

УДК 581.162.3:581.46:582.572.7

М.А. Черткова, С.А. Шумихин

ОСОБЕННОСТИ АНТЭКОЛОГИИ *GLADIOLUS* × *HYBRIDUS* HORT., *GL. GARNIERI* KLATT, *GL. CALLIANTHUS* MARAIS, *GL. TENUIS* BIEB. И *GL. IMBRICATUS* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В ПРЕДУРАЛЬЕ

В статье описаны особенности антэкологии 5 видов гладиолуса (*Gladiolus* × *hybridus* hort., *Gl. garnieri* Klatt, *Gl. callianthus* Marais, *Gl. tenuis* Bieb. и *Gl. imbricatus* L.). Выяснено, что все исследованные виды гладиолуса – растения энтомофильные, перекрестноопыляемые, с сохранившейся способностью к автогамии. Изученные виды гладиолуса (за исключением *Gl. callianthus*) в условиях Приуралья активно посещаются представителями отряда перепончатокрылые, в основном шмелями. Предпосылкой ксеногамии является геркогамия, которая наиболее ярко представлена в цветках *Gl. garnieri* и *Gl. × hybridus*. Для цветков гладиолусов характерно явление дигогамии, представленной двумя формами – протерандрией (*Gl. tenuis*, *Gl. imbricatus*, *Gl. garnieri* и *Gl. × hybridus*) и протогинией (*Gl. callianthus*). Морфологически выраженная протерандрия далеко не всегда предотвращает самоопыление. Автогамия при этом может происходить при неудавшемся перекрестном опылении на 4-5-й стадиях цветения цветка. Самоопылению способствуют, во-первых, период совмещения тычиночной и рыльцевой стадий цветения цветка в течение 5–72 ч у разных видов и, во-вторых, изменение взаимного расположения пыльников и рыльца в конце цветения цветка, когда становится возможной контактная автогамия.

Ключевые слова: гладиолус, *Gladiolus* × *hybridus* hort., *Gladiolus garnieri* Klatt, *Gladiolus callianthus* Marais, *Gladiolus tenuis* Bieb., *Gladiolus imbricatus* L., антэкология.

Важнейшим этапом селекционной работы с любой цветочной культурой является изучение способа ее размножения и биологии цветения [1]. Декоративные геофиты, например представители рода *Gladiolus* L., в этом отношении уникальны, поскольку в культуре, размножаемой преимущественно вегетативно, они, как правило, не потеряли способность к половому размножению. Большинство выращиваемых в настоящее время декоративных геофитов имеют сложное гибридное происхождение и, приступая к селекционной работе, часто приходится сталкиваться с изначально сложным природным или полученным на ранних этапах селекции полигенным контролем признаков в полиплоидном хромосомном наборе, нередко объединяющем генетический аппарат нескольких исходных видов-прародителей. Это относится, например, к гладиолусу гибридного (*Gladiolus* × *hybridus* hort.), который является результатом многоступенчатой межвидовой гибридизации. Многочисленные сорта гладиолуса гибридного по своей природе являются аллотетраплоидами ($2n = 60$). Они заимствовали от дикорастущих предков многие полезные признаки. Однако формообразующий и особенно адаптивный потенциал использования в селекции гладиолуса гибридного межвидовых скрещиваний еще далеко не исчерпан. Тем не менее ввиду недостаточной изученности или противоречивости сведений, касающихся антэкологических особенностей видового и сортового ассортимента гладиолуса, возникает проблема невозможности полной мобилизации гибридологического метода. Поэтому, приступая к селекционной работе с гладиолусами, необходимо тщательно изучить морфологические особенности цветков и соцветий, а также их биологию с точки зрения содействия процессу опыления.

Целью данной работы являлось изучение особенностей антэкологии 5 видов гладиолуса (*Gladiolus* × *hybridus* hort., *Gl. garnieri* Klatt, *Gl. callianthus* Marais, *Gl. tenuis* Bieb. и *Gl. imbricatus* L.) для использования в селекции.

Материал и методы исследований

Антэкологические исследования проводились в 2007, 2008 и 2014 гг. в Ботаническом саду имени профессора А.Г. Генкеля Пермского государственного национального исследовательского университета, в коллекции которого насчитывается 6 видов рода *Gladiolus* L., а также 133 сорта гладиолуса гибридного. Морфологические особенности и динамику распускания цветков изучали у 5 видов: *Gl. × hybridus* hort., *Gl. garnieri* Klatt, *Gl. callianthus* Marais, *Gl. tenuis* Bieb. и *Gl. imbricatus* L.

