

## К БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ. 2. *ROBINIA PSEUDOACACIA*, *R.* × *AMBIGUA*, *R. NEOMEXICANA*

© 2012 Виноградова Ю.К.<sup>1</sup>, Ткачева Е.В.<sup>2</sup>, Бринзда Ян<sup>3</sup>,  
Майоров С.Р.<sup>4</sup>, Островский Р.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН  
127276 Москва, ул. Ботаническая, 4, e-mail: [gbsad@mail.ru](mailto:gbsad@mail.ru)

<sup>2</sup> Библиотека по естественным наукам РАН  
119991 Москва, ул. Знаменка, 11/11, e-mail: [katyusha\\_2009@mail.ru](mailto:katyusha_2009@mail.ru)

<sup>3</sup> Институт сохранения биоразнообразия и биологической безопасности Словацкого сельскохозяйственного университета в г. Нитра, Словакия  
Trieda A.Hlinku 2, 949 76 Nitra, Slovak Republic. e-mail: [Jan.Brindza@uniag.sk](mailto:Jan.Brindza@uniag.sk)

<sup>4</sup> Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова  
119899 Москва, Ленинские горы, e-mail: [saxifraga@mail.ru](mailto:saxifraga@mail.ru)

Поступила в редакцию 22.06.2012

Проведено сравнительное изучение структуры цветка трех видов рода *Robinia* L. – *R. pseudoacacia*, *R.* × *ambigua* и *R. neomexicana*. Широко натурализуемая *R. pseudoacacia*, по сравнению с двумя другими видами, имеет наименьшие размеры органов цветка на всех стадиях развития. Выявлены качественные признаки, характеризующие каждую фазу развития цветка. Проанализирован комплекс микроскопических морфологических признаков цветка (как количественных, так и качественных). Выявлены дополнительные таксономические признаки: форма пыльников, размер и форма пыльцевых зерен, а также степень фертильности пыльцы.

**Ключевые слова:** *Robinia*, строение цветка, пыльцевые зерна, фертильность, чужеродные виды.

### Введение

Род *Robinia* в современных границах включает четыре вида: *R. pseudoacacia* L., *R. hispida* L., *R. viscosa* Ventenat и *R. neomexicana* A. Gray [Isely, Peabody, 1984]. Первые три вида являются аборигенными на юго-востоке США в Аппалачах, а *R. neomexicana* имеет естественный ареал в горах юго-запада США и прилегающих районах Мексики. Внутри рода выделяют две группы: к первой относится белоцветковая *R. pseudoacacia* – диплоидный перекрестноопыляемый вид, а вторая включает преимущественно розовоцветковые *R. hispida*, *R. viscosa* и *R. neomexicana*, которые формируют триплоидные клональные расы или путем апомиксиса, или с помощью

естественного вегетативного размножения корневыми отпрысками.

Запутанность таксономии второй группы обусловлена как раз особенностями репродуктивной системы входящих в нее видов, которая ведет к образованию географических рас со слабыми морфологическими различиями. На этом основании А. Rydberg [1924], например, описал «видовое разнообразие» из 18 розовоцветковых и 2 белоцветковых видов *Robinia*. Таксономическая ревизия Isely и Peabody [1984] представляет собой более рациональный подход, учитывающий влияние самоопыления и клонального роста на внутри- и межпопуляционную изменчивость морфологических признаков.

Напротив, таксономия перекрестно-опыляемой *R. pseudoacacia* не является проблематичной, и у этого вида практически нет синонимов и внутривидовых таксонов. Установлено, что, несмотря на способность к вегетативному размножению, *R. pseudoacacia* демонстрирует очень низкую географическую изменчивость как морфологических, так и генетических признаков. Так, в естественном ареале в Аппалачах только 12% аллелей в 18 локусах атрибутировали межпопуляционную изменчивость, в то время как 88% атрибутировали внутривидовую изменчивость [Surles et al., 1989].

Наши исследования также показали, что межпопуляционная изменчивость количественных признаков плодов и семян *R. pseudoacacia* не носит клинального характера и амплитуда ее ниже, чем амплитуда индивидуальной изменчивости. Длина бобов варьирует от 2.1 до 10.7 см (в среднем 4–6 см); ширина – от 0.3 до 1.7 см (в среднем 1 см). Плод состоит из 1–16 семенных камер, однако часть семян остаются недоразвитыми, а часть повреждается вредителями; таким образом, в 1 плоде имеется в среднем от 1 до 4 жизнеспособных семян. Длина семени 4.2–5.8 мм, ширина 2.9–4.3 мм, масса 18.5–29.1 мг [Дудкина, Виноградова, 2007].

Виды различаются довольно хорошо. *R. pseudoacacia* имеет белые лепестки, отчетливо короткие зубцы чашечки, крылатый край боба и неопушенные (или слабо опушенные мягкими волосками) цветоножки, чашечки и створки бобов. У *R. hispida* веточки и цветоножки покрыты длинными жесткими волосками, прицветники без ости; листочки в числе 9–13, во взрослом состоянии гладкие с абаксиальной стороны. *R. viscosa* имеет очень заметные сидячие черноватые железки на веточках и цветоножках; листочки в числе 13–21, во взрослом состоянии гладкие с адаксиальной стороны. *R. neotexicana* является наименее специализированной и

утратила признаки, однозначно маркирующие другие виды рода. Веточки и рахис листа у *R. neotexicana* могут быть голыми, опушенными шелковистыми волосками или войлочноопушенными, но без железок; вполне развитые листочки сложного листа опушены жесткими или шелковистыми волосками с обеих сторон [Lavin, Sousa, 1995].

*Robinia pseudoacacia* – дерево высотой до 20 м. Листья длиной 20–30 см, из 7–19 эллиптических листочков. У основания сложного листа расположен прилистник, опушенный длинными желто-коричневыми волосками (длиной от 0.5 до 0.7 мм), и несколько (4–6) крупных желтых железок. Рахис (ось) сложного листа опушен светлыми короткими и желтоватыми железистыми волосками. Листочек сложного листа опушен светлыми короткими волосками, а снизу по жилке – длинными желто-коричневыми волосками, заканчивающимися на кончике листка пучком из 30–40 волосков длиной 0.8 мм. Цветки белые, ароматные, по 5–15 штук в кисти (рис. 1). Цветение с мая до середины июня. Ценный медонос.

Естественный ареал вида простирается от штата Пенсильвания до штата Джорджия, на запад до Айовы, Миссури и Оклахомы [Rehder, 1949]. *R. pseudoacacia* применяется в Северной Америке в искусственных лесопосадках с 1635 г., а к концу XIX в. стала самым распространенным видом на Великой Равнине, где широко использовалась в качестве лесозащитных насаждений на сухих песчаных участках [Rehder, 1949; Bartha et al., 2008]. В Европе *R. pseudoacacia* появилась в XVII в. Известно, что В. Робэн получил семена и саженцы из Англии и в 1636 г. высадил их в Королевском саду в Париже. Вид начали культивировать в 1641 г. в Лейпциге, в 1683 г. – в Эдинбурге, в 1691 г. – в Страсбурге [Головкин, 1981].

В России *R. pseudoacacia* росла в 1756 г. в Москве в саду П.А. Демидова,



**Рис. 1.** a) *Robinia pseudoacacia*, b) *R. × ambigua*, c) ось генеративного побега *R. × ambigua*.



**Рис. 2.** А. *R. neomexicana* в экспозиции сада непрерывного цветения в ГБС РАН. а) бутон; б) зубчик чашечки с опушением простыми и железистыми волосками. В. *R. hispida*.

