

## Цветение и экология опыления *Gentiana scabra* Bunge (Gentianaceae Dumort.) на юге Приморского края России

СУНЬ ЯНЬ<sup>1, 2</sup>, Н. А. ЦАРЕНКО<sup>1, 3</sup>, С. В. НЕСТЕРОВА<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Дальневосточный государственный университет  
690950, Владивосток, ул. Октябрьская, 27

<sup>2</sup> Хэйлуцзянский университет  
150080, Китай, Харбин, ул. Сюефу, 74

<sup>3</sup> Ботанический сад-институт ДВО РАН  
690024, Владивосток, ул. Маковского, 142  
E-mail: ntsarenko@mail.ru

### АННОТАЦИЯ

Изучены фенология и процесс цветения *Gentiana scabra* Bunge. Выявлены 13 видов возможных агентов переноса пыльцы и основные насекомые-опылители.

**Ключевые слова:** *Gentiana scabra*, цветение, экология опыления, стратегия в области репродуктивной биологии, Приморский край.

Особенности строения и динамики раскрытия венчика цветка, типа опыления и видового состава опылителей у различных представителей покрытосеменных растений всегда интересовали ученых [1].

*Gentiana scabra* Bunge – многолетнее травянистое растение из сем. Gentianaceae. В России этот вид распространен в Западной и Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. За пределами России *Gentiana scabra* встречается в Китае, Корее и Японии [2, 3]. Различные части растения используют в народной медицине при лечении лихорадки и болезней печени [4, 5], а в современной медицине используют в качестве желчегонного средства. В последние годы виды рода использу-

ют также как жаропонижающее и противовоспалительное средство при острых и хронических гастритах, гепатите и опухолях [6–8]. В связи с этим усиливается интерес к *G. scabra* как источнику нового лекарственного сырья.

В настоящее время актуален вопрос выращивания вида в культуре, так как использование дикорастущих особей постепенно приведет к исчезновению природных популяций. Поэтому, выбирая места для культивирования, необходимо предусмотреть наличие насекомых-опылителей.

Ранее проведены исследования по морфологии, систематике, химическому составу и введению в культуру различных видов рода *Gentiana* [9–15], однако данных по репродуктивной биологии *Gentiana scabra* нами не обнаружено. Цель работы – изучение особенностей цветения и экологии опыления *G. scabra* на юге Приморского края России.

Сунь Янь  
Царенко Наталья Альбертовна  
Нестерова Светлана Владимировна

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения выбрано по 10 растений *G. scabra*, произрастающих на приморских лугах в окрестностях г. Владивостока (бухта Лазурная) и в коллекции Ботанического сада-института ДВО РАН. Фенологические наблюдения проводили в 2006–2007 гг.

В процессе наблюдения за растениями отмечали даты наступления и окончания основных фенологических фаз (бутонизации, цветения, плодоношения), изучали строение цветка, особенности его цветения.

Для выявления опылителей в период цветения, согласно методу Арроя с соавторами [16], проводили постоянное наблюдение за тремя растениями на каждом участке с 8:00 до 19:00, обращали внимание на особенности поведения насекомых. Опылителей фиксировали и затем для определения видового состава, передавали в научный музей ДВГУ (г. Владивосток).

Для выявления возможных типов опыления у *G. scabra* проводили следующие варианты эксперимента: а) кастрацию цветков без изоляции; б) кастрацию с изоляцией; в) изоляцию бутонов до раскрытия венчика; г) искусственное самоопыление с изоляцией; д) искусственное опыление между разными растениями.

В момент раскрытия цветков с них собирали пыльцу для определения ее жизнеспособности. Качество пыльцы исследовали с применением метода посева пыльцы на искусственные среды [17, 18]. Для проращивания, согласно рекомендации Ху Шии (1993), использовали 0,5%-й раствор агар-агара и 100%-й раствор сахарозы [18].

