях (Allard et al., 1968).

Много самоопылителей и среди сорных растений, особенно однолетников (Mulligan, 1972; Andersson, 1989; Butterfield et al., 1989; Travers et al., 2004 и др.). У сорняков самонесовместимость как эффективная преграда самоопылению обычно отсутствует, поскольку нарушенные местообитания требуют частой реколонизации, а местопрорастания кратковременны и к тому же невелики эффективные размеры популяций.

9. ЛАБИЛЬНОСТЬ СПОСОБОВ ОПЫЛЕНИЯ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

В предыдущих главах рассмотрены различные приспособления цветковых растений морфологического и физиологического характера к перекрестному опылению или самоопылению. Они многообразны, но не всегда действительны. Оценивая их, не следует забывать, что основой ксеногамии (или идиогамии) является особь в целом, а не отдельные цветки в пределах данного растения. Особенно наглядно эта разница заметна в случае диогогамии, обычно рассматриваемой в качестве приспособления к перекрестному опылению. Многочисленные цветки на одной особи могут находиться в разной стадии цветения (рыльцевой или тычиночной), что при отсутствии самонесовместимости делает возможным самоопыление гейтоногамным путем. Диогогамия предупреждает самоопыление только в ситуации, когда она бывает свойственна всей особи в целом (многие зонтичные). В большинстве случаев при неудавшемся перекрестном опылении возможно совмещение рыльцевой и тычиночной фаз цветения (в пределах отдельных цветков и особи в целом), что может способствовать самоопылению (в форме авто- или гейтоногамии).

Разделение полов гарантирует перекрестное опыление только при двудомности. К такому положению близки и субдиэцичные виды. У других половых форм возможность самоопыления отнюдь не исключена. Так, при однодомности (моноэции), когда на одной особи находятся тычиночные и пестичные цветки в случае самосовместимости может произойти самоопыление в форме гейтоногамии. У других однодомных растений (в широком понимании этого термина; см. гл. 5), когда на одном растении присутствуют как раздельнополые (тычиночные и пестичные), так и обоеполые цветки, это также может привести к самоопылению. Иная ситуация создается при женской двудомности (гинодиэции). Самоопыление возможно только у обоеполых цветков, в то время как андростерильные цветки на женских (пестичных) особях узкоспециализированы к ксеногамии. Таким образом, гинодиэцичные растения сочетают выгоды перекрестного опыления и самоопыления, являясь вполне устойчивой половой формой.

Свидетельством гибкости половой организации цветковых растений являются совмещение половых форм у растений одного и того же вида (половой полиморфизм), смена пола в онтогенезе (экспрессия пола) и др.

Для поддержания необходимого соотношения между перекрестным опылением и само-

опылением у растений, как правило, имеются дублирующие приспособления к тому или иному типу опыления. Например, у однодомных берез хорошо выражена самонесовместимость и протогиния как механизмы приспособления к ксеногамии. Напротив, у склонной к автогамии (и даже клейстогамии) пшеницы еще на стадии бутона выявлена протогиния, которая в данном положении способствует не аутбридингу, а скорее инбридингу. У этого же растения обнаружена и самосовместимость в качестве одного из содействующих самоопылению механизмов.

Многочисленные примеры лабильности способов опыления и, следовательно, совмещения и соотношения перекрестного опыления и самоопыления приведены в работе Н.В. Первухиной (1970). По мнению автора, характерной особенностью покрытосеменных является способность чередовать, приспособляясь к условиям существования, перекрестное опыление и самоопыление. Согласно Н.В. Первухиной, изначальная обоеполость цветка покрытосеменных послужила не только основой для развития энтомофилии как перекрестного опыления, но и сделала возможным самоопыление.

Лабильность способов опыления у цветковых неизбежно сказывается на системах скрещивания¹ и на рекомбинантных системах в целом. Последние обеспечивают устойчивость между процессами, создающими изменчивость, и процессами, гарантирующими повторение генотипов (Грант, 1984). Эта система устанавливает различные точки равновесия для разных популяций и видов. Условно выделяют три состояния рекомбинационных систем: открытые, ограниченные и закрытые. Для них характерны соответственно ауткроссинг, преимущественная автогамия и агамоспермия (апомиксис). По мнению В. Гранта (1984), причину разнообразия рекомбинационных систем в конкретных таксонах следует искать в неодинаковости требований, предъявляемых к размножению местообитаниями разного типа – от открытых до замкнутых сообществ. Таким образом, системы скрещиваний в определенной мере связаны с экологическими условиями обитания тех или иных видов.

Растения с открытыми рекомбинационными системами обычно обитают в закрытых рас-

¹ Тип размножения (скрещиваний между особями), существующий в данной группировке особей: инбридинг, аутбридинг, случайное и ассортативное (предпочтительное) скрещивание (Глазко, Глазко, 2008).

тительных сообществах. К ним относятся деревья и кустарники лесов умеренной зоны и многие растения травяного яруса, злаки степей и др. По мнению Д. Левина (Levin, 1975) и О. Солбрига (Solbrig, 1976), растения в закрытых сообществах находятся в условиях непрерывно изменяющейся биотической среды и жесточайшей конкуренции. Открытая рекомбинационная система вызывает новые варианты генотипов, требуемые для сохранения соответствия популяции изменяющимися условиями среды обитания. Именно в такой обстановке широко распространено перекрестное опыление (аутбридинг). Антэкологические исследования, проведенные многими исследователями в широколиственных лесах и степях, подтверждают вышесказанное положение и свидетельствуют о доминировании в этих условиях перекрестного опыления (Антонова, 1972, 1973, 1976; Пономарев, Ершова, 1978 и др.).

Виды растений с ограниченными и закрытыми рекомбинационными системами, как полагает В. Грант (1984), обычно встречаются в открытых местообитаниях и на ранних стадиях экологической сукцессии (однолетники пустынь и сухих пустынных областей, сорняки, травянистые растения первых стадий экологической сукцессии на нарушенных субстратах и агамоспермные (апомиктичные) растения. Изучение антэкологических особенностей подобных растений подтверждает широкое распространение у них самоопыления во всех его проявлениях (см. гл. 8). Таким образом, из всего вышесказанного следует крайне важный вывод – системы скрещивания растений тесно связаны с экологическими условиями их местообитаний и, в свою очередь, с лабильностью способов опыления у цветковых растений.

Разные рекомбинационные системы скрещивания имеют различные энергетические расходы на свое содержание (Solbrig, 1979). Наибольшие траты обнаружены у открытых рекомбинационных систем, базирующихся на перекрестном опылении. Это положение связано с выработкой приспособлений в цветке (увеличение размеров, окраски, выделение нектара и др.) и образованием избытка пыльцы для привлечения опылителей. Тем не менее очевидно, что открытые рекомбинационные системы обладают преимуществами, перекрывающими эти расходы.

Как показали исследования Р. Крудена (Cruden, 1976a,b, 1977), среднее число пыльцевых зерен на семязачаток (P/O)¹ действительно гораздо больше у перекрестноопыляющихся растений, чем у самоопылителей. Так, у облигатных перекрестноопылителей оно составляет

¹ Англ. *pollen-ovule ratio*.

5859 пыльцевых зерен, факультативных перекрестноопылителей – 797, преимущественно автогамных растений – 168, а у облигатно-автогамных растений – 28. Заметим, что метод Cruden можно использовать в предварительной диагностике системы опыления у изучаемых растений. За рубежом он широко применяется в антэкологических исследованиях, а у отечественных авторов пока, к сожалению, не получил должного признания.

Позднее Д. Воллер (Waller, 1979) на примере *Impatiens capensis*, формирующей хазмогамные и клейстогамные цветки и семена, показал, что расходы на образование семян в результате перекрестного опыления были в 2 раза больше, чем на семена, сформировавшиеся в клейстогамных цветках: соответственно 135 кал и 65 кал. Подобная зависимость от систем скрещивания обнаружена и у видов *Potamogeton* (Philbrick, Anderson, 1987).

Соотношение между числом созревших семян и заложившихся семязачатков² также неодинаково: оно выше у однолетников в сравнении с многолетниками (Wiens, 1989). По мнению автора, эта пропорция во многом определяется системой скрещивания, поскольку многие однолетние растения часто самоопыляются, а многолетние чаще всего бывают перекрестниками. Таким образом, опылительные системы, как основа систем скрещивания, оказывают существенное влияние на репродуктивные процессы у цветковых растений. Лабильность систем опыления позволяет последним изменять и системы скрещивания в зависимости от складывающихся экологических условий.

² *s/o ratio* – в иностранной литературе, в отечественной – коэффициент продуктивности или процент семенификации (ПС).

10. ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ АНТЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Они связаны едва ли не в первую очередь с разнообразием половых форм у цветковых растений и наличием у них вторичного полового полиморфизма (*sex secondary characters* – термин, широко используемый в литературе (Lloyd, Webb, 1977)). К вторичным половым признакам относят все те из них, которые не касаются строения генеративных органов.

Они лучше изучены у двудомных растений. Как известно из работ И.Н. Львовой (1963), Л.И. Джапаридзе (1963, 1965), М.Х. Чайлахяна и В.Н. Хрянина (1982) и многих других зарубежных и отечественных ботаников, разным половым формам двудомных растений свойственны различные морфологические, анатомические, физиологические и другие признаки. Особый интерес представляет неодинаковый биохимизм половых форм, что делает их неравноценными в качестве сырьевых растений. Кроме того, они характеризуются разницей в фенологических сроках цветения и их продолжительности, разной нектаропродуктивностью, декоративностью и т.д. Отдельные стороны таких различий имеют отчетливо выраженный прикладной аспект. У однодомных растений несомненный практический интерес представляет возможность смещения пола в сторону женской сексуализации для увеличения выхода плодов и семян.