где ее содержали в оранжерее, как экзотику. В дендрарии Московского сельскохозяйственного института теплолюбивые растения ежегодно обмерзали до основания, поэтому их укутывали соломой, спасая от морозов [Ткачева, Куikliна, 2009].

В настоящее время *R. pseudoacacia* натурализовалась практически во всех регионах вторичного ареала: по всей Северной Америке, на юге Южной Америки, юге Африки, в зоне умеренного климата в Азии, Австралии, Новой Зеландии [Torrey, Gray, 1969]. Агрессивным инвазионным видом она является в Западной и Восточной Европе, в южных районах России и на Украине, включая Крым.

*Robinia viscosa* в Центральной Европе практически не встречается, однако в качестве декоративной древесной породы культивируется гибрид *R. × ambigua* Poir = *R. viscosa* ×

*R. pseudoacacia* (рис. 1) с яркими малиновыми соцветиями [Ortiz, 1999]. Цветет обильно в конце мая – начале июня и менее обильно все лето до середины сентября (отмечается 4–5 волн цветения, между которыми обычно образуются небольшие, в 2–3 недели, перерывы). Побеги, цветоносы, чашечка густо покрыты железистыми волосками с клейким экссудатом, за что родительский вид и получил свое название. Натурализовавшихся популяций не отмечено.

*Robinia neomexicana* в Европе, по-видимому, также выращивают с декоративными целями в виде сортов, гибридов или культиваров (рис. 2А). Натурализующихся популяций не отмечено.

*Robinia hispida* (рис. 2В) мы видели только в ботаническом саду г. Вацратот (Венгрия), где вид представлен парой молодых деревьев в нецветущем

состоянии. Экземпляр, который выращивается под этим названием в ботаническом саду г. Нитра (Словакия), не имеет характерных для вида морфологических признаков и переопределен нами как *R. pseudoacacia*.

Цель работы – сравнительный анализ микроморфологии цветка трех видов рода *Robinia* L. – *R. pseudoacacia*, *R. × ambigua* и *R. neomexicana* на разных этапах развития в плане возможного выявления признаков, способствующих широкой натурализации *R. pseudoacacia*.

Признаки, опираясь на которые можно было бы прогнозировать инвазии, ищут вот уже полвека. Сформулированы признаки «идеального сорняка», включающие экологическую многосторонность, быстрое созревание, плодовитость, эффективность диссеминации, вегетативное размножение и конкурентоспособность, однако, по-видимому, для каждого таксона набор признаков будет индивидуальным. Обзор работ, посвященных этой проблеме, изложен в коллективной монографии «Predicting invasions of nonindigenous plants and plant pests» [2002].

### Методика

Изучены растения *R. pseudoacacia*: 1) произрастающие в отделе культурных растений ГБС РАН (Москва, Россия) – 2 экз.; 2) культивируемые в г. Нитра (Словакия) – 6 экз.; 3) дичающие экземпляры в лесопосадках вдоль шоссе Нитра – Новый Замок – 5 экз.; 4) особи из инвазионных популяций в окрестностях г. Нитра – 10 экз.; *R. × ambigua*: 1) из городских посадок в г. Комарно (Словакия) – 3 экз. и 2) из ботанического сада г. Нитра (где выращивалось под неверным названием *R. neomexicana*) – 1 экз.; *R. neomexicana*: 1) в культуре в саду непрерывного цветения ГБС РАН (Москва, Россия) – 4 экз., 2) в культуре в ИФР РАН (Москва, Россия) – 2 экз., 3) в культуре в г. Нитра (Словакия) – 3 экз.

Для анализа с каждого дерева отбирали цветки на следующих этапах развития: 1) фаза начала бутонизации; 2) фаза бутонизации; 3) фаза окончания бутонизации; 4) фаза начала цветения; 5) фаза полного цветения; 6) фаза отцветания. Морфологические и биометрические признаки различных органов цветка определяли с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX 1000 (в Москве) и цифровых микроскопов Zeiss Discovery V12 и Zeiss Axio Star с измерением данных в программе Zeiss Axio Vision LE 4.9.2. (в Словакии). Выборка цветков на первых двух фазах развития составляла по 10 шт., на последующих – по 30–40 шт. Размер свежесобранной пыльцы вычисляли в трех повторностях, без добавления воды на предметное стекло, общая выборка составляла 30 пыльцевых зерен. Фертильность пыльцы выявляли путем окрашивания пыльцевых зерен ацетокармином при небольшом нагревании с последующим просмотром предметных стеклышек не менее чем в 5 полях зрения микроскопа. Статистическая достоверность различий морфометрических признаков проверена по t-критерию Стьюдента.

Для тестирования гипотезы о конкурентном превосходстве инвазионных видов провели сравнение между широко натурализовавшейся *R. pseudoacacia* и двумя другими видами, которые в Европе пока практически не дичают – *R. × ambigua* и *R. neomexicana*, по морфометрическим признакам цветков и жизнеспособности пыльцы.

### Результаты

#### *Robinia pseudoacacia*

По фазам развития цветков, характеристика которых представлена в табл. 1, образцы вида словацкого и московского происхождения не различаются.

Фаза 1. Начало бутонизации. Соцветия начали формироваться в начале мая, и исследованы в Словакии 06 мая 2010 г., а в Москве 14 мая 2012 г.,



**Рис. 3.** Фаза начала бутонизации *R. pseudoacacia*. а) бутон; б,с) бутон в разрезе; д) пестик.



**Рис. 4.** Изменчивость размеров бутонов в соцветии (а) и оригинальная форма пыльников (б, с, d) у *R. pseudoacacia*, культивируемой в г. Нитра.

