

СООБЩЕНИЯ

БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ
ALISMA PLANTAGO-AQUATICA (ALISMATACEAE)

© 2022 г. Н. А. Вислобоков^{1,*}, Е. А. Кузьмичева^{2,**}

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Биологический факультет,
кафедра высших растений
Ленинские горы, 1 стр. 12, Москва, 119234, Россия

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Ленинский пр., 33, Москва, 119071, Россия

*e-mail: n.vislobokov@gmail.com

**e-mail: kuzmicheva.evgeniya@gmail.com

Поступила в редакцию 25.01.2022 г.

После доработки 15.02.2022 г.

Принята к публикации 22.02.2022 г.

Проведены полевые наблюдения за цветущими растениями *Alisma plantago-aquatica* в Московской области. Цветок *A. plantago-aquatica* функционирует в течение одного светового дня в промежуток времени с 9:00 до 20:00. Белые лепестки имеют четко выраженную двуцветную контрастную окраску в ультрафиолетовом свете, которая, вероятно, служит указателем нектара для опылителей. Цветки активно посещали насекомые в период времени с 11:00 до 15:00. Среди посетителей были отмечены жесткокрылые (Coccinellidae), двукрылые (Drosophilidae, Hybotidae, Muscidae, Sepsidae, Syrphidae) и перепончатокрылые (Apidae) насекомые. Мухи-журчалки (Syrphidae) и пчелы (Apidae) в данном исследовании были отмечены в качестве наиболее массовых посетителей цветков. Также на их теле было обнаружено большое число пыльцевых зерен частухи, что доказывает их важную роль в опылении. Сопоставление с литературными данными по репродуктивной биологии *A. plantago-aquatica* в Бельгии, Словакии и Чехии позволяет утверждать, что журчалки являются наиболее стабильными и эффективными опылителями частухи в разных частях ареала вида. В данной работе впервые было отмечено опыление *A. plantago-aquatica* пчелами (Apidae). Эксперимент по изоляции цветков показал, что в пределах изученной популяции *A. plantago-aquatica* является самосовместимым растением, однако нуждается в участии насекомых для наиболее эффективного опыления (как самоопыления, так и перекрестного).

Ключевые слова: Московская область, опыление, плоды, пыльца, фенология, энтомофилия, Alismatales

DOI: 10.31857/S0006813622050106

Род частуха (*Alisma* L.) относится к семейству Alismataceae (Alismatales) и объединяет девять видов травянистых растений, обитающих преимущественно в северном полушарии и произрастающих в различных типах водных или околоводных местообитаний (Tzvelev, 1979¹; Haynes et al., 1998; Jacobson, Hedren, 2007; Chen et al., 2012). Известно, что большинство представителей Alismataceae являются насекомоопыляемыми растениями, однако есть предположение, что в некоторых случаях ветер может участвовать в переносе пыльцы отдельных частуховых (Daumann, 1965; Tzvelev, 1981²). Среди частуховых в родах *Damasonium* Mill., *Baldellia* Parl. и *Echinodorus* Rich. et Engelm. ex A. Gray встречаются виды, для которых

была показана самонесовместимость (Vuille, 1987, 1988; Vieira, de Souza Lima, 1997). Однако большинство представителей Alismataceae могут самоопыляться, включая несколько клейстогамных видов рода *Alisma* (Tzvelev, 1981; Haynes et al., 1998).

Частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.) достигает 60 см в высоту и произрастает по берегам водоемов, на влажных лугах и болотах (Tzvelev, 1979). Цветки *A. plantago-aquatica* собраны в крупные рыхлые соцветия, имеют яркий окольцветник и септальные нектарники (Daumann, 1964; Charlton, 1973; Haynes et al., 1998). Хотя частуха является одним из обычней-

¹ Цвелёв Н.Н. 1979. Род Частуха – *Alisma* L. – В кн.: Флора европейской части СССР. Т. IV. Л. С. 158–162.

² Цвелёв Н.Н. 1981. Семейство частуховые (Alismataceae). – В кн.: Жизнь растений. Т. 6. Цветковые растения. М. С. 12–17.

ших растений нашей флоры, ее репродуктивные органы имеют множество нетривиальных особенностей, присущих и другим представителям семейства. В целом необычно для однодольных мутовчатое (его иногда без особых оснований называют ложномутовчатым) расположение чешуй на главной оси соцветия, в пазухах которых образуются оси следующего порядка (Charlton, 1973). Редко у однодольных встречается столь резкая структурная и функциональная дифференциация элементов околосветника на чашелистики и лепестки (Remizowa et al., 2010). Как и у большинства других однодольных, в цветке частухи 6 тычинок, но они расположены совершенно иначе: в одном, а не в двух кругах. Тычинки закладываются парами, каждая из которых тесно связана с зачатком лепестка (Singh, Sattler, 1972; Iwamoto et al., 2018). Особенno необычны септальные нектарники. Септальные нектарники – уникальная особенность однодольных растений – это нектарники, которые обычно развиваются в перегородках (септах) между гнездами завязи, причем наличие септальных нектарников у однодольных коррелирует с наличием постгенитального срастания между плодолистиками. У некоторых однодольных нектарники находятся ниже уровня трехгнездной или одногнездной завязи, то есть между ножками плодолистиков (Remizowa et al., 2010). Гинецей частухи – апокарпный (тоже в целом редкая для однодольных особенность, причем, вероятно, вторичного характера) (Eber, 1934; Iggersheim et al., 2001). На первый взгляд, буквально по определению, апокарпный гинецей не может иметь септальных нектарников. Однако ниже свободных плодолистиков на радиусах между ними есть щели, в которых выделяется нектар. Они несомненно гомологичны септальным нектарникам прочих однодольных, но развиваются в цветке, где нет постгенитального срастания между плодолистиками (Van Heel, 1988). Глубокое изучение анатомического строения цветка частухи в развитии и в сравнении с родственными таксонами позволяет усомниться в апокарпии гинцеяя частухи (Sokoloff et al., 2015). Наконец, крайней необычным и не отмеченным в других семействах однодольных является тип расположения многочисленных плодолистиков частухи. Они образуют, если можно так выразиться, “треугольный круг”, то есть морфологические это один круг, но его очертания имеют вид треугольника (Van Heel, 1988; Iggersheim et al., 2001). В процессе развития цветка первыми закладываются плодолистики на вершинах треугольника (Singh, Sattler, 1972; Van Heel, 1988 Iwamoto et al., 2018). Столь большое число своеобразных особенностей цветков частухи заставляет задуматься об их возможной функциональной нагрузке. Это определяет интерес к изучению репродуктивной биологии широко распространенного вида рода – *A. plantago-aquatica*.

Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о наличии энтомофилии и самоопыления у *A. plantago-aquatica* (Daumann, 1965; Thijs et al., 2012). В данных работах были исследованы популяции частухи на территории Бельгии, Словакии и Чехии. В рамках настоящего исследования мы провели полевые наблюдения за цветущими растениями *A. plantago-aquatica* на территории России (Московская область), изучили особенности внешнего строения цветков, определили состав посетителей и опылителей цветков, провели эксперименты на наличие разных типов опыления и сравнили полученные результаты с данными, известными из литературы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые работы по изучению биологии цветения и опыления *A. plantago-aquatica* были проведены на территории Пушкинского р-на Московской обл., близ дер. Ивошино, берег водоема, 56°04'27.8"N, 38°00'00.8"E. Наблюдение за цветущими растениями проводились в период с 24.06.2020 по 07.07.2020 в дневное время в период функционирования цветка.

Для наблюдения последовательных стадий цветения и образования плодов соцветия и отдельные цветки были отмечены индивидуальными этикетками. В целом было изучено 20 соцветий (для 15 из них были получены данные по динамике цветения), а также 20 отдельных цветков. Полевые наблюдения проводили как визуально, так и с помощью фото/видео камер Pentax Optio W80, Canon 70D и Panasonic HC-VX1. В общей сложности было проведено 13 часов визуальных наблюдений, а также отснято 14 часов видеозаписи и 808 фотографий. Фото в ультрафиолетовом (УФ) свете были сделаны с помощью камеры Canon 70D при освещении УФ-лампой Uniel UV LED. Насекомые, посещавшие цветки, были пойманы с помощью эксаустера, заморены этилацетатом и зафиксированы в 96% этаноле индивидуально в пробирках объемом 1.5 мл.

Подсчет числа пыльцевых зерен на теле пойманых насекомых проводили следующим образом. Насекомое перемещали в новую пробирку объемом 1.5 мл, исходную пробирку центрифугировали на скорости 3500 об/мин в течение 10 минут. После этого со дна брали 50 мкл осадка, из которого делали временный препарат. Препарат изучали с помощью светового микроскопа Микромед-3 и подсчитывали все пыльцевые зерна на стекле. Подсчет производили отдельно для каждого пойманного насекомого. Для последующего сопоставления данных использовали средние значения числа пыльцевых зерен в расчете на одно насекомое для каждого таксона (семейства, рода) пойманых насекомых (табл. 3).

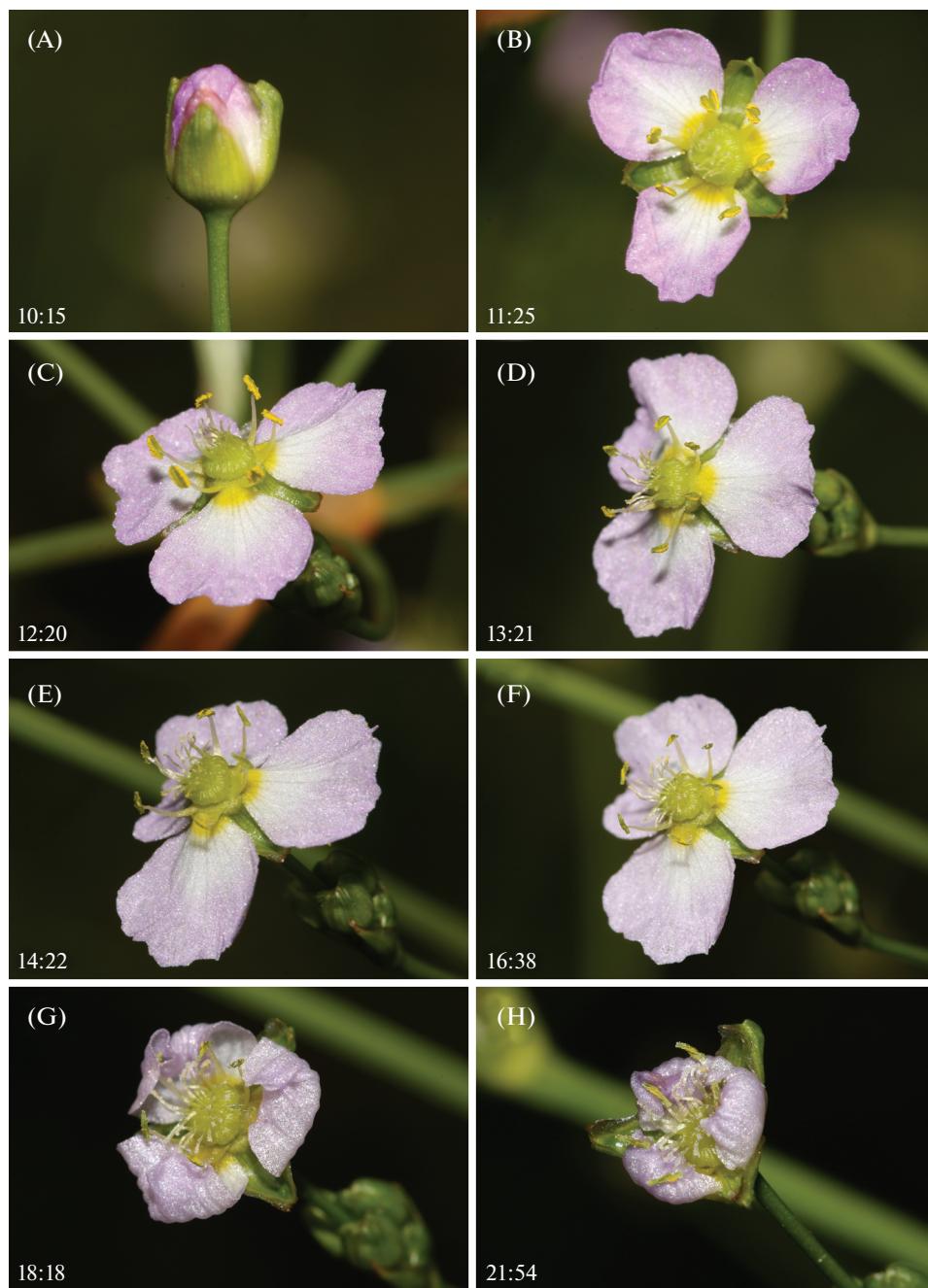


Рис. 1. Последовательные стадии функционирования цветка *Alisma plantago-aquatica*: бутон (А), открытый цветок (В–F) и увяддающий цветок (G–H). В нижнем левом углу каждого изображения отмечено время съемки.