Другие половые формы в практическом аспекте изучены в гораздо меньшей степени, чем двудомные. Так, у гинодиэичных растений исследования вторичного полового полиморфизма касаются вопросов цветения, опыления и семенной продуктивности у обоеполюх и женских растений. К сожалению, мало внимания уделяется различиям в вегетативной сфере (например, число листьев, характер их опушения и др.), сведения о которых могли бы быть использованы не только в микросистематике и таксономии, но и в практическом плане (например, по отношению к эфирномасличным растениям). Вполне вероятно предположить, что половые формы последних неравноценны по выходу эфирных масел. Работы по этой теме единичны, в них рассматриваются немногие гинодиэичные растения. Так, обнаружена разница в анатомии вегетативных органов разных половых форм будры плющевидной (Анисимова, 2004, 2005) и мяты полевой (Анисимова, Иванова, 2005). У гинодиэичной душицы обыкновенной выявлены различия между половыми формами по строению нижней эпидермы венчика и листа. Больше число простых и железистых волосков и эфирномасличных железок на верхней эпидерме обнаружено у женских расте-

ний (Анисимова, Демьянова, 2007). У этого растения впервые для гинодиэичных видов обнаружено повышенное содержание эфирного масла в надземной части женских растений в сравнении с обоеполюми и выявлен его разный компонентный состав (Анисимова, Петренко, Демьянова, 2007). Для селекционных целей интерес может представлять отбор определенных половых форм в зависимости от их практической значимости.

По нашему глубокому убеждению, антэкологические исследования должны занимать достойное место при изучении популяций охраняемых растений (Демьянова, 2006). В большинстве работ по природоохранной тематике предметом исследования является возрастная структура популяций и жизненность особей. Оценка состояния ценопопуляций редких видов растений с использованием молекулярно-генетических методов, как и предыдущие методические подходы, просто констатируют сложившуюся ситуацию и по сути дела никак ее не объясняют.

Опылительные механизмы в значительной мере определяют систему скрещивания у того или иного вида, что, в свою очередь, обуславливает стратегию и тактику выживания, неодинаковую у разных видов. Как известно, в зависимости от набора приспособлений в разных сферах жизнедеятельности устойчивость к агрессивной среде будет неодинаковой у разных растений. Вот этот запас (или лимит) прочности в системе скрещивания как раз практически не изучается, хотя в жизненном цикле охраняемых растений прежде всего следует находить самые уязвимые места.

При изучении систем скрещивания у охраняемых растений важно выяснить, какой лидирующий тип опыления у изучаемого растения – перекрестный либо самоопыляемый или исследуемый вид имеет смешанную систему скрещивания. Последняя способна в определенной мере нивелировать эффект недостатка опылителей у энтомофилов. Важно знать: самосовместим или, напротив, самонесовместим изучаемый вид, свойствен ли ему апомиксис? Отметим, что в исследованиях по природоохранной тематике практически не используются сводки по несовместимости у растений (Суриков, 1972; Вишнякова, 1997; Nettancourt, 1977 и др.), системам скрещивания (Fryxell, 1957), распространению апомиксиса (Хохлов, 1967; Хохлов, Зайцева, Куприянов, 1978; Куприянов, 1979 и др.), разнообразию половых форм у покрытосеменных (Кордюм, Глуценко, 1976; Yampolsky С., Yamp-

polsky H., 1922). Обращение к сводкам необходимо по двум причинам: во-первых, это помогает определить, что может начинающий исследователь добавить к уже имеющейся информации, и, во-вторых, для интерпретации собственного полученного материала.

При интродукции в ботанических садах сексуально-полиморфных видов, особенно редких и исчезающих, должны быть представлены все половые формы, свойственные данному виду, во избежание обеднения генофонда при

дальнейшей репатриации в природные местообитания.

Сведения о распространении полового полиморфизма среди покрытосеменных и его приуроченности к конкретным таксонам представляют несомненный интерес для систематики цветковых, поскольку таблицы для определения растений базируются прежде всего на строении цветков. Между тем морфология последних у сексуально-полиморфных растений может быть весьма различна, что следует учитывать при составлении «Флор» и «Определителей».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А.М. Распространенность и распределение гетеростилии в системе покрытосеменных // Успехи соврем. биол. 2000. Т. 120, № 4. С. 348–360.
- Алексеев Ю.Е. Экология цветения видов рода *Carex* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, № 5. С. 82–88.
- Андропова Е.В., Филиппов Е.Г. Морфологические особенности цветков у самоопыляющихся растений *Cypripedium calceolus* и *Cypripedium shanxiensis* (Orchidaceae) // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 3. С. 360–362.
- Анисимова А.Г. Анатомическое строение вегетативных органов разных половых форм будры плющевидной (*Glechoma hederacea* L.) // Вестн. Перм. ун-та. 2004. Вып. 2. Биология. С. 44–52.
- Анисимова А.Г. Морфологическое и анатомическое строение генеративных органов разных половых форм будры плющевидной (*Glechoma hederacea* L.) // Вестн. Перм. ун-та. 2005. Вып. 6. Биология. С. 40–45.
- Анисимова А.Г., Демьянова Е.И. Морфолого-анатомические особенности половых форм *Origanum vulgare* (Lamiaceae) // Раст. ресурсы. 2007. Вып. 1. С. 36–45.
- Анисимова А.Г., Иванова Е.П. Особенности анатомического строения разных половых форм мяты полевой (сем. Lamiaceae) // II Всерос. съезд фармац. работников: материалы съезда. Сочи, 2005. С. 43.
- Анисимова А.Г., Петренко В.М., Демьянова Е.И. Состав эфирного масла различных половых форм *Origanum vulgare* L. // Синтез новых биологически активных соединений: материалы рос. науч.-практ. конф., посвященной 70-летию ПГФА. Пермь, 2007. С. 418–423.
- Антонова Л.А. Сезонная и суточная ритмика цветения растений широколиственного леса // Экология. 1972. № 4. С. 73–79.
- Антонова Л.А. Антэкология ранневесенних эфемероидов широколиственного леса // Вестн. ЛГУ. 1973. № 3 (биол.). С. 28–35.
- Антонова Л.А. Антэкология растений широколиственного леса // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1976. Вып. 2. С. 30–63.
- Банникова В.А. Порционное цветение у ржи // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1964. № 2. С. 107–110.
- Банникова В.А. Цветение и опыление сорго // Учен. зап. Перм. ун-та. Биология. 1970. № 206. С. 71–83.
- Банникова В.А. Морфология соцветия и особенности цветения *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 7. С. 990–993.
- Банникова В.А. Протогиния и суточная ритмика цветения *Anthoxanthum odoratum* L. // Экология опыления растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1989. С. 88–92.
- Банникова В.А., Гузик М.Б. Антэкологические особенности трибы *Phalarideae* (Poaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 9. С. 1221–1225.
- Баталин А.Ф. О способе опыления у *Pugionium do-labratum* Max. // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1885. Т. 16, вып. 2.
- Безделева Т.А. Диагностические признаки клейстогамных цветков у фиалок // Актуальные вопросы ботаники в СССР: тез. докл. VIII делегатского съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Алма-Ата, 1988. С. 13.
- Бекетов А.Н. О протерандрии зонтичных // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. Отд. ботаники. 1890. Т. 20. С. 11–13.
- Берг Р.Л. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка // Бот. журн. 1956. Т. 41, № 3. С. 318–334.
- Берг Р.Л. Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору в эволюции цветка // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 1. С. 12–27.
- Беспалова З.Г. Цветение и плодоношение некоторых полыней Центрального Казахстана // Бот. журн. 1964а. Т. 49, № 2. С. 223–229.
- Беспалова З.Г. О цветении терескена *Eurotia ceratoides* С.А.М., сведы *Suaeda physophora* Pall. и петросимонии *Petrosimonia brachyphylla* (Vge.) Pj-jin // Бот. журн. 1964б. Т. 49, № 12. С. 1800–1804.
- Беспалова З.Г. О цветении злаков сухих степей Монголии // Проблемы освоения пустынь. Л., 1978а. № 1. С. 52–55.
- Беспалова З.Г. Особенности цветения и плодоношения растений сухих степей Монголии // География и динамика раст. и живот. мира МНР: биол. ресурсы и природ. условия МНР. М., 1978б. Т. 10. С. 41–51.
- Биологические часы. М.: Мир, 1964. 694 с.
- Бочанцева З.П. Биология цветения и плодоношения у древовидных солянок и саксаулов // Бюл. Глав. бот. сада АН СССР. 1948. № 1. С. 55–57.
- Бюннинг Э. Ритмы физиологических процессов. М.: Инстр. лит., 1961. 182 с.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.; Л.: Изд-во сельскохозяй. совхоз. и колхоз. лит., 1935. С. 75–128.
- Верещагина В.А. Антэкология растений темнохвойной тайги: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1966. 18 с.
- Витович Т. Материалы к изучению цветения и плодоношения солянок // Тр. Азерб. отд-ния Закавказ. фил. АН СССР. Секция ботаники. 1934. № 5.
- Вишнякова М.А. Самонесовместимость: структурно-функциональные аспекты // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб.: Мир и семья, 1997. Т. 2. С. 113–120.
- Глазко В.И., Глазко Г.В. Толковый словарь терминов по общей и молекулярной биологии, общей и практической генетике, селекции, ДНК-технологии и биоинформатике: в 2 т. М.: Медицина, 2008.
- Глуценко Г.И., Кордюм Е.Л. Цитоэмбриологические аспекты изучения пола у покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. Киев: Наук. думка, 1971. С. 216–236.