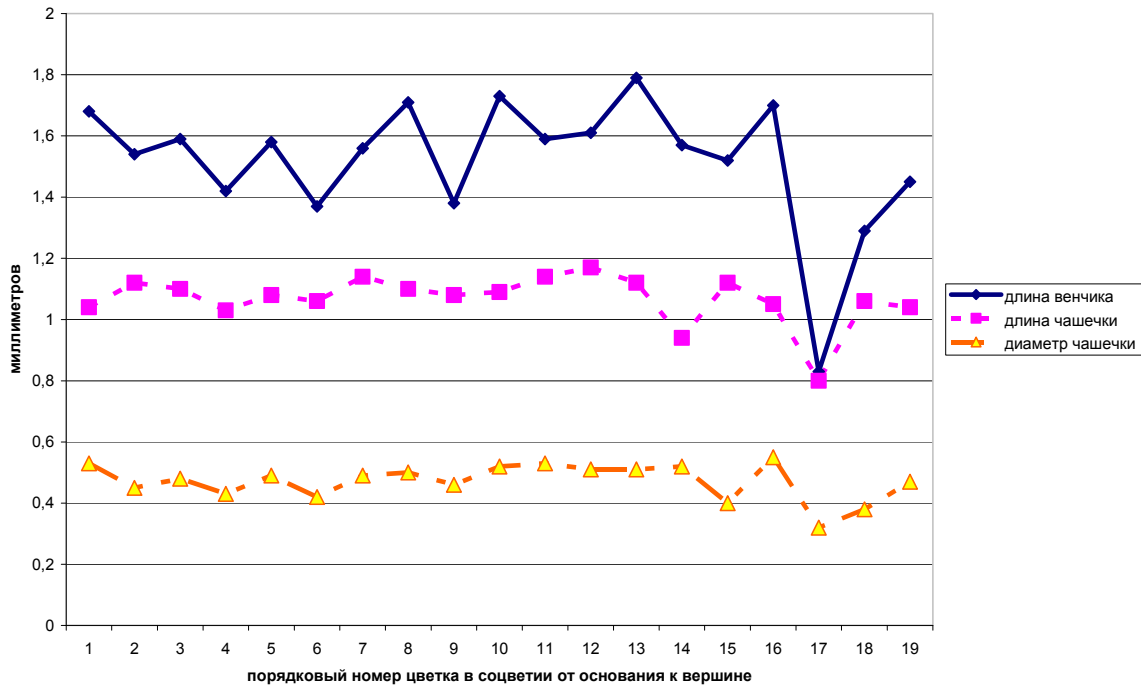
когда длина соцветия не превышала 2 см. Цветоножка бутонов имеет в длину от 0.3 до 1.1 мм, сильно опушена короткими волосками без примеси железистых (рис. 3). Прицветник также густоопушенный, длиной 0.3–0.5 мм и шириной 0.1–0.2 мм. Чашечка длиной 0.3–0.4 мм и шириной 0.1–0.2 мм, густо опушена. Венчик скрыт в чашечке, длина паруса 922–1431  $\mu\text{m}$ , ширина 774–1080  $\mu\text{m}$ . Крупные тычинки имеют тычиночную нить 396–751 (624 $\pm$ 64)  $\mu\text{m}$  и неокрашенные пыльники длиной 557–754 (644 $\pm$ 29)  $\mu\text{m}$  и шириной 372–559 (484 $\pm$ 31)  $\mu\text{m}$ . Мелкие тычинки имеют тычиночную нить 338–412 (366 $\pm$ 23)  $\mu\text{m}$  и неокрашенные пыльники длиной 310–558 (431 $\pm$ 34)  $\mu\text{m}$  и шириной 281–450 (362 $\pm$ 22)  $\mu\text{m}$ . Тычиночная трубка не просматривается. Пестик согнутый длиной 1.9–3.0 мм и диаметром 0.4–0.6 мм; рыльце просматривается, а столбик и завязь еще не дифференцированы.

**Фаза 2. Бутонизация.** Цветоножка имеет в диаметре 0.5–0.6 мм. Общая

длина бутона 10–11 мм. Чашечка диаметром 2.5–3.0 мм и длиной 6.7–7.2 мм, включая длину зубцов 2.3–3.2 мм. Венчик выступает за пределы чашечки. Длина паруса 8.2–10.1 мм, ширина 8.4 мм. Весла длиной 8–9 мм и шириной 2.5–3.0 мм, со шпорцем длиной 560–570  $\mu\text{m}$ . Лодочка длиной 8–9 мм и шириной 3.0 мм. Свободная тычинка имеет тычиночную нить длиной 5.6 мм, остальные тычинки срослись в тычиночную трубку длиной 4.3 мм и диаметром 1.3 мм. Крупные тычинки имеют тычиночную нить 2.1–2.6 мм и пыльники длиной 918–1045  $\mu\text{m}$  и шириной 648–836  $\mu\text{m}$ . Мелкие тычинки имеют тычиночную нить длиной 1.5–1.7 мм и пыльники длиной 900–969  $\mu\text{m}$  и шириной 659–682  $\mu\text{m}$ . Общая длина пестика 9.3 мм (завязь 5.2 мм, столбик 3.8 мм и рыльце 0.3 мм); диаметр завязи 0.7–0.8 мм.

Тычинки у растений, культивируемых в г. Нитра (Словакия), на дистальном конце имеют загнутый вырост (рис. 4).





**Рис. 5.** Изменчивость размеров бутонов в соцветии *R. pseudoacacia*, культивируемой в г. Нитра.



**Рис. 6.** Фаза окончания бутонизации *R. pseudoacacia*. а) бутон, б) столбик и рыльце пестика; с) удлинённый пыльник; д) округлый пыльник.

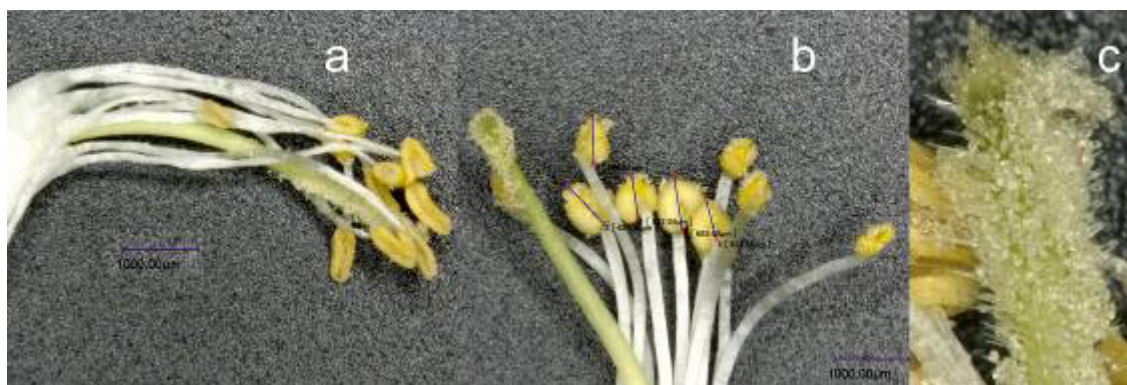
У культивируемых в г. Нитра экземпляров от основания к верхушке соцветия уменьшения размеров бутонов не наблюдается. Самый мелкий бутон расположен на третьей от верхушки соцветия цветоножке, а самый крупный – в верхней трети кисти (рис. 5). В Москве аналогичных наблюдений не проводили.

Фаза 3. Окончание бутонизации (рис. 6). Венчик окрашен в белый цвет, длиной 9.8–17.9 мм и диаметром 3.1–5.0 мм; длиннее опушенной чашечки (длина которой 5.2–8.2 мм, включая

длину зубца 2.1–2.9 мм, и диаметр 2.6–4.0 мм). Пыльники окрашены в желтый цвет. Одна тычинка свободная, у девяти других нижние части тычиночных нитей срослись в тычиночную трубку, которая превышает по длине свободные части тычиночных нитей. У пяти тычинок пыльники удлинённые ( $l/d=1.4-1.6$ ), у пяти (в том числе и свободной) – округлые ( $l/d=1.2$ ). Пестик дифференцирован на завязь, столбик и рыльце. Верхняя часть столбика и основание рыльца покрыты длинными прозрачными волосками.