Восприимчивость рыльца выявляли методом искусственного нанесения пыльцы на рыльце пестика с интервалом от 1 до 12 дней после кастрации цветков. Опыленные цветки изолировали бумажными пакетами. Через

30 дней проводили наблюдения за процессом образования плодов. Плодопродуктивность выражали в процентах завязавшихся плодов от общего числа цветков, взятых для испытания. Завязавшиеся семена визуально оценивали и определяли долю выполненных семян по отношению к общему числу (щуплые семена не учитывали).

Способы и типы опыления выделяли согласно классификации, предложенной Р. Е. Левиной (1981) [19].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Растения *G. scabra* в природе и культуре начинают цвести и плодоносить на втором – третьем году жизни. Наблюдения за растениями в культуре показали, что в пазухах верхних супротивных листьев образуется от 1–2 до 7–8 цветков. В естественных популяциях многолетние растения обыкновенно формируют один побег и 2–12 цветков. Каждый год в третьей декаде июля появляются бутоны, фаза цветения начинается в первой или во второй декадах сентября, массовое цветение – во второй и третьей декадах сентября. Продолжительность цветения в среднем составляет 30 дней (до второй–третьей декады октября). Плоды начинают созревать в конце первой или во второй декадах октября (табл. 1). В более теплом 2007 г. все фенологические фазы начались и завершились раньше, чем в 2006 г.

Изучение строения цветка у *G. scabra* и динамики его раскрытия позволяют отметить следующее. Цветки пятичленные. Околоцветник двойной. Чашечка воронковидная, до 2,0 см длиной, почти до половины рассеченная, лопасти продолговато-линейные, острые, по краю с фиолетовым оттенком. Венчик трубчато-колокольчатый, 4 см длиной, с трубкой 1,5 см шириной и отгибом до 2,5 см в диаметре, темно-синий, у основа-

Т а б л и ц а 1  
Фенология цветения *G. scabra*

Год	Бутонизация	Начало цветения	Массовое цветение	Конец цветения	Плодоношение
2006	20.07–02.08	15–24.09	23.09–07.10	09–20.10	14.10–02.11
2007	15–28.07	09–20.09	17.09–02.10	05–14.10	08–27.10

ния желтый, с синими пятнами. Лопасты венчика округло-яйцевидные, 1,0–1,2 см длиной, 0,8–1,0 см шириной. Тычиночные нити одинаковой высоты, узкоклинковидные, до 2,8 см длиной, на 1/3 прирастают к трубке венчика. Пыльники 0,5–0,6 см длиной и 0,2–0,3 см шириной. Гинецей ценокарпный, образован двумя плодолистиками. Завязь одногнёздная верхняя, около 2 см длиной, 0,5 см шириной, продолговато-линейная. Столбик пестика до 1 мм длиной, рыльце двулопастное. В основании завязи находится нектарник. Плод – сухая многосемянная невскрывающаяся паракарпная коробочка 2 см длиной, 0,6–0,8 см шириной, на капрофоре до 1 см длиной.

Цветки *G. scabra* собраны в сложное соцветие. Соцветие – фрондозный закрытый тирс с элементарными дихазиями в пазухах супротивных листьев. В верхней части соцветия междоузлия укорочены.

При раскрытии цветка 5 тычинок сначала вплотную прижаты к пестику, а пыльники – к рыльцу, в это время пыльца уже начинает высыпаться. Пыльники располагаются выше рыльца на 0,2–0,4 см, но лопасти рыльца еще не сомкнуты. Когда заканчивается высыпание пыльцы, цветок находится в раскрытом состоянии уже 1–2 дня, столбик пестика вытягивается, пестик становится равным тычинкам по высоте или превышает их, тычиночные нити отгибаются и отводят пыльники от столбика, рыльце, в свою очередь, разворачивает лопасти одновременно с отгибанием тычинок. Поверхность рыльца с этого момента может принимать пыльцу.