- Годин В.Н. Антэкологические особенности половых форм *Pentaphylloides fruticosus* (L.) O. Schwarz, выращиваемого в Новосибирске // Раст. ресурсы. 2003. Т. 39, № 4. С. 68–78.
- Годин В.Н. Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosus* (Rosaceae) в Центральном и Юго-Восточном Алтае // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 5. С. 655–668.
- Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.
- Годин В.Н. Половая структура ценопопуляций *Potentilla fruticosa* (Rosaceae) в Алтае-Саянской горной области // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 9. С. 1423–1444.
- Годин В.Н. Половой полиморфизм как фактор адаптации *Pentaphylloides fruticosus* (L.) O. Schwarz в Алтае-Саянской горной области: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2009. 31 с.
- Гонтарь Э.М., Жанаева Т.А. Характеристика природных и культурных популяций *Primula macrocalyx* (Primulaceae) в связи с гетеростилией // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 5. С. 52–59.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Гринфельд Э.К. Происхождение антофилии у насекомых. М.: Изд-во ЛГУ, 1962. 185 с.
- Гринфельд Э.К. Нектар цветков и его значение в природе // Вестн. ЛГУ. 1983. № 9. С. 33–41.
- Гроссет Г.Э. Модификационная изменчивость *Seseli reucedanoides* (Vieb.) K.-Pol. и половой полиморфизм растений этого вида и *Heracleum sibiricum* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 6. С. 57–77.
- Гузик М.Б. Суточный ритм и экология цветения и опыления злаков степей Забайкалья и Хакасии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1973. 18 с.
- Гузик М.Б. Экология и суточный ритм цветения и опыления степных злаков Хакасии. II. Послеполуденные, дневные и вечерние злаки // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1979. С. 137–147.
- Гуляев Г.В., Мальченко В.В. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению. М.: Россельхозиздат, 1975. 214 с.
- Гэлстон А., Девис П., Сеттер Р. Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983. 549 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.; Л.: Сельхозгиз, 1952. 484 с.
- Дарвин Ч. Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми // Соч. М.; Л., 1950. Т. 6.
- Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. М.; Л.: Сельхозгиз, 1939. 339 с.
- Дарвин Ч. Различные формы цветов у растений одного и того же вида // Соч. М.; Л., 1948. Т. 7. С. 35–251.
- Дарвин Ч. Автобиография. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 251 с.
- Демьянова Е.И. Антэкология маревых каменистой пустыни Юго-восточного Казахстана // Вопр. антэкологии: материалы к симп. по антэкологии Пермь; Л.: Наука, 1969. С. 34–35.
- Демьянова Е.И. Антэкология маревых каменистой и солончаковой пустыни Юго-восточного Казахстана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1970. 18 с.
- Демьянова Е.И. Гистохимическая характеристика генеративных органов некоторых маревых каменистой пустыни // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. 1975а. Вып. 1. С. 85–98.
- Демьянова Е.И. Антэкология саксаульчиков каменистых пустынь Юго-восточного Казахстана // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. 1975б. Вып. 1. С. 73–84.
- Демьянова Е.И. Экология опыления маревых каменистой и солончаковой пустыни // Тезисы к 12 Междунар. конгрессу. Л.: Наука, 1975в. Т. 1. С. 247.
- Демьянова Е.И. Экология цветения и опыления некоторых *Suaeda* Юго-восточного Казахстана // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1977а. № 4. С. 91–96.
- Демьянова Е.И. Экология опыления маревых каменистой и солончаковой пустыни Юго-восточного Казахстана // Материалы совещ. по филогении центросеменных. М.: Изд-во МГУ, 1977б. С. 21–24.
- Демьянова Е.И. О семенной продуктивности *Salvia stepposa* Shost. при свободном опылении и разных вариантах искусственного скрещивания // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1980. С. 106–120.
- Демьянова Е.И. Об особенностях распространения гинодизии в семействе губоцветных // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1981. № 9. С. 69–73.
- Демьянова Е.И. Распространение гинодизии у цветковых растений // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1289–1301.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 35 с.
- Демьянова Е.И. К изучению антэкологии и полового полиморфизма *Seseli ledebourii* G. Don fil. (Umbelliferae) // Вестн. Перм. ун-та. 1995. Вып. 1. Биология. С. 45–54.
- Демьянова Е.И. К изучению антэкологии и полового полиморфизма у зонтичных лесостепного Зауралья. I. О протерандрии у зонтичных // Вестн. Перм. ун-та. 2000. Вып. 2. Биология. С. 53–57.
- Демьянова Е.И. К изучению полового полиморфизма в роде *Arenaria* Fenzl // Вестн. Перм. ун-та. 2001. Вып. 4. Биология. С. 27–35.
- Демьянова Е.И. К пониманию термина «клеистогамия» // Вестн. Перм. ун-та. 2005. Вып. 6. Биология. С. 7–10.
- Демьянова Е.И. К вопросу о методике изучения популяций охраняемых растений // Проблемы Красных книг регионов России: материалы межрегион. науч.-практ. конф. Пермь, 2006. С. 132–134.
- Демьянова Е.И., Зубенина Н.А. К экологии цветения и опыления терескена серого (*Ceratoides papposa*

- Botsch. et Ikonnikov) // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1978. С. 51–56.
- Демьянова Е.И., Надольская Е.И. К изучению полового полиморфизма растений целинной степи заповедника Аскания-Нова // Экология опыления растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1982. С. 70–79.
- Демьянова Е.И., Покатаева Н.В. Некоторые данные от гинодиэзии у *Dianthus acicularis* Fisch. (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 10. С. 1469–1479.
- Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 7. С. 1017–1024.
- Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. К антэкологии некоторых степных растений лесостепного Зауралья // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1979а. С. 113–125.
- Демьянова Е.И., Титова А.В. Морфология и размеры цветков разных половых типов у гинодиэцичных растений // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1981. С. 8–20.
- Демьянова Е.И., Шестакова О.М., Чернова С.В. К антэкологическому изучению зонтичных Предуралья // Проблемы репродуктивной биологии растений: тез. докл. симп. Пермь, 1996. С. 73–80.
- Джапаридзе Л.И. Пол у растений. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1963. Ч. 1. 307 с.
- Джапаридзе Л.И. Пол у растений. Тбилиси: Мицниереба, 1965. Ч. 2. 302 с.
- Дмитрах Р.И. Репродуктивная активность популяции в сообществе *Festuca rubra* (Карпаты) // Перспективы теории фитоценологии: тез. симп. Тарту, 1988. С. 128–131.
- Елисафенко Т.В. Морфология и биология прорастания семян редких сибирских видов рода *Viola* L. (*V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. incisa*, *V. irsutiana*) // Раст. ресурсы. 2001. Т. 31, вып. 1. С. 40–46.
- Елисафенко Т.В. Биологические особенности *Viola prionantha* (*Violaceae*) в условиях интродукции (Центральный сибирский ботанический сад) // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 3. С. 439–449.
- Елумеев Э.А. Опыление свободнойгодника колючего // Раст. ресурсы. 1974. Т. 10, вып. 1. С. 93–101.
- Жуковский П.М. Гетерозис растений и филогенетическая стерильность как эволюционное явление в природе // Генетика. 1967. Т. 3, № 5. С. 33–44.
- Злаки Украины. (Анатомо-морфологический, кариосистематический и эколого-фитоценологический обзор). Киев: Наук. думка, 1977. 517 с.
- Кайгородова М.С. Антэкология растений тундр Полярного Урала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1972. 19 с.
- Кайгородова М.С. Суточный ритм распускания цветков энтомофильных растений Полярного Урала // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1975. Вып. 1. С. 43–56.
- Кайгородова М.С. Антэкология растений тундр Полярного Урала. II. Взаимоотношения между энтомофильными растениями и шмелями // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1978. Вып. 3. С. 3–13.
- Кайгородова М.С. Антэкология растений ракомитриевой тундры Полярного Урала // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1979. Вып. 4. С. 80–108.
- Кайгородова М.С. Адаптивные аспекты антэкологии тундровых растений // Адаптации организмов к условиям Крайнего Севера: тез. докл. Всесоюз. совещ. Таллин, 1984. С. 69–72.
- Карташова Н.Н. Строение и функция нектарников двудольных растений. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1965. 194 с.
- Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. Саратов: Изд-во СГУ, 1993. 195 с.
- Кельрейтер И. Учение о поле и гибридизации растений. М.; Л.: Огиз-Сельхозгиз, 1940. 212 с.
- Кернер А. фон Марилаун. Жизнь растений. СПб.: Просвещение, 1902. Т. 2. 841 с.
- Кожин А.Е. Вопросы выражения пола и многообразия сексуальных типов у цветковых растений // Журн. общ. биол. 1941. Т. 11, № 3. С. 355–374.
- Козо-Полянский Б.М. К антэкологии белозора (*Parnassia palustris* L.) // Бот. журн. СССР. 1947. Т. 32, № 1. С. 15–22.
- Козо-Полянский Б.М. Х.К. Шпренгель и современная ботаническая наука // Природа. 1948. № 1. С. 89–91.
- Кордюм Е.Л., Глуценко Г.И. Цитоэмбиологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев: Наук. думка, 1976. 197 с.
- Крутин В.А. Генная и цитоплазматическая мужская стерильность растений. М.: Колос, 1973. 279 с.
- Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов: Изд-во СГУ, 1989. 159 с.
- Лавренко Е.М. Об изучении эдификаторов растительного покрова // Сов. ботаника. 1947. Т. 15, № 1. С. 5–16.
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М.: Наука, 1981. 96 с.
- Левковский В.П., Тихменёв Е.А. Экология опыления некоторых арктических овсяниц (*Festuca* L.) // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 1. С. 35–41.
- Левковский В.П., Тихменёв Е.А., Левковский Е.П. Клейстогамия арктических злаков // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 1. С. 116–120.
- Лодкина М.М. Подводное и надводное цветение лобелии Дортмана (*Lobelia dortmanna* L.) // Экология опыления растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1981. С. 70–77.
- Лыков В.А., Демьянова Е.И. К изучению состава опылителей жабрицы Ледебур в лесостепном Зауралье // Вестн. Перм. ун-та. 1995. Вып. 1. Биология. С. 82–92.
- Лыкова (Демьянова) Е.И. Клейстогамия у *Girgensohnia opposiflora* (Pall.) Fenzl и *Halimocnemis villosa* Kar. et Kir. // Учен. зап. Перм. ун-та. 1964. Т. 114. С. 93–96.
- Львова И.Н. Пол у растений. М.: Изд-во МГУ, 1963. 54 с.