Основой для проведения антэкологических исследований послужила методика, впервые разработанная А.Н. Пономаревым [2]. У каждого вида наблюдения проводили в период массового цветения одновременно за 5–40 цветками, ежедневно с 8 ч до 22 ч, начиная с момента распускания бутона до увядания цветка. Каждый час отмечали топографию и взаимное расположение друг относительно

друга генеративных органов цветка (пыльников и рыльца), а также ключевые с точки зрения возможности опыления моменты, например выделение пыльцы, сегментация лопастей рыльца и т. д. Статистическая обработка результатов проводилась по методике, описанной Г.Ф. Лакиным [3].

Результаты и их обсуждение

Цветок гладиолуса зигоморфный, трубчатый, обоеполый. Тычинок – 3, тычиночные нити длинноизогнутые, свободные, прикрепленные к зеву околоцветника, рыльце трехраздельное, располагается над пыльниками [4].

Цветки гладиолусов имеют типичный энтомофильный облик. Их размеры зависят от принадлежности к тому или иному виду. Самые мелкие они у *Gl. tenuis* и *Gl. imbricatus* (в среднем 3,48 см и 3,54 см соответственно). Наиболее крупные цветки у *Gl. × hybridus* – до 14 см и более. Средних размеров (5–5,5 см) цветки у *Gl. garnieri*. Эти виды обладают короткой (около 1 см), изогнутой трубкой венчика. Цветки у изученных видов яркоокрашенные, с пятнами и многочисленными штрихами – указателями нектара, причем наибольшее разнообразие окрасок встречается у *Gl. × hybridus*. Среднего размера, до 8 см, цветки *Gl. callianthus* отличаются наличием приятного аромата, а также более длинной, до 5 см, трубкой околоцветника.

В природе южноафриканские виды гладиолуса энтомофильны и опыляются пчелами, длиннохоботными мухами, бабочками, молями и жуками из семейства *Scarabaeidae*. Кроме того, для некоторых видов отмечается орнитофильное опыление птицами из отряда *Passeriformes* [5]. В условиях Приуралья изученные виды гладиолуса (за исключением *Gl. callianthus*) активно посещаются представителями отряда перепончатокрылые, в основном шмелями. Цветки *Gl. callianthus* несут набор признаков, свидетельствующих об их опылении в природных условиях молями [5]. У них относительно крупный, бледной окраски душистый цветок с длинной трубкой околоцветника. Именно поэтому в условиях средней полосы, не найдя подходящих опылителей, как правило, этот вид семян не завязывает.

У изученных видов гладиолуса раскрытие цветков в соцветиях происходит в акропетальном направлении, от основания к вершине. У гладиолуса гибридного они раскрываются ежедневно, у остальных видов – через день. У гладиолуса гибридного максимальное количество одновременно раскрытых цветков в соцветии варьирует от 3 до 10 в зависимости от сорта [6], у остальных видов – от 2 до 4. Наименьший срок функционирования цветка (3–4 дня) отмечен у *Gl. tenuis*, *Gl. imbricatus*. Максимальная продолжительность цветения отдельного цветка выявлена у гладиолуса гибридного (6–7 дней). В этом отношении *Gl. garnieri*, *Gl. callianthus* занимают промежуточное положение; период цветения цветка у них составляет 5–6 дней.

Весь период функционирования цветка гладиолуса можно условно разделить на 5 ключевых стадий: 1) раскрытие цветка; 2) рост генеративных органов; 3) готовность к опылению; 4) опыление; 5) увядание цветка.

У всех изученных видов раскрытие цветка (первая стадия) продолжается в течение одного дня с начала распускания бутона.

Вторая стадия (рост генеративных органов) наблюдается с начала раскрытия цветка в течение 1–2-го дней цветения и заключается в удлинении тычиночных нитей и столбика (табл.).

Для цветков гладиолуса характерно явление геркогамии – пространственного разобщения мужских и женских генеративных органов, причем у разных видов оно выражено в разной степени. Наиболее ярко геркогамия представлена в цветках *Gl. garnieri*, в которых расстояние между пыльниками и рыльцем достигает максимального значения 12,6 мм во 2-й день цветения, причем это происходит в основном за счет удлинения столбика пестика. У гладиолуса гибридного расстояние между пыльниками и лопастями рыльца увеличивается в течение первых 3 дней от начала распускания цветка в среднем с 0,4 мм в 1-й день до 9,7 мм на 3-й день цветения.