**Рис. 7.** Фаза начала цветения *R. pseudoacacia*. а) парус, б) весла; в) лодочка; д) андроцей и гинецей.



**Рис. 8.** Фаза полного цветения *R. pseudoacacia*. а, б) андроцей и гинецей; в) верхняя часть пестика с пылью.

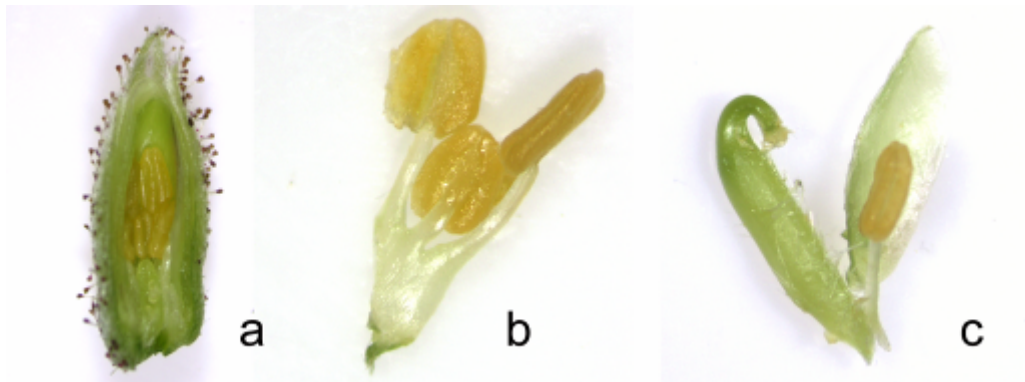
Фаза 4. Начало цветения (рис. 7). Размеры чашечки увеличиваются незначительно: длина 6.3–8.8 мм, включая длину зубца 2.1–2.9 мм, и диаметр 3.2–4.5 мм. Венчик длиной 15.1–20.0 мм и диаметром 4.5–7.4 мм. Парус несколько отходит от остальных частей венчика. Весла длиной 1.9–2.0 см с длинным шпорцем 5 мм длиной. Ширина весла 5 мм. Лодочка длиной 9–10 мм со шпорцем длиной 4.5 мм. Свободная тычинка имеет длину 13–14 мм и пыльник длиной 1.0–1.1 мм. Тычиночная трубка длиной 10 мм. Четыре мелкие тычинки имеют тычиночную нить длиной (не включая длину тычиночной трубки) 3–4 мм и округлый пыльник диаметром 0.8–0.9 мм. Пять крупных тычинок имеют тычиночную нить длиной 4.2–4.7 мм и пыльники длиной 1151–1213  $\mu\text{m}$ . Длина пестика (18.2 мм) превышает длину тычинок. Завязь диаметром 0.9 мм, покрыта редкими серебристыми волосками.

Фаза 5. Полное цветение (рис. 8). Размер чашечки незначительно сокращается, а венчика – увеличивается: длина его составляет 15.4–19.5 мм, а диаметр – 6.6–8.0 (в среднем  $7.3 \pm 0.7$ ) мм. Ширина паруса 7.9–16.2 мм, ширина лодочки 3.5–6.5 мм. Длина тычиночной трубки 14.5–14.6 мм, диаметр – 2.0 мм. Длина свободных частей тычиночных нитей 4.5–5.0 мм. Пыльники выпускают пыльцу и сокращаются в размерах: длина продолговатых пыльников варьирует от 540 до 890  $\mu\text{m}$ , а ширина – от 220 до 690  $\mu\text{m}$ ; длина округлых – от 440 до 880  $\mu\text{m}$ , а ширина – от 290 до 790  $\mu\text{m}$ . Общая длина пестика достигает 1.4–2.2 см (рыльце 0.3 мм, столбик 4.83–9.11 мм; завязь 7.35–14.75 мм), диаметр завязи – 0.73–1.24 мм.

Фаза 6. Окончание цветения и начало плодоношения. Венчик буреет и опадает. Тычиночные нити скручиваются, тычиночная трубка



**Рис. 9.** Фаза начала бутонизации *R. × ambigua*. а) соцветие, б) бутон, с) прицветник; д) парус; е) тычинка; ф) пестик.



**Рис. 10.** Фаза бутонизации *R. × ambigua*. а) бутон в разрезе, б) тычинки с тычиночной трубкой; с) пестик, тычинка и весло.

разрывается. Практически каждый цветок образует плод. В конце вегетационного сезона черные бобы отчетливо выделяются на фоне зеленой листвы, в массе покрывая растение, за что на родине *R. pseudoacacia* называют «деревом черной саранчи».

### ***Robinia × ambigua***

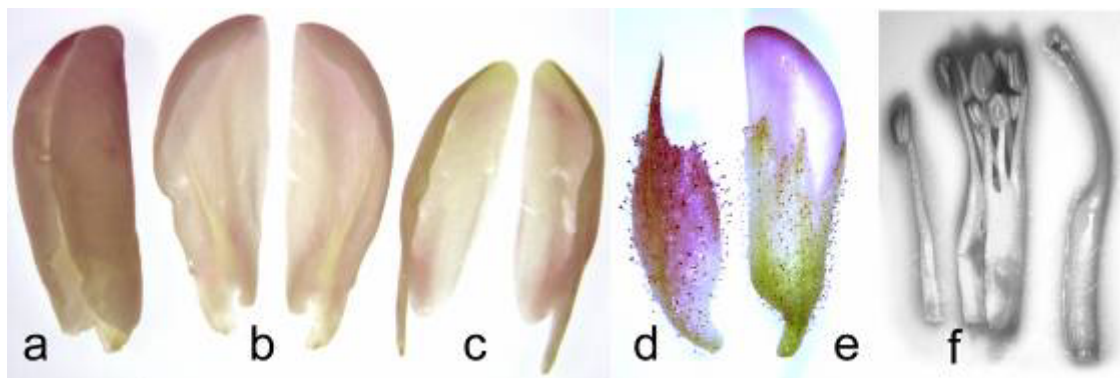
В отличие от *R. pseudoacacia*, *R. × ambigua* начинает цвести на месяц позднее. В кисти насчитывается в среднем от 20 до 25 цветков с ярким малиновым венчиком.

**Фаза 1. Начало бутонизации** (рис. 9). Общая длина соцветия 2.5 см. Отдельный цветок имеет слабоокрашенный прицветник, который состоит из пластинки длиной 5–6 мм и вытянутого острого кончика длиной 2.7–2.8 мм. Длина чашечки 5.2 мм. И чашечка, и прицветник густо опушены клейкими железистыми волосками. Венчик не окрашен, скрыт в чашечке.

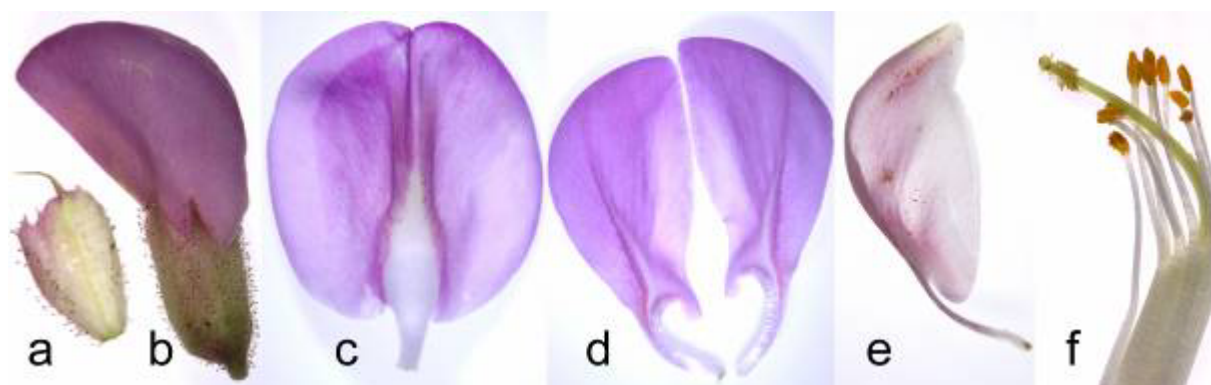
Длина паруса 2.0 мм, ширина – 1.1 мм. Длина весла 2.8 мм, ширина – 0.7 мм. Наиболее крупная тычинка имеет пыльник длиной 0.9 мм и шириной 0.5 мм на короткой тычиночной нити длиной 0.3 мм. Пестик согнутый, начинает дифференцироваться на завязь (длина 1.2 мм), столбик (длина 0.5 мм) и рыльце (длина 0.1 мм).