- Мазохин-Пориняков Г.А. Зрение насекомых. М.: Наука, 1965. 211 с.
- Малецкий С.И. и др. Репродуктивная биология покрытосеменных растений: генетический словарь. Новосибирск, 2004. 105 с.
- Маркова С.А. Изучение полового диморфизма растений конского щавеля (*Rumex confertus* Willd.) в чистом его насаждении // Сб. кратких сообщ. Ботаника. Почвоведение. Казань, 1968. Вып. 1. С. 30–34.
- Монюшко В.А. Половые формы цветковых растений и закономерности в их географии и происхождении // Тр. по приклад. бот., генет. и селекции. 1937. Сер. 1, № 2. С. 107–152.
- Насимович Ю. Биологическое значение окраски цветка // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1986. Т. 91, № 5. С. 82–93.
- Новожилова Н.Н. Цветение и опыление кобрезий Восточного Памира // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1974. № 10. С. 63–67.
- Новожилова Н.Н. Цветение и опыление высокогорных растений Восточного Памира: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1984. 16 с.
- Орёл Л.И. Цитология мужской цитоплазматической стерильности кукурузы и других культурных растений. Л.: Наука, 1972. 82 с.
- Первухина Н.В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 167 с.
- Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с.
- Поляков П.П. Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата, 1967. 334 с.
- Пономарев А.Н. О биологической изоляции *Festuca sulcata* Hack. и *Festuca pseudovina* Hack. // ДАН СССР. 1959. Т. 127, № 8. С. 710–712.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960а. Т. 2. С. 9–19.
- Пономарев А.Н. О протерандрии у зонтичных // ДАН СССР. 1960б. Т. 135, № 3. С. 750–752.
- Пономарев А.Н. О протерандрии зонтичных // Учен. зап. Перм. ун-та. 1961а. Т. 18, вып. 3. С. 27–31.
- Пономарев А.Н. Клейстогамия у ковылей // Бот. журн. 1961б. Т. 46, № 9. С. 1229–1235.
- Пономарев А.Н. Цветение и опыление злаков // Учен. зап. Перм. ун-та. 1964. Т. 114. С. 115–179.
- Пономарев А.Н. Некоторые приспособления злаков к опылению ветром // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 1. С. 28–38.
- Пономарев А.Н. Предмет и некоторые аспекты анэкологии // Вопросы анэкологии: материалы к симпозиуму по анэкологии. Пермь; Л.: Наука, 1969. С. 43–45.
- Пономарев А.Н. О постановке и направлениях анэкологических исследований // Учен. зап. Перм. ун-та. 1970. № 206. С. 3–10.
- Пономарев А.Н., Букина А.И. Суточный ритм цветения и опыления злаков // ДАН СССР. 1953. Т. 146, № 6. С. 1217–1220.
- Пономарев А.Н., Верещагина В.А. Анэкологический очерк темнохвойного леса // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и бот. географии. Л.: Наука, 1973. С. 196–207.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодиэзии у растений // Бот. журн. 1975а. Т. 60, № 1. С. 3–15.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Выделение нектара в обоеполюх и женских цветках гинодиэцичных растений // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975б. № 9. С. 67–72.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Опыление // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5(1). С. 55–78.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И., Лыков В.А. К анэкологии некоторых бобовых луговой разнотравно-ковыльной степи // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1978. С. 23–30.
- Пономарев А.Н., Еришова В.А. О суточной периодичности опыления злаков широколиственного леса // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1978. С. 14–16.
- Пономарев А.Н., Колесник Л.Я. К анэкологии некоторых степных подорожников (*Plantago*) // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1974. № 3. С. 50–56.
- Пономарев А.Н., Лыкова (Демьянова) Е.И. Клейстогамия у маревых // ДАН СССР. 1960. Т. 135, № 5. С. 1262–1265.
- Пономарев А.Н., Лыкова (Демьянова) Е.И. О цветении и опылении полыней // Учен. зап. Перм. ун-та. 1966. Т. 130. Биология. С. 46–60.
- Пономарев А.Н., Подосенова Т.Н. Цветение и опыление осоковых и ситниковых // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1974. № 8. С. 58–64.
- Пономарев А.Н., Прокудин Ю.Н. Динамическая анемофилия злаков и ее значение для таксономии и видообразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 84(4). С. 93–103.
- Пономарев А.Н., Русакова М.Б. Суточная ритмика и видообразование у злаков // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 10. С. 1371–1383.
- Пономарев А.Н., Турбачева Т.П. Взрывчатое и порционное цветение злаков // ДАН СССР. 1962. Т. 146, № 6. С. 1437–1440.
- Прокудин Ю.Н. О возможности использования данных анэкологии злаков для решения таксономических вопросов // Вопросы анэкологии: материалы к симпозиуму по анэкологии. Пермь; Л.: Наука, 1969. С. 45–46.
- Прокудин Ю.Н. О комплексном биосистематическом изучении внутривидовой изменчивости дикорастущих злаков // Тез. докл. V делегат. съезда ВБО. Киев, 1973.
- Розанова М.А. Проблема пола у высших растений // Теоретические основы селекции растений. М.; Л., 1935. С. 145–162.
- Руцкий И.А. Краткий очерк развития анэкологии. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1980. 130 с.
- Рыбин В.А. Самостерильность и самофертильность растений как фактор в селекции // Теоретические основы селекции растений. М.; Л., 1935. С. 463–494.
- Рыжков В.Л. Некоторые проблемы генетики пола // Генетика. 1966. № 2. С. 3–15.
- Салахова Г.В. К изучению полового полиморфизма в популяциях щавеля конского // Структура и организация популяций. Казань, 1985. С. 73–81.

- Семенова Г.П. *Viola incisa (Violaceae)* – редкий вид флоры Сибири: биология, интродукция // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 4. С. 572–582.
- Семенова Г.П. Интродукция и охрана редких и исчезающих видов флоры Сибири // Сиб. экол. журн. 1997. № 1. С. 19–27.
- Сидорский А.Г. Эволюция половой организации цветковых растений. Н. Новгород: Волго-Вят. кн. изд-во, 1991. 210 с.
- Симонова О.Н. О формах цветков заманихи высокой // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1980. № 117. С. 69–74.
- Смит Дж.М. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 212 с.
- Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
- Солнцева М.П. К биологии цветения и эмбриологии ковылей // Тр. Бот. ин-та АН СССР им. В.Л. Комарова. 1965. Сер. 3, вып. 17. С. 135–150.
- Соснихина С.П. Значение систем несовместимости для эволюции перекрестного опыления и самоопыления у покрытосеменных растений // Успехи совр. генетики. М.: Наука, 1974. Вып. 5. С. 210–219.
- Старшова Н.П. Популяционные аспекты детерминации пола // Эмбриология цветковых растений. Термины и концепции. СПб.: Мир и семья, 2000. Т. 3. С. 88–93.
- Сукачев В.Н. О внутривидовых и межвидовых отношениях среди растений // Бот. журн. 1953. Т. 38, № 1. С. 57–96.
- Суриков И.М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений // Успехи совр. генетики. М.: Наука, 1972. Вып. 4. С. 119–169.
- Сушко М.Т. Дихогамия ореха грецкого // Материалы 5 науч.-практ. конф. Майкоп. гос. техн. ин-та. Майкоп, 2001. С. 25–27.
- Сэдджер Р. Гены вне хромосом // Молекулы и клетки. М.: Мир, 1966. С. 129–144.
- Тахтаджян А.Л. Происхождение цветковых растений // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5, ч. 1. С. 103–112.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 438 с.
- Терехин Э.С. Репродуктивная биология сорных заразных. Л.: Наука, 1988. 143 с.
- Тихменев Е.А. Антэкология растений арктической тундры острова Врангеля: автореф. дис.... канд. биол. наук. Л., 1974. 19 с.
- Тихменев Е.А. Антэкология растений острова Врангеля // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 2. С. 164–176.
- Тихменев Е.А. Экология опыления некоторых арктических осоковых (*Superaceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 2. С. 247–250.
- Тихменев Е.А. К антэкологии кустарничков и травянистых многолетников хребта Большой Анначаг // Биол. и экол. растений бассейна Колымы. Владивосток, 1981. С. 47–55.
- Турсунов Ж. Особенности цветения и плодоношения *Gypsophila paniculata* L. // Материалы по физиол. и экол. растений Ср. Азии. Ташкент: Изд-во ФАН, 1966. С. 100–104.
- Турсунов Ж. Биология цветения и цитозембриология видов «мыльного корня»: автореф. дис.... канд. биол. наук. Ташкент, 1969. 18 с.
- Тюрин Е.В. Сибирские представители рода *Peucedanum* L. и перспективы их интродукции // Растительные богатства Сибири. Новосибирск, 1971. С. 59–71.
- Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. М.: Колос, 1968. 447 с.
- Фарб П. Популярная экология. М.: Мир, 1971. 187 с.
- Фегри К., Л. ван дер Пэйл. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 377 с.
- Федорова Р.В. Количественные закономерности в распространении пыльцы древесных пород воздушным путем // Тр. Ин-та геогр. АН СССР. 1952. Т. 52, вып. 7.
- Федорова Р.В. Распространение воздушным путем пыльцы у злаков // ДАН СССР. 1956. Т. 107, № 6. С. 897–898.
- Френкель Р., Галун Э. Механизмы опыления, размножение и селекция растений. М.: Колос, 1982. 383 с.
- Фриш К. Пчёлы, их зрение, обоняние, вкус и язык. М.: Иностран. лит., 1955. 92 с.
- Ходачек Е.А. К вопросу об опылении растений тундровой зоны (Западный Таймыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., 1980. С. 105–118.
- Хохлов С.С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи совр. генетики. Л.: Наука, 1967. Вып. 1. С. 43–105.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиксисных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 223 с.
- Хрянин В.Н. Роль фитогормонов в дифференциации пола у растений // Физиол. растений. 2002. Т. 49, № 4. С. 608–614.
- Хрянин В.Н. Эволюция путей половой дифференциации у растений // Физиол. растений. 2007. Т. 54, № 6. С. 945–952.
- Чайлахян М.Х., Хрянин В.Н. Пол у растений и его гормональная регуляция. М.: Наука, 1982. 176 с.
- Чуб В.В. Рост и развитие растений // Физиология растений: учеб. пособие для вузов / под ред. И.П. Ермакова. М.: Академия, 2005. С. 416–508.
- Шамров И.И. Некоторые данные по антэкологии *Ceratophyllum* // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 5. С. 703–706.
- Шамурин В.Ф. Вопросы опыления растений (обзор работ О. Хагерупа) // Бот. журн. 1956. Т. 41, № 9. С. 1380–1384.
- Шамурин В.Ф. Суточная ритмика и экология цветения некоторых степных растений // Бот. журн. 1958а. Т. 43, № 4. С. 548–557.
- Шамурин В.Ф. О суточном ритме и экологии цветения некоторых арктических растений // Бот. журн. 1958б. Т. 43, № 8. С. 1183–1191.
- Шамурин В.Ф. Сезонный ритм развития и экология цветения и опыления арктических растений на севере Якутии: автореф. дис.... канд. биол. наук. Л., 1960. 18 с.