Изучение пыльцевых зерен у *G. scabra* показало их высокую жизнеспособность в течение пяти дней от момента раскрытия венчика цветка – 94, 91, 89, 88, 85 % соответственно. На 20-й день пыльца практически утрачивает жизнеспособность (6,6 %).

Для цветка *G. scabra* характерна дихогамия в форме протандрии, препятствующая самоопылению, – пыльца в цветке высыпается за 1–2 дня до того, как начинают отгибаться лопасти рыльца. Расположение цветков на побеге на разной высоте способствует разделению во времени и в пространстве созревания мужской и женской частей цвет-

ка, в соцветии цветки раскрываются сверху вниз. Протандрия и разное расположение цветков в пространстве являются признаками, характерными и для всего рода *Gentiana* [20–23].

Во время наблюдения за процессом цветения *G. scabra* замечено, что тычинки отгибаются и это предотвращает их контакт с рыльцем пестика. Сомкнутое расположение зрелых пыльников в начале цветения выгодно для сбора и переноса пыльцы насекомыми на цветки других растений или на цветки этой же особи. Отгибание тычинок при созревании рылец делает последние более доступными для насекомых-опылителей, высыпающейся пыльцы в этот момент уже мало.

Срок цветения одного цветка около 10 дней, для всего растения – около 30. Цветок обычно раскрывается в 9:00–11:00, закрывается в 19:00–21:00 ч. В облачную, дождливую погоду и при снижении температуры воздуха цветки раскрываются позже и закрываются раньше. Если прекращается дождь и появляется солнце, цветок открывается обычно около полудня, а вечером снова закрывается. За два дня до окончания своего цветения цветки раскрываются позже и закрываются раньше, чему сопутствует атрофия лепестков, лопасти рыльца полностью разворачиваются и загибаются вниз. Это показывает, что климатические факторы влияют на цветение растений данного вида.

По мнению Хе Япин (2006), факторы среды – осадки, ветер, температура – приводят к адаптационной эволюции признаков цветка [24]. Открытие и закрытие венчика является реверсивным движением, которое Хе Япин определил как “временное закрытие”. Феномен закрытия венчика является общим признаком для видов рода *Gentiana* [4, 20, 22, 23]. Временное закрытие цветка уменьшает попадание дождя на пыльцу и является, таким образом, приспособлением растения к плохой погоде [22]. Кроме того, в закрытом венчике поддерживается более или менее постоянная температура, что благоприятно сказывается на развитии семязачатков, обеспечивая созревание семян в более короткие сроки.

Т а б л и ц а 2  
Проверка рецептивности рылец *G. scabra*

Цветков, шт.	Период от раскрытия рыльца до опыления, дни	Плодов, шт.	Плодопродуктивность, %	Доля выполненных семян, %
27	1	26	96	98
32	2	31	97	98
22	4	19	86	95
17	6	13	76	80
16	8	4	25	26
11	10	3	7	22
7	12	0	0	0

Поверхность рыльца после разворачивания лопастей не имеет видимой экскреции, после опыления рыльце меняет окраску и из бело-зеленого постепенно становится фиолетовым. Данные проверки рецептивности рыльца представлены в табл. 2. Результаты показывают, что через 6 дней после раскрытия цветка рыльце все еще может принимать пыльцу. В этом случае плодопродуктивность составляет 76 %, доля выполненных семян достигает 80 %. Через 8 дней после раскрытия цветка плодопродуктивность и доля выполненных семян значительно снижаются (см. табл. 2).

Пыльца созревает к моменту раскрытия венчика цветка, и часть пыльцы начинает высыпаться. Когда цветок раскрывается в первый раз, начинается обильное высыпание пыльцы из пяти тычинок. Пока тычинки сомк-

нуты вокруг пестика, лопасти рыльца не отогнуты. Хотя насекомые посещают цветки, рыльце не может принимать пыльцу, опыления не происходит. После того как лопасти отгибаются и поверхность рыльца доступна, уже почти вся пыльца данного цветка высыпается из пыльников.

