

К БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ. 3. *CARAGANA ARBORESCENS* LAM. И *C. LAETA* KOM.

© 2015 Куклина А.Г.¹, Виноградова Ю.К.¹, Ткачёва Е.В.²

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН), 127276, Москва, ул. Ботаническая, д. 4, alla_gbsad@mail.ru; gbsad@mail.ru

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Библиотека по естественным наукам Российской академии наук (БЕН РАН), 119991, Москва, ул. Знаменка, 11/11, katyusha_2009@mail.ru

Поступила в редакцию 15.02.2013

Представлены результаты изучения биологии цветения чужеродного потенциально инвазионного в Средней России вида – *Caragana arborescens*. Прослежены микроморфологические признаки органов цветка на разных стадиях развития у типичной и двух декоративных форм вида (*C. arborescens* f. *pendula* и *C. arborescens* f. *lorbergii*), а также у среднеазиатской *C. laeta*. Определена фертильность пыльцы. Выявлен ряд признаков, по которым *C. arborescens* имеет конкурентное превосходство над близкородственными таксонами. Приведены аргументы для возможности выделения *C. arborescens* f. *lorbergii* в качестве самостоятельного таксона.

Ключевые слова: *Caragana arborescens*, *Caragana laeta*, строение цветка, фертильность, пыльца.

Введение

Признаки, опираясь на которые можно было бы прогнозировать инвазии, по-видимому, не являются общими для всех таксонов. Даже среди видов, имеющих 1 статус инвазивности, нет ни одного растения, обладающего всеми характеристиками «идеального сорняка» [Виноградова и др., 2010]. Процессу инвазии, несомненно, способствуют раннее прорастание семян, быстрое прохождение фенологических фаз и раннее цветение, высокая биомасса, большая амплитуда изменчивости, адаптация к широкому спектру почвенно-климатических условий, отсутствие в биоценозе аборигенных видов-доминантов.

Несколько лет назад авторы начали цикл работ по изучению биологии цветения чужеродных видов семейства Бобовых, поскольку именно они являются «лидерами» по степени отрицательных последствий инвазии. Это семейство занимает в Европе

четвёртое место по числу чужеродных видов (323), из них 181 вид натурализуется [Lambdon et al., 2008]. В Средней России это семейство по количеству заносных видов (7%) стоит на пятом месте. Агрессивность растений семейства Бобовых объясняется их широким введением в культуру для получения зелёных кормов, но, главным образом, для повышения плодородия почвы. Благие цели вскоре демонстрируют оборотную сторону «улучшения природы». Внедрившись в экосистему, испытывающую дефицит азотистых соединений, виды семейства Бобовых обогащают почву азотом и делают её пригодной для заселения другими чужеродными сорными видами. Поскольку изменения происходят на уровне экосистемы, даже полное удаление инвазионных видов бобовых с завоёванной ими территории не приведёт экосистему в первоначальное «доинвазионное» состояние.

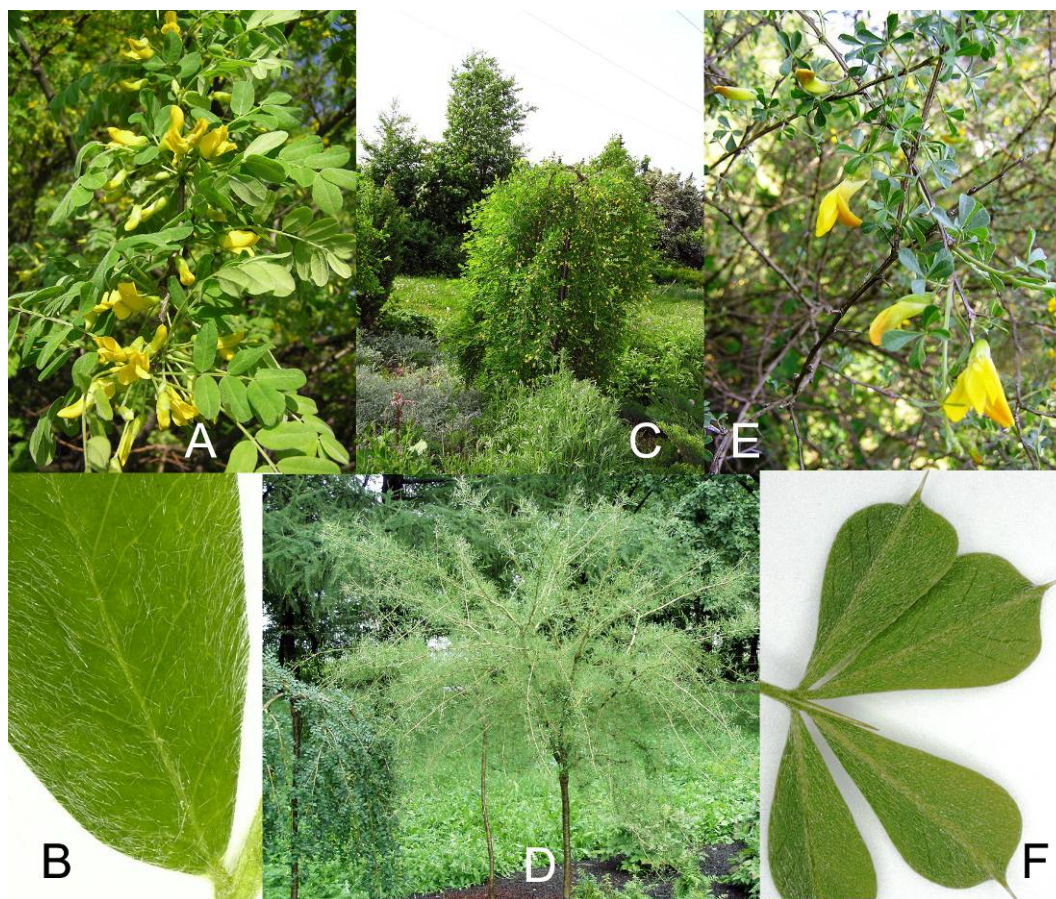


Рис. 1. А – *Caragana arborescens* типичная форма; В – *C. arborescens* опушённая форма, лист; С – *C. arborescens* f. *pendula*; D – *C. arborescens* f. *lorbergii*; E – *C. laeta*, генеративный побег; F – *C. laeta*, лист.

Ранее нами исследованы *Lupinus polyphillus*, *Robinia pseudoacacia*, *Amorpha fruticosa* и *Galega orientalis* [Виноградова и др., 2013; Виноградова, Ткачёва, 2013; Vinogradova et al., 2012, 2013]. Исследования показали, что для чужеродных видов семейства Бобовых наиболее существенными признаками, способствующими процессу инвазии, являются число диаспор, формирующихся у отдельной особи, плотность популяций и общая площадь вторичного ареала вида [Виноградова, Ткачёва, 2011].

В связи с этим представляется актуальным исследование по аналогичной методике особенностей генеративной сферы и способности к семенному возобновлению пятого потенциально инвазионного вида Средней России – *Caragana arborescens* в сравнении с близкородственными пока не натурализующимися видами рода

Карагана. Анализ вегетативного размножения будет проведён нами в последующих публикациях.

Карагана древовидная (*Caragana arborescens* Lam., Fabaceae) – прямостоячий, многоосный кустарник высотой 2–5 м с парноперистосложными листьями, состоящими из 4–7 пар обратнойцевидных листочков с коротким шипиком на верхушке (рис. 1А). Так же, как и для других видов рода *Caragana*, у *C. arborescens* наблюдается дифференциация побегов на удлинённые и укороченные (брахибласты). Удлинённые побеги завершаются верхушечной почкой и сохраняют способность к длительному моноподиальному нарастанию. В пазухах листьев у них формируются хорошо развитые почки, за счёт которых удлинённые побеги регулярно ветвятся. Брахибласты также имеют верхушечную почку и могут моноподиально нарастать в течение

2–5 лет, однако ветвление брахибластов происходит редко [Костина, 2012].