- Шамурин В.Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии // Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л., 1966. С. 5–125.
- Шамурин В.Ф. К антэкологии растений Арктики // Вопросы антэкологии: материалы к симпозиуму по антэкологии. Пермь; Л.: Наука, 1969. С. 64.
- Шахов А.А. Солеустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 552 с.
- Шереметьев С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 5. С. 561–571.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.; Л.: Наука, 1968. 451 с.
- Эмме А.М. Биологические часы. Новосибирск: Наука, 1967. 147 с.
- Aigner P.A., Scott P.E. Use and pollination of a hawkmoth plant, *Nicotiana attenuata*, by migrant humming-birds // Southwest. Natur. 2002. Vol. 47, № 2. P. 1–11.
- Alatalo J.M., Molau U. Pollen viability and limitation of seed production in a population of the circumpolar cushion plant, *Silene acaulis* (Caryophyllaceae) // Nord. J. Bot. 2001. Vol. 21, № 4. P. 365–372.
- Allain L.K. The reproductive biology of *Magnolia grandiflora* // Rhodora. 1999. Vol. 101, № 906. P. 143–162.
- Allard R.W., Jain S.K., Workman P.L. The genetics of inbreeding population // Advan. Genet. 1968. Vol. 14. P. 55–131.
- Andersson St. The evolution of self-fertility in *Crepis tectorum* (Asteraceae) // Plant Syst. and Evol. 1989. Vol. 168, № 3–4. P. 227–236.
- Armstrong J.A. Biotic pollination mechanisms in the Australian flora – a review // New Zealand J. Bot. 1979. Vol. 17. P. 467–508.
- Baker H.G. Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal // Evolution. 1955. Vol. 9(3). P. 347–348.
- Baker H.G. Expression of sex in flowering plants // Nature. 1957. Vol. 180, № 4596. P. 614–615.
- Baker H.G. Reproductive methods a factor in speciation in flowering plants // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1959. Vol. 24. P. 177–191.
- Baker H.G. Support for Baker’s law-as a rule // Evolution. 1967. Vol. 21(4). P. 853–856.
- Baker H.G. Anthecology. Testament, New Testament, Apocrypha // New Zealand J. Bot. 1979. Vol. 17(4). P. 431–440.
- Baker H.G., Baker I. Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution // Animal and Plant Coevolution. Austin, 1975. P. 100–140.
- Baker J.D., Cruden R.W. Thrips-mediated self-pollination of two facultatively xenogamous wetland species // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78, № 7. P. 959–963.
- Barret S.C.H. The evolutionary breakdown of tristily in *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (water hyacinth) // Evolution. 1979. Vol. 33. P. 499–510.
- Bell T.J., Quinn J.A. Effects of soil moisture and light intensity on the chasmogamous and cleistogamous components of reproductive effort of *Dichanthelium clandestinum* populations // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65, № 11. P. 2243–2249.
- Berg H. Factors influencing seed: ovule ratios and reproductive success in four cleistogamous species: a comparison between two flower types // Plant Biol. 2003. Vol. 5, № 2. P. 194–202.
- Bertin R.I., Newman Ch.M. Dichogamy in angiosperms // Bot. Rev. 1993. Vol. 59, № 2. P. 112–152.
- Bierzchudek P. Determinants of gender in jack-in-the-pulpit: the influence of plant size and reproductive history // Oecologia (Berlin). 1984. Vol. 65, № 1. P. 14–18.
- Bliss L.C. Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions // Arctic. 1962. Vol. 15, № 2. P. 117–144.
- Brantjes N.B.M. Ant, bee and fly pollination in *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae) // Acta bot. neer. 1981. Vol. 30, № 1–2. P. 59–68.
- Brantjes N.B.M., Bos J.J. Hawmoth behavior and flower adaptation reducing self-pollination in two liliiflorae // New Phytol. 1980. Vol. 84, № 1. P. 139–143.
- Budar F., Pelletier G. Male sterility in plants: occurrence, determinism, significance and use / C. r. Acad. Sci. 2001. Vol. 324, ser. 3, № 6. P. 543–550.
- Burr B., Rosen D., Barthlott W. Untersuchungen zur Ultraviolettreflexion von Angiospermenblüten. III *Dilleniidae* and *Asteridae* s.l. // Trop. und subtrop. Pflanzenwelt. 1995. № 93. 185 S.
- Burrows C.J. Studies in Pimelea. 1. The breeding system // Trans. Roy. Soc. New Zealand. 1960. Vol. 88, № 1. P. 29–45.
- Butterfield B., Meshaka W.E., Trauth S.E. Evidence for predominant autogamy in *Youngia japonica* (Asteraceae) // Southwest. Natur. 1989. Vol. 34, № 4. P. 557–579.
- Bynum M.R., Smith W.K. Rapid and reversible floral movements in arctic gentians (*Gentiana algida*): benefits for male and female fitness in an alpine environment // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81, № 6. P. 112–113.
- Camerarius R.J. De sexu plantarum epistola. Tuebingae, 1694. 25 p.
- Carlquist S. The biota of long-distance dispersal. 4. Genetic systems in the floras of oceanic islands // Evolution. 1966. Vol. 20, № 4. P. 433–455.
- Catling P.M. Autogamy in Eastern Canadian *Orchidaceae*: a review of current knowledge and some new observations // Natur. Can. 1983. Vol. 110, № 1. P. 37–53.
- Catling P.M. Self-pollination and probable autogamy in Chamisso’s orchid *Platanthera chorisiana* (Cham.) Reichb. F. // Natur. Can. 1984. Vol. 111, № 4. P. 451–453.
- Charlesworth D. Androdioecy and evolution of dioecy // Biol. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 22, № 4. P. 333–348.
- Connor H.E. Breeding systems in the grasses: a survey // New Zealand J. Bot. 1979. Vol. 17, № 4. P. 547–574.
- Connor H.E. Reproductive biology in the grasses // Grass. Syst. and Evol.: Int. Symp. (Washington, 27–31 July, 1986). Washington (D.C.); London, 1986. P. 117–132.
- Correns C. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen // Handb.

- Vererbung. Wissenschaft. Berlin: Gerb. Borntraeger. 1928. II (Part S). 138 S.
- Cruden R.W. Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios // Variation, Breeding and Conservation of Tropical Forest Trees. N.Y.: Acad. Press, 1976a. P. 171–178.
- Cruden R.W. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion – preliminary evidence of ecotypic adaptation // Ann. Missouri Bot. Gard. 1976b. Vol. 63, № 2. P. 277–289.
- Cruden R.W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. 1977. Vol. 31, № 1. P. 32–46.
- Dafni A., Ivri G. The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae) – pollen imitation and facultative floral mimicry // Plant. Syst. and Evol. 1981. Vol. 137, № 4. P. 529–542.
- Dafni A., Ivri G., Brantjes N.B.M. Pollination of *Serapias vomeracea* Briq. (Orchidaceae) by imitation of holes for sleeping solitary male bees (Hymenoptera) // Acta bot. neer. 1981. Vol. 30, № 1–2. P. 19–73.
- Dahl E., Hadac E. Maur som blomsterbesovere // Mytt mag. Nature. 1940. № 81. P. 46–48.
- Darwin Ch. The Different Forms of Flowers on Plants on the Same Species. London: J. Murray, 1877. 352 p.
- Daumann E. Insecten- und Windbestäubung bei *Alisma plantago-aquatica* L. Ein Beitrag zur experimentiellen Blütenökologie // Österr. Bot Zeitschrift. 1965. Vol. 112. S. 295–310.
- Daumann E. Tier-, Wind- und Wasserblütigkeit in der tschechoslowakischen Flora. II. Dicotyledonen. III. Angiospermen zusammenfassend // Preslia. 1972a. Vol. 44, № 1. S. 28–36.
- Daumann E. Die Braune Haselwurz (*Asarum europaeum* L.), ein obligater Selbstbestäuber // Preslia (Praha). 1972b. Vol. 44. S. 24–27.
- Delph L.F., Wolf D.E. Evolutionary consequences of gender plasticity in genetically dimorphic breeding systems // New Phytol. 2005. Vol. 166. P. 119–128.
- Dickinson H.G. Self-incompatibility in flowering plants // Bioessays. 1990. Vol. 12, № 4. P. 155–161.
- Diggle P., Miller J. Architectural effects mimic floral sexual dimorphism in *Solanum* (Solanaceae) // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91, № 12. P. 2030–2040.
- Domme B., Denelle N., Rioux J.A. Proportion des sexes dans deux populations francaises de *Thymelaea hirsuta* (L.) Endl. // Bull. Soc. bot. Fr. Left bot. 1984. Vol. 131, № 3. P. 201–205.
- Doust J.L. Floral sex ratios in andromonoecious *Umbelliferae* // New Phytol. 1980. Vol. 85, № 2. P. 265–273.
- Doust J.L., Cavers P.B. Sex and gender dynamics in jack-in-the-pulpit, *Arisaema triphyllum* (Araceae) // Ecology. 1982. Vol. 63, № 3. P. 797–808.
- Dudle D.A. Ecological and morphological factors contributing to maintenance of male-sterility in gynodioecious populations of *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae): Abstr. Annu. Meet. Bot. Soc. Amer. (Baltimore, Md, 2–6 Aug., 1998) // Amer. J. Bot. 1998. Vol. 85, № 6, suppl. P. 32.
- Eckert Ch.G. Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant // Ecology, 2000. Vol. 81, № 2. P. 532–542.
- Eckert Ch.G., Dorken M.E., Mitchell S.A. Loss of sex in clonal populations of a flowering plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae) // Evolution (USA). 1999. Vol. 53, № 4. P. 1079–1092.
- Ecology and Evolution of Flowers / edit Laurence D. Harder and Spencer C.H. Barrett. Oxford: Oxford University Press, 2006. 370 p.
- El-Keblawy A., Lovett-Doust J., Lovett-Doust L. Gender variation and evolution of dioecy in *Thymelaea hirsuta* (Thymelaeaceae) // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74, № 10. P. 1596–1601.
- Endress P.K. An entomophily syndrome in *Juglandaceae: Platycaria strobilacea* // Veroff. Geobot. Inst. Eth. Stiftung Rübel., Zürich. 1986. № 87. P. 100–111.
- England P.R., Beynon F., Ayre D.J., Whelan R.J. A molecular genetic assessment of mating-system variation in a naturally bird-pollinated shrub: contributions from birds and introduced honeybees // Conserv. Biol. 2001. Vol. 15, № 6. P. 1645–1655.
- Faegri K., Pijl L.van der. The principles of pollination ecology. N.Y.: Pergamon press, 1966. 248 p.
- Faegri K., Pijl L.van der. The principles of pollination ecology. Oxford: Pergamon press, 1980. 244 p.
- Flanagan L., Moser W. Flowering phenology, floral display and reproductive success in dioecious *Aralia nudicaulis* L. (Araliaceae) // Oecologia. 1985. Vol. 68, № 1. P. 23–28.
- Ford H.A., Paton D.C., Forde N. Birds as pollinators of Australian plants // New Zealand J. Bot. 1979. Vol. 17, № 4. P. 509–519.
- Fröborg H. Pollination and seed production in five boreal species of *Vaccinium* and *Andromeda* (Ericaceae) // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74, № 9. P. 1363–1368.
- Fryxell P.A. Mode of reproduction of higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23, № 3. P. 135–233.
- Galen C. Regulation of seed-set in *Polemonium viscosum*: floral scents, pollination and resources // Ecology. 1985. Vol. 66, № 3. P. 792–797.
- Ganders F.R. The biology of heterostyly // New Zealand J. of Bot. 1979. Vol. 17, № 4. P. 547–574.
- Gender and sexual dimorphism in flowering plants. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1999. 306 p.
- Gibernau M., Barabe D. Pollination ecology of *Philodendron squamiferum* (Araceae) // Can. J. Bot. 2002. Vol. 80, № 3. P. 316–320.
- Goldsmith G.W., Hafenrichter A.Z. Antokinetics: The physiology and ecology floral movements. Washington, 1932. P. 218–233.
- Gomez J.M. Effectiveness of ants as pollinators of *Lobularia maritima*: effects on main sequential fitness components of the host plant // Oecologia, 2000. Vol. 122, № 1. P. 90–97.
- Good-Avila S.V., Stephenson A.G. The inheritance of modifiers conferring self-fertility in the partially self-incompatible perennial, *Campanula rapunculoides* L. (Campanulaceae) // Evolution (USA). 2002. Vol. 56, № 2. P. 263–272.