В крупном и ярком цветке *G. scabra* образуются обильно пыльца и нектар, поэтому цветки посещаются различными насекомыми. В ходе наблюдений мы зарегистрировали 11 видов насекомых и 2 вида пауков. Они относятся к семи отрядам и девяти семействам (табл. 3).

Трипсы – главные обитатели в цветках *G. scabra*, они ползают в основании цветка, собирая нектар. По внутренней стенке венчика трипсы забираются в цветок, который находится в стадии зрелых тычинок, поэто-

Т а б л и ц а 3  
Насекомые, обнаруженные в цветках *G. scabra*

Отряд	Семейство	Число видов	Русское название
Hymenoptera	Bombicidae	2	Шмели
	Formicidae	1	Муравьи
Diptera	Calliphoridae	1	Мухи
	Syrphidae	1	»
Thysanoptera	Thripidae	2	Трипсы
Hemiptera	Pentatomidae	1	Клопы
Coleoptera	Scarabaeidae	1	Скарабеи
Lepidoptera	–	2	Бабочки
Aranei	Araneidae	2	Пауки

Выявление основного типа опыления цветков *G. scabra*

Метод обработки	Цветков, шт.	Доля завязавшихся плодов, %
Кастрация цветков без изоляции	15	60
То же с изоляцией	21	0
Изоляция бутонов	20	5
Искусственное самоопыление с изоляцией	26	89
Искусственное опыление между разными растениями	17	88
Естественное опыление	90	64

му возможность переноса пыльцы ими очень мала. Муравьи и другие ползающие насекомые посещают цветки также с целью сбора нектара. Мухи и бабочки только задерживаются на венчике, вероятно, греясь на солнце [25]. Пауки и клопы отмечены на наружной стороне венчика, их роль в опылении не ясна.

Основными насекомыми-опылителями цветков *G. scabra* являются шмели. Сначала они облетают цветки, потом забираются через зев венчика в цветок и собирают нектар. Обсыпанный пыльцой шмель перелетает на другой цветок в соцветии или улетает на другое растение. На сбор нектара с одного цветка шмель тратит в среднем 10 с. Заползая в венчик, он сначала пробирается между тычинками. Во время сбора нектара поворачивается в трубке венчика, иногда не поворачивается, собрав нектар, улетает. Следовательно, во время сбора нектара грудь и брюшко шмеля касаются тычинок и рыльца, особенно во время ползания и поворачивания в цветке, а также при выходе из цветка. В этот момент осуществляется контакт между частями цветка (тычинками и пестиком) и телом насекомого. Каждый цветок посещается шмелями на протяжении всего периода цветения. Можно утверждать, что для *G. scabra* основным способом опыления является энтомофилия.

Температура, влажность и осадки оказывают влияние на поведение насекомых-опылителей. До 10 ч утра температура сравнительно низкая и роса обильная, поэтому насекомые редко посещают цветки утром. После 10 ч температура начинает повышаться, роса испаряется и активность насекомых уве-

личивается. В полдень при наиболее высокой температуре насекомые-опылители малоактивны. В случае сильного ветра и в дождь насекомые-опылители не посещают цветки, но в солнечный день после ливня деятельность насекомых активизируется.

Для определения типа опыления цветков *G. scabra* применяли изоляцию и искусственное опыление. В кастрированных изолированных цветках плоды не образовались. Среди цветков, изолированных до начала цветения (в бутонах), обнаружено 5 % плодов (табл. 4), что свидетельствует о способности цветков к автофилии без посредников переноса пыльцы. Самоопыление наблюдали и у других видов рода *Gentiana* [21, 26]. Низкая доля плодообразования показывает, что автогамия не является основным типом самоопыления *G. scabra*.