Естественный ареал *C. arborescens* находится в Западной Сибири (южнее 61° с. ш.), на Алтае, в Саянах до Иркутска, в Восточном Казахстане и Монголии, где вид приурочен к каменистым склонам и скалам.

Вторичный ареал *C. arborescens* охватывает всю Россию: от Соловецких островов до самых южных и восточных пределов [Соколов, Шипчинский, 1958]. *C. arborescens* широко используется в культуре благодаря устойчивости к засухе и техногенным условиям, а также высокой зимостойкости. Кустарник может расти даже на песчаных почвах с выраженной засоленностью субстрата [Терехова, 1985]. Высокая жаростойкость позволяет виду существовать в условиях Узбекистана [Мухаметжанов, 1988], а также в полупустынной зоне Армении [Бозоян, 1985]. В середине XX столетия на территории Советского Союза осуществлялись масштабные посадки вида с целью создания защитных лесополос. В массивах, широкополосных посадках и полезащитных полосах кустарники достигают высоты 2.5–3 м, продолжительность их жизни составляет 25 лет и более [Озолин и др., 1974]. Во вторичном ареале нами отмечена форма *C. arborescens* с листьями, опушёнными сверху и снизу серебристыми волосками длиной 428 ± 17 (от 339 до 504) мкм (рис. 1В).

В озеленении ценятся декоративные формы – *C. arborescens* f. *pendula* Dipp. (рис. 1 С), *C. arborescens* f. *lorbergii* Koehne (рис. 1 D), *C. arborescens* f. *albescens* Boiss, *C. arborescens* f. *cucullata* hort., *C. arborescens* f. *nana* Spath.

Ботаники неоднократно отмечали склонность *C. arborescens* к натурализации. Самые ранние находки одичавших растений в России сделаны в Костромской обл., близ с. Иванникова (И.Ф. Мейснер, 1886, MW). Одичавшая *C. arborescens* найдена также в

Белоруссии, в Витебской губернии, в лесу (М. Нейштадт, 1918, MW), в Литве, в Каунасском р-не, пос. Вершуглизис, в сосново-еловом лесу с грабом (В.В. Макаров, 1986, МНА). Самосев *C. arborescens* зафиксирован в естественных ценозах ряда регионов европейской части России: в Волгоградской обл. на хуторе Тормосино, на болоте (А.Е. Маценко, 1940, МНА); в 50 км от г. Камышина, в пойме р. Щербаковки (В.Д. Бочкин, 1981, МНА); на хуторе Забурдяевский, в байрачном лесу (Н.Б. Белянина, 1982, МНА); у пос. Быково, на степном склоне (Н.Б. Белянина, 1984, МНА). Сеянцы натурализовавшихся растений обнаружены в Нижегородской обл., в Керженском заповеднике (Н.М. Решетникова и др., 1998, MW); в Саратовской обл. у пос. Целинный в пойме р. Большой Узень (В.Д. Бочкин, 1993, МНА); в Московской обл.: Солнечногорский р-н (Т. Трофимов, 1948, MW), Коломенский р-н, в посадках сосны (В. Новиков, 1978, MW), Рузский р-н, на берегу оз. Глубокое (Н.М. Решетникова, 1994, МНА), Одинцовский р-н, у пос. Николина Гора (В.Д. Бочкин, 1997, МНА). Одичавшие экземпляры *C. arborescens* собраны в Москве, в заброшенном саду на ул. Малые Лужки (Н. Каден, 1934, MW), в лесу в Останкино (Ф. Леонтьев, 1946, МНА), на юге Москвы в Знаменском (В. Куваев, 1987, MW). Кроме того, сеянцы *C. arborescens* найдены в Москве на железнодорожных насыпях: у платформы Окружная (М.С. Игнатов, 1984, МНА), в Текстильщиках (В.Д. Бочкин, 1987, МНА), у платформы Петровско-Разумовская (В.Д. Бочкин, 1990, МНА).

В 2000-х гг. процесс натурализации *C. arborescens* стал более активным. Одичавшие растения отмечены в ряде областей Средней России: Тульская обл., Щекинский р-н, опушка леса в Тульских Засаках (А. Серёгин и др., 2003, МНА); Калужская обл., национальный парк «Угра», в долине

р. Выссы (Н.М. Решетникова и др., 2003, МНА) и Козельский р-н, дер. Клыково, по глубокому оврагу (Н.М. Решетникова и др., 2008, МНА); Липецкая обл., г. Данков, на правом берегу р. Дон (А.П. Серёгин, 2005, MW), Владимирская обл., Суздальский р-н (А.П. Серёгин, 2006, MW). Отмечено, что *C. arborescens* натурализуется как в нарушенных фитоценозах в Рязанской [Хорун и др., 2012], Липецкой [Ржевуская, 2012], Пензенской, Ульяновской обл., Мордовии [Силаева, Агеева, 2012], так и в естественных растительных сообществах – в Саратовской обл. [Буланый, 2012]. В связи с нарастающим темпом натурализации карагана древовидная вошла в список (black-list) потенциально опасных растений, проявляющих тенденцию к активному расширению вторичного ареала в Средней России [Виноградова и др., 2010].

Цель работы – попытка выявить признаки, способствующие широкому расселению *C. arborescens*. Задача настоящей работы – сравнительный анализ микроморфологии цветка на разных этапах развития у таксонов рода *Caragana*: типичной формы *C. arborescens*, имеющей тенденцию к инвазии в естественные ценозы, а также декоративных форм *C. arborescens* f. *pendula* и *C. arborescens* f. *lorbergii* и среднеазиатского вида *C. laeta*, культивируемых в ряде ботанических садов и не проявляющих способности к натурализации.

Для сравнительной характеристики выбрана карагана красивая (*C. laeta* Kom.), поскольку другие культивируемые в ботанических садах Средней России «виды» (*C. ussuriensis* (Regel) Pojark. *C. manshurica* (Kom.) Kom. – *C. chamlagu* Lam. имеют незначительные морфологические отличия от *C. arborescens*, и в некоторых работах рассматриваются как синонимы этого вида.

Естественный ареал *C. laeta* охватывает Джунгарский Алатау,

Центральный Тянь-Шань и Северо-Западный Китай. Это кустарник высотой до 2 м отличается от *C. arborescens* пальчато-сложными листьями, состоящими из 4 листочков обратноклиновидной формы с шипиком на верхушке, сильноопушённых с обеих сторон (рис. 1 Е, F). Цветки светло-жёлтые, одиночные или парные [Соколов, Шипчинский, 1958]. В широкой культуре вид практически отсутствует и выращивается, в основном, в ботанических садах. В Москве (ГБС РАН) относительно зимостоек, вегетирует с начала мая до конца сентября. Цветение слабое, плоды созревают в конце сентября [Древесные растения..., 2005].

Материал и методика

В мае-июне 2012 г. изучали развитие цветка у 6 образцов *C. arborescens*: образец № 1 – дичающая популяция в окрестностях г. Звенигорода Московской обл.; образец № 2 – дичающая популяция в Салтыковском лесопарке, Балашихинский р-н Московской обл.; образец № 3 – посадки вблизи ст. метро «Коньково» (Москва); образец № 4 – посадки около ст. метро «Владыкино» (Москва); образец № 5 – *C. arborescens* f. *pendula* – в дендрарии ГБС РАН; образец № 6 – *C. arborescens* f. *lorbergii* – в дендрарии ГБС РАН, а также 1 образец *C. laeta*: образец № 7 – в ГБС РАН (отдел флоры, рег. № 12977) привезён в 1960 г. с южного берега оз. Иссык-Куль, Киргизия.