- Gotisberger G. Some aspects of beetle pollination in the evolution of flowering plants // *Plant Syst. and Evol.* 1977. Suppl. № 1. P. 211–226.
- Grant V. The systematic and geographical distribution of hawkmoth flowers in the temperate North American flora // *Bot. Gaz.* 1983. Vol. 144, № 4. P. 439–443.
- Guemes J., Boscaiu M. The breeding system of *Fumana ericifolia*: first evidence of autogamy in woody *Cistaceae* // *Nord. J. Bot.* 2001. Vol. 21, № 5. P. 476–474.
- Haber W.A., Bawa K.S. Evolution of dioecy in *Saurauia* (*Dilleniaceae*) // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1984. Vol. 71, № 1. P. 289–293.
- Hagerup O. On pollination in the extremely hot air at Timbuctu // *Dan. Bot. Arc.* 1932. Vol. 8, № 1. P. 1–20.
- Hagerup O. Pollination in the Faroes – in spite of rain and poverty in insects // *Det. Kgl. Danske Vidensk. Selskab. Biol. Medd.* 1951. Vol. 18, № 15. P. 1–78.
- Hagerup O. Autogamy in some drooping *Bicornes* flowers // *Bot. Tidsskr.* 1954. Vol. 51. P. 103–106.
- Heslop-Harrison J. Forty years of genecology // *Adv. Ecolog. Res.* 1964. Vol. 2. P. 159–247.
- Heslop-Harrison J. Incompatibility and the pollen stigma interaction // *Ann. Rev. Plant Physiol.* 1975. Vol. 26. P. 403–425.
- Hickman J.C. Pollination by ants: a low-energy system // *Science.* 1974. Vol. 184. P. 1290–1292.
- Humeau L., Strasberg D., Paillet Th. Dioecie cryptique chez *Geniostoma borbonica*, espece pionniere endemique de La Reunion // *Can. J. Bot.* 2003. Vol. 81, № 9. P. 897–904.
- Jain S.K. Male sterility in flowering plants // *Bibliographia Genetica.* 1959. Vol. 18. P. 101–166.
- Jäggi M., Cook Ch. Reproductive biology of *Callitriche cophocarpa* Sender (*Callitrichaceae*) // *Candollea.* 1998. Vol. 53, № 1. P. 101–115.
- Johnson S. Beauty and the beast // *Veld and Flora.* 1993. Vol. 79, № 2. P. 38–39.
- Johnson S.D. Evidence for Batesian mimicry in a butterfly-pollinated orchid // *Biol. J. Soc.* 1994. Vol. 53, № 1. P. 91–104.
- Johnson S., Pauw A., Midgley J. Of mice and massonias // *Veld and Flora.* 2001. Vol. 87, № 4. P. 166–167.
- Jones M.D., Newell L.C. Pollination cycles and pollen dispersal in relation to grass improvement // *Nebr. Exp. Sta. Res. Bull.* 1946. № 18.
- Keighery G.J. Insect pollination in the *Cyperaceae* // *West. Austral. Natur.* 1984. Vol. 15, № 8. P. 175–178.
- Kevan P.G. Insect pollination of high Arctic flowers // *J. Ecol.* 1972. Vol. 60, № 3. P. 831–847.
- Kevan P. Sun-tracking solar furnaces in high arctic flowers: significance for pollination and insects // *Science.* 1975. Vol. 189, № 4204. P. 723–726.
- Khodachek E.A. Seed reproduction in arctic environments // *Opera botanica.* 1997. № 132. P. 129–135.
- Kimura Megumi, Seiwa Kenji, Suyama Yoshihisa, Ueno Naoto. Flowering system in heterodichogamous *Juglans ailanthifolia* // *Plant Species Biol.* 2003. Vol. 18, № 2–3. P. 75–84.
- Knoll F. Insecten und Blumen // *Abhandl. zool.-bot. Ges. Wien.* 1926. № 12. 645 S.
- Knoll F. Die biologie der Blüten. Berlin: Springer, 1956. 164 S.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. Bd. I. 1898a. 400 S.; Bd. II, t. 1. 1899b. 696 S.; Bd. II, t. 2. 1899. 705 S.; Bd. III, t. 1. 1904. 570 S.; Bd. III, t. 2. 1905. 598 S.
- Knutson R.M. Plants in heat // *Natur. Hist.* 1979. Vol. 88, № 3. P. 42–47.
- Kerpelainen H. Labile sex expression in plants // *Biol. Rev.* 1998. Vol. 73, № 2. P. 157–180.
- Kress W.J., Schatz G.E., Andrianifahanana M., Morland H.S. Pollination of *Ravenala madagascariensis* (*Strelitziaceae*) by lemurs in Madagascar: Evidence for an archaic coevolutionary system? // *Amer. J. Bot.* 1994. Vol. 81, № 5. P. 542–551.
- Kugler H. Einführung in die Blütenökologie. Jena: Fischer Verlag, 1955. 278 S.
- Kugler H. UV-Male auf Blüten // *Ber. Dtsch. bot. Ges.* 1966. Bd. 79, № 2. S. 57–70.
- Kugler H. Blütenökologie. Stuttgart: G. Fischer Verlag, 1970. 345 S.
- Kugler H. Die Bestäubung von Blüten durch den Schmalkäfer *Oedemera* (Coleoptera) // *Ber. Dtsch. bot. Ges.* 1984. Bd 97, № 3–4. S. 383–390.
- Kuhn M. Einige Bemerkungen über *Vandellia* und den Blütendimorphismus // *Bot. Zeitung.* 1867. № 25. S. 65–67.
- Lack A.J., Diaz A. The pollination of *Arum maculatum* L. – a historical review and new observations // *Watsonia.* 1991. Vol. 18, № 4. P. 333–342.
- Levin D.A. Plant density, cleistogamy and self-fertilization in natural populations of *Lithospermum carolinense* // *Amer. J. Bot.* 1972a. Vol. 59, № 4. P. 71–77.
- Levin D.A. Competition for pollinator service: a stimulus for the development of autogamy // *Evolution.* 1972b. Vol. 26(4). P. 668–669.
- Levin D.A. Pest pressure and recombination system in plants // *Amer. Nat.* 1975. № 109. P. 437–451.
- Lewis D. The evolution of sex in flowering plants // *Biol. Rev.* 1942. Vol. 17, № 1. P. 46–67.
- Lewis D. Genetic versatility of incompatibility in plants // *New Zealand J. Bot.* 1979. Vol. 17, № 4. P. 637–644.
- Linder H.P. The evolution of wind pollination // *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции.* СПб.: Мир и семья, 2000. Т. 3. С. 103–112.
- Linnaei Caroli. Systema Naturae. Lugdumi Batavorum, 1735. 13 p.
- Liston A., Riesberg L., Elias T. Functional androdioecy in the flowering plant *Datisca glomerata* // *Nature.* 1990. Vol. 343, № 6259. P. 641–642.
- Lloyd D.G. Sex ratios in sexually dimorphic *Umbelliferae* // *Heredity.* 1973. Vol. 31, № 2. P. 239–249.
- Lloyd D.G. The transmission of genes via pollen and ovules in gynodioecious angiosperms // *Theor. Popul. Biol.* 1976. Vol. 9. P. 299–316.
- Lloyd D.G. Parental strategies of angiosperms // *New Zealand J. of Bot.* 1979. Vol. 17, № 4. P. 595–606.