Удлинение тычиночных нитей и столбика у *Gl. tenuis* и *Gl. imbricatus* происходит пропорционально на 2,4–3,2 мм в течение первых 3 дней цветения. Особенности морфологии, схожесть биологии, экологии и особенностей цветения подтверждают данные о близком родстве этих видов [7] или даже их видовой идентичности [8]. Цветки *Gl. callianthus* отличаются от других исследованных видов наиболее длинной трубкой венчика и соответственно удлинненными в сравнении с другими видами генеративными органами. Однако геркогамия у *Gl. callianthus*, как и у *Gl. tenuis* и *Gl. imbricatus*, выражена достаточно слабо: расстояние между пыльниками и лопастями рыльца не превышает 6 мм.

Динамика изменения размеров генеративных органов в цветках 5 видов гладиолуса, мм

| День цветения | Вид / Признак | <i>Gl. × hybridus</i> | <i>Gl. garnieri</i> | <i>Gl. tenuis</i> | <i>Gl. imbricatus</i> | <i>Gl. Callianthus</i> |
|---------------|---------------------------------------|-----------------------|---------------------|-------------------|-----------------------|------------------------|
| | | | | | | |
| 1-й | Размер тычинок (M±m) | 40,2±0,8 | 41,4±0,8 | 21,3±2,3 | 22,8±1,0 | 119,0±20,0 |
| | Размер пестика (M±m) | 40,6±1,4 | 47,0±2,5 | 24,0±4,2 | 25,3±1,6 | 115,5±22,5 |
| | Расстояние между пестиком и тычинками | 0,4 | 5,6 | 2,7 | 2,5 | 3,5 |
| 2-й | Размер тычинок (M±m) | 42,7±0,7 | 44,2±0,9 | 25,2±0,9 | 24,6±0,5 | 126,0±25,0 |
| | Размер пестика (M±m) | 51,7±1,3 | 56,8±1,0 | 28,4±1,1 | 27,0±0,5 | 120,0±25,0 |
| | Расстояние между пестиком и тычинками | 9,1 | 12,6 | 3,2 | 2,4 | 6 |
| 3-й | Размер тычинок (M±m) | 43,4±0,6 | 45,8±1,0 | 25,2±0,9 | 24,6±0,5 | 126,0±25,0 |
| | Размер пестика (M±m) | 53,1±1,2 | 58,0±1,4 | 28,4±1,1 | 27,0±0,5 | 120,0±25,0 |
| | Расстояние между пестиком и тычинками | 9,7 | 12,2 | 3,2 | 2,4 | 6 |
| 1-й–3-й | Прирост тычинок (M±m) | 5,9±0,8 | 11,6±1,0 | 5,6±1,8 | 4,4±0,4 | 8,0±2,5 |
| | Прирост пестика (M±m) | 15,5±0,9 | 19,2±2,3 | 5,0±0,0 | 6,6±0,6 | 6,0±0,6 |

Таким образом, вследствие неравномерного роста генеративных органов у гладиолуса осуществляется пространственная изоляция воспринимающей поверхности рылец и пылящих тычинок, способствующая перекрестному опылению и предотвращающая самоопыление.

Третья стадия развития цветка (стадия готовности к опылению) наступает в разное время и происходит по-разному у исследованных видов. У 4 из них (кроме *Gl. callianthus*) во 2-й день цветения в 10–11 ч в цветках начинается интенсивное выделение пыльцы (пыление). Пыльники тычинок вскрываются продольной щелью в направлении, противоположном воспринимающей поверхности рыльца. У *Gl. tenuis* и *Gl. imbricatus* пыльники усыхают уже на 3-й день цветения цветка, а у *Gl. garnieri* – на 4-й день. При этом тычиночная стадия цветения цветка у данных видов завершается. У *Gl. × hybridus* пыльца продолжает выделяться вплоть до 5-го дня функционирования цветка [6].

Одновременно с экспонированием пыльцы в цветках происходят сегментация лопастей рыльца и появление на них капель жидкого секрета, что является признаком их готовности к опылению. При этом рыльце готово к опылению, но располагается гораздо выше пыльников, то есть вне зоны доступа насекомых-опылителей. В это время опыление цветков хотя и возможно, однако при описанной топографии генеративных органов оно обычно не происходит. Рыльцевая стадия цветения цветка наступает у *Gl. tenuis* в среднем через 2–6 ч после начала тычиночной стадии, у *Gl. × hybridus* – через 4–13 ч. У *Gl. garnieri* и *Gl. imbricatus* разница между наступлением тычиночной и рыльцевой стадиями цветения составляет соответственно 10–17 ч и 3–8 ч. Таким образом, цветки *Gl. × hybridus* hort., *Gl. garnieri* Klatt, *Gl. tenuis* Vieb. и *Gl. imbricatus* L. протерандричны.