В случае естественного опыления (без кастрации и изоляции) и при кастрации без изоляции плоды завязали более 60 % цветков (см. табл. 4), это могло произойти только в результате перекрестного опыления цветков насекомыми. Полученные результаты позволяют выявить основной тип опыления – ксеногамию, причем не исключена гейтоногамия. Это можно утверждать на основе наших наблюдений перелета шмеля на другой цветок в соцветии, а также наличия более высокой доли образующихся плодов в случае естественного опыления (см. табл. 4).

При искусственных перекрестном опылении и автофилии завязывается около 90 % плодов. Искусственное опыление можно проводить в условиях культуры для получения большого количества семян, которые мож-

но использовать для выращивания *G. scabra* на плантациях.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты изучения цветения и экологии опыления *G. scabra* показали, что для данного вида характерны цветки энтомофильной организации. Выявлено 13 видов возможных агентов переноса пыльцы, из которых основными являются шмели. Энтомофилия – основной способ опыления. Дихогамия цветков препятствует, но не исключает автофилию. В экстремальных погодных условиях и при малой активности опылителей автофилия может быть дополнительным способом опыления.

*G. scabra* способна временно закрывать цветки, что является экологической адаптацией к неблагоприятным условиям среды.

Основной тип опыления цветков – ксеногамия, которая совмещается с гейтоногамией, так как цветки в соцветии разновозрастные, соцветие длительно цветущее. Автогамия – дополнительный тип опыления.

Авторы благодарят сотрудников научного музея ДВГУ С. М. Даркину К. А. Остапенко за помощь, оказанную в определении видового состава насекомых-опылителей цветков *G. scabra*.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Dafni A. Pollination Ecology. N.Y.: Oxford University Press, 1992. 157 p.
2. Liu Shen-e. Flora of herbaceous plants of North-East region of China. Beijing: Science, 1981. Т. 7. 267 p.
3. Харкевич С. С. Горечавковые *Gentianaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1995. Т. 7. С. 253–279.
4. Liu Ming-yuan, Wang Dong, Du Xiao-wei. Plant Biology of Chinese Root Drugs. Beijing: Agriculture, 1995. 226 p.
5. Guo Rui, An Wei-jian, Gao Yuan-tai. Studies on botanical origin of Chinese herb *Gentiana* and its textual research // Chinese Traditional and Herbal Drugs. 2001. Vol. 32, N 11. P. 1039–1043.
6. Лавренов В. К., Лавренова Г. В. Полная энциклопедия лекарственных растений. СПб.: Изд. Дом “Нева”, М.: ОЛМА-ПРЕСС, 1999. 736 с.
7. Song Chun-qing, Yang Xiao-feng, Hu Zhi-bi. The Metabolism of Gentiopicroside by Human Intestinal Bacteria // Lishizhen Medicine and Materia Medica Research. 2001. Vol. 12, N 1. P. 1–2.
8. Liu Zhan-wen, Chen Chang-xun, Jin Ruo-min et al. Studies on liver-protection and promoting bile secretion of gentiopicroside // Chinese Traditional and Herbal Drugs. 2002. Vol. 33, N 1. P. 47–50.
9. Карпович В. Н. Фитохимическое исследование забайкальских видов горечавковых // Вопросы фармакогнозии: труды ЛХФИ. 1960. Т. 12, вып. 1. С. 201–208.
10. Туманян С. А. Об анатомическом строении некоторых видов *Gentiana* секции *pneumonanthe* Neck. // Бюл. Глав. бот. сада. 1970. Вып. 75. С. 45–49.
11. Зуев В. В. К систематике семейства *Gentianaceae* в Сибири // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 9. С. 1296–1305.
12. Захарова И. П. К вопросу о дифференциации “широколистных” горечавок (*Gentiana* L.) секции *pneumonanthe* Bunge. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 1. С. 93–95.
13. Zhao Yong-huan, Zhu Gui-hua, Zhao Hai-ying et al. Study on the extraction methods of gentin effective composition // J. of Heilongjiang August First and Reclamation University. 1997. Vol. 9, N 3. P. 83–84.
14. Yao Yuan, Fu Jun-fan, Wang Zong-ren et al. Studies on Occurrence Pattern of Rough Gentian Leaf Blight and Its Control // J. of Shenyang Agricultural University. 1999. Vol. 30, N 5. P. 511–513.
15. Liu Ming-tao, Han Zhi-chao, Zhang Zhang. Study on the chemical constituents of *Gentiana scabra* Bunge // Ibid. 2005. Vol. 22, N 2. P. 103–104.
16. Arroyo M. T. K., Armesto J. J., Primack R. B. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile II. Effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities // Plant Syst. Evol. 1985. Vol. 149, N 3. P. 187–203.
17. Голубинский И. Н. Биология прорастания пыльцы. Киев: Наук. думка, 1974. 345 с.
18. Hu Shi-yi. Experimental methods in plant embryology (I): Pollen vital capacity testing // Botanical bull. 1993. Vol. 10, N 2. P. 60–62.
19. Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 96 с.
20. Webb C. J., Littleton J. Flower longevity & protandry in two species of *Gentiana* (*Gentianaceae*) // Annals of Missouri Botanical Garden. 1987. Vol. 74, N 1. P. 51–57.
21. Spira T. P., Pollak O. D. Comparative reproductive biology of alpine biennial & perennial *Gentianas* (*Gentiana*: *Gentianaceae*) in California // American J. of Botany. 1986. Vol. 73, N 1. P. 39–47.
22. Bynum M. R., Smith W. K. Floral movement in response to thunderstorms improve reproductive effort in the alpine species 9 *Gentiana algida* (*Gentianaceae*) // American J. of Botany. 2001. N 88. P. 1088–1095.
23. Petanidou T., Ellis-Adam A. C., Nijs J. C. M., Oostermeijer J. G. B. Differential pollination success in the course of individual flower development & flowering time in *Gentiana pneumonanthe* L. (*Gentianaceae*) // Botanical J. of Linnean Society. 2001. Vol. 135, N 1. P. 25–33.
24. He Ya-ping, Fei Shi-min, Liu Jian-quan et al. Studies of Breeding System of *Gentiana straminea* // J. of