Для измерения генеративных органов цветки отбирали в следующих фазах развития: I фаза – начало бутонизации; II фаза – бутонизация; III фаза – окончание бутонизации; IV фаза – начало цветения; V фаза – полное цветение; VI фаза – отцветание. Выборка цветков для *C. arborescens* на первых двух фазах развития составляла по 10 шт., на последующих – по 30–40 шт., для *C. laeta* (в связи со слабым цветением) – по 5 цветков на каждой фазе развития. Морфометрические признаки определяли с помощью

цифрового микроскопа Keyence VHX-1000 E. Размер свежесобранной пыльцы (выборка 35 пыльцевых зёрен) вычисляли в фазе начала цветения без добавления воды на предметное стекло. Фертильность пыльцы выявляли путём окрашивания пыльцевых зёрен ацетокармином при незначительном нагревании с последующим просмотром предметных стёкол в 5 полях зрения микроскопа.

На модельных побегах (в образцах №№ 1, 2, 5) определяли среднее число цветков в соцветиях и на 10 см побега, учитывали завязываемость плодов (%).

Полученные результаты обработаны статистически с использованием пакета программ Microsoft Excel и Past. Допустимая ошибка измерений не превышает нормы ($P \leq 5\%$).

Результаты

Для видов рода *Caragana* характерны пазушные цветоносы, которые обычно несут один, реже два цветка на хорошо выраженных цветоножках в пазухах маленьких чешуевидных прицветников. Большая часть цветков у *C. arborescens* образуется на брахибластах. Цветоносы в числе 3–7 располагаются в пазухах верхних почечных чешуй и нижних листьев срединной формации. Поскольку на брахибластах все междоузлия укороченные, то создаётся впечатление, что цветки располагаются в «пучках».

Кроме того, цветки могут развиваться и на удлинённых побегах в пазухах верхних почечных чешуй и нижних листьев срединной формации. Однако, поскольку в основании удлинённых побегов листья в розетку не собраны, то и цветоносы «пучков» не образуют [Костина, 2012].

Начало цветения *C. arborescens* в Московском регионе приходится на первую декаду мая, массовое цветение в 2012 г. отмечено 12 мая. Цветение кустов продолжается около 2 недель. У образца № 1 в «пучке» формируется в

среднем по 4.2 цветка (от 1 до 8), на 10 см побега насчитывается ~13.9 цветка; у образца № 2 – в среднем по 2.5 цветка (от 1 до 5), на 10 см побега ~10.2 цветка. Завязываемость плодов составляет 98%.

Массовое цветение *C. arborescens* f. *pendula* происходит в Москве (ГБС РАН) на 3–5 дней позже, чем у типичной формы (в 2012 г. – 15 мая). Цветение кустарника обильное, длится более 2 недель. Соцветия формируются на поникающих побегах: на 10 см – по 13.5 цветка, соцветие состоит из 1–6 цветков (в среднем 4.2). Завязываемость плодов несколько ниже – 54%.

Отмечено последовательное прохождение цветками VI фаз развития, характеристика которых приведена в таблице 1. Пыльники уже в I фазе развития цветка полностью сформированы, и их размер впоследствии не увеличивается. В отличие от ранее изученных инвазионных видов бобовых – *Lupinus polyphyllus* и *Robinia pseudoacacia* – пыльники уже в I фазе развития цветка жёлтого цвета. В отличие от *Lupinus polyphyllus*, тычинки разной длины не отличаются ни по форме пыльников, ни по сроку начала пыления. Дифференциация пестика прослеживается с III фазы развития цветка, но рыльце выражено не так чётко, как у *Lupinus polyphyllus* и *Robinia pseudoacacia*.

A) *C. arborescens* типичная форма, опушённая форма и *C. arborescens* f. *pendula* (образцы 1–5)

I фаза – начало бутонизации. Измерения проведены 11 мая. Бутон полностью закрыт густоопушённой чашечкой, его длина составляет 5–6 мм, диаметр 2.0 мм (рис. 2 А). Густо опушена и цветоножка диаметром 0.5 мм. Венчик прозрачно-зеленоватый. Тычиночная трубка не сформирована, 5 тычинок длинных (2.2–2.8 мм), 5 тычинок коротких (1.5–2.1 мм), пыльники жёлтые (1.0×0.5 мм). Пестик светло-зелёный, слабо дифференцированный, длиной 3–3.5 мм, диаметром 0.5 мм (рис. 2 В).

Таблица 1. Характеристика фаз развития цветка *Caragana arborescens* и *C. laeta*

I фаза – начало бутонизации	II фаза – бутониза- ция	III фаза – окончание бутонизации	IV фаза – начало цветения	V фаза – полное цветение	VI фаза – отцветание
Чашечка					
полностью закрывает венчик	немного короче венчика	вдвое короче венчика	втрое короче венчика		
Венчик					
прозрачно- зеленоватый	жёлто- зелёный	зеленовато- жёлтый	жёлтый	ярко- жёлтый, парус отодвигается	тускло- жёлтый
Тычиночная трубка					
короче свободной части тычиночных нитей	длиннее свободной части тычиночных нитей				разрывается
Тычинки с пыльниками					
пыльники жёлтые, не пылят			начинают пылить	пылят	тычиночные нити сгибаются и усыхают, пыльники облетают
Пестик					
не дифферен- цирован	слабо дифферен- цирован	дифференци- рован на завязь и столбик, рыльце выражено не явно	дифференцирован на завязь, столбик и рыльце		

II фаза – бутонизация (14 мая). Длина чашечки 6–7 мм, диаметр 3–3.5 мм. Зубчики чашечки длиной ~0.4–0.5 мм опушены более длинными, чем на самой чашечке, серебристыми волосками. Жёлто-зелёный венчик немного (на 1–1.5 мм) выступает из чашечки (рис. 3 А). Венчик представлен парусом (длиной 7–8 мм, шириной 5–6 мм); 2 вёслами (длина 6.8–7.0 мм, ширина 2.6–2.8 мм, шпорец неявно выражен, длиной 0.8 мм) и сросшейся из 2 лепестков лодочкой (длиной 6.4 мм, шириной 2.3–2.5 мм) (рис. 3 В–D). Тычиночная трубка длиннее свободной части тычиночных нитей, её длина 2.7–3 мм, диаметр 1.1 мм (рис. 3 Е). Длинные тычинки (5 штук) имеют длину

тычиночной нити 3.9–4.2 мм, короткие (4 штуки) так же, как одна свободная, – 2.5–3.3 мм. Размеры пыльников не увеличиваются. Пестик слабо дифференцирован (длиной 4–5 мм, диаметром 0.6 мм) (рис. 3 F).

III фаза – окончание бутонизации (16 мая). Зеленовато-жёлтый венчик (длиной 14–18 мм) почти наполовину выступает из полураскрытой чашечки (длиной 6.3–8 мм, диаметром 3.3–3.4 мм) (рис. 4 А). Парус (длиной 13.6–16.9 мм, шириной 11–11.5 мм), вёсла (длиной 13.6–16.1 мм, шириной 2.9–3.5 мм) и лепестки лодочки (длиной 13–15 мм, шириной 3.2–3.6 мм) становятся крупнее (рис. 4 В, С), шпорцы также удлиняются (2.6–3.6 мм). Значительно



Рис. 2. *C. arborescens* в начале бутонизации: А – бутон; В – тычинки и пестик.