По иной схеме протекает стадия готовности к опылению у *Gl. callianthus*. На 2-й день цветения в промежутке между 12 ч и 15 ч первым созревает пестик, о чем свидетельствует появление капель жидкого секрета на лопастях рылец, а затем в среднем через 2–5 ч начинается интенсивное выделение пыльцы. Таким образом, можно говорить о присутствии у *Gl. callianthus* морфологически выраженной протогинии цветков. При этом в течение почти 60 часов наблюдается совмещение рыльцевой и тычиночной стадий, когда при благоприятных условиях возможно перекрестное или самоопыление. На 4-й день развития цветка тычиночная стадия цветения у *Gl. callianthus* заканчивается. Начиная стадия (опыление цветка) у *Gl. tenuis* и *Gl. imbricatus* начинается на 3-й день цветения и на 4-й день у *Gl. × hybridus*, *Gl. garnieri*. Столбик пестика начинает изгибаться вниз так, что насекомое-опылитель, посещающее цветок, не может добраться до нектара, не оставив на рыльце чужую пыльцу и, таким образом, не произведя перекрестного опыления или (реже) самоопыления в форме гейтоногамии. В конце рыльцевой стадии цветения у *Gl. × hybridus* и *Gl. garnieri*, в случае если опыление цветка не произошло, столбик пестика продолжает изгибаться вниз, минуя уровень пыльников, достигая нижней доли околоцветника, на которой в это время обычно еще сохраняются остатки высыпавшейся из пыльников пыльцы. При этом в случае самосовместимости реализуется самоопыление как резервный тип опыления цветков, как отмечено нами ранее для гладиолуса гиб-

ридного [9]. В отличие от других видов у *Gl. callianthus* столбик пестика не изгибается вниз, однако лопасти рыльца пестика, как правило, приходят в соприкосновение с пыльниками, реализуя возможность контактной автогамии.

Пятая стадия (увядание) – конечная в развитии цветка гладиолусов. Околоцветник увядает, столбик пестика продолжает загибаться вниз (за исключением *Gl. callianthus*), достигая нижней доли околоцветника, на которой в это время еще сохраняются остатки высыпавшейся из пыльников пыльцы. На протяжении этой стадии у *Gl. tenuis* и *Gl. imbricatus* постепенно исчерпывается возможность ксеногамии и в случае самосовместимости увеличивается вероятность самоопыления в форме автогамии. У *Gl. tenuis* и *Gl. imbricatus* цветки полностью увядают на 4-й день цветения, у *Gl. garnieri* и *Gl. callianthus* – на 5-й день. У гладиолуса гибридного цветение заканчивается на 6–7-й день после распускания цветка.

Заключение

Исследованные виды гладиолуса – преимущественно перекрестноопыляемые, энтомофильные растения с сохранившейся способностью к самоопылению. Энтомофильного облика крупные, ярко окрашенные, с пятнами и многочисленными штрихами – указателями нектара – цветки гладиолусов в условиях Приуралья активно посещаются представителями отряда перепончатокрылые, в основном шмелями.

Предпосылкой ксеногамии является геркогамия, наиболее характерная для цветков *Gl. garnieri*, в которых расстояние между пыльниками и лопастями рыльца пестика достигает максимального значения 12,6 мм во 2-й день цветения. У гладиолуса гибридного расстояние между пыльниками и рыльцем увеличивается в течение первых 3 дней от начала распускания цветка в среднем с 0,4 мм до 9,7 мм. Геркогамия у *Gl. callianthus*, *Gl. tenuis* и *Gl. imbricatus* выражена достаточно слабо: расстояние между пыльниками и лопастями рыльца не превышает 6 мм.

Наблюдения за ходом распускания цветка изученных видов гладиолуса показали присутствие морфологически выраженной несовершенной дихогамии, представленной двумя формами – протерандрией (*Gl. tenuis*, *Gl. imbricatus*, *Gl. garnieri* и *Gl. × hybridus*) и протогинией (*Gl. callianthus*).