Fig. 1. Successive stages of anthesis of a flower of *Alisma plantago-aquatica*: flower bud (A), open flower (B–F) and withering flower (G–H). Shooting time is indicated in the lower left corner of the each subpict.

Для сканирующей электронной микроскопии части растений, зафиксированные в 70% этаноле, проводили через раствор этанола и ацетона в 100% ацетон. Далее образцы подвергали сушке в критической точке (с помощью прибора Hitachi HCP-2), монтировали на столики, напыляли золотом (с помощью прибора Eiko IB-3) и изучали с помощью сканирующего электронного микро-

скопа CamScan S2 в Общекафедральной лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ.

Для проведения теста на самоопыление 25 неоткрывшихся цветков изолировали с помощью бумажных пакетиков, у 26 цветков были удалены тычинки до вскрытия, а цветки также изолированы, 30 интактных цветков составили контроль-

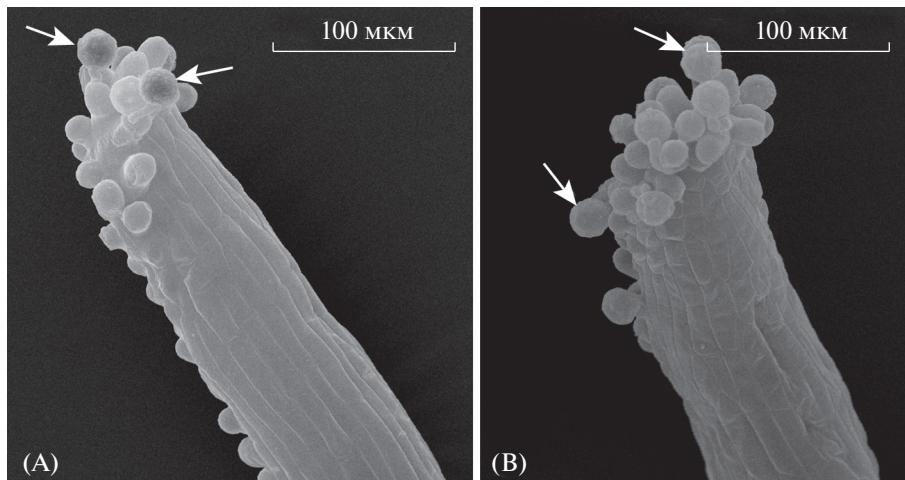


Рис. 2. Рыльцевые поверхности плодолистиков *Alisma plantago-aquatica* с пыльцевыми зернами (отмечены стрелками). Масштабный отрезок: А, В – 100 мкм.

Fig. 2. Stigma surface of *Alisma plantago-aquatica* carpels with pollen grains (arrowed). Scale bar: A, B – 100 µm.

ную группу. Через 7 дней после изоляции цветки были собраны, в них подсчитали как общее число плодолистиков, так и число плодолистиков, содержащих развивающиеся семена.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Цветок и соцветие. Цветок *Alisma plantago-aquatica* имеет 3 чашелистика, 3 лепестка, 6 тычинок и 19–30 плодолистиков, каждый из которых несет по одному семязачатку. Каждый цветок функционировал в течение одного светового дня (рис. 1). Отдельные цветки начинали открываться с 9:00, пыльники вскрывались одновременно с открыванием цветка или еще в бутоне. К 11:00 околоцветник всех наблюдаемых цветков был открыт, лепестки расправлены, а пыльники вскрыты, у основания гинецея видны капли нектара. Практически сразу после начала цветения на рыльцах пестиков визуально обнаруживались пыльцевые зерна (рис. 2), что свидетельствует об активном процессе опыления. Начиная с 14:00 пыльники большинства цветков становились заметно скрученными, за счет чего остатки пыльцы высыпались из них. В 17:00–18:00 у цветка проявлялись первые признаки старения. Лепестки начинали вянуть и усыхали. В 20:00 лепестки всех наблюдаемых цветков увядали и цветение заканчивалось.

Общее соцветие *A. plantago-aquatica* – разветвленная кисть с длинной главной осью и мутовчато расположенным боковыми веточками. Срок цветения одного растения сильно растянут (выходит за рамки нашего исследования). На одном соцветии одновременно наблюдали в открытом состоянии от 1 до 78 цветков (в среднем 21 цветок). Однако изменение числа цветков, которые

открываются в каждый последующий день на отдельном соцветии, носит сложный характер, и, вероятно, отчасти определяется погодными условиями (табл. 1).

Ультрафиолетовый рисунок. Чашелистики, тычинки и плодолистики *A. plantago-aquatica*, зеленые при дневном освещении, имеют темный оттенок при освещении УФ-светом (рис. 5). Лепестки двуцветные: в дневном свете дистальная часть белая, и небольшой участок при основании имеет желтый цвет. При освещении лепестков УФ-светом дистальные части отражают УФ, вследствие чего имеют светлый оттенок на фото. Проксимимальные участки лепестков, имеющие желтую окраску при дневном свете, имеют вид темных пятен в УФ-спектре, поскольку поглощают УФ-свет. В результате цветок под УФ-светом имеет вид светлого диска с темной серединой.