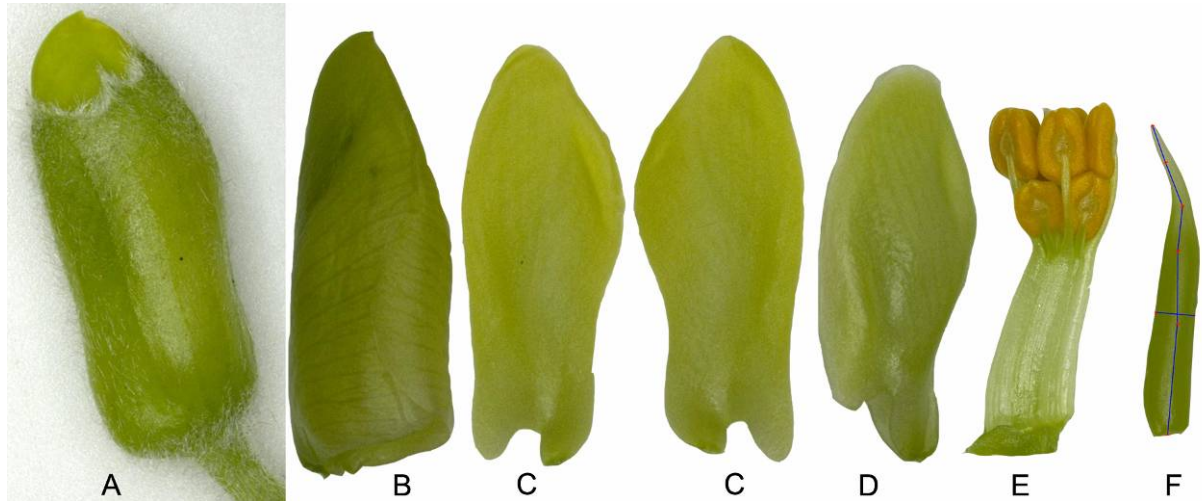


Рис. 3. *C. arborescens*. Фаза бутонизация: А– бутон; В – парус; С – вёсла; D – лодочка; E – тычинки; F – пестик.

удлиняются тычиночная трубка (длина 6.4–11.7 мм, диаметр 1.5 мм) и длина тычиночных нитей: длинных тычинок – 11.3–14.2 мм (включая тычиночную трубку), коротких и свободной тычинки – 10–12 мм (рис. 4 D). Пыльники утолщаются (1.0×0.8 мм). Пестик (длиной 9.8–12.4 мм) дифференцирован на завязь (диаметром 0.8 мм) и столбик, рыльце выражено не явно.

IV фаза – начало цветения (21 мая). Размеры чашечки не изменяются, а венчик становится крупнее и его длина (18–19.5 мм) втрое превышает длину

чашечки (рис. 5 А). Венчик ярко-жёлтый, полураскрыт, парус (длиной 17.3 мм, шириной 12–12.5 мм) разворачивается (рис. 5 В), удлиняются вёсла (длина 15.7–17.6 мм, ширина 2.1–3.8 мм) и лепестки лодочки (длина 16.1–16.8 мм, ширина 3.2–3.8 мм) (рис. 5 С, D). Тычиночная трубка продолжает разрастаться (длина 10.9–12.9 мм, диаметр 1.7–2.1 мм), а тычиночные нити – удлиняться. Длинные тычинки длиной 13.5–16.1 мм, короткие – 12.9–15.1 мм, свободная тычинка – 11.5–14.5 мм. Пыльники, выпуская пыльцу, лопаются, и их размеры сокращаются

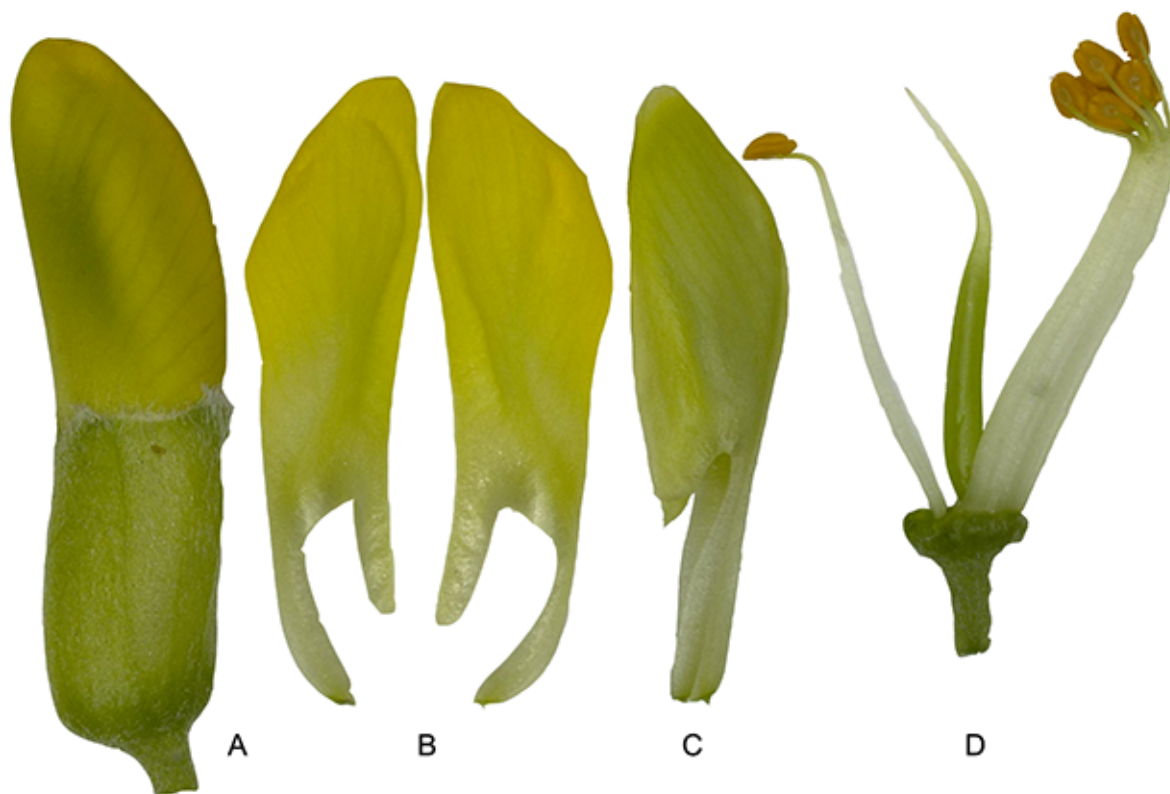


Рис. 4. *C. arborescens*. Фаза окончания бутонизации: А – бутон; В – вёсла; С – лодочка; D – тычинки и пестик.



Рис. 5. *C. arborescens*. Фаза начала цветения: А – венчик и чашечка; В – парус; С – вёсла; D – лодочка; E – тычинки и пестик.

(0.5×0.3 мм). У пестика (длиной 13.5–15 мм) становится различимым прозрачное рыльце (длиной 0.1 мм), на котором видна прилипшая пыльца. Разрастается завязь (длина 9–10 мм, диаметр 0.9 мм) (рис. 5 E).

V фаза – полное цветение (23 мая). Полностью раскрывается ярко-жёлтый венчик (длиной 19–22 мм) и увеличиваются его части: парус длиной 17–19 и шириной 13.5–17 мм, вёсла длиной 17–20 мм, лодочка длиной



Рис. 6. *C. arborescens*. Фаза полного цветения: А – венчик и чашечка, вид сбоку; В – венчик, вид снизу; С – тычинки; D – пыльники.