Морфологически выраженная протерандрия в цветках гладиолуса далеко не всегда предотвращает самоопыление. Автогамия при этом может происходить при неудавшемся перекрестном опылении на 4–5-й стадии функционирования цветка. Этому способствуют, во-первых, отсутствие четкой временной изоляции тычиночной и рыльцевой стадий цветения цветка из-за их наложения от 5–20 ч у *Gl. tenuis* и *Gl. imbricatus* до 3 суток у *Gl. × hybridus* и, во-вторых, изменение взаимного расположения пыльников и рыльца в конце цветения цветка, когда становится возможной контактная автогамия. Гейтоногамия у гладиолуса в случае самосовместимости также вполне возможна при условии попадания пыльцы с верхних цветков соцветий на готовые к опылению рыльца пестиков нижних цветков. У *Gl. callianthus* морфологически выраженная протогиния цветков также сопровождается совмещением рыльцевой и тычиночной стадий в течение почти 3 суток с возможностью реализации перекрестного или самоопыления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дрягина И.В., Кудрявец Д.Б. Селекция и семеноводство цветочных культур. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
2. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. 1960. Т. 2. С. 9-19.
3. Лакин Г.Ф. Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
4. Гринкевич Н.Г. Биология цветения и оплодотворения гладиолуса гибридного // Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений. М.: Наука, 1978. С. 32-47.
5. Goldblatt P., Manning J. Evidence for moth and butterfly pollination in *Gladiolus* species (Iridaceae: Crocoideae) // Annals of the Missouri Botanical Garden. 2002. Vol. 89, N 1. P. 110-124.
6. Шумихин С.А., Плюснина М.А. Суточная ритмика цветения гладиолуса гибридного в условиях Предуралья // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы Всеросс. конф. Ч. 6: Экологическая физиология и биохимия растений. Интродукция растений. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 380-382.
7. Нотов А.А., Наумцев Ю.В. Шпажник черепитчатый // Биологическая флора Московской области. 2003. Вып. 15. С. 31-49.
8. Род Шпажник – *Gladiolus* L. // Флора СССР. 1935. Т. 4. С. 578-588.

9. Плюснина М.А., Шумихин С.А. Эффективность семенного размножения при различных вариантах опыления гладиолуса гибридного // Интродукция растений: теоретические, методические и прикладные проблемы: материалы Междунар. конф., посвящ. 70-летию Ботанического сада-института МарГТУ и 70-летию проф. М.М. Котова. Йошкар-Ола, 2009. С. 211-212.

Поступила в редакцию 10.04.15

M.A. Chertkova, S.A. Shumikhin

ANTHECOLOGY FEATURES OF *GLADIOLUS* × *HYBRIDUS* HORT., *GL. GARNIERI* KLATT, *GL. CALLIANTHUS* MARAIS, *GL. TENUIS* BIEB. AND *GL. IMBRICATUS* L. AT INTRODUCTION IN THE CIS-URALS

The article describes the anthecology features of 5 species of gladiolus (*Gladiolus* × *hybridus* hort., *Gl. garnieri* Klatt, *Gl. callianthus* Marais, *Gl. tenuis* Bieb., and *Gl. imbricatus* L.). All studied gladiolus species have been found to be entomophilous plants, cross-pollinated, with a preserved ability to autogamy. Studied species of gladiolus (except for *Gl. callianthus*) in the West Urals are actively visited by the insects of the order *Hymenoptera*, mainly by bumblebees (*Bombus*). A prerequisite of xenogamy is hercogamy which is most clearly represented by the flowers of *Gl. garnieri* and *Gl. × hybridus*. Dichogamy is typical for gladiolus flowers in two forms – protandry (*Gl. tenuis*, *Gl. imbricatus*, *Gl. garnieri* and *Gl. × hybridus*) and protogyny (*Gl. callianthus*). Morphologically expressed protandry doesn't always prevent self-pollination. Autogamy may occur when cross-pollination failed on the 4–5th stages of flowering. The period of alignment of the staminate and pistillate flowering stages for 5–72 hours in different species and the change in the mutual disposition anthers and stigmas of late flowering promote self-pollination.

Keywords: gladiolus, *Gladiolus* × *hybridus* hort., *Gladiolus garnieri* Klatt, *Gladiolus callianthus* Marais, *Gladiolus tenuis* Bieb., *Gladiolus imbricatus* L., anthecology.

Черткова Марина Анатольевна, аспирант

E-mail: marina.chertkova@list.ru

Шумихин Сергей Анатольевич,

кандидат биологических наук, директор Ботанического сада имени профессора А.Г. Генкеля

E-mail: botgard@psu.ru

ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», Ботанический сад имени профессора А.Г. Генкеля 614990, Россия, г. Пермь, ул. Букирева, 15

Chertkova M.A., postgraduate student

E-mail: marina.chertkova@list.ru

Shumikhin S.A.,

Candidate of Biology, Director of Botanical Garden

E-mail: botgard@psu.ru

Perm State University, Botanical Garden Bukireva st., 15, Perm, Russia, 614990