**Фаза 2. Бутонизация** (рис. 10). Прицветник имеет пластинку длиной 7.0 мм и вытянутый острый кончик длиной 3 мм. Длина бутона 6.2 мм, диаметр – 2.4 мм. Венчик не окрашенный, скрыт в чашечке. Длина паруса 3.9 мм, весла – 3.1 мм. Сформирована тычиночная трубка длиной 1.2–0.8 мм. Пять тычинок имеют тычиночную нить (без учета длины тычиночной трубки) 0.8–1.1 мм и крупные пыльники длиной от 939 до 1103  $\mu\text{m}$  и диаметром от 458 до 756  $\mu\text{m}$ . Другие пять тычинок имеют в два раза более короткую тычиночную нить





**Рис. 11.** Фаза окончания бутонизации *R. × ambigua*. а) парус; б) весла; в) лодочка; д) прицветник; е) бутон; ф) андроцей и гинецей.



**Рис. 12.** Фаза начала цветения *R. × ambigua*. а) прицветник; б) бутон; в) парус; д) весла; е) лодочка; ф) андроцей и гинецей.

0.4–0.5 мм, но размер пыльников лишь немногим меньше –  $864 \times 644 \mu\text{m}$ . Пестик согнутый, завязь длиной 3.3 мм и диаметром 0.7 мм, столбик длиной 0.7 мм, рыльце длиной 0.1 мм.

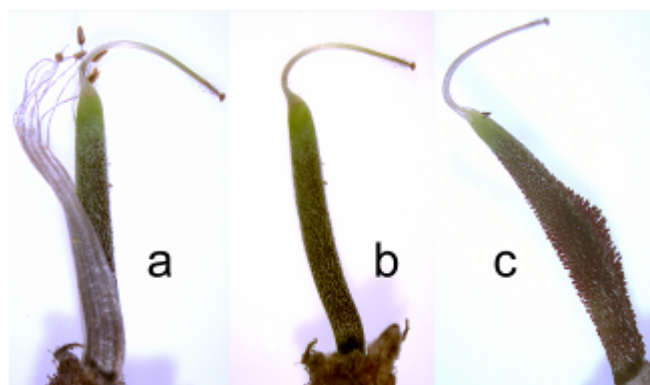
Фаза 3. Окончание бутонизации (рис. 11). Прицветник имеет пластинку длиной 8.7 мм и вытянутый острый кончик длиной 3 мм. Венчик длиной 14.5–20.2 и диаметром 5.5–7.6 мм окрашен в светло-малиновый цвет, существенно превышает длину чашечки (длина 7.5–8.4; диаметр 3.5–4.5 и длина зубцов 2.9–4.3 мм). Ширина паруса 7.0 мм. Весла длиной 8.7 мм и шириной 3.1 мм со шпорцем 1.6 мм. Лодочка из несросшихся лепестков длиной 9.2 и шириной 2.6 мм со шпорцем 2.8 мм. Тычиночная трубка вытягивается, ее длина составляет 4.1 мм при диаметре 1.3 мм. Пять тычинок имеют тычиночную нить (без учета длины тычиночной трубки) 2.4–2.6 мм и крупные пыльники длиной от 1034 до

1383  $\mu\text{m}$  и диаметром от 620 до 940  $\mu\text{m}$  ( $l/d=1.5$ ). Другие пять тычинок имеют в полтора раза более короткую тычиночную нить длиной 1.7–1.8 мм и диаметром 0.2 мм, но размер пыльников лишь немногим меньше (длина 650–1070 и ширина 670–830  $\mu\text{m}$  ( $l/d=1.2$ )). Столбик пестика вытягивается и выпрямляется, и общая длина пестика составляет 8.9 мм (завязь длиной 4.4 мм, столбик длиной 4.3 мм и рыльце длиной 0.2 мм).

Фаза 4. Начало цветения (рис. 12). Размеры прицветника и чашечки не изменяются. Венчик окрашен в ярко-малиновый цвет, более чем в два раза превышает длину чашечки (19.3–22.0 против 7.1–8.3 мм). Ширина паруса 12.3 мм. Весла длиной 10.2 мм и шириной 3.1 мм с длинным шпорцем длиной 4.6 мм и коротким шпорцем длиной 1.4 мм. Лодочка из несросшихся лепестков шириной 5.5 мм и длиной 14.7 мм, включая шпорец длиной 5.9 мм.



**Рис. 13.** Фаза полного цветения *R. × ambigua*. а) бутон; b, c) андроцей и гинецей.



**Рис. 14.** Фаза окончания цветения и начала плодоношения *R. × ambigua*. а) андроцей и гинецей; b, c) пестик.

Пыльники растрескиваются и «сжеживаются», пыльца начинает высыпаться. Свободная тычинка имеет тычиночную нить длиной 12.7 мм. Тычиночная трубка из девяти сросшихся тычинок еще больше вытягивается, ее длина составляет 10.6 мм при диаметре 2.2 мм. Длина верхней свободной части тычиночных нитей составляет от 3.3 до 4.4 мм. Размер продолговатых пыльников 650–960 × 290–740  $\mu\text{m}$ , диаметр округлых пыльников составляет 350–650  $\mu\text{m}$ . К верхней части столбика и рыльцу, которые покрыты длинными белыми волосками, прилипает пыльца. Общая длина пестика составляет 17.2 мм (завязь длиной 10.9 мм и диаметром 0.9 мм, столбик длиной 6.0 мм и рыльце длиной 0.3 мм).

Фаза 5. Полное цветение (рис. 13). Размеры прицветника, чашечки и венчика не изменяются, за исключением паруса, ширина которого составляет 12.4 мм. Парус несколько отодвигается от остальных частей венчика. Пыльца

практически вся высыпалась, и размеры пыльников сократились (длина от 547 до 716  $\mu\text{m}$  и диаметр 229  $\mu\text{m}$ ). Пестик немного удлинится, его общая длина составляет 1.7–2.2 см (рыльце 0.3 мм, столбик 6.60–8.21 мм и завязь длиной 9.35–14.49 мм); диаметр завязи 0.73–0.90 мм.

Фаза 6. Окончание цветения и начало плодоношения (рис. 14). Венчик «выцветает», становится тускло-серым и опадает. Тычиночные нити скручиваются, тычиночная трубка разрывается, и из нее выступает завязь, усеянная многочисленными фиолетовыми железками, вскоре опадающая вместе с тычиночной трубкой. Лишь единичные цветки (1–2) в соцветии формируют плоды. Это, по-видимому, объясняется недостаточным числом произрастающих в регионе деревьев семенного происхождения (высаживаемые деревца, размноженные вегетативным способом, не переопыляются). Завязавшийся боб имеет длину 15.8 мм и столбик 6.6 мм.



**Рис. 15.** Фаза начала бутонизации *R. neomexicana*. а) соцветие, б) прицветник, в) бутон в разрезе; г) недифференцированный пестик.

### *Robinia neomexicana*

По размерам органов цветка на разных стадиях развития этот вид занимает промежуточное положение между *R. pseudoacacia* и *R. × ambigua*. Цветение наблюдается на две недели позднее, чем у *R. pseudoacacia*, вторичное цветение отмечается спорадически в начале сентября. Окраска венчика – от бледно-розовой до ярко-розовой.

**Фаза 1. Начало бутонизации** (рис. 15). Соцветия исследованы в Москве 17 мая 2011 г., когда длина их составляла всего 7.0 мм, а ширина – 3.5 мм; число цветков не подсчитано в связи с небольшими размерами. Цветонос нижнего бутона длиной 1.8 мм, сильно опушен короткими и железистыми волосками, диаметр железок от 48 до 74  $\mu\text{m}$  (в среднем  $65.0 \pm 12.2$ ). Прицветник длиной 3.1 мм, густо опушен короткими и железистыми волосками. Бутон длиной 1.7 мм (1.6–1.8 мм) и шириной 1.0 мм, густо опушен короткими волосками, железки единичные. Тычинки без тычиночных нитей, заметны пыльники диаметром 0.3 мм. Пестик недифференцированный длиной 0.6 мм и диаметром 0.3 мм.