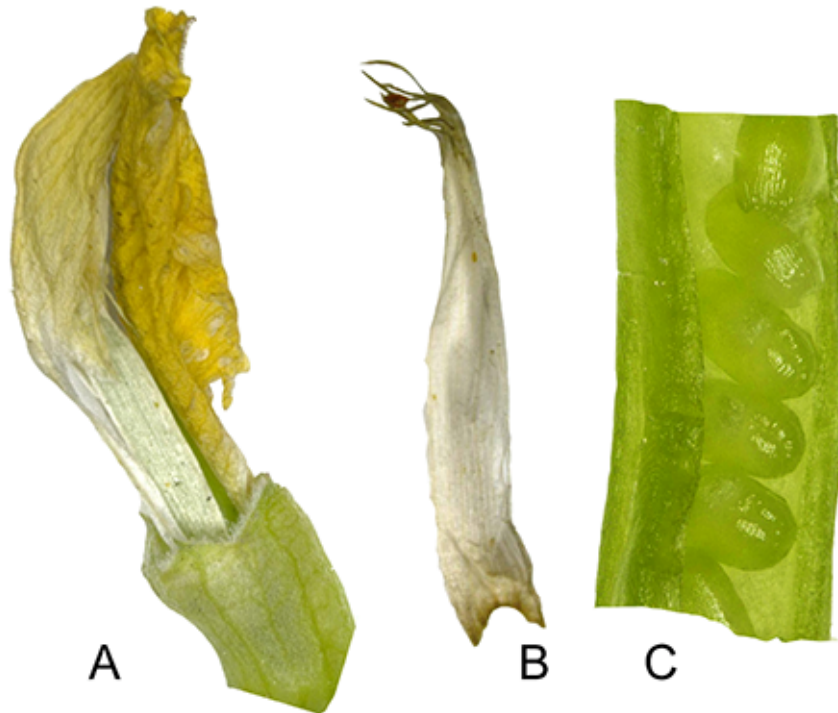


Рис. 7. *C. arborescens*. Фаза отцветания: А – увядающий венчик; В – тычиночная трубка; С – зачатки семян в завязи.

15–17 мм (рис. 6 А, В). Отмечено утолщение тычиночной трубки (длиной 13 мм, диаметром 1.2 мм) и некоторое укорачивание тычиночных нитей: длинных – до 15.1 мм, коротких – до 13.9 мм, свободной – до 12.5 мм (рис. 6 С). Пыльники активно пылят (рис. 6 D). У пестика (длиной 14.4–15.4 мм) разрастается завязь.

VI фаза – отцветание (25 мая). Все части венчика тускло-жёлтые, деформируются и усыхают (рис. 7 А). Тычиночная трубка (её диаметр 0.9 мм) лопаётся, свободная часть тычиночных нитей сгибается, пыльники облетают (рис. 7 В). Пестик удлиняется до 18–19 мм, значительно утолщается завязь, диаметр которой составляет 1.4 мм,



Рис. 8. *C. arborescens* f. *lorbergii*. Фаза окончания бутонизации (А–Е): А – бутон; В – парус, С – вёсла; D – лодочка; Е – тычинки с пестиком. Фаза начала цветения (F– I): F – парус, вид сбоку; G – парус, вид сверху; H – весло; I – лодочка.

заметны светло-зелёные полупрозрачные зачатки семян (рис. 7 С).

Б) *C. arborescens* f. *lorbergii* (образец № 6)

Массовое цветение наступает во второй декаде мая (в 2012 г. – 19 мая), то есть на 7 дней позже, а число цветоносов на брахибластах «в пучках» вдвое ниже, чем у типичной формы *C. arborescens*. В 2012 г. плоды у одиночно растущего куста не завязались.

В I и II фазе степень развития цветка и размеры его частей не отличаются от образцов № 1–5. В III фазе отличительные особенности *C. arborescens* f. *lorbergii* становятся заметными. В отличие от предыдущих образцов, парус имеет оттянутую вершину и удлинённую форму (длина

16–16.5 мм, ширина 4 мм), вёсла более узкие (длина 14.9 мм, ширина 2.2 мм), лодочка тоже более узкая (длина 13.9 мм, ширина 2.5 мм), свободная тычинка более короткая (длина 8.9 мм), а пестик более длинный (13.4 мм) (рис. 8 А–Е). У пестика к тому же иное соотношение завязи (4.9 мм) и столбика (8.5 мм) – приблизительно 1:2. Столбик пестика изогнутый, рыльце выражено слабо.

IV фаза – начало цветения (25 мая). У паруса базальная часть ещё более вытягивается (длина 19.6 мм, ширина 4.4 мм), а на вершине формируется заострённый киль длиной до 1 мм (рис. 8 F, G). Вёсла длиной 19.6 мм, шириной 2.9 мм, длина шпорца 2.1 мм (рис. 8 H). У лодочки также вытягивается базальная часть, длина которой



Рис. 9. *C. laeta*. Фаза бутонизации: А – парус; В–С – весла; D – лодочка; E – тычинки; F – столбик пестика.

(10.9 мм) составляет больше половины длины всего лепестка (длиной 18.7 мм, шириной 2.7 мм) (рис. 8 I). По диаметру тычиночной трубки, размерам пыльников и длине длинных и коротких тычинок *C. arborescens* f. *lorbergii* не отличается от образцов №№ 1–5, но свободная тычинка (11.9 мм) заметно короче коротких тычинок. Завязь пестика (6.7 мм) в полтора раза короче, а длина столбика (9.4 мм) в 2.2 раза длиннее, чем у образцов №№ 1–5. Рыльце остаётся невыраженным.

V фаза – полное цветение (27 мая). Чашечка продолжает расти и достигает длины 8.1 мм, но размеры лепестков уже не увеличиваются. Парус разворачивается, и его базальная часть ещё немного удлиняется.

VI фаза – отцветание (29 мая). Венчик тусклой жёлтой окраски, усыхает. Тычиночная трубка (длиной 10–11 мм, диаметром 1.3 мм) лопаётся, тычиночные нити обвисают и деформируются, пыльники облетают. Длина пестика 16–17 мм, причём столбик почти в полтора раза длиннее завязи.

В) *Caragana laeta* (образец № 7)

Цветение караганы красивой (*C. laeta*) начинается на 1 неделю позже, чем *C. arborescens* (в 2012 г. – 20 мая), и продолжается 10 дней. На кусте

формируются единичные цветки. Завязываемость плодов в 2012 г. составила не более 10%. Все части цветка значительно крупнее, чем у предыдущих образцов.

II фаза – бутонизация (18 мая). Лепестки венчика – парус (длина 8.1–8.5 мм, ширина 8.8–9 мм), вёсла (длина 6.5 мм, ширина 2.2 мм), лодочка (длина 6.7–7.1 мм, ширина 2.4 мм) имеют жёлто-зелёную окраску (рис. 9 A–D), большая их часть скрыта в чашечке. Тычиночная трубка диаметром 1.2 мм немного длиннее свободных частей тычиночных нитей. Длина тычиночных нитей длинных тычинок составляет 4.9–5.2 мм, коротких – 3.2–4.0 мм, свободной – 3.8–4.0 мм (рис. 9 E). Размер пыльников 1.1×0.7 мм. Пестик (длиной 6.1 мм, диаметром 0.6 мм) дифференцирован слабо, имеет единичные волоски по брюшному шву (рис. 9 F).

III фаза – окончание бутонизации (20 мая). Чашечка (длиной 8.3 мм, диаметром 4.0 мм) редко опушена короткими волосками, зубчики (длиной ~1.4 мм) по краю чашечки имеют реснички. Из чашечки наполовину выступает зеленовато-жёлтый венчик. Длина паруса 19–20 мм, ширина 9.4–9.7 мм (рис. 10 A); длина вёсел 19–19.5 мм, ширина 4.2 мм, шпорец загнутый,



Рис. 10. *C. laeta*. Фаза окончания бутонизации: А – парус, вид сбоку; В – весло; С – лодочка; D – пыльники; Е – пестик.

длиной 1.7 мм; лодочка такая же крупная, как и вёсла – длина 19.2 мм, ширина 4.0 мм (рис. 10 В, С). Тычиночная трубка диаметром 1.5 мм. Тычиночные нити: у двух длинных тычинок – 17.3–17.4 мм, у четырёх средних – 14.9–15.9, у двух коротких – 14.1–14.3 мм, свободной – 13.9 мм. Пыльники округлые (длиной 1.2 мм, диаметром 0.9 мм) (рис. 10 D). Длина пестика 15.6–16.1 мм; завязь (длина 9.7 мм, диаметр 0.8 мм) так же, как у *C. arborescens*, в полтора раза длиннее столбика (6.0 мм) (рис. 10 E).