Посетители цветков. Насекомые активно посещали цветки *A. plantago-aquatica* в течение всего светового дня. Наибольшее число посетителей наблюдалось в период сразу после открытия цветков с 11:00 и до 15:00 (табл. 2). Среди посетителей были отмечены жесткокрылые (*Coccinellidae*), различные двукрылые (*Drosophilidae*, *Hybotidae*, *Muscidae*, *Sepsidae*, *Syrphidae*) и перепончатокрылые (*Apidae*) (рис. 3, 4) насекомые. Наиболее многочисленными являлись мухи из семейств *Syrphidae* и *Drosophilidae*, а также пчелы (*Apidae*). Мухи-журчалки (*Syrphidae*) в основном посещали цветки в первой половине дня (10:00–15:00), они проводили на отдельном цветке 10–20 секунд, поедали пыльцу, а также поглощали нектар. Пчелы были замечены на цветках в середине дня (12:00–15:00), они, находясь на цветке около 10 секунд, собирали пыльцевые зерна и изредка поглощали нектар. Мухи из семейства *Drosophilidae*

Таблица 1. Изменение числа одновременно открытых цветков на соцветии *Alisma plantago-aquatica*
Table 1. Number of flowers which were open simultaneously within an inflorescence of *Alisma plantago-aquatica*

Номер соцветия Number of inflorescence	Дата/Date			
	27.06.2020	28.06.2020	30.06.2020	01.07.2020
1	43	21	78	49
2	33	20	30	16
3	14	15	11	10
4	16	26	24	14
5	0	4	6	6
6	19	13	35	10
7	0	0	25	9
8	7	10	10	3
9	5	2	8	3
10	40	49	43	25
11	0	16	27	23
12	32	46	54	—
13	0	0	13	5
14	0	0	11	14
15	0	1	18	9

Таблица 2. Число посетителей (по таксонам), отмеченных на цветках *Alisma plantago-aquatica* в ходе наблюдений
Table 2. Numbers of visitors (by taxa) observed on flowers of *Alisma plantago-aquatica* during our study

Посетители Visitors	Интервал наблюдения (время суток) Interval of observation (time of day and night)											
	10:00–11:00	11:00–12:00	12:00–13:00	13:00–14:00	14:00–15:00	15:00–16:00	16:00–17:00	17:00–18:00	18:00–19:00	19:00–20:00	20:00–21:00	
Coleoptera	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	
Coccinellidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Diptera	—	7	9	7	16	10	13	—	—	4	2	
Drosophilidae	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	
Hybotidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Muscidae	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	
Sepsidae	—	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	
Syrphidae	6	10	2	4	2	—	—	—	2	1	—	
Hymenoptera	—	—	2	7	4	—	—	—	—	—	—	
Apidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Other Hymenoptera	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Продолжительность наблюдения в пределах интервала (мин) Duration of observation within each interval (min)	66	280	294	240	225	120	112	120	120	84	60	

Примечание. Знак “—” означает, что в данный интервал наблюдения на цветках *A. plantago-aquatica* не было обнаружено посетителей, относящихся к данному таксону.

Note. The symbol “—” means that visitors of the taxon were not observed in flowers of *A. plantago-aquatica* within the time interval.

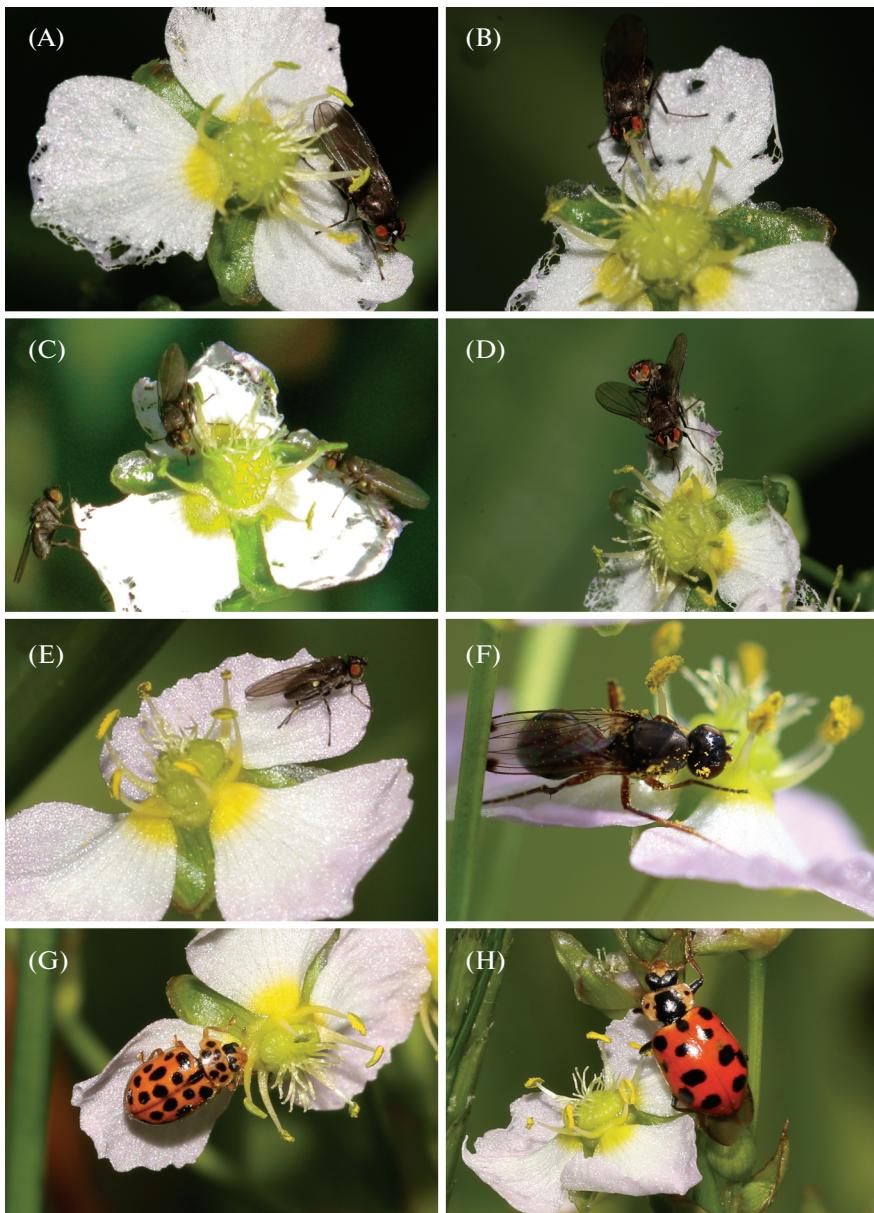


Рис. 3. Посетители цветков *Alisma plantago-aquatica*: мухи из семейства Drosophilidae (A–E), муха из семейства Sepsidae (F), жестокрылые из семейства Coccinellidae (G–H).

Fig. 3. Visitors of *Alisma plantago-aquatica* flowers: flies from Drosophilidae family (A–E), a fly from Sepsidae family (F), coleopteran insects from Coccinellidae family (G–H).