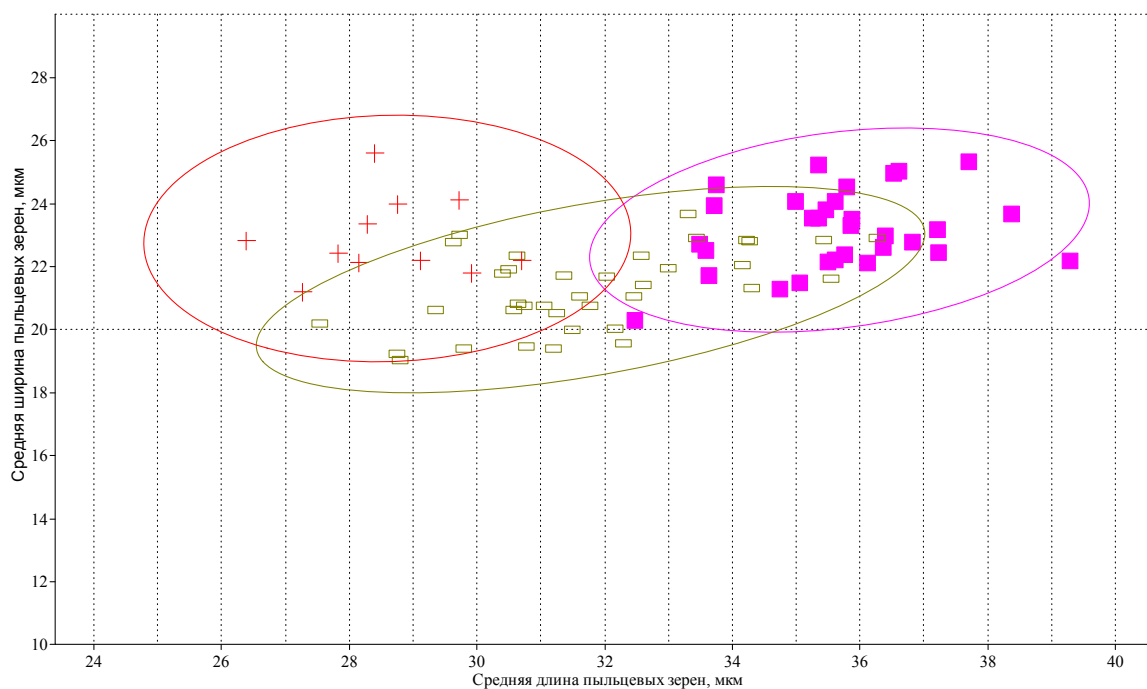
**Фаза 2. Бутонизация.** Через неделю длина соцветия достигла 2 см, а нижнего бутона – 2 мм. Длина прицветника 6.1 мм, ширина – 1.4 мм. Лепестки неокрашенные, немного высунуты из чашечки. У тычинок сформировались тычиночные нити,

самая крупная тычинка имела тычиночную нить длиной 0.3 мм. Пыльники слабоокрашенные, их длина варьирует от 402 до 444  $\mu\text{m}$ , а диаметр – от 302 до 358  $\mu\text{m}$ . Пестик начинает дифференцироваться, согнутый, общая длина его составляет 1.4 мм.

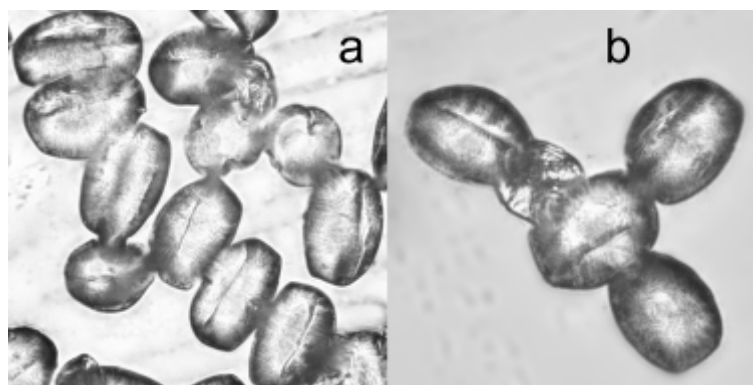
**Фаза 3. Окончание бутонизации.** Длина чашечки 6.2–7.3 мм, включая длину зубцов 2.3–3.1 мм, а ее диаметр – 3.1–4.5 мм. Длина венчика 13.0–18.3 мм, его диаметр 4.5–6.4 мм. Продолговатые пыльники имеют длину 780–1350  $\mu\text{m}$  и ширину 360–1020  $\mu\text{m}$  ( $l/d=1.8$ ). Округлые пыльники имеют длину 920–1310  $\mu\text{m}$  и ширину 900–1070  $\mu\text{m}$  ( $l/d=1.2$ ).

**Фаза 4. Начало цветения.** Длина чашечки 6.2–7.6 мм, включая длину зубцов 2.3–3.3 мм, а ее диаметр – 3.2–4.8 мм. Длина венчика 13.0–18.9 мм, его диаметр 4.7–7.1 мм.

**Фаза 5. Полное цветение.** Длина чашечки 6.7–8.1 мм, включая длину зубцов 2.3–3.3 мм, а ее диаметр – 4.4–5.4 мм. Длина венчика 19.6–23.3 мм, ширина паруса 13.0–14.0 мм. Пыльники выпускают пыльцу и уменьшаются в размерах. Продолговатые пыльники имеют длину 690–800  $\mu\text{m}$  и ширину 230–430  $\mu\text{m}$  ( $l/d=2.2$ ). Округлые пыльники имеют длину 620–800  $\mu\text{m}$  и ширину 330–790  $\mu\text{m}$  ( $l/d=1.4$ ). Общая длина пестика составляет 1.8–2.4 см (рыльце 0.3 мм, столбик 6.04–8.21 мм и завязь длиной 12.20–16.32 мм); диаметр завязи 0.79–1.36 мм. Следует отметить, что *R. neomexicana* отличается



**Рис. 16.** Морфометрические параметры пыльцы таксонов рода *Robinia*.  
 + – *R. × ambigua*; ■ – *R. pseudoacacia*; ■ – *R. neomexicana*



**Рис. 17.** Пыльцевые зерна. а) *R. pseudoacacia*; б) *R. × ambigua*.

наиболее изогнутым столбиком пестика по сравнению с другими видами.

Фаза 6. Окончание цветения и начало плодоношения. Размеры чашечки не меняются. Длина венчика 22.8–23.3 мм, ширина паруса 15.7–19.2 (в среднем  $18.0 \pm 0.2$ ) мм. Плоды формируются ежегодно, но самосев ни разу отмечен не был.

#### **Морфометрические признаки и фертильность пыльцы**

Изучена вариабельность размеров и формы пыльцы трех таксонов (рис. 16, 17). У всех образцов *R. pseudoacacia*

длина пыльцевых зерен варьирует от 27.53 до 36.27 (в среднем  $31.8 \pm 0.3$ )  $\mu\text{m}$ , а ширина – от 19.01 до 23.65 (в среднем  $21.2 \pm 0.2$ )  $\mu\text{m}$ ; отношение длины к ширине 1.5. Фертильность пыльцы высокая – до 98%.