В IV фазе все части цветка укрупняются, пыльники лопаются.

V фаза – полное цветение (22 мая) характеризуется максимальными размерами органов цветка (рис. 11, 12). Чашечка имеет длину 8.8 мм и диаметр 4.8 мм. Парус длиной до 28.0 мм, шириной 10–11.2 мм, вёсла длиной 24.9–25.0 мм, шириной 5.4 мм со шпорцем (1.7 мм). Лодочка длиной 24.8 мм, причём базальная зауженная часть

(длиной 9.9 мм) составляет почти половину длины лодочки. Диаметр тычиночной трубки – 1.7 мм. Тычинки подразделяются на 2 длинные (длина 23.7–24.9 мм), 4 средние (20.2–23.0 мм), 2 короткие (17–18 мм) и 1 свободную (длина 15.8–16 мм). Длина пестика 20.7 мм.

VI фаза – отцветание. Усыхание венчика и тычинок.

Г) Морфометрические признаки и фертильность пыльцы. Пыльцевые зёрна трёхбороздно-поровые, эллипсоидальной формы. По размерам пыльцы образцы №№ 1–6 достоверно не различаются (табл. 2, рис. 13–14), тогда как пыльца *C. laeta* достоверно мельче. Фертильность пыльцы и у *C. arborescens*, и у *C. laeta* высокая ~ 93–96%.

Обсуждение

Таким образом, *C. arborescens* имеет конкурентное преимущество над близкородственными *C. arborescens* f. *lorbergii* и *C. laeta* по более крупным

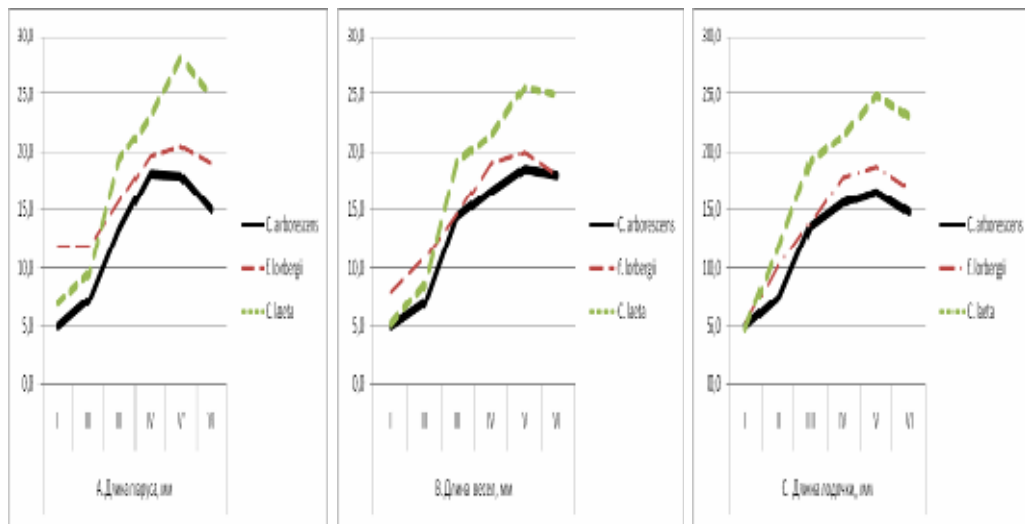


Рис. 11. Динамика увеличения длины паруса (А), вёсел (В) и лодочки (С) у цветков различных таксонов рода *Caragana*.