встречались на цветках в течение всего дня, однако наиболее многочисленными их посещения были в период времени от 14:00 до 17:00. Данные мухи проводили довольно продолжительное время на цветке (до нескольких часов), при этом периодически питались нектаром. В период между 14:00 и 17:00, когда листочки околоцветника еще не имели явных признаков увядания, мухи из семейства Drosophilidae активно слизывали влагу с поверхности лепестков так, что сами лепестки вскоре имели поврежденный вид. Также было отмечено, что Drosophilidae используют цветки

A. plantago-aquatica в качестве места для спаривания (рис. 3, D) и как укрытие, прячась от солнца на абаксиальной поверхности лепестков.

Пыльцевые зерна. По результатам изучения смызов с поверхности тела насекомых пыльца *A. plantago-aquatica* была обнаружена на представителях всех семейств насекомых, пойманых на цветках (табл. 3). Наибольшее среднее число пыльцевых зерен частухи подорожниковой в расчете на одно насекомое (1763 шт.) было обнаружено на теле пчел (Apidae). Также много пыльцы было найдено на теле мух журчалок (Syrphidae) –

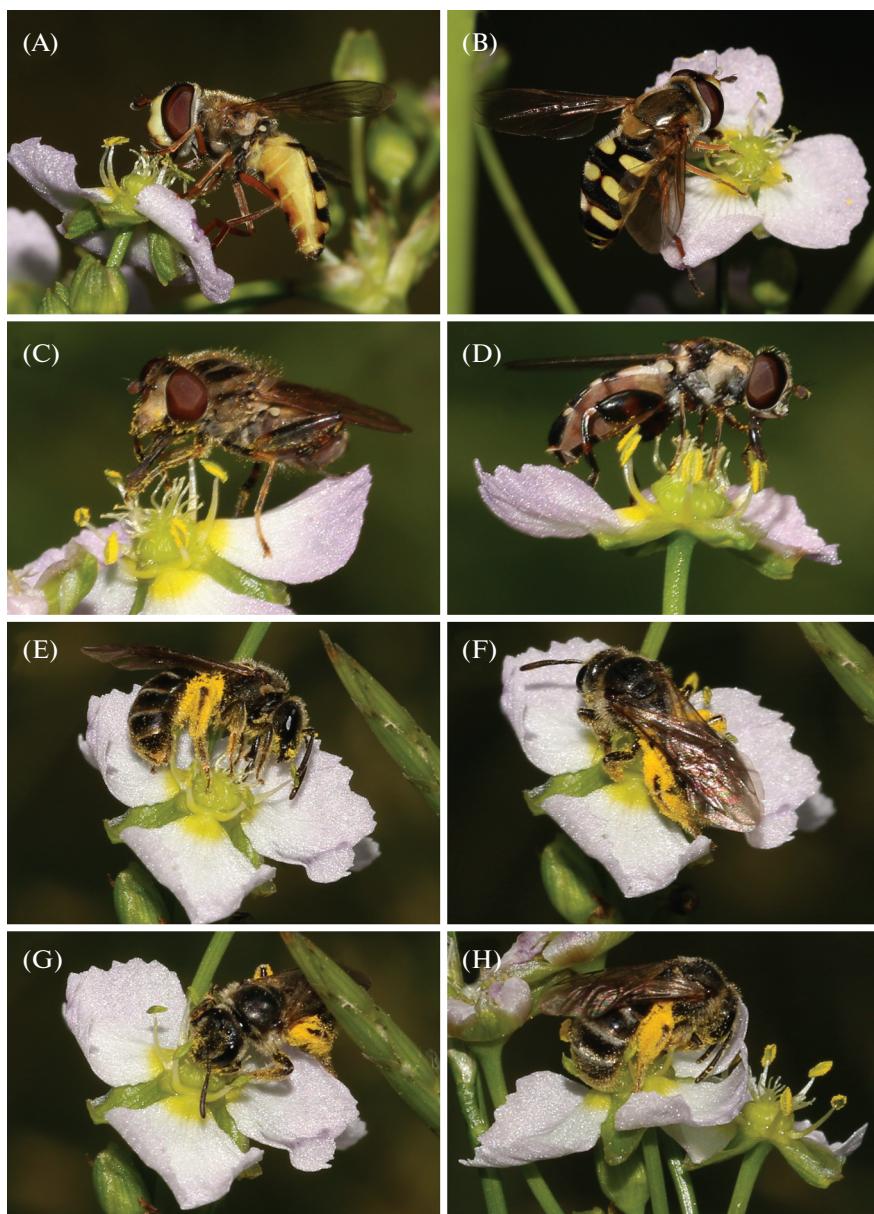


Рис. 4. Посетители цветков *Alisma plantago-aquatica*: мухи из семейства Syrphidae (А–Д), пчелы Apidae (Е–Н).

Fig. 4. Visitors of *Alisma plantago-aquatica* flowers: flies from Syrphidae family (A–D), Apidae bees (E–H).

от 70 до 674 пыльцевых зерен в среднем на одно насекомое. Пчелы и журчалки переносили как пыльцу частухи, так и пыльцу других растений. Минимальное среднее количество пыльцы *A. plantago-aquatica* было обнаружено на теле мух из семейства Drosophilidae – 1 пыльцевое зерно на особь (табл. 3).

Плоды. Эксперимент с изоляцией и кастрацией цветков показал, что у интактных цветков 98.8% плодолистиков несут оплодотворенные семязачатки (табл. 4). При изоляции цветка процент завязавшихся плодиков снижается до 91.4.