- Sichuan Forestry Science and Technology. 2006. Vol. 27, N 2. P. 5–10.
25. Hocking B., Sharplin C. D. Flower basking by arctic insects // Nature. 1965. Vol. 286, N 2. P. 215.
26. Sun Yan, Wang Chen, Liu Ying et al. The primary report of cross-breeding between three original species of Guan-Longdan and their variations // Natural Sciences J. of Harbin Normal University. 2003. Vol. 19, N 5. P. 99–101.

## Flowering and Ecology of Pollination of *Gentiana scabra* Bunge (*Gentianaceae* Dumort.) in the South of the Primorsky Territory of Russia

SUN' YAN' <sup>1, 2</sup>, N. A. TSARENKO<sup>1, 3</sup> S. V. NESTEROVA<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Far East State University  
690950, Vladivostok, Oktyabr'skaya str., 27  
E-mail:

<sup>2</sup> Heilutszyan University  
150080, China, Kharbin, Syuefu str., 74

<sup>3</sup> Botanical Garden Institute FEB RAS  
690024, Vladivostok, Makovsky str., 142

The objective of the research was to study phenology and the process of flowering of *Gentiana scabra* Bunge. Flowers in raceme blossom out from top downward. The flowering period of one flower is 10 days, and that of the whole plant is 30 days. 13 species of possible agents for pollen transference are found. It is shown that bumble-bees are the primary pollinating insects. Stigma receptivity to pollen decreases significantly 8 days after unfolding of stigma. *G. scabra* flowers are capable of self-pollination. The main type of pollination of *G. scabra* flowers is xenogamy which is consistent with geitonogamy.

**Key words:** *Gentiana scabra*, flowering, ecology of pollination, strategy in the area of reproductive biology, Primorsky Territory.