У *R. neomexicana* размер пыльцы несколько больше: длина пыльцевых зерен изменяется от 32.49 до 39.30 (в среднем  $35.7 \pm 0.3$ )  $\mu\text{m}$ , а ширина – от 20.29 до 25.30 (в среднем  $23.2 \pm 0.2$ )  $\mu\text{m}$ ; отношение длины к ширине 1.5. Фертильность пыльцы высокая – до 96%.

У *R. × ambigua* пыльца более мелкая и округлая: амплитуда изменчивости



Таблица 1. Характеристика стадий развития цветка видов рода *Robinia*

	1 фаза – начало бутонизации	2 фаза – бутонизация	3 фаза – окончание бутонизации	4 фаза – начало цветения	5 фаза – полное цветение	6 фаза – окончание цветения
чашечка	превышает венчик		короче венчика	более чем вдвое короче венчика		
венчик	неокрашенный		окрашенный		яркоокрашенный, парус несколько отклоняется	тусклоокрашенный, бурет и опадает
тычиночная трубка	несформирована	сформирована, равна длине свободной части тычиночных нитей	длиннее свободной части тычиночных нитей			разрывается
тычинки	пыльники зеленые, без тычиночных нитей или с нитями до 1 мм длины	пыльники желтовато-зеленые, имеются тычиночные нити	пыльники желтые, не пылят	пылят		закончили пылить, тычиночные нити скручиваются
пестик	недифференцированный, крупнее тычинок	длиннее тычинок; дифференцирован на завязь, столбик и рыльце				

длины пыльцевых зерен составляет от 26.37 до 30.70 (в среднем  $28.6 \pm 0.4$ )  $\mu\text{m}$ , а ширины – от 21.18 до 25.61 (в среднем  $22.9 \pm 0.4$ )  $\mu\text{m}$ ; отношение длины к ширине 1.2 (рис. 15. 16). Фертильность пыльцы довольно низкая – 38%.

### Обсуждение

Развитие цветка трех видов рода *Robinia* протекает сходным образом. По мере старения цветка увеличиваются размеры венчика, формируются тычиночные нити, образуется, а впоследствии и удлиняется тычиночная трубка, дифференцируется пестик, окрашиваются пыльники и венчик. На всех стадиях развития цветка (в отличие, например, от видов рода *Lupinus*) пестик длиннее тычинок.

Изучение особенностей развития цветка у трех таксонов рода *Robinia*

позволил выделить у них 6 фаз развития, различающихся не только по количественным, но и по качественным признакам (табл. 1).

Фаза начала бутонизации завершается формированием тычиночной трубки и дифференциацией пестика на завязь, столбик и рыльце. Фаза бутонизации завершается, когда венчик приобретает свойственную виду окраску и превышает длину чашечки, а пыльники окрашиваются в желтый цвет. Фаза окончания бутонизации завершается, когда венчик вдвое превышает длину чашечки, а пыльники лопаются. Фаза начала цветения завершается, когда парус приобретает яркую окраску и отходит от остальных лепестков венчика, и практически вся пыльца высыпается из пыльников. Фаза полного цветения завершается разрывом тычиночной трубки и

**Таблица 2. Морфометрические признаки цветка видов рода *Robinia* в разных фазах развития (в мм) (полужирным шрифтом выделены показатели, достоверно отличающиеся по t-критерию Стьюдента у всех трех видов)**

	<i>R. pseudoacacia</i>	<i>R. neomexicana</i>	<i>R. × ambigua</i>
	окончание бутонизации		
Длина бутона	<b>13.2±0.5</b>	<b>15.7±0.7</b>	<b>17.7±0.4</b>
Диаметр бутона	<b>3.6±0.3</b>	<b>5.6±0.3</b>	<b>6.6±0.1</b>
Длина чашечки	7.1±0.2	6.7±0.2	7.9±0.1
Диаметр чашечки	3.4±0.1	4.0±0.2	4.1±0.1
Длина зубца чашечки	<b>2.3±0.1</b>	<b>2.7±0.1</b>	<b>3.6±0.1</b>
Длина округлого пыльника ( $l_1$ )	<b>0.85±0.02</b>	<b>1.13±0.07</b>	<b>0.95±0.03</b>
Ширина округлого пыльника ( $d_1$ )	0.72±0.02	0.95±0.03	0.76±0.02
$l_1/d_1$	1.2	1.2	1.2
Длина продолговатого пыльника ( $l_2$ )	<b>0.93±0.02</b>	<b>0.97±0.09</b>	<b>1.24±0.01</b>
Ширина продолговатого пыльника ( $d_2$ )	0.69±0.03	0.58±0.10	0.84±0.01
$l_2/d_2$	1.4	1.8	1.5
	начало цветения		
Длина бутона	16.9±0.3	17.1±1.1	20.5±0.2
Диаметр бутона	<b>5.4±0.1</b>	<b>6.4±0.4</b>	<b>7.9±0.1</b>
Длина чашечки	7.9±0.1	6.8±0.3	7.8±0.1
Диаметр чашечки	3.9±0.1	4.3±0.3	4.5±0.1
Длина зубца чашечки	2.4±0.0	2.8±0.2	3.6±0.16
	полное цветение		
Длина бутона	<b>17.6±0.1</b>	<b>21.8±0.2</b>	<b>20.1±0.2</b>
Длина чашечки	<b>6.9±0.1</b>	<b>7.3±0.1</b>	<b>7.8±0.1</b>
Диаметр чашечки	3.5±0.1	4.8±0.1	3.8±0.1
Длина зубца чашечки	2.1±0.1	2.3±0.1	2.7±0.0
Длина округлого пыльника ( $l_1$ )	<b>0.60±0.01</b>	<b>0.74±0.06</b>	<b>0.53±0.02</b>
Ширина округлого пыльника ( $d_1$ )	0.52±0.02	0.56±0.13	0.52±0.03
$l_1/d_1$	<b>1.2</b>	<b>1.4</b>	<b>1.0</b>
Длина продолговатого пыльника ( $l_2$ )	0.75±0.01	0.76±0.01	0.81±0.02
Ширина продолговатого пыльника ( $d_2$ )	<b>0.51±0.02</b>	<b>0.36±0.02</b>	<b>0.62±0.08</b>
$l_2/d_2$	<b>1.6</b>	<b>2.2</b>	<b>1.7</b>
Длина столбика пестика	7.45±0.13	7.56±0.06	7.84±0.04
Длина завязи пестика	11.34±0.27	15.38±0.14	12.98±0.24
Диаметр завязи	<b>1.00±0.02</b>	<b>1.14±0.02</b>	<b>0.83±0.01</b>
	окончание цветения		
Длина бутона	<b>17.0±0.5</b>	<b>22.9±0.1</b>	<b>20.0±0.2</b>
Длина чашечки	6.2±0.7	7.1±0.3	8.0±0.1
Диаметр чашечки	4.8±0.1	4.8±0.0	4.0±0.1
Длина зубца чашечки	<b>1.5±0.1</b>	<b>2.2±0.1</b>	<b>2.8±0.1</b>

скручиванием тычиночных нитей. Фаза окончания цветения завершается опадением побуревшего венчика.

На всех стадиях развития *R. pseudoacacia* имеет наименьшие размеры органов цветка (табл. 2).

Чашечка и венчик у *R. × ambigua* несколько крупнее, чем у *R. neomexicana*, особенно в фазах окончания бутонизации – начала цветения. Однако

в фазе полного цветения *R. neomexicana* обгоняет *R. × ambigua* по размерам внутренних органов цветка – пыльников и пестика. Помимо этого, *R. neomexicana* отличается наиболее вытянутой формой пыльников.