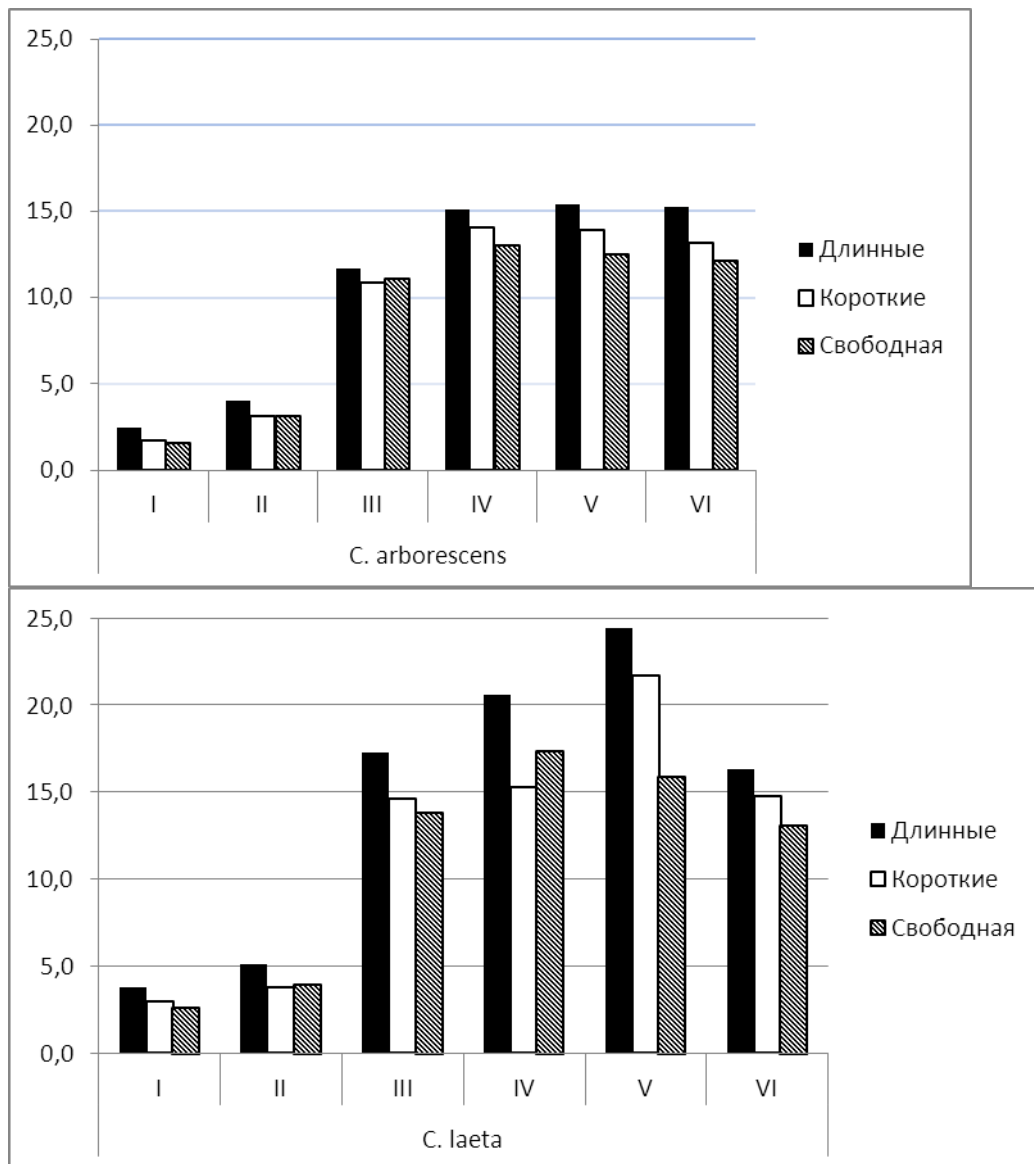
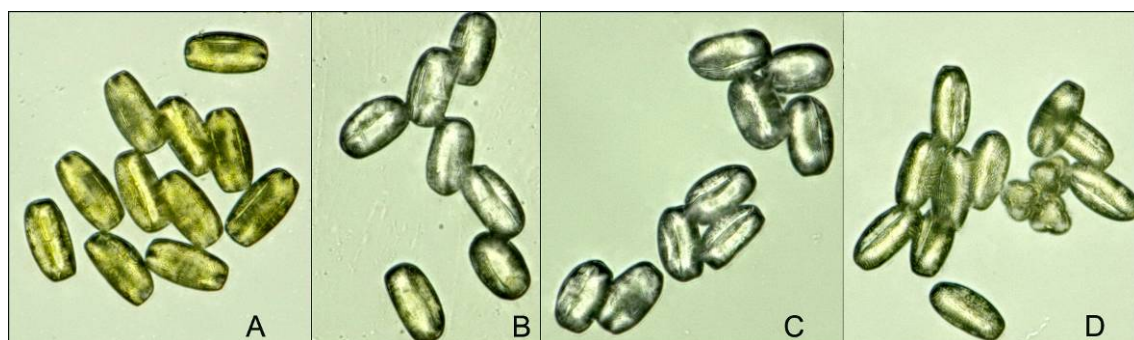
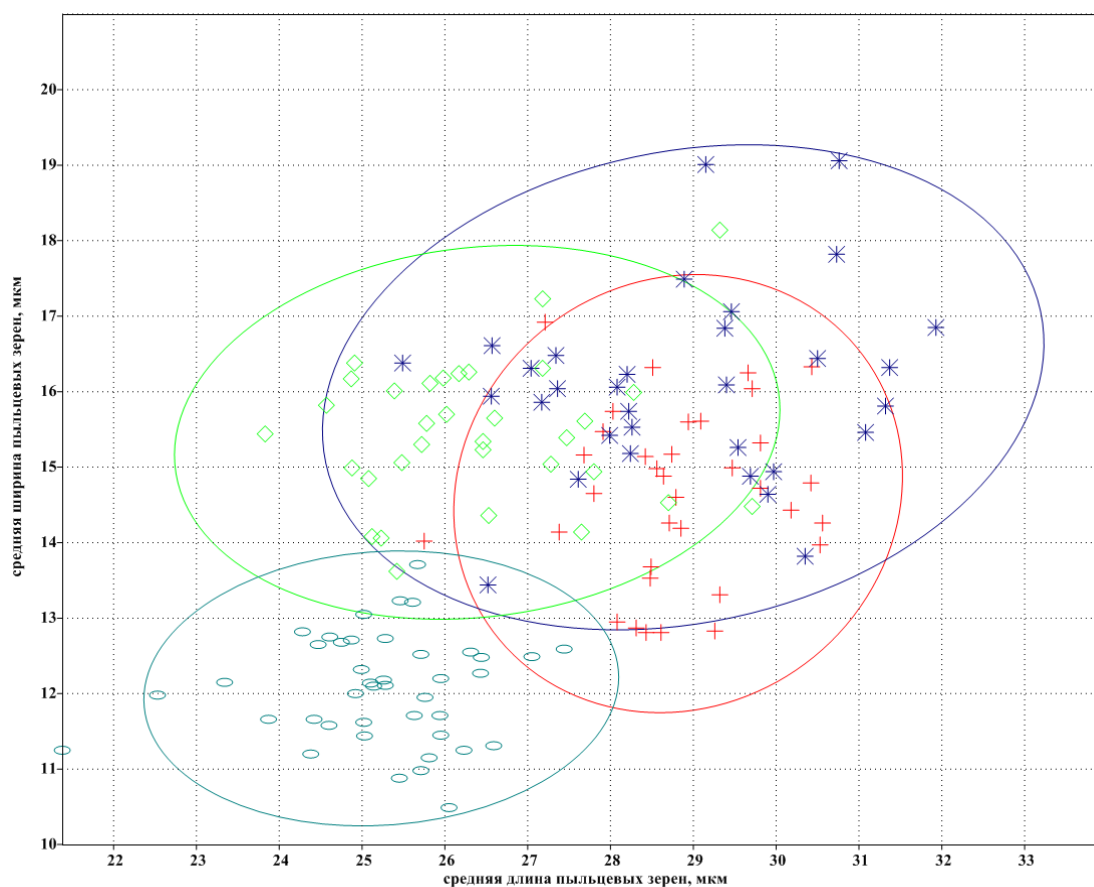


Рис. 12. Динамика роста тычиночных нитей в цветках *C. arborescens* и *C. laeta*.

Таблица 2. Морфометрические признаки пыльцы таксонов рода *Caragana*

Образец	Длина пыльцевого зерна, мкм			Ширина пыльцевого зерна, мкм			l / d
	средняя	Min	max	средняя	min	max	
<i>C. arborescens</i>	28.82±0.18	25.75	30.56	14.65±0.19	12.81	16.92	1.97
<i>C. arborescens</i> <i>f. pendula</i>	28.88±0.29	25.49	31.93	16.06±0.22	13.44	19.06	1.80
<i>C. arborescens</i> <i>f. lorbergii</i>	26.39±0.24	23.83	29.71	15.46±0.16	13.62	18.14	1.71
<i>C. laeta</i>	25.23±0.17	21.38	27.44	12.07±0.11	10.49	13.71	2.09

Рис. 13. Форма пыльцевых зёрен: А – *C. arborescens*, В – *C. arborescens* f. *pendula*, С – *C. arborescens* f. *lorbergii*, D – *C. laeta*.Рис. 14. Морфометрические параметры пыльцы у различных таксонов рода *Caragana*: + *C. arborescens*, * *C. arborescens* f. *pendula*, \diamond *C. arborescens* f. *lorbergii*, \circ *C. laeta*.

пыльцевым зёрнам, большему числу цветков в соцветии и гораздо более высокой степени завязываемости семян.

У всех изученных таксонов фертильность пыльцы высокая, но степень завязываемости семян различна.

C. arborescens обильно плодоносит (завязываемость плодов до 98%). У *C. arborescens* f. *pendula* лишь половина цветков (54%) завязывают плоды. *C. arborescens* f. *lorbergii*, и *C. laeta* плодов почти не завязывают (0–10%).

Цветок среднеазиатской *C. laeta* отличается наиболее крупными размерами всех его органов, а также дифференциацией тычинок по их длине не на три группы (5 длинных, 4 короткие, 1 свободная), а на четыре (2 длинных, 4 средние, 2 короткие, 1 свободная).

C. arborescens f. *lorbergii* хорошо отличается от типичной формы по ряду существенных морфологических признаков – малоцветковому соцветию, более поздним срокам цветения, форме паруса с заострённой вершиной и вытянутой базальной частью, более узкими вёслами и лодочкой, соотношению длины трёх групп тычинок (длинных, коротких и свободной), соотношению длины завязи и столбика пестика. Помимо морфологических признаков, *C. arborescens* f. *lorbergii* почти не завязывает плодов, хотя опылители свободно перелетают на её цветки с растущих поблизости типичных особей *C. arborescens*, так что имеет место репродуктивная изоляция. В связи с этим мы считаем, что есть основания для рассмотрения возможности выделения этой формы в качестве самостоятельного таксона (*C. lorbergii*?) после более глубокого исследования образцов из разных интродукционных учреждений молекулярно-генетическими методами.