Изолированные и при этом кастрированные цветки имели 21.4% завязавшихся плодиков (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Цветки *Alisma plantago-aquatica* функционируют в течение светового дня, имеют яркий светлый околоцветник, тогда как центр цветка более темного цвета. Конtrastность окраски более четко наблюдается в УФ-свете и, по-видимому, служит в качестве указателя нектара для насекомых-опылителей. Нектар и пыльцевые зерна могут служить съедобным вознаграждением для опыли-

Таблица 3. Число пыльцевых зерен, найденных на теле насекомых, посещавших цветки *Alisma plantago-aquatica*
Table 3. Numbers of pollen grains found on bodies of visitors of *Alisma plantago-aquatica* flowers

Таксон посетителя Taxa of visitors	Число исследованных особей Number of studied insects	Всего Total		В расчете на одно насекомое Per one insect	
		Пыльцевые зерна <i>Alisma</i> Pollen of <i>Alisma</i>	Прочие пыльцевые зерна Other pollen	Пыльцевые зерна <i>Alisma</i> Pollen of <i>Alisma</i>	Прочие пыльцевые зерна Other pollen
Coleoptera					
Coccinellidae	1	47	229	47	229
Diptera					
Drosophilidae	18	24	110	1	6
Hybotidae	1	7	0	7	0
Muscidae	2	7	89	4	45
Sepsidae	2	78	5	39	3
Syrphidae (<i>Eristalis</i> sp.)	5	1407	2090	281	418
Syrphidae (<i>Neoascia</i> sp.)	1	674	153	674	153
Syrphidae (<i>Syrphus</i> sp.)	1	70	30	70	30
Hymenoptera					
Apidae	4	7053	12158	1763	3040
Other Hymenoptera	1	85	492	85	492

Таблица 4. Процент завязывания плодиков в цветках *Alisma plantago-aquatica* в разных условиях эксперимента
Table 4. Percentage of carpels developed into fruitlets in different experimental conditions

Условия эксперимента Experimental conditions	Число исследованных цветков Number of studied flowers	Среднее число плодолистиков в гинецеи Average number of carpels per gynoecium	Процент завязавшихся плодиков Fruitlet set percentage
Интактные цветки Intact flowers	30	24	98.8
Изолированные цветки Isolated flowers	25	23	91.4
Изолированные цветки с удаленными тычинками Isolated and emasculated flowers	26	22	21.4

телей. Цветение в светлое время суток, а также наличие визуальных указателей нектара свидетельствуют о том, что цветок приспособлен для опыления дневными насекомыми. Кратко перечисленные здесь особенности строения цветка *A. plantago-aquatica*, свидетельствующие о наличии энтомофилии у данного растения, были подробно изучены ранее (Daumann, 1964; Charlton, 1973). Имеются литературные данные о строении

септальных нектарников в основании гинецея (Daumann, 1964; Van Heel, 1988). Также была показана важная роль листочеков околоцветника в привлечении насекомых цветками *A. plantago-aquatica* (Daumann, 1965). Известно, что большинство представителей Alismataceae насекомоопыляемые (Tzvelev, 1981; Haynes et al., 1998). На примере североамериканского вида *Alisma subcordatum* Raf. было показано, что цветение популя-

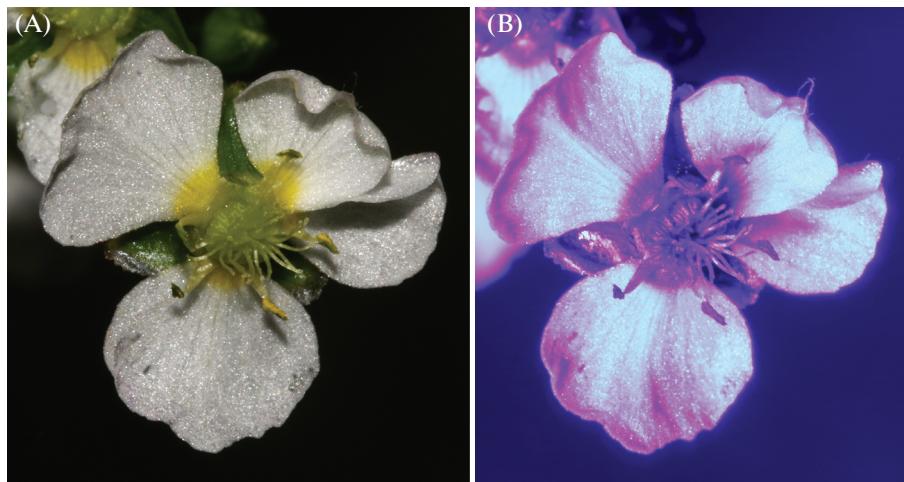


Рис. 5. Цветок *Alisma plantago-aquatica* при дневном освещении (А) и при освещении ультрафиолетовым светом (Б).
Fig. 5. Flower of *Alisma plantago-aquatica* in daylight (A) and in UV spectrum (B).

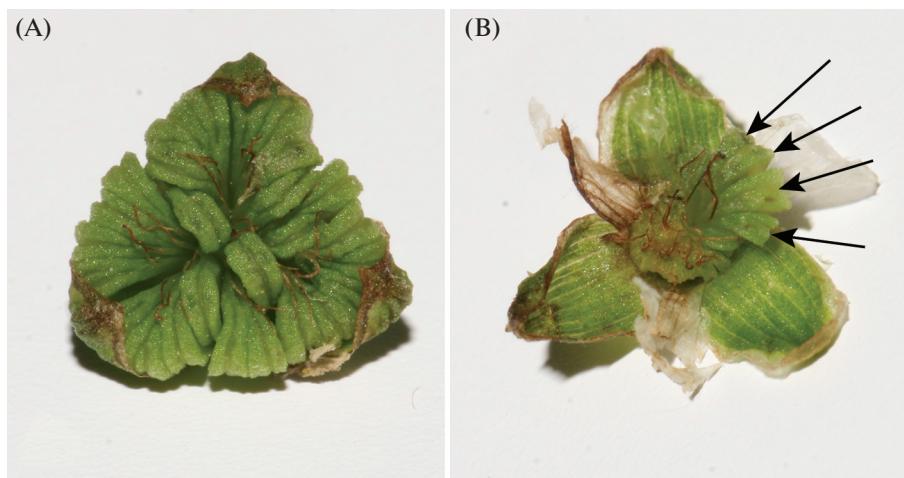


Рис. 6. Гинецей изолированного цветка (А) и изолированного кастрированного цветка (Б) через 7 дней после цветения. На рисунке В стрелками отмечены завязавшиеся плодолистики.
Fig. 6. Gynoecium of isolated flower (A) and isolated and emasculated flower (B) 7 days after flowering. Carpels developed to fruitlets arrowed on the subfigure B.

ции частухи может продолжаться до четырех месяцев (Kaul, 1985), что способствует опылению различными группами насекомых.

Поскольку на теле представителей всех семейств насекомых, пойманных нами на цветках *A. plantago-aquatica*, была обнаружена пыльца этого вида, следует признать, что все они могут играть роль в процессе опыления данного растения. Плодовые мушки (Drosophilidae), мухи-журчалки (Syrphidae) и пчелы (Apidae) в данном исследовании были отмечены в качестве наиболее массовых посетителей цветков, также на их теле были обнаружены пыльцевые зерна частухи. Эти факты дают повод рассмотреть подробнее участие

данных насекомых в качестве вероятных опылителей.