Наиболее крупные пыльцевые зерна (35.7×23.2 μm) имеет *R. neomexicana*, чуть более мелкие (31.8×21.2 μm) – *R. pseudoacacia*. У обоих видов форма

пыльцевых зерен овальная, а фертильность пыльцы высокая – 96–98%. *R. × ambigua* имеет самую мелкую (28.6×22.9 μm) и округлую пыльцу с низкой фертильностью – 38%.

Таким образом, морфометрические признаки цветков, которые обеспечивали бы большую конкурентоспособность *R. pseudoacacia* по сравнению с двумя другими видами, не выявлены, что противоречит гипотезе относительно конкурентного превосходства во вторичном ареале «более мощных» растений.

Хотя *R. pseudoacacia* на месяц раньше вступает в стадию цветения и имеет гораздо более высокую семенную продуктивность, эти признаки также не очень сильно влияют на высокую скорость экспансии, поскольку этот вид во вторичном ареале практически не расселяется самосевом. Сеянцы *R. pseudoacacia* в Москве спорадически (в годы наиболее обильного плодоношения) отмечаются в расщелинах между асфальтом и фундаментом зданий с южной стороны, однако в следующий вегетационный период они выпадают. Нередко под кроной деревьев растут очень мелкие экземпляры (высотой 3–5 см), которые могут быть приняты за самосев. Но при выкопке оказывается, что эти растеньица имеют 2–3 метровые подземные органы, так что основной способ размножения *R. pseudoacacia* – вегетативный. В связи с этим наиболее эффективный способ контролировать расселение этого вида – прекращение его культивирования в массовых масштабах. Необходимо соотносить пользу, которую робиния псевдоакация принесет как декоративное растение и объем затрат, которые потребуются в дальнейшем для борьбы с этим инвазионным видом.

### Выводы

Цветки *R. pseudoacacia*, культивируемой в Словакии, в отличие от московских экземпляров, имеют

пыльники своеобразной формы, с крючкообразным связником.

У *R. pseudoacacia* практически каждый цветок формирует плод, у *R. neotexicana* плодоношение менее обильное, а у *R. × ambigua* плод завязывается лишь у одного-двух цветков в кисти.

Широко натурализующаяся *R. pseudoacacia* не имеет конкурентного преимущества перед *R. × ambigua* и *R. neotexicana* по большим размерам органов флоральной сферы, а, напротив, уступает им, так что гипотеза относительно конкурентного превосходства во вторичном ареале «более мощных» растений нашими результатами не поддерживается.

Отмечены дополнительные таксономические признаки видов рода: *R. neotexicana* имеет наиболее вытянутую форму пыльников и наиболее крупные пыльцевые зерна, а *R. × ambigua* имеет самую мелкую и округлую пыльцу с низкой фертильностью.

Авторы выражают глубокую признательность профессору Дмитрию Дмитриевичу Соколову за ценные замечания и дополнения к данной статье и профессору Золтану Ботта-Дукат за возможность посетить возглавляемый им ботанический сад г. Вацратот.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», Национальной стипендиальной программы Словакии SAIA и Программы исследований и развития Фонда Европейского развития регионов в рамках проектов ITMS 26220220115 и Vega 1/0887/10.

### Литература

Головкин Б.Н. История интродукции растений в ботанических садах. М.: Изд-во МГУ, 1981. 125 с.

- Дудкина Н.И., Виноградова Ю.К. Анализ изменчивости плодов и семян *Robinia pseudoacacia* L. в инвазионных популяциях // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Тезисы докладов международной научной конференции. Ростов-на-Дону: Южный НЦ РАН, 2007. С. 114–115.
- Ткачева Е.В., Куклина А.Г. Изменчивость робинии лжеакация (*Robinia pseudoacacia*) во вторичном ареале // Проблемы современной дендрологии. Материалы межд. научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения чл.-корр. АН СССР П.И. Лапина. М: Тов-во научных изданий КМК, 2009. С. 362–365.
- Bartha D., Csiszár Á., Zsigmond V. Black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) // The Most Important Invasive Plants in Hungary. Vácrátót (Hungary): Institute of Ecology and Botany, Hungarian Academy of Sciences, 2008. P. 63–76.
- Isely D., Peabody F.J. *Robinia* (Leguminosae: Papilionoidea) // *Castanea*. 1984. Vol. 49. No. 4. P. 187–202.
- Lavin M., Sousa M.S. Phylogenetic Systematics and Biogeography of the Tribe Robinieae (Leguminosae) // *Syst. Bot. Monogr.* 1995. Vol. 45. P. 1–165.
- Ortiz P.L. *Robinia* // *Flora Ibérica*. 1999. Vol. 7(1). P. 264–266.
- Predicting invasions of nonindigenous plants and plant pests. National Academy press. Washington, D.C. 2002. 198 p.
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. 2<sup>nd</sup> ed. New York: The Macmillan Company, 1949. 996 p.
- Rydberg A. *Robinia* L. // *North American Flora*. 1924. Vol. 24. Part 4. P. 221–228.
- Surles S.E., Hamrick J.L., Bongarten B.C. Allozyme variation in black locust (*Robinia pseudoacacia*) // *Can. J. Forest Research*. 1989. Vol. 19. No. 4. P. 471–479.
- Torrey J., Gray A. A flora of North America. 1969. Vol. 2. Reprinted. [Classica botanica Americana. Vol. 4.2] – Hafner Pub. Co. – XVIII, 504 p.



**ON A FLOWERING PATTERNS OF ALIEN SPECIES.  
2. *ROBINIA PSEUDOACACIA*, *R.* × *AMBIGUA*,  
*R. NEOMEXICANA***

© 2012 Vinogradova Yu.K.<sup>1</sup>, Tkacheva E.V.<sup>2</sup>, Brindza Jan<sup>3</sup>,  
Mayorov S.R.<sup>4</sup>, Ostrowsky R.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences  
ul. Botanicheskaya 4, Moscow, 127276 Russia. e-mail: [gbsad@mail.ru](mailto:gbsad@mail.ru)

<sup>2</sup> Library for Natural Sciences, Russian Academy of Sciences  
ul. Znamenka, 11/11, Moscow, 119991 Russia. e-mail: [katyusha\\_2009@mail.ru](mailto:katyusha_2009@mail.ru)

<sup>3</sup> Institute of Biodiversity Conservation and Biosafety, Faculty of Agrobiolgy and Food Resources,  
Slovak University of Agriculture in Nitra  
Trieda A.Hlinku 2, 949 76 Nitra, Slovak Republic. e-mail: [Jan.Brindza@uniag.sk](mailto:Jan.Brindza@uniag.sk)

<sup>4</sup> Moscow State University  
GSP-1, Moscow, 119991 Russia. e-mail: [saxifraga@mail.ru](mailto:saxifraga@mail.ru)

Comparative study of flower's structure in three species of *Robinia* L. – *R. pseudoacacia*, *R.* × *ambigua* & *R. neomexicana* – was carried out. Invasive *R. pseudoacacia*, in comparison with other species, has the smallest size of flower organs at each stage of flower development. A number of essential taxonomic characters in *Robinia* L., related to flower development stages, was revealed and studied. The set of characters (both numeric and non-numeric) comprises microscopic morphological ones in flowers of the *Robinia* species. Flower development stages could be effectively used for defining the boundaries between the floral phases. Additional taxonomic characters (shape of anthers, size and shape of pollen grain, pollen fertility) were revealed and discussed.

**Key words:** *Robinia*, flower morphology, pollen, fertility, alien species.