Исследования показали, что для *C. arborescens* так же, как и для ранее изученных нами чужеродных видов семейства Бобовые – *Lupinus polyphillus*,

Robinia pseudoacacia, *Amorpha fruticosa* и *Galega orientalis* – инвазионный вид имеет преимущество над близкородственными неинвазионными по большему числу цветков и плодов в кисти (и, соответственно, большему числу диаспор) и более высокой плотности популяций. Инвазионные виды намного превосходят недичающие виды также по площади культигенного ареала. Поэтому мы считаем, что для объяснения успеха внедрения в естественные фитоценозы наиболее агрессивных видов семейства Бобовых более приемлема гипотеза «давления диаспор» (Propagule Pressure Hypothesis) [Williamson, 1996]. Однако в формулировку гипотезы следует ввести дополнения, которые позволят учесть семенную продуктивность отдельной особи, плотность популяции и площадь культигенного ареала. С учётом дополнений гипотеза «давления диаспор» будет выглядеть следующим образом: «Уровень инвазibility естественных сообществ определяется численностью вторгающихся в сообщество чужеродных растений, которая, в свою очередь, зависит не только от количества диаспор, формирующихся у отдельной особи, но и от плотности популяций и общей площади вторичного ареала вида». Эти данные согласуются с результатами работ чешских учёных [Křivánek et al., 2006], которые провели анализ 15 видов голосеменных и 13 видов покрытосеменных древесных растений, выращиваемых в Чехии как лесные культуры. Чем большей была площадь посадок и их число, тем выше был инвазионный статус вида. «Чемпионом» по этому показателю и по отрицательным последствиям внедрения в естественные ценозы оказалась *Robinia pseudoacacia*.

Что касается ещё одного признака, влияющего на инвазионный статус чужеродных видов, – бóльшего временного периода с момента первой интродукции [Pušek, Jarošík, 2005] – *Caragana arborescens*, действительно,

по этому показателю превосходит близкородственные ненатурализирующиеся таксоны, но для остальных изученных нами инвазионных видов семейства Бобовых это закономерность не прослеживается.

Выводы

Потенциально инвазионная *C. arborescens* имеет конкурентное преимущество над близкородственными ненатурализирующимися таксонами по более крупным пыльцевым зёрнам, большему числу цветков в соцветии и гораздо более высокой степени завязываемости семян.

Однако основной причиной внедрения этого вида в естественные фитоценозы Средней России (так же, как и исследованных нами ранее *Lupinus polyphyllus*, *Galega orientalis*, *Robinia pseudoacacia* и *Amorpha fruticosa*) является её широкое использование в культуре, несоблюдение правил агротехники и наличие заброшенных земель. В связи с этим для объяснения успеха инвазионных видов семейства Бобовых более приемлема гипотеза «давления диаспор», с некоторыми дополнениями, которые позволят учесть не только семенную продуктивность отдельной особи, но и плотность популяции, и площадь вторичного ареала.

C. arborescens, наряду с *Lupinus polyphyllus*, *Galega orientalis*, *Robinia pseudoacacia* и *Amorpha fruticosa*, является «беженцем» из культуры и входит в число наиболее агрессивных активно натурализирующихся видов семейства Бобовых. Тем не менее, эти пять видов продолжают широко культивировать, поэтому мы прогнозируем дальнейшее расширение их вторичного ареала и повышение инвазионного статуса.

Благодарности

Авторы благодарны кураторам ГБС РАН – И.В. Павловой и Н.А. Трусову за предоставленную возможность сбора образцов с культивируемых растений, а

также С.Р. Майорову за подготовку фотоиллюстраций.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Литература

Бозоян А.А. Представители дендрофлоры Восточной Азии в зелёном кольце г. Еревана и перспективы дальнейшего их применения // Бюл. Ботан. Сада АН АрмССР. 1985. Т. 26. С. 87–96.

Буланый Ю.И. Адвентивный элемент флоры Саратовской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конф. М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2012. С. 33–36.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Виноградова Ю.К., Ткачёва Е.В. Сравнительный анализ видов семейства Leguminosae разного инвазионного статуса // Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции. Мат-лы I Международ. науч. конф. Санкт-Петербург: ВИР, 2011. С. 51–64.

Виноградова Ю.К., Ткачёва Е.В. Сравнительный анализ биоморфологических признаков натурализирующейся *Galega orientalis* Lam. и культивируемой *G. officinalis* L. // Вестник ТвГУ. Сер. «Биология и экология». 2013. Вып. 32. № 31. С. 61–74.

Виноградова Ю.К., Ткачёва Е.В., Куклина А.Г. Морфобиологические признаки *Amorpha fruticosa* и *A. paniculata* в условиях культуры // Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования. Кострома:

- ЗАО «Линия График Кострома», 2013. Вып. 2. С. 17–25.
- Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук. М.: Наука, 2005. 586 с.
- Костина М.В. Особенности цветорасположения у некоторых инвазионных древесных видов семейства Fabaceae // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья. Ижевск. 2012. С. 108–111
- Мухаметжанов М.В. Научные и практические основы защитного лесоразведения в Узбекистане // О состоянии и перспективах защитного лесоразведения в Узбекистане: Материалы республиканского научно-производственного совещания. 1988. С. 3–13.
- Озолин Г.П., Каргов В.А., Лысова Н.В., Савельева Л.С. Деревья и кустарники для защитного лесоразведения. М.: Лесная промышленность, 1974. 152 с.
- Ржевуская Н.А. Материалы к «Чёрной книге» флоры Липецкой области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конф. М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2012. С. 172–173.
- Силаева Т.Б., Агеева А.М. Материалы к «Чёрной книге» флоры Республики Мордовия // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конф. М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2012. С. 185–187.
- Соколов С.Я., Шипчинский Н.В. Карагана – *Caragana* Lam. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: АН СССР, 1958. Т. 4. С. 172–197.
- Терехова Э.Б. Особенности формирования культурфитоценозов на кварцево-глауконитовых песках // Растения и промышленная среда. 1985. Т. 11. С. 43–53.
- Хорун Л.В., Казакова М.В., Волоснова Л.Ф. Флористический состав адвентивных видов флоры Рязанской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV международной научной конф. М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2012. С. 212–215.
- Křivánek M., Pyšek P., Jarošík V. Planting History and Propagule Pressure as Predictors of Invasion by Woody Species in a Temperate Region // Conservation Biology. 2006. Vol. 20, N 5. P. 1487–1498.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vila M., Zikos A., Roy D., Hulme Ph.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. Vol. 80. P. 101–149.
- Pyšek P., Jarošík V. Residence time determines the distribution of alien plants // Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects / Ed. G. Inderjit. Switzerland: Birkhauser Verlag, 2005. P. 77–96.
- Vinogradova Yu.K., Tkacheva E.V., Mayorov S.R. About Flowering Biology of Alien Species: 1. *Lupinus polyphyllus* Lindl. // Russian Journal of Biological Invasions. 2012. Vol. 3. № 3. С. 163–171.
- Vinogradova Yu.K., Tkacheva E.V., Brindza J., Mayorov S.R., Ostrowsky R. On flowering patterns of alien species: 2. *Robinia pseudoacacia*, *R. × ambigua*, and *R. neomexicana* // Russian Journal of Biological Invasions 2013. Vol. 4. № 2. С. 74–86.
- Williamson M. Biological Invasions. London: Chapman & Hill, 1996. 244 p.

ABOUT FLOWERING BIOLOGY OF ALIEN SPECIES. 3. *CARAGANA ARBORESCENS* LAM. AND *C. LAETA* KOM.

© 2015 Kuklina A.G.¹, Vinogradova Yu.K.¹, Tkacheva E.V.²

¹ Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, 127276, alla_gbsad@mail.ru; gbsad@mail.ru

² Library for Natural Sciences of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, 119991, katyusha_2009@mail.ru

Some data on flowering biology of potentially aggressive alien species – *Caragana arborescens* are presented. Micromorphological characters of flowers at different stages of development for typical plants and two cultivars (*C. arborescens* f. *pendula* and *C. arborescens* f. *lorbergii*), and also for the Central Asian *C. laeta* are described. The pollen fertility is defined. A number of characters in which *C. arborescens* has a competitive superiority over closely related taxa is revealed. Arguments for *C. arborescens* f. *lorbergii* allocation as a particular taxon are adduced.

Key words: *Caragana arborescens*, *Caragana laeta*, flower, fertility, pollen.