Наиболее частыми посетителями цветков *A. plantago-aquatica* были плодовые мушки из семейства Drosophilidae. Однако на теле данных насекомых было обнаружено незначительное число пыльцевых зерен частухи. Плодовые мушки питаются нектаром и выделениями лепестков частухи и проводят много времени на одном цветке, не перелетая на другой. Данное поведение говорит о том, что Drosophilidae не являются эффективными переносчиками пыльцы *A. plantago-aquatica*, но могут вносить вклад в опыление (особенно в самоопыление) за счет массового посещения цветков.

Кроме плодовых мушек также часто цветки *A. plantago-aquatica* посещали мухи-журчалки (Syrphidae). Среди пойманых журчалок были отмечены представители родов *Eristalis*, *Neoascia* и *Syrrhus*. На теле данных насекомых было обнаружено большое количество пыльцы частухи. Частота посещений и наличие пыльцы на теле позволяет сделать вывод, что журчалки (Syrphidae) являются эффективными опылителями частухи. Известно, что журчалки являются распространенными опылителями и питаются как нектаром, так и пыльцевыми зернами (Dixon, 1959; Araki et al., 2005). Согласно нашим наблюдениям, журчалки проявляли свойственное им пищевое поведение.

E. Daumann (1965) наблюдал за опылением *A. plantago-aquatica* в двух популяциях: на территории Чехии и Словакии. В качестве основных посетителей цветков в первой локации им были отмечены двукрылые из семейств Chloropidae, Scatopsidae, Lycoriidae и Agromyzidae. Во второй популяции посетителями являлись многочисленные мелкие мухи-журчалки из семейства Syrphidae (роды *Epistrophe*, *Syrrhus* и *Sphaerophoria*). Наблюдения на территории Бельгии показали, что цветки *A. plantago-aquatica* посещаются двукрылыми насекомыми из семейств Muscidae и Syrphidae (роды *Melanostoma* и *Eristalis*) (Thijs et al., 2012). Несмотря на то, что в нашем исследовании таксономический состав двукрылых посетителей несколько отличался от данных, полученных другими исследователями, приспособленность цветка для посещения именно двукрылыми насекомыми подтверждается нашими данными. Во всех исследованиях было зафиксировано массовое посещение цветков мухами-журчалками (Syrphidae). Это полностью подтверждается и нашими данными и дает основание утверждать, что журчалки являются наиболее стабильными и эффективными опылителями частухи.

Нами было отмечено посещение *A. plantago-aquatica* пчелами (Apidae), а также обнаружено большое число пыльцы частухи на их теле. Это доказывает их эффективное участие в опылении *A. plantago-aquatica*. Таким образом, в настоящем исследовании впервые показано участие пчел в опылении частухи. Для других представителей семейства Alismataceae пчелы были ранее отмечены в качестве опылителей. Например, известно, что пчелы семейства Colletidae являются специализированными опылителями южноамериканского растения *Echinodorus grandiflorus* (Cham. et Schldl.) Micheli из семейства частуховые (Vieira, de Souza Lima, 1997).

Эксперимент по изоляции цветков показал, что в пределах изученной популяции *A. plantago-aquatica* является самосовместимым растением. Для представителей семейства Alismataceae в ро-

дах *Baldellia* и *Echinodorus* известны примеры, когда подвиды одного вида могут резко отличаться друг от друга по способности к самоопылению (Vuille, 1988; Vieira, de Souza Lima, 1997). Однако в роде *Alisma*, наоборот, встречаются случаи облигатной автогамии, например у подводной формы *Alisma gramineum* Lej., а также у *Alisma wahlenbergii* (Holmb.) Juz., имеющей клейстогамные цветки (Tzvelev, 1981). Следует обратить внимание, что пыльники тычинок в цветке *A. plantago-aquatica* располагаются на одном уровне с рыльцами и находятся на расстоянии от них. При таком положении самоопыление не может произойти пассивно. Перенос пыльцы в изолированном цветке мог происходить за счет колебания растения на ветру. В результате самоопыления завязались 91.4% плодолистиков, однако данный показатель при открытом цветении и перекрестном опылении приближается к ста (98.8%). Можно сделать вывод, что цветки *A. plantago-aquatica* нуждаются в участии насекомых для наиболее эффективного перекрестного опыления, однако могут образовывать плоды, как в результате ксеногамии, так и при автогамии. E. Daumann (1965) полагал, что перенос пыльцы ветром может вносить существенный вклад в опыление *A. plantago-aquatica*. Вероятно, именно ветер способствовал переносу пыльцы из пыльников на рыльце в случае изолированных (но не кастрированных) цветков в проведенном эксперименте. Мы можем предположить, что, хотя ветер и играет роль в опылении частухи, ксеногамия и гейтоногамия *A. plantago-aquatica* определяется преимущественно насекомыми.

В изолированных цветках с удаленными тычинками завязались 21.4% плодолистиков. В данном варианте эксперимента этот показатель значительно меньше, чем при самоопылении или открытом опылении, однако не равен нулю. Подобный результат может быть интерпретирован как свидетельство наличия апомиксиса или партенокарпии у *A. plantago-aquatica*. При внимательном изучении изолированных цветков было замечено, что завязавшиеся плодолистики находятся рядом друг с другом (рис. 6, В: отмечены стрелками). Наиболее вероятно, что несколько плодолистиков были опылены в процессе кастрации (удаления пыльников) несколькими зернами, выпавшими из удаленных пыльников. Таким образом, наши данные не позволяют подтвердить или опровергнуть наличие апомиксиса в цветках *A. plantago-aquatica*, однако его наличие представляется маловероятным, поскольку не было обнаружено ранее у других представителей данного рода, а в семействе Alismataceae апомиксис отмечен лишь в роде *Sagittaria* L. (Kamelina, 2011³).

³ Камелина О.П. 2011. Систематическая эмбриология цветковых растений. Однодольные. Барнаул. 192 с.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (проект 19-14-00055). Авторы выражают благодарность Дмитрию Дмитриевичу Соколову за ценные советы при планировании полевой работы, а также по-

лезные рекомендации и предложения по оформлению статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (см. REFERENCES)

FLOWERING BIOLOGY OF *ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* (ALISMATACEAE)

N. A. Vislobokov^{a, #} and E. A. Kuzmicheva^{b, ##}

^a Department of Higher Plants, Biological Faculty, M.V. Lomonosov Moscow State University
Leninskie Gory, 1–12, Moscow, 119234, Russia

^b A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS
Leninsky prosp., 33, Moscow, 119071, Russia

[#]e-mail: n.vislobokov@gmail.com

^{##}e-mail: kuzmicheva.evgeniya@gmail.com

Field observations of flowering plants of *Alisma plantago-aquatica* were carried out in Moscow Region (Russia). The flower of *A. plantago-aquatica* remains anthetic from 9:00 a.m. to 8:00 p.m. White petals of *A. plantago-aquatica* show contrast pattern in UV light, with the pattern serving as a nectar guide for pollinators. The flowers were visited by insects in daytime from 11:00 a.m. to 3:00 p.m. Coleopteran (Coccinellidae), dipteran (Drosophilidae, Hybotidae, Muscidae, Sepsidae, Syrphidae) and hymenopteran (Apidae) insects were observed as flower visitors. Hoverflies (Syrphidae) and bees (Apidae) were noted as the most frequent visitors. A large number of pollen grains of *A. plantago-aquatica* was found on their bodies, that proves their major role in pollination of the plant. Based on original as well as literature data, we can conclude that the hoverflies are the most stable and effective pollinators of *A. plantago-aquatica* in different parts of the species habitat. The bees (Apidae) were recognized as pollinators of *A. plantago-aquatica* for the first time in this work. An experiment on flower isolation has confirmed the studied species to be a self-compatible plant. However, the plant requires insects for the most effective cross-pollination.

Keywords: Alismatales, entomophily, fruits, Moscow Region, phenology, pollen, pollination

ACKNOWLEDGEMENTS

The study is supported by the Russian Science Foundation (project no. 19-14-00055). The authors are grateful to Dmitry D. Sokoloff for help in planning of field study as well as for useful comments and suggestions on the text of the article.

REFERENCES

- Araki K., Yamada E., Ohara M. 2005. Breeding system and floral visitors of *Convallaria keiskei*. — Plant Species Biology. 20: 149–153.
- Chen L.Y., Chen J.M., Gituru R.W., Temam T.D., Wang Q.F. 2012. Generic phylogeny and historical biogeography of Alismataceae, inferred from multiple DNA sequences. — Molecular Phylogenetics and Evolution. 63 (2): 407–416.
- Charlton W.A. 1973. Studies in the Alismataceae. II. Inflorescences of Alismataceae. — Canadian Journal of Botany. 51 (4): 775–789.
- Daumann E. 1964. Zur Morphologie der Blüte von *Alisma plantago-aquatica* L. — Preslia. 36: 226–239.
- Daumann E. 1965. Insekten- und Windbestäubung bei *Alisma plantago-aquatica* L. — Österreichische Botanische Zeitschrift. 112 (3): 295–310.
<https://doi.org/10.1007/BF01372953>
- Dixon T.J. 1959. Studies on oviposition behaviour of Syrphidae (Diptera). — Trans. Royal Entom. Soc. London. 111: 37–81.
- Eber E. 1934. Karpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der Helobiae: Mit einem Anhang über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Ranales und Helobiae. — Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung. 127 (4): 273–330.
- Haynes R.R., Les D.H., Holm-Nielsen L.B. 1998. Alismataceae. — In: Flowering Plants. Monocotyledons. Berlin, Heidelberg. P. 11–18.
- Igersheim A., Buzgo M., Endress P.K. 2001. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots. — Botanical Journal of the Linnean Society. 136 (1): 1–65.
- Iwamoto A., Nakamura A., Kurihara S., Otani A., De Craene L.P.R. 2018. Floral development of petaloid Alismatales as an insight into the origin of the trimerous Bauplan in monocot flowers. — Journal of Plant Research. 131 (3): 395–407.
- Jacobson A., Hedren M. 2007. Phylogenetic relationships in *Alisma* (Alismataceae) based on RAPDs, and sequence data from ITS and *trnL*. — Plant Systematics and Evolution. 265 (1): 27–44.

- Kamelina O.P. 2011. Sistematischeeskaya embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Odnodolnye [Systematic embryology of flowering plants. Monocots]. Barnaul. 192 p. (In Russ.).
- Kaul R.B. 1985. Reproductive phenology and biology in annual and perennial Alismataceae. — Aquatic Botany. 22 (2): 153–164.
- Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J. 2010. Evolutionary history of the monocot flower. — Annals of the Missouri Botanical Garden. 97 (4): 617–645.
- Singh V., Sattler R. 1972. Floral development of *Alisma triviale*. — Canadian Journal of Botany. 50 (3): 619–627.
- Sokoloff D.D., von Mering S., Remizowa M.V. 2015. Female flower and fruit anatomy of *Turonium magellanicum*: implications for gynoecium evolution in the early divergent monocot order Alismatales. — Botanical Journal of the Linnean Society. 179 (4): 712–724.
- Thijs K.W., Brys R., Verboven H.A., Hermy M. 2012. The influence of an invasive plant species on the pollination success and reproductive output of three riparian plant species. — Biological Invasions. 14 (2): 355–365.
- Tzvelev N.N. 1979. Rod chastuha — *Alisma* L. [The genus *Alisma* L.]. — In: Flora evropeyskoy chasti SSSR [Flora of European part of USSR]. Vol. IV. Leningrad. P. 158–162 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 1981. Semeystvo chashchovye (Alismataceae) [Family Alismataceae]. — In: Zhizn rasteniy [Life of plants]. Vol. 6. Tsvetkovye rasteniya [Flowering plants]. Moscow. P. 12–17 (In Russ.).
- Van Heel W.A. 1988. On the development of some gynoecia with septal nectaries. — Blumea. 33 (2): 477–504.
- Vieira M.F., de Souza Lima N.A. 1997. Pollination of *Echinodorus grandiflorus* (Alismataceae). — Aquatic Botany. 58 (2): 89–98.
- Vuille F.L. 1987. Reproductive biology of the genus *Damasonium* (Alismataceae). — Plant Systematics and Evolution. 157 (1): 63–71.
- Vuille F.L. 1988. The reproductive biology of the genus *Baldellia* (Alismataceae). — Plant Systematics and Evolution. 159 (3): 173–183.