- Lloyd D.G. Sexual strategies in plants. III. A quantitative method for describing the gender of plants // *New Zealand J. of Bot.* 1980a. Vol. 18. P. 103–108.
- Lloyd D.G. The distribution of gender in four angiosperm species illustrating two evolutionary pathways to dioecy // *Evolution*. 1980b. P. 123–134.
- Lloyd D.G., Bawa K. Modification of the gender of seed plants in varying conditions // *Evol. Biol.* 1984. Vol. 17. P. 255–388.
- Lloyd D.G., Webb C.J. Secondary sex characters in seed plants // *Bot. Rev.* 1977. Vol. 43. P. 177–216.
- Loew E. Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage. Berlin, 1985. 432 S.
- Lord E.M. Cleistogamy: a tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution // *Bot. Rev.* 1981. Vol. 47, № 4. P. 421–449.
- Lothar L. Blüten, Blumen und Bestäubung. Leipzig; Jena; Berlin: Urannia, 1973. 144 S.
- Maheshwari J.K. Cleistogamy in angiosperms // *Proc. Summer School Botany (Daryeeling, Juni 1960)*. New Dehli, 1962. P. 145–155.
- Manicacci D., Despres L. Male and hermaphrodite flowers in the alpine lily *Lloydia serotina* // *Can. J. Bot.* 2001. Vol. 79, № 1. P. 1107–1114.
- Mathur G., Ram H.Y.M. Significance of petal colour in thrips-pollinated *Lantana camara* L. // *Ann. Bot.* 1978. Vol. 42, № 182. P. 1473–1476.
- McComb J.A. The sex forms of species in the floral of the south-west of Western Australia // *Austral. J. Bot.* 1966. Vol. 14, № 3. P. 303–316.
- Meeuse B.J.D. The physiology of some sapromyophilous flowers // *Pollination Flowers Insects*. London, 1978. P. 97–104.
- Melampy M.N., Hayroorth A.M. Seed production and pollen vectors in several nectarless plants // *Evolution (USA)*. 1980. Vol. 34, № 6. P. 1144–1154.
- Mesler M.R., Ackerman J.D., Lu K.L. The effectiveness of fungus gnats as pollinators // *Amer. J. Bot.* 1980. Vol. 67, № 4. P. 564–567.
- Mittwoch V. Genetic of Sex Differentiation. New York: Academia. 1973. 253 p.
- Molano-Flores B. Reproductive biology of *Eryngium yuccifolium* (Apiaceae) a prairie species // *J. Torrey Bot. Soc.* 2001. Vol. 128, № 1. P. 1–6.
- Molano-Flores B. Pollination biology and flower visitors of the gynodioecious species *Lobelia spicata* Lam. (Campanulaceae) // *J. Torrey Bot. Soc.* 2002. Vol. 129, № 3. P. 187–193.
- Morand-Prieur M., Raquin Ch., Shykoff J., Frascaria-Lacoste N. Males outcompete hermaphrodites for seed siring success in controlled crosses in the polygamous (*Fraxinus excelsior* (Oleaceae)) // *Amer. J. Bot.* 2003. Vol. 90, № 6. P. 949–953.
- Morris W.F., Doak D.F. Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae), inferred from size-based population projection matrices // *Amer. J. Bot.* 1998. Vol. 85, № 6. P. 784–793.
- Motten A.F. Autogamy and competition for pollinators in *Hepatica americana* (Ranunculaceae) // *Amer. J. Bot.* 1982. Vol. 69, № 8. P. 1296–1305.
- Motten A.F. Pollination ecology of the spring wildflower community of a temperate deciduous forest // *Ecol. Monogr.* 1986. Vol. 56, № 1. P. 21–42.
- Mulligan G.A. Autogamy, allogamy and pollination in some Canadian weeds // *Can. J. Bot.* 1972. Vol. 50, № 8. P. 1767–1771.
- Nettancourt D. de. Incompatibility in Angiosperms. N.Y.: Springer Verlag, 1977. 230 p.
- Niklas K.J. Wind pollination – a study in controlled chaos // *Amer. Sci.* 1985. Vol. 73, № 3. P. 462–470.
- Niklas K.J. Equations for the motion of airborne pollen grains near the ovulate organs of wind-pollinated plants // *Amer. J. Bot.* 1988. Vol. 75, № 3. P. 433–444.
- Niklas K.J., Buchmann S.L. Aerodynamics of wind pollination in *Simmondsia chinensis* (Link) Schneider // *Amer. J. Bot.* 1985. Vol. 72, № 4. P. 530–539.
- Nilson L.A. Anthecology of *Orchis mascula* (Orchidaceae) // *Nord. J. Bot.* 1983a. Vol. 3, № 2. P. 157–179.
- Norrman G.A., Scarel F. Biología reproductiva de cuatro especies sudamericanas hexaploides de *Andropogon* (Gramineae, Andropogoneae) // *Kurtziana*. 2000. Vol. 28, № 2. P. 173–180.
- Olson M.S. Patterns of fruit production in the subdioecious plant *Astilbe biternata* (Saxifragaceae) // *J. Ecol.* 2001. Vol. 89, № 4. P. 600–607.
- Ornduff R. The origin of dioecism from heterostyly in *Nymphoides* (Menyanthaceae) // *Evolution*. 1966. Vol. 20, № 3. P. 309–314.
- Ornduff R. Incompatibility and the pollen economy of *Jepsonia parryi* // *Amer. J. Bot.* 1970. Vol. 57, № 9. P. 1036–1041.
- Ornduff R. Heteromorphic incompatibility in *Oxalis nelsonii* // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1983. Vol. 110, № 2. P. 214–216.
- Ortega-Olivencia A., Rodriguez-Riano T., Valtuena F.J., Lopez J., Devesa J. First confirmation of a native bird-pollinated plant in Europe // *Oikos*. 2005. Vol. 110, № 3. P. 578–590.
- Pacini E., Franchi G.G. Germinatia of pollen inside anthers in some non-cleistogamous species // *Caryologia*. 1982. Vol. 35, № 2. P. 205–215.
- Paige K.N., Whitham Th.G. Individual and population shifts in flower color by scarlet gilia: a mechanism for pollinator tracking // *Science*. 1985. Vol. 227, № 4684. P. 315–317.
- Pandey K.K. Overcoming incompatibility and promoting genetic recombination in flowering plants // *New Zealand J. of Bot.* 1979. Vol. 17, № 4. P. 645–664.
- Paulus H.F., Gack C. Neue Beobachtungen zur Bestäubung von *Ophrys* (Orchidaceae) in Südspanien, mit besonderer Berücksichtigung des Formenkreises *Ophrys fusca* agg. // *Plant Syst. and Evol.* 1981. Vol. 137, № 4. S. 241–258.
- Philbrick C.T. Hydrophily: Phylogenetic and evolutionary considerations // *Rhodora*. 1991. Vol. 93, № 873. P. 36–50.
- Philbrick C.T., Anderson G.J. Implications of pollen/ovule ratios and pollen size for the reproductive biology of *Potamogeton* and autogamy in aquatic angiosperms // *Syst. Bot.* 1987. Vol. 12, № 1. P. 98–105.

- Philbrick C.T., Anderson G.J.* Pollination biology in *Calitrichaceae* // Syst. Bot. 1992. Vol. 17, № 2. P. 282–292.
- Plack A.* Sexual dimorphism in *Labiatae* // Nature. 1957. Vol. 180, № 4596. P. 1218–1219.
- Pohl F.* Die Pollenerzeugung der Windblüten // Beih. bot. Zentralbl. 1937. Bd. 56, abt. A. S. 365–470.
- Porsch O.* Windpollen und Blumeninsect // Österr. bot. Zeitschrift. 1956. Bd. 103, h. 1. S. 1–18.
- Proctor M. Yeo P.* The pollination of flowers. N. Y.: Taplinger Publishing company, 1972. 418 p.
- Ram H.Y.M., Mathur G.* Flower colour changes in *Lantana camara* // J. Exp. Bot. 1984. Vol. 35, № 160. P. 1656–1662.
- Reader R.J.* Competitive relationships of some bog ericads for major insect pollinators // Canad. J. Bot. 1975. Vol. 53, № 13. P. 1300–1305.
- Rhode J., Emmert D.J.* Seed production from the mixed mating system of Chesapeake Bay (USA) eelgrass (*Zostera marina*; *Zosteraceae*) // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91, № 2. P. 192–197.
- Rico-Gray V., Thien L.B.* Effect of different ant species on reproductive fitness of *Schomburgkia tibicinus* (*Orchidaceae*) // Oecologia. 1989. Vol. 81, № 4. P. 487–489.
- Robertson C.* The structure of flowers and the mode of pollination of the primitive angiosperms // Bot. Gaz. 1904. Vol. 37, № 14. P. 294–298.
- Rongeat H., Nitsch C., Reynoird J.-P.* *Gerbera kunzeana*: une espece cleistogame // Bull. Soc. bot. Fr. Lett. bot. 1989. Vol. 136, № 1. P. 71–77.
- Ross M.D.* Evolution of dioecy from gynodioecy // Evolution. 1970. Vol. 24, № 4. P. 827–828.
- Rothmaler W.* Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Berlin: Volk u. Wissen, 1988. B. 3. Atlas der Gefäßpflanzen. 752 S.
- Rychlewski J., Zarzycki K.* Genetical and ecological mechanisms regulating the sex ratio in populations of *Rumex thyrsiflorus* Fingerh. (*Polygonaceae*) // Veroff. Geobot. Inst. Eth. Stiftung Rübel, Zürich. 1986. № 87. P. 132–140.
- Sato Toshihico.* Phenology of sex expression and gender variation in a heterodichogamous maple, *Acer japonicum* // Ecology. 2002. Vol. 83, № 5. P. 1226–1238.
- Schlessman M.A., Watkins T., Graceffa L., Cordray D.* Functions of staminate flowers in andromonoecious *Rseudocymopterus montanus* (*Apiaceae*, *Apioidae*) // Plant Species Biol. 2004. Vol. 19, № 1. P. 1–12.
- Solbrig O.T.* On the relative advantages of cross- and self-fertilization // Ann. Missouri Bot. Gard. 1976. Vol. 63. P. 262–276.
- Solbrig O.T., Rollins R.C.* The evolution of autogamy in species of the mustard genus *Leavenworthia* // Evolution (USA). 1977. Vol. 31, № 2. P. 265–281.
- Sprengel C.K.* Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1973 / Reprinted in 1894. 1 – 184 S.; 2 – 172 S.; 3 – 178 S.; 4 – 7 S.
- Stebbins G.L.* Self-fertilization and population variability in higher plants // Amer. Nat. 1957. Vol. 91. P. 337–354.
- Stebbins G.L.* Longevity, habitat, and release of genetic variability in higher plants // Cold Spring Harb. Symp. quant. biol. 1958. Vol. 23. P. 365–378.
- Steiner K.E.* Functional dioecism in the malpighiaceae: the breeding system of *Spachea membranacea* Cuatr. // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, № 10. P. 1537–1543.
- Steiner K.E.* Adaptive radiation for pollination in a genus of South African orchids // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81, № 6. P. 189.
- Stelleman P.* Reflections on the transition from wind pollination to ambophily // Acta bot. neerl. 1984. Vol. 33, № 4. P. 497–508.
- Svensson L.* An estimate of pollen carryover by ants in a natural population of *Scleranthus perennis* L. (*Caryophyllaceae*) // Oecologia. 1985. Vol. 66, № 3. P. 373–377.
- Taylir D.R., Trimble S., McCauley D.E.* Ecological genetics of gynodioecy in *Silene vulgaris*: relative fitness of females and hermaphrodites during the colonization process // Evolution (USA). 1999. Vol. 53, № 3. P. 745–771.
- Tikhmenev E.A.* The reproductive features of the northern angiosperms as a factor of plant diversity and community stability // Opera bot. 1977. № 132. P. 67–75.
- Travers S.E., Mena-Ali J., Stephenson A.* Plasticity in the self-incompatibility system of *Solanum carolinense* // Plant Species Biol. 2004. Vol. 19, № 3. P. 127–135.
- Uphof C.* Cleistogamic flowers // Bot. Rev. 1938. Vol. 4, № 1. P. 21–49.
- Vassiliadis Ch., Saumitou-Laprade P., Lepart J., Viard F.* High male reproductive success of hermaphrodites in the androdioecious *Phillyrea angustifolia* // Evolution (USA). 2002. Vol. 56, № 7. P. 1362–1373.
- Vitale J.J., Freeman D.C.* Secondary sex characteristics in *Spinacia oleracea* L.: quantitative evidence for the existence of at least three sexual morphs // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, № 7. P. 1061–1066.
- Vogel S.* Ölblumen und ölsammelnde Bienen // Trop. subtrop. Pflanzenw. 1974. Vol. 7. S. 283–547.
- Vogel S.* Mutualismus und Parasitismus in der Nutzung von Pollenträgern // Verh. dtsch. zool. Ges. 1975. S. 102–110.
- Vogel S.* *Lysimachia* Ölblumen der Holarktis // Naturwissenschaften. 1976. Vol. 63, № 1. S. 44–45.
- Vogel S.* Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Zweite Folge. *Lysimachia* und *Macropis* // Abh. Akad. Wiss. und Lit. Math. – naturwiss. Kl. Trop. und subtrop. Pflanzenwelt. 1986. № 54. 168 S.
- Vogel S.* Betrug bei Pflanzen: Die Täuschblumen // Abh. Akad. Wiss. und Lit. Math. – naturwiss. Kl. Trop. und subtrop. Pflanzenwelt. 1994. № 1. S. 1–48.
- Vogler D.W., Stephenson A.G.* The potential for mixed mating in a self-incompatible plant // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162, № 4. P. 801–805.
- Vuilleumier B.S.* The origin and evolutionary development of heterostyly in the angiosperms // Evolution. 1967. Vol. 21, № 6. P. 219–226.
- Waller D.M.* The relative costs of self- and cross-fertilized seeds in *Impatiens capensis* (*Balsaminaceae*) // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66, № 3. P. 313–320.

- Wang J., Moore P.H., Paterson A.H. Sex chromosomes in flowering plants // Amer. J. Bot. 2007. Vol. 94, № 2. P. 141–150.
- Webb C.J. Breeding systems and the evolution of dioecy in New Zealand apioid *Umbelliferae* // Evolution. 1979. Vol. 33. P. 662–672.
- Weiss M.R. Floral color change and maintenance of older flowers: an experimental evaluation of their roles in pollinator visitation // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76, № 6. P. 130.
- Weller S.G., Sakai A.K. Selfing and resource allocation in *Schiedea salicaria* (*Caryophyllaceae*), a gynodioecious species // J. Evol. Biol. 2005. Vol. 18, № 2. P. 301–308.
- Westergaard M. The mechanism of sex determination in dioecious flowering plants // Advances in Genetics. 1958. Vol. 9. P. 217–281.
- Whitehead D.R. Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations // Evolution. 1969. Vol. 23. P. 28–35.
- Whitehead D.R. Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives // Pollination Biology. Ontario: Acad. Press, Inc., 1983. P. 97–107.
- Wiens D. Secrets of cryptic flower // Natur. Hist. 1985. Vol. 94, № 5. P. 71–76.
- Williams Ch.E. Mating system and pollination biology of spring – flowering shrub, *Dirca palustris* / Plant Species Biol. 2004. Vol. 19, № 2. P. 101–106.
- Wolfe L.M., Drapalik D.J. Variation in the degree andromonoecy in *Prunus caroliniana* // Castanea. 1999. Vol. 64, № 3. P. 259–262.
- Wyk A.E. van, Dedekind I. The genus *Eugenia* (*Myrtaceae*) in southern Africa: Morphology and taxonomic value of pollen // S. Afr. J. Bot. 1985. Vol. 51, № 5. P. 371–378.
- Yampolsky C., Yampolsky H. Distribution of sex in the phanerogamic flora // Bibliotheca Genetica (Leipzig). 1922. Vol. 3. 62 p.

Оглавление

Введение	3
1. Краткий очерк развития антропоэкологии	4
1.1. Исторический очерк	4
1.2. Вопросы терминологии	8
2. Типы и способы опыления. Роль перекрестного опыления и самоопыления в эволюции цветковых растений	10
3. Приспособления цветковых растений к перекрестному опылению	12
3.1. Гомогамия, диогогамия, геркогамия	12
3.1.1. Протандрия	12
3.1.2. Протогиния	15
3.1.3. Геркогамия	17
3.2. Несовместимость у растений	18
3.2.1. Самонесовместимость	18
3.2.1.1. Гетероморфная и гомоморфная самонесовместимость	19
Экспериментальное преодоление самонесовместимости	20
3.2.1.2. Самосовместимость	21
3.3. Гетеростильные растения	21
4. Половой полиморфизм цветковых растений	33
4.1. Классификация половых типов и форм растений и их распространение среди цветковых	33
Определение пола у растений	35
4.1.1. Однодомные растения (моноэцичные в широком понимании)	36
4.1.2. Андромоноэцичные растения	37
4.1.3. Гиномоноэцичные растения	39
4.1.4. Тримonoэцичные растения	39
4.2. Двудомные растения (в широком понимании). Собственно двудомные растения	40
Адаптивное значение разделения полов у цветковых растений	42
4.2.1. Гинодиэцичные растения	44
4.2.1.1. Субдиэцичные (функционально двудомные) растения	48
4.2.2. Андродиэцичные растения	50
4.3. Триэцичные растения	51
4.4. Совмещение половых форм у растений одного вида	53
СПОСОБЫ ПЕРЕКРЕСТНОГО ОПЫЛЕНИЯ	55
5. Биотическое опыление	55
5.1. Энтомофилия	55
5.1.1. Меллитофилия (опыление при помощи перепончатокрылых)	64
5.1.2. Миофилия (опыление при помощи двукрылых)	67
5.1.3. Психофилия (опыление дневными бабочками) и фаленофилия (или сфингофилия) (опыление ночными бабочками)	69
5.1.4. Кантарофилия (опыление при помощи жуков)	71
5.1.5. Мирмекофилия (опыление при помощи муравьев)	72
5.1.6. Трипсофилия (опыление с помощью трипсов)	73
5.1.7. Сапромиофильное опыление (цветки-ловушки)	74
5.1.8. Обманное опыление	76
5.2. Опыление позвоночными животными	77
5.2.1. Орнитофилия (опыление при помощи птиц)	77
5.2.2. Хироптерофилия (опыление при помощи летучих мышей)	79
5.2.3. Опыление нелетающими млекопитающими	81
6. Абиотическое опыление	82
6.1. Гидрофилия, синдром признаков, распространение	82
6.2. Анемофилия (опыление с помощью ветра). Синдром признаков, распространение	85
6.2.1. Структурная анемофилия	85
6.2.2. Динамическая анемофилия. Ее роль в видообразовании у злаков	88
7. Совмещение энтомофильного и анемофильного способов опыления (амбофилия)	90
8. Приспособления растений к самоопылению	92
8.1. Автогамия	92
8.2. Гейтоногамия	94
8.3. Клейстогамия	95
8.4. Распространение самоопыления среди цветковых	99
9. Лабильность способов опыления у цветковых растений	101
10. Прикладные аспекты антропоэкологических исследований	103
Список литературы	105

Учебное издание

Демьянова Евгения Ивановна

АНТЭКОЛОГИЯ

Учебное пособие по спецкурсу

Редактор *Л. В. Хлебникова*

Корректор *В. В. Вершинина*

Компьютерная верстка *С. А. Овеснова*

Фото на обложке *Н. О. Черткова*

Подписано в печать 20.12.10. Формат 60×84 $\frac{1}{8}$

Усл. печ. л. 17,6. Уч.-изд. л. 13,4.

Тираж 100 экз. Заказ .

Редакционно-издательский отдел
Пермского государственного университета
614990. г. Пермь, ул. Букирева, 15

Типография Пермского государственного университета
614990. г. Пермь, ул. Букирева, 15