



HORTUS BOTANICUS

Журнал Совета ботанических садов СНГ при МААН

11 / 2016

HORTUS BOTANICUS

Журнал Совета ботанических садов СНГ при МААН

11 / 2016

ISSN 1994-3849

Эл № ФС 77-33059 от 11.09.2008

Главный редактор

А. А. Прохоров

Редакционный совет

П. Вайс Джексон
Лей Ши
Йонг-Шик Ким
В. Н. Решетников
М. С. Романов

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина
Е. М. Арнаутова
А. В. Бобров
Ю. К. Виноградова
Е. В. Голосова
Е. Ф. Марковская
Ю. В. Наумцев
Е. В. Спиридович
К. Г. Ткаченко
А. И. Шмаков

Редакция

Е. А. Платонова
С. М. Кузьменкова
Е. В. Голубев

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Анохина, 20, каб. 408.

E-mail: hortbot@gmail.com

<http://hb.karelia.ru>

© 2001 - 2016 А. А. Прохоров

На обложке:

На Балу хризантем в Никитском ботаническом саду (фото Ю. Югансона)

Разработка и техническая поддержка

Отдел объединенной редакции научных журналов ПетрГУ, РЦ НИТ ПетрГУ,
Ботанический сад ПетрГУ

Петрозаводск

2016

Морфологические особенности репродуктивных побегов и опылители *Astilbe chinensis*

ХАРЧЕНКО Виктория Евгеньевна	ГОУ Луганский национальный аграрный университет ЛНР, городок ЛНАУ, кафедра биологии растений, Луганск, 91008, Украина viktoriaharchenko@rambler.ru
ШЕЛЕХОВА Ольга Михайловна	Ботанический сад-институт ДВО РАН, ул. Маковского, д. 142, Владивосток, 690024, Россия evrazhka@mail.ru
БАРИНОВА София Степановна	Институт эволюции университета Хайфы, Гора Кармель, Хайфа, 31905, Израиль barinova@research.haifa.ac.il
ФОМЕНКО Елизавета Игоревна	Иркутский государственный аграрный университет им. А. А. Ежевского, поселок Молодежный, д. 3, Иркутск, 664038, Россия liza_f95@mail.ru

Ключевые слова:

наука, коэволюция, *Saxifragaceae*, *Astilbe chinensis*, соцветия, опылители, цветков, астильба

Аннотация:

Эволюция растений и их опылителей может происходить согласованно. Поэтому структура соцветий и цветков часто адаптирована к определённому типу опылителей. Обычно в пределах вида цветки имеют стабильную структуру, но у *Astilbe chinensis* она сильно варьирует. Это может быть обусловлено предпочтениями опылителей. Однако опыление *A. chinensis* не было изучено прежде. Настоящее исследование показало, что *A. chinensis* имеет широкий спектр визитёров, которые имеют разные предпочтения по времени посещения цветков, разные цели и поведение. Среди опылителей *A. chinensis* преобладали *Coleoptera* и *Hymenoptera*. Условия среды имеют существенное влияние на режим посещения цветков опылителями. Температура и влажность ограничивали частоту визитов *Coleoptera* в большей степени, чем *Hymenoptera*, которые предпочитают более высокую температуру и более низкую влажность для посещения цветков *A. chinensis*. Ранее *Coleoptera* не были отмечены в числе опылителей *Astilbe*. Полученные результаты исследований являются поводом для пересмотра характеристик кантарофильных растений. Учитывая, что *A. chinensis* формирует мелкие цветки с варьирующей структурой, собранные в многоцветковые тирсы, образующие значительный объём пыльцы в течение продолжительного периода цветения, можно предположить, что множество пыльцы имеет решающее значение при опылении жуками, а размер цветков, по-видимому, не имеет значения.

Получена: 27 февраля 2016 года

Подписана к печати: 30 октября 2016 года

Введение

Растения одного вида, а иногда и таксонов более высоких рангов, обычно имеют стабильную структуру цветков (Ronse De Craene et al., 2003, 2014). Однако, у *Astilbe chinensis* (Maximowicz) Franche Savatier структура цветков сильно варьирует (Pan, 1995; Olson, 2000, 2001). Структура цветков может быть обусловлена предпочтениями их опылителей, так как в ходе эволюции у растений и их опылителей формируются взаимные адаптации (Timofeeff-Ressovsky, 1939; Pijl, 1960; Тахтаджян, 1966; Stebbins, 1970; Fægri, 1979; Harder et al., 1996; Pellmyr et al., 1994; Pigliucci, 2003; Fenster et al., 2004; Barrett, 2014). В частности, Stebbins (2004) полагал, что в ходе эволюции наиболее частые и эффективные опылители могут обуславливать формирование специфической структуры цветков. Изменения климата могут вызывать параллельные изменения структуры цветков и их опылителей, хотя значительные расхождения также могут быть вполне ожидаемыми (Hegland et al., 2009).

Род *Astilbe* Buch. Ham. ex D. Don (Saxifragaceae) включает 18 видов (Pan et al., 2001) и происходит из Восточной Азии. *Astilbe* распространена в Восточной Азии и восточной части Северной Америки (Pan et al., 2001; Zhu et al., 2012). Согласно результатам молекулярно-филогенетического анализа, базальным таксоном в пределах рода *Astilbe* был японский вид *A. platyphylla* H. Boissieu (Kim, 1989). Дизъюнкция ареала *Astilbe* могла быть результатом Беренгийской миграции из Восточной Азии в Северную Америку в конце третичного периода 3,54 млн. лет (1,29-6,18 млн. лет) (Zhu et al., 2012). Среди видов *Astilbe* имеются виды, в популяциях которых наряду с двудомными растениями встречаются растения с двуполыми цветками (Pan et al., 2001; Olson, 2000, 2001). *Astilbe chinensis*, распространённая на северо-востоке Азии (Баркалов, 1987), имеет двуполые цветки, в отличие от других видов *Astilbe*, в популяциях которых наряду с растениями, имеющими двуполые цветки встречаются двудомные растения. В частности, к таким видам принадлежат: *A. platyphylla* (распространённая в Японии), *A. rivularis Buchanan-Hamilton ex D. Don* (распространённая в Юго-восточной Азии) и *A. biternata* (Ventenat) Britton ex Kearney Bull (распространённая в Северной Америке) (Kim, 1989; Pan et al., 2001; Olson, 2000, 2001). Мужские цветки у этих растений имеют двойной околоцветник ($Ca_5Co_5A_{10}$), а женские - только чашечку ($Ca_5G_{(2)}$). Это сильно контрастирует с двуполыми цветками *A. chinensis*, которые имеют двойной околоцветник (Pan et al., 2001).

A. biternata опыляются насекомыми и ветром и образуют огромное количество нектара и пыльцы (Olson, 2000). Во время цветения *A. biternata* Olson (2001) выявил 30 различных видов насекомых, среди которых наиболее эффективными опылителями были *Hymenoptera*. Известно, что первичные опылители, которые изначально способствовали формированию адаптаций, со временем могут начать играть только второстепенные роли в репродуктивном успехе растений (Wilson et al., 1991; Waser et al., 2006). При этом насекомые, имеющие более универсальные предпочтения, могут замещать исходных опылителей, в том числе и жуков (Li et al., 2009). Исходные формы таких отношений могут быть обнаружены в рефугиумных центрах, которых не коснулись оледенения. Одним из таких центров является Приморский край России (Крестов и др., 2009), на территории которого распространена *A. chinensis*. Поэтому особенности опыления *A. chinensis* могут представлять интерес для выявления эволюционных тенденций, свойственных *Astilbe*.

Наши исследования были сфокусированы на анализе опылителей *A. chinensis*, так как прежде они не были изучены. Полиморфизм структуры цветков *A. chinensis* может быть обусловлен предпочтениями её опылителей, хотя в ходе эволюции их состав мог изменяться.

Объекты и методы исследований

Исследование проводилось в период цветения на протяжении 2012-2015 гг., на территории Приморского края в естественных популяциях *A. chinensis* (о. Русский, окрестности Владивостока, с. Многоудобное) и коллекции Ботанического сада-института Дальневосточного отделения РАН (БСИ).

В ходе исследований была проанализирована динамика цветения, структуры побегов, соцветий и цветков у *A. chinensis*.

Состав визитёров *A. chinensis* анализировали на основании отбора проб и в ходе визуальных наблюдений. Пробы визитёров собирали в течение периода цветения *A. chinensis* в утренние часы (8.00-11.00), полуденные часы (12.00-15.00) и вечерние часы (16.00-19.00). Видовую принадлежность визитёров устанавливали с помощью "Определителя насекомых Дальнего Востока России" (Определитель..., 1986-1992). Параллельно проводили учёт температуры и влажности воздуха. Среди визитёров *A. chinensis* выявляли опылителей на основании визуальных наблюдений за поведением визитёров и по наличию пыльцы на их теле.

Для анализа полученных результатов использовали стандартные методы статистического анализа ANOVA. Для анализа зависимости визитов основных опылителей от температуры и влажности был использован метод наименьших квадратов из пакета Statistica 7.0.

Результаты и обсуждение

Вегетационный период *A. chinensis* начинается в апреле, бутонизация - в июне, цветение - в июле-августе, а созревание семян - в августе-сентябре. Обычно цветение начинается в первой декаде июля. Максимальное число раскрытых цветков *A. chinensis* приходится на третью декаду июля и заканчивается ко второй декаде августа.

Один цветок *A. chinensis* цветёт в течение 3-5 суток. У *A. chinensis* на верхушке побегов формируется облиственный тирс (Рис. 1), образованный множеством ($918,2 \pm 204,1$) мелких цветков (размер: 5 ± 1 мм) (Табл. 1).

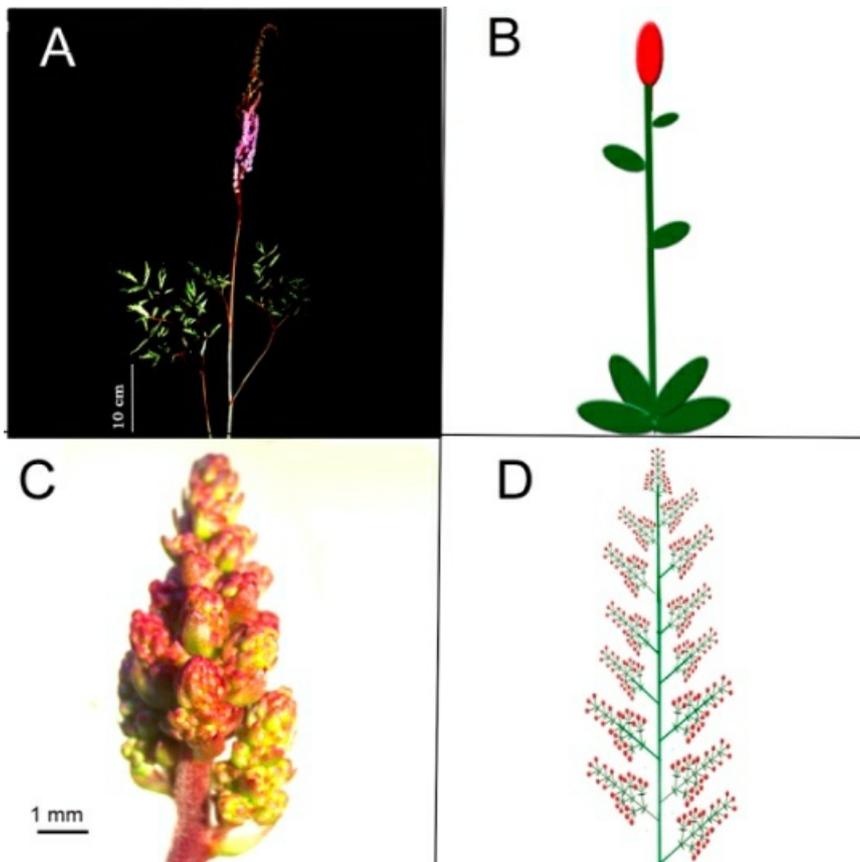
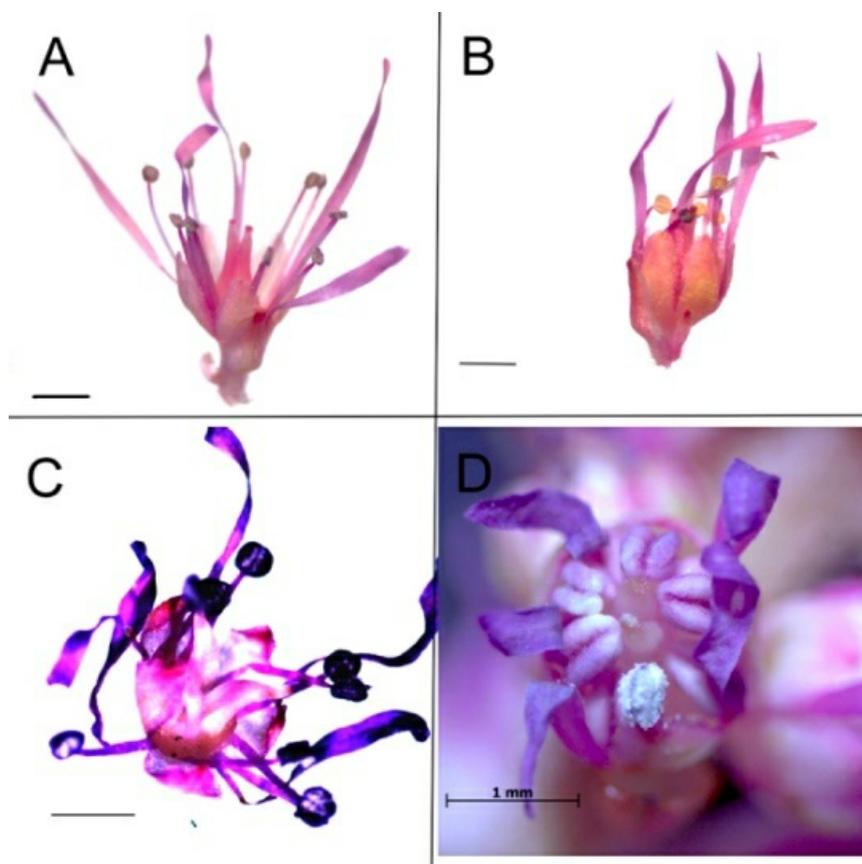


Рис. 1. Репродуктивный побег *A. chinensis*. *A* - общий вид растения; *B* - схема побега; *C* - зачаток соцветия; *D* – схема соцветия.

Fig. 1. The reproductive shoots of *A. chinensis*. *A* - general view; *B* - scheme of shoot; *C* - bud of the inflorescence; *D* - scheme of inflorescence.

Таблица 1. Структура побегов *A. chinensis*Table 1. The structure of shoots in *A. chinensis*

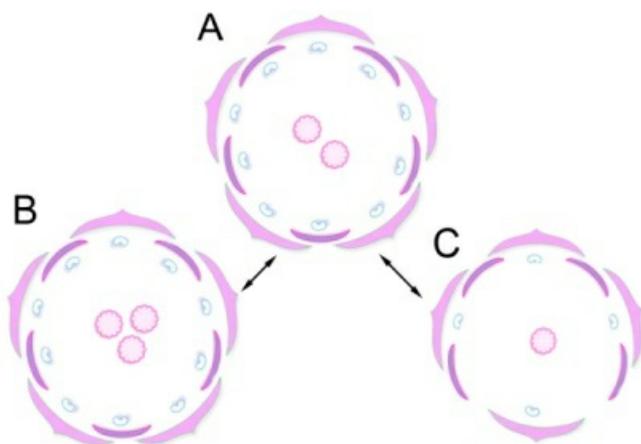
Критерии	Средняя и стандартное отклонение	Min	Max	Коэффициент вариации
Высота побега	113,9±19,6	78,5	156,0	17
Длина листьев на репродуктивном побеге	27,1±22,4	58,0	0,5	78
Длина соцветий	28,9±8,4	15,0	55,0	29
Число боковых осей на главной оси соцветия	54,8±12,6	28,0	88,0	23
Число цветков	918,2±204,1	453,6	1425,6	22
Длина цветков	5,0±1,0	3,4	5,6	20

Рис. 2. Цветки *A. chinensis*. A-C - изменчивость структуры цветков; D – начало цветения.Fig. 2. Flowers of *A. chinensis*. A-C - variation of flowers structure; D - beginning of flowering.

Структура цветков *A. chinensis* варьирует (Табл. 1-2; Рис. 2-3). Количество пестиков имеет наиболее высокий коэффициент вариации, обычно их формируется два, но может быть от одного до трёх (Табл. 2; Рис. 2-3). Тычинки расположены в два круга. Число тычинок варьирует, во внутреннем круге сильнее, чем во внешнем круге (Табл. 2; Рис. 2-3). Тычинки имеют разную длину тычиночных нитей в пределах одного цветка и находятся на разных стадиях формирования. Длина тычиночных нитей увеличивается по мере созревания пыльников. Пестики готовы к опылению раньше, чем начинается процесс вскрывания пыльников (Рис. 2), это предотвращает самоопыление цветков.

Таблица 2. Структура цветков *A. chinensis*Table 2 . The structure of flowers in *A. chinensis*

Критерии	Средняя и стандартное отклонение	Min	Max	Коэффициент вариации
Число чашелистиков	4,9±0,2	4	5	4
Число лепестков	4,9±0,2	4	6	4
Число тычинок,	8,4±1,8	4	14	21
включая:				
число тычинок во внешнем круге	5,0±0,7	4	9	14
число тычинок во внутреннем круге	3,4±1,5	0	5	44
Число пестиков	2±1,6	1	3	80

Рис. 3. Диаграммы цветков *A. chinensis*.Fig. 3. Diagrams of flowers in *A. chinensis*.

Наши исследования показали, что визитёры *A. chinensis* имели разную частоту встречаемости и динамику посещений (Табл. 3-4, Рис. 4-6). *Insecta* и *Araneae* были основными визитерами *A. chinensis* (Рис. 4-5). В числе *Insecta* обычно встречались *Coleoptera*, *Hymenoptera*, *Heteroptera* и *Diptera* (Рис. 5-6). *Coleoptera* преобладали в начале и середине цветения, а *Hymenoptera* в середине и в конце цветения (Рис. 6 A). *Coleoptera* чаще всего посещали цветки в утренние и вечерние часы, а *Hymenoptera* в полуденные (Рис. 6 B). *Heteroptera* и *Coleoptera* имели сходную динамику посещения цветков *A. chinensis*, но *Heteroptera* являются более редким визитёрами (Рис. 6 A). Таким образом, доминирующие визитёры *A. chinensis* имели разные предпочтения для посещений (Рис. 4). Исследования показали, что температура и влажность воздуха имели достоверное влияние на посещения *Coleoptera* (коэффициенты корреляции $r_t = -0,88$, $r_h = 0,63$) и *Hymenoptera* ($r_t = -0,13$, $r_h = -0,83$) (Рис. 7). *Coleoptera* реже всего появляются при низкой температуре и низкой влажности в рамках измеренных значений, зато, когда температура соответствуют 20° C, а влажность - 80 мм, присутствие *Coleoptera* становится постоянным (Рис. 7 A). Визиты *Hymenoptera* в значительной степени зависели от сочетания температуры и влажности. Обилие *Hymenoptera* увеличивается по мере возрастания температуры, причем сочетание температуры и влажности так же имеет значение (Рис. 7 B). Таким образом, температура и влажность являются факторами, лимитирующими посещения *Coleoptera* и *Hymenoptera* цветков *A. chinensis*. При этом *Coleoptera* имеют более жесткое ограничение чем

Hymenoptera. В целом, *Hymenoptera* предпочитают более аридные условия для посещения цветков *A. chinensis* чем *Coleoptera*.

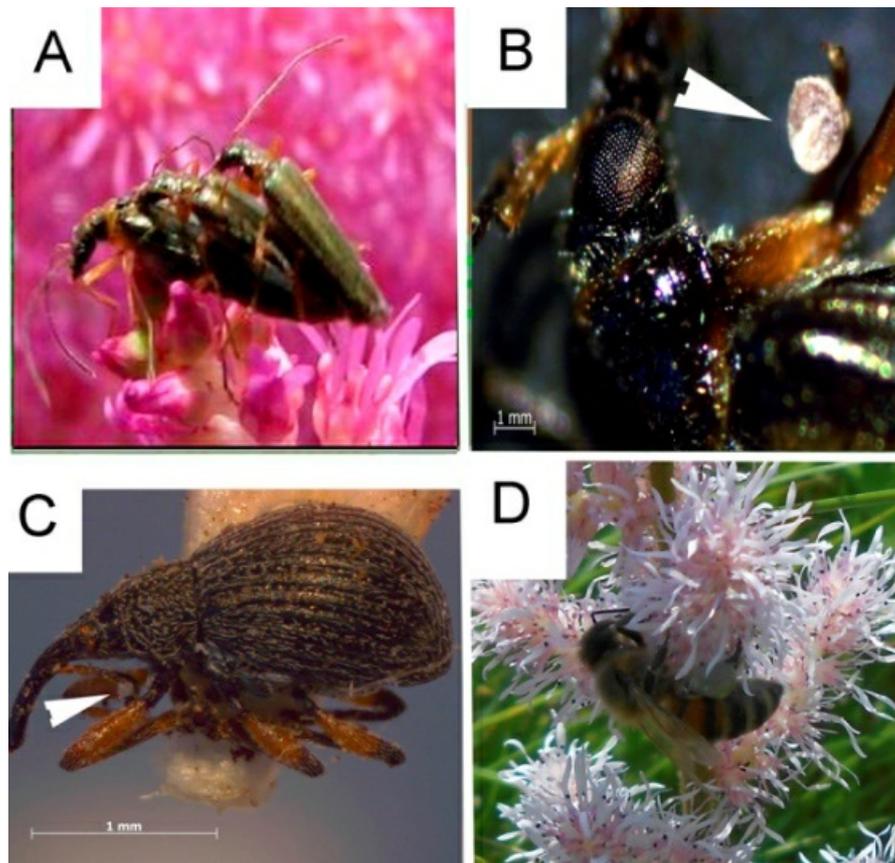


Рис. 4. Посетители цветков *A. chinensis*. A-B - *Anoncodes* W. Schmidt ([Oedemeridae](#)); C - *Sipalus* L. (*Curculionidae*); D - *Apis* L. (*Apidae*).

Fig. 4. Visitors of flowers in *A. chinensis*. A-B - *Anoncodes* W. Schmidt ([Oedemeridae](#)); C - *Sipalus* L. (*Curculionidae*); D - *Apis* L. (*Apidae*).

Таблица 3. Посетители цветков *A. chinensis*Table 3. Flowers visitors of *A. chinensis*

Класс	Отряд	Семейство	1	2	3	4
<i>Insecta</i> L.	<i>Coleoptera</i> L.	<i>Bostrichidae</i> Latrelle	+	-	-	+
		<i>Cerambycidae</i> Latrelle	+	-	-	-
		<i>Chrysomelidae</i> Latrelle	+	+	+	+
		<i>Coccinellidae</i> Latrelle	+	+	+	+
		<i>Curculionidae</i> Latrelle	+	+	+	+
		<i>Mordellidae</i> Latrelle	+	+	+	+
		<i>Oedemeridae</i> Latrelle	+	+	-	-
		<i>Scarabaeidae</i> Latrelle	+	+	+	+
<i>Diptera</i> L.		<i>Culicidae</i>	+	-	-	-
		<i>Drosophilidae</i> Rododani	+	-	-	-
		<i>Entomophthora muscae</i> (Cohn) Fresenius	+	+	+	-
		<i>Scathophagidae</i>	+	+	+	+
		<i>Simuliidae</i>	+	+	+	+
		<i>Syrphyidae</i> Rondani	+	+	+	+
<i>Hemiptera</i> L.		<i>Aphidoidea</i> Latrelle	+	+	+	+
		<i>Cicadellidae</i> Latrelle	+	-	-	+
		<i>Coreidae</i> Amyot and Serville	+	+	+	+
		<i>Miridae</i> Hahn.	+	+	+	+
		<i>Pentatomidae</i> Leach	+	+	+	-
		<i>Rhopalidae</i> Amyot and Serville	+	-	-	-
<i>Hymenoptera</i> L.		<i>Apidae</i>	+	+	+	+
		<i>Formicidae</i> Latrelle	+	+	+	+
		<i>Ichneumonidae</i> Latrelle	+	+	+	+
<i>Lepidoptera</i> L.		<i>Papilionoidea</i> Latrelle	+	+	+	+
		<i>Macroheterocera</i>	+	+	+	+
<i>Orthoptera</i> Latrelle		<i>Acrididae</i> MacLeay	+	+	-	-
<i>Thysanoptera</i> Halday		<i>Melanthripidae</i> Bagnall	-	+	+	+
<i>Arachnida</i> Cuvier.	<i>Arneae</i> Clerck	<i>Thomisidae</i> Sundevall	+	+	+	+

Примечание: 1. БСИ; 2. о. Русский; 3. окрестности г. Владивосток (пригород); 4. окрестности с. Многоудобное Приморского края.

Notates: 1. Botanical Garden-Institute; 2. is. Russkiy; 3. The neighborhood of Vladivostok (Prygorod); 4. Mnogoudobnoe, from Primorsky kraj.

Состав визитёров *A. chinensis* в природных популяциях и в коллекции отличался (Табл. 3). Возможно, что это связано с разницей фонового окружения. Из представителей *Coleoptera* на цветках *A. chinensis* чаще всего встречались *Oedemeridae*,

Mordellidae, *Scarabaeidae* и *Curculionidae* (Табл. 3). Они имеют крошечные размеры (3 ± 15 мм, $0,03 \pm 0,07$ г) и могут длительное время оставаться на цветах. Пыльца остаётся между волосками на их теле, и они переносят её на другие цветки. Среди *Hymenoptera* чаще всего встречались *Formicidae* и *Apidae* (Рис. 6), но они имели разную динамику посещений. *Apidae* чаще встречались в полдень, а *Formicidae* утром и вечером (Рис. 6). *Apidae* были основными опылителями среди *Hymenoptera*, их размеры (16 ± 9 мм, $0,44 \pm 0,3$ г) были крупнее чем у *Coleoptera*, посещавших цветки *A. chinensis*. Кроме того, *Apidae* влетали в цветок на большой скорости, в результате чего побег начинал раскачиваться как маятник. Таким образом, при опылении цветков *A. chinensis*, *Apidae* создавали явно большую механическую нагрузку, чем *Coleoptera*.

Посетители *A. chinensis* (*Coleoptera*) откладывают личинки в завязи цветка, то есть являются паразитами этого растения.

Formicidae (*Hymenoptera*) посещали *A. chinensis* после начала массового цветения, при этом их визиты приходились в основном на утренние или вечерние часы. В этот период на *A. chinensis* также появилась *Aphidoidea*. Возможно, что с этим фактом и были связаны визиты *Formicidae* на цветки *A. chinensis*.

Во второй половине периода цветения *A. chinensis* на растениях появлялись *Arachnida*. Они предпочитали утренние и дневные часы для своих визитов. Выбор времени для визитов *Arachnida* был связан с оптимальным периодом для их охоты. В частности, к моменту их появления в цветках *A. chinensis* появлялись *Thysanoptera*, на которых охотились *Arachnida*. Учитывая, что в это время начинали развиваться семена, то *Thysanoptera* представляют угрозу для их развития. Поэтому визиты *Arachnida* могли способствовать очистке цветков от вредных насекомых, то есть они выполняют роль «санитаров».

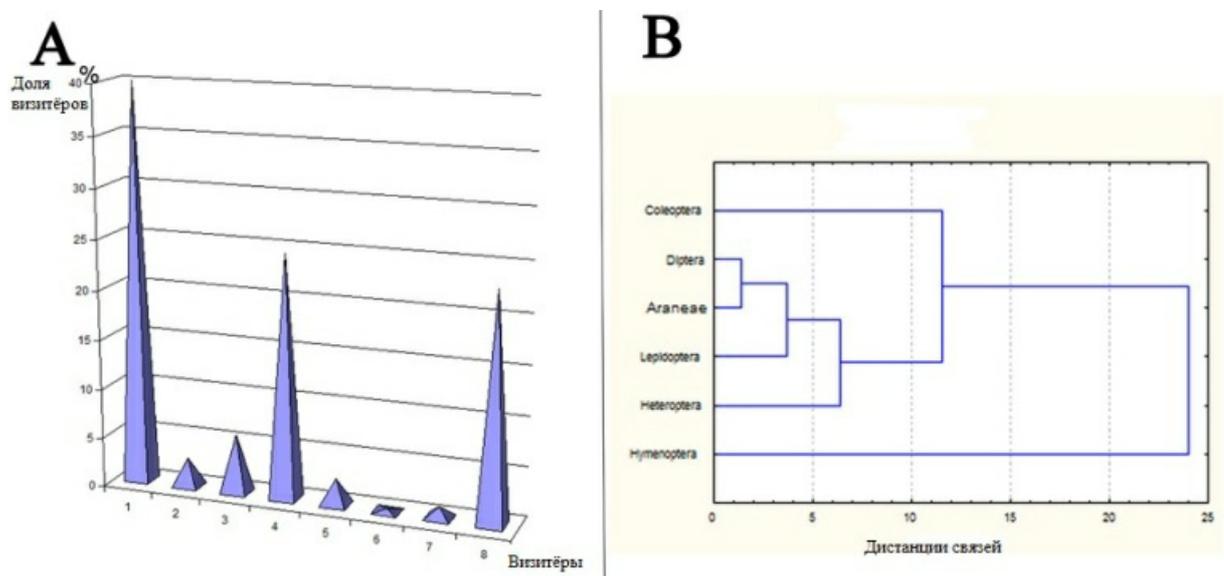


Рис. 5. Распределение посетителей цветков *A. chinensis*. А - долевое отношение: 1 - *Coleoptera*, 2 - *Diptera*, 3 - *Heteroptera*, 4 - *Hymenoptera*, 5 - *Lepidoptera*, 6 - *Orthoptera*, 7 - *Thysanoptera*, 8 - *Araneae*; В - распределение насекомых по частоте посещений.

Fig. 5. The distribution of flowers visitors in *A. chinensis*. А - ratio of shares: 1 - *Coleoptera*, 2 - *Diptera*, 3 - *Heteroptera*, 4 - *Hymenoptera*, 5 - *Lepidoptera*, 6 - *Orthoptera*, 7 - *Thysanoptera*, 8 - *Araneae*. В - distribution in relation to visits frequency of insect groups.

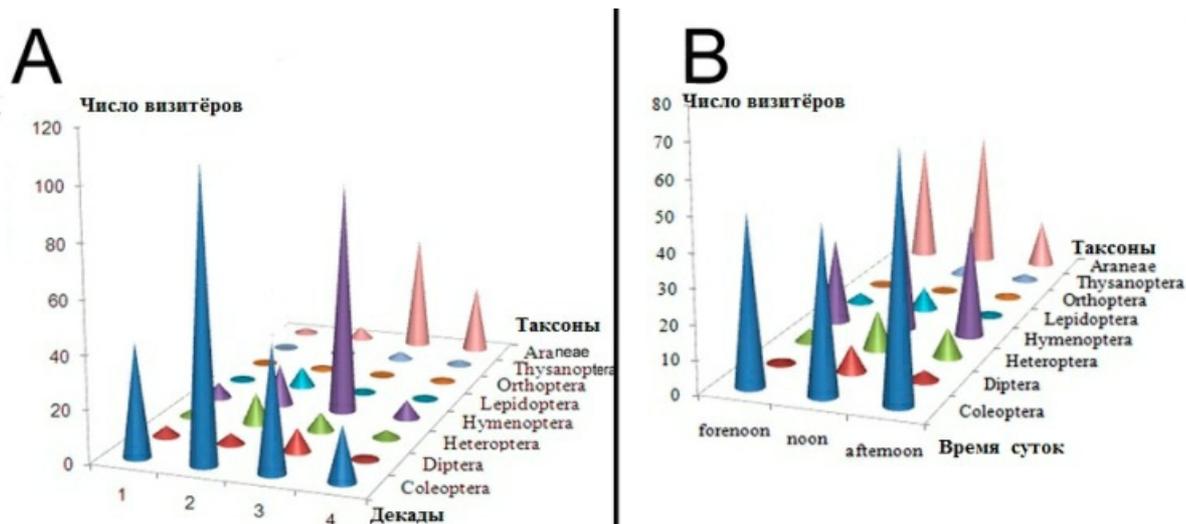


Рис. 6. Динамика посещения цветков *A. chinensis*. *A* - Динамика посещения цветков на протяжении периода цветения; *B* - Динамика посещения цветков в течение дня.

Fig. 6. Dynamics of visits flowers in *A. chinensis*. *A* - Dynamics of visits during flowering time. *B* - Dynamics of visits during day.

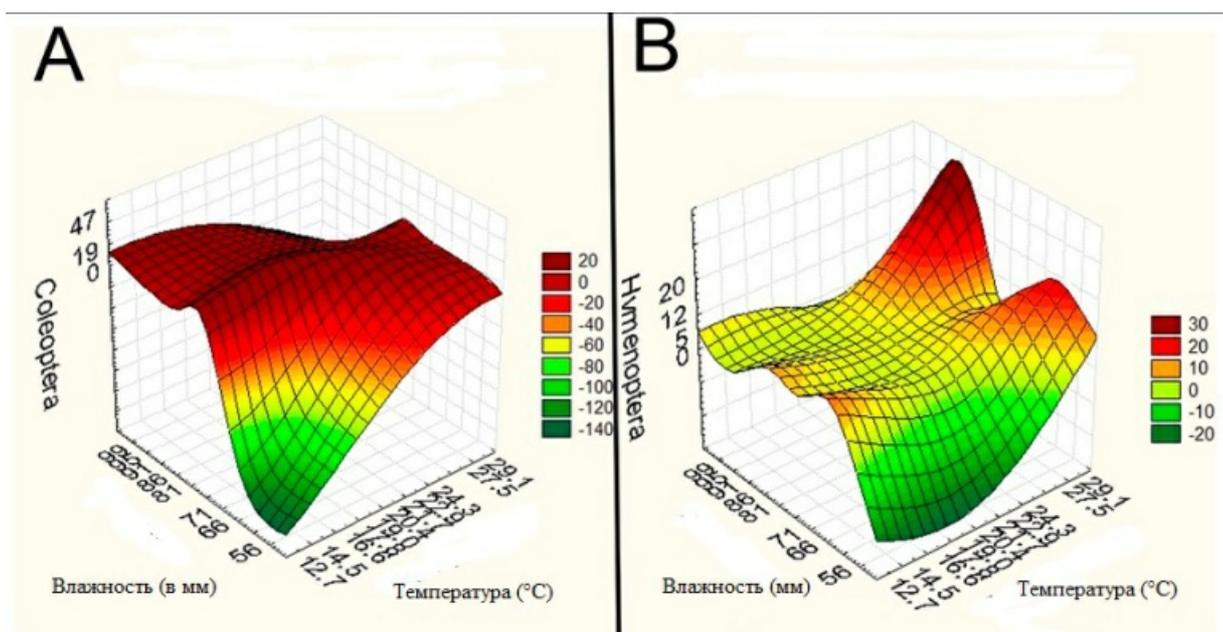


Рис. 7. Влияние температуры и влажности на визиты основных опылителей *A. chinensis*. *A* - Влияние Effects of temperature and humidity on visits of *Coleoptera*; *B* - Effects of temperature and humidity on visits of *Hymenoptera*.

Fig. 7. Effects of temperature and humidity on visits of main pollinators of *A. chinensis*. *A* - Effects of temperature and humidity on visits of *Coleoptera*; *B* - Effects of temperature and humidity on visits of *Hymenoptera*.

Выводы и заключение

Исследования показали, что *A. chinensis* формирует соцветия из множества мелких цветков с варьирующей структурой, формирующих большое количество пыльцы в течение относительно продолжительного периода, это способствует привлечению широкого спектра

визитёров, имеющих разные предпочтения для своих визитов на растения. Чаще всего на цветках *A. chinensis* встречались *Coleoptera*, *Hymenoptera*, *Heteroptera* и *Arachnida*. Основные опылители принадлежали к *Coleoptera* и *Hymenoptera*.

Температура и влажность воздуха влияют на состав опылителей в период цветения. *Hymenoptera* предпочитали посещать цветки при более высоких температурах и более низкой влажности чем *Coleoptera*.

В числе опылителей *A. chinensis* были обнаружены *Coleoptera*, которые не были отмечены в числе опылителей *Astilbe* прежде. Это является поводом для пересмотра характеристик растений опыляемых жуками. Большое количество пыльцы, по-видимому, является решающим фактором при опылении жуками, а размеры околоцветника значения не имеют.

Место жуков в эволюции опыления *Astilbe* представляет значительный интерес, так как жуки были в числе первых опылителей базальных Angiospermae (Diels, 1916; Гринфельд и др., 1958; Тахтаджян, 1966; Pijl, 1960; Baker, 1955 Красилов и др., 1989), хотя и не единственными (Малышев, 1966; Krassilov et al., 2008). Опыление жуками связывают с рядом структурно-функциональных адаптаций. В частности, если растения опыляются жуками, то они нуждаются в крупном цветке и кортикальной проводящей системе (обеспечивающей устойчивость «посадочной площадки» при посадке относительно массивных насекомых) (Тахтаджян, 1966; Krassilov et al., 2014). Эти характеристики соответствуют морфологии цветков *Magnolia* и *Nelumbo*, но они совсем не подходят для *Astilbe*. Это является поводом для пересмотра признаков, характерных для кантарофильных растений. Результаты исследования показали, что *Coleoptera* могут создавать гораздо меньшую механическую нагрузку чем *Hymenoptera*, поэтому развитие кортикальной проводящей системы для кантарофильных растений вряд ли необходимо.

Наличие крупного околоцветника принадлежит к числу признаков, характерных для кантарофильных растений. Однако *Coleoptera* опыляют как растения с крупными цветками (*Magnolia*, *Nelumbo*) (Borsch et al., 1994; Mathews et al., 2000), так и *Cycadales* Pers. ex Bercht. & J. Presl (Hall et al., 2011; Yu, 2015), у которых отсутствует не только околоцветник, но и сами цветки. Quasada et al. (2006) обратили внимание на большое количество пыльцы, свойственное растениям, которые опыляются жуками. В частности, в качестве примера он приводит представителей *Araceae*, которые имеют голые цветки. Поэтому тот факт, что соцветия *A. chinensis* формируют много пыльцы, мог иметь решающее значение для её опылителей. Возможно, что размер околоцветника не имеет значения для опыления жуками, а решающее значение имеет значительный объём пыльцы.

Благодарности

Мы выражаем искреннюю признательность профессору А. С. Лелей и старшему научному сотруднику С. А. Шабалину из Биолого-почвенного института ДВО РАН, а также старшему научному сотруднику Е. В. Конюховой из Зоологического музея Дальневосточного федерального университета за помощь при идентификации таксонов насекомых, которые были обнаружены в процессе исследований.

Литература

Баркалов В. Ю. Saxifragaceae. Сосудистые растения Советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л.: Наука, 1987. Т. 2. С. 393—397.

Гринфельд Э. К., Исси И. В. Роль жуков в опылении растений // Ученые записки ЛГУ. 1958. № 240. Серия биологических наук. № 46. С. 148—159.

- Красилов В. А. Происхождение и эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.
- Крестов П. В., Баркалов В. Ю., Омелько А. М., Якубов В. В., Накамура Ю., Сато К. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов северо-восточной Азии // Комаровские чтения. Владивосток, 2009. № 56. С. 5—63.
- Малышев С. И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.—Л.: Наука, 1966. 326 с.
- Определитель насекомых Дальнего Востока России / Под ред. А. С. Лелей. Л.: Наука, 1986—1992.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Baker H. G. Self-compatibility and establishment after “long distance” dispersal // *Evolution*. 1955. Vol. 9. P. 347—348.
- Barrett S. C. H. Evolution of mating systems: outcrossing versus selfing. In *The Princeton Guide to Evolution* Edited by Losos J. New Jersey. Princeton University Press. Princeton: 2014. P. 356—362.
- Borsch T., Barthlott W. Classification and distribution of the genus *Nelumbo* Adans. (*Nelumbonaceae*) // *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*. 1994. Vol. 68. P. 421—450.
- Diels L. Käferblumen bei Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1916. Vol. 34. P. 758—774.
- Fægri K., van der Pijl L. *The principles of pollination ecology*. 3rd edn. Oxford: Pergamon Press, 1979. 244 p.
- Fenster C. B., Armbruster W. S., Wilson P., Dudash M. R., Thomson J. D. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology // Evolution and Systematics*. 2004. Vol. 35. P. 375—403.
- Hall J. A., Walter G. H. Does pollen aerodynamics correlate with pollination vector? Pollen settling velocity as a test for wind versus insect pollination among Cycads (*Gymnospermae*: *Cycadaceae*: *Zamiaceae*) // *Biological journal of the Linnean society*. 2011. Vol. 104. № 1. P. 75—92.
- Harder L. D., Barrett S. C. H. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants / In: *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants* / Edited by Lloyd D. G., Barrett S. C. H. New York: Chapman and Hall, 1996. P. 140—190.
- Hegland S. J., Nielsen A., Lázaro A., Bjercknes A. L., Totland O. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? // *Ecology Letters*. 2009. Vol. 12. P. 184—195.
- Krassilov V. A., Barinova S. S. “Flower” of *Magnolia grandiflora* is not flower and what about “basal angiosperms” // *Journal of Plant Sciences*. 2014. Vol. 2. № 6. P. 282—293.
- Krassilov V. A., Volynets E. B. Weedy Albian angiosperms // *Acta Palaeobotanica*. 2008. Vol. 48. № 2. P. 151—169.
- Kim Y. D. Molecular phylogeny of *Astilbe*: Implications for phylogeography and morphological evolution // *Korean journal of plant taxonomy*. 2009. Vol. 39. № 1. P. 35—41.
- Li J-K., Huang S. Q. Effective pollinators of Asian sacred lotus (*Nelumbo nucifera*): Contemporary pollinators may not reflect the historical pollination syndrome // *Annals of botany*. 2009. Vol. 104. № 5. P. 845—851.

- Mathews S., Donoghue M. J. Basal angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochromes A and C // *J. Plant Sci.* 2000. Vol. 161. № 6. P. 41—55.
- Olson M. S., Antonovics J. Correlation between male and female reproduction in the subdioecious herb *Astilbe biternata* (Saxifragaceae) // *American Journal of Botany.* 2000. Vol. 87. № 6. P. 837—844.
- Olson M. S. Patterns of fruit production in the subdioecious plant *Astilbe biternata* (Saxifragaceae) // *Journal of Ecology.* 2001. Vol. 89. № 4. P. 600—607.
- Pan J. T. A study of the tribe Astilbeae Miq. (Saxifragaceae) // *Acta Phytotaxonomica Sinica.* 1995. Vol. 33. P. 390—402.
- Pan J. T., Ohba H. *Astilbe* / In *Flora of China*. St. Louis: Sci. Press. Beijing. Miss. Bot. Gard. Press. 2001. Vol. 8. P. 274—276.
- Pellmyr O., Huth C. J. Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths // *Nature.* 1994. Vol. 372. P. 257—260.
- Pigliucci M. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes // *Ecology Letters.* 2003. Vol. 6. P. 265—272.
- Pijl L. Ecological aspects of flower evolution // *Evolution.* 1960. Vol. 14. № 15. P. 403—416.
- Quesada M., Rosas F., Herrerias-Diego Y., Aguiar R., Lobo J. A., Sanchez-Montoya G. Evolutionary Ecology of Pollination and Reproduction of Tropical Plants // *Tropical biology and conservation management.* 2006. P. 5.
- Ronse De Craene L. P., Iwamoto A., Bull-Hereñu K., Dos Santos P., Luna J. A. Understanding the structure of flowers. The wonderful tool of floral formulae: A response to Prenner & al. // *Taxon.* 2014. Vol. 63. № 5. P. 1103—1111.
- Ronse De Craene L. P., Soltis P. S., Soltis D. E. Evolution of floral structures in basal angiosperms // *International Journal of Plant Science.* 2003. Vol. 164. P. 329—363.
- Stebbins G. L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: Pollination mechanisms // *Annual Review of Ecology and Systematics.* 1970. Vol. 1. P. 307—326.
- Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolution (Bericht einer Zoologen) / *Z. Indukt. Abstammungs-Vererbungslehre.* 1939. Vol. 76. P. 158—218.
- Waser N. M., Ollerton J. *Plant-pollinator interactions // From specialization to generalization.* Chicago: University of Chicago Press. 2006.
- Wilson P., Thomson J. D. Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen // *Ecology.* 1991. Vol. 72. P. 1503—1507.
- Yu W-B. Floral and reproductive ecology of *Cycas panzhihuaensis* // ATBC Asia Pacific chapter meeting, at Phnom Penh conference paper. March, 2015.
- Zhu W-D., Nie Z-L., Jun W., Sun H. Molecular phylogeny and biogeography of *Astilbe* (Saxifragaceae) in Asia and eastern North America // *Botanical Journal of the Linnean Society.* 2012. Vol. 171. P. 377—394.

Morphological peculiarities productive shoots and pollinators of *Astilbe chinensis*

KHARCHENKO Victoria Evgeniivna	SEI Lugansk national agrarian university LPR, campus LNAU, Department of Plant Biology, Lugansk, 91008, Ukraine viktoriaharchenko@rambler.ru
SHELEKHOVA Olga Mikhailovna	Botanical Garden-Institute FEB RAS, Makovskii Str. , 142, Vladivostok, 690024, Russia evrazhka@mail.ru
BARINOVA Sophia Stepanovna	Institute of Evolution, University of Haifa, Mount Carmel, Haifa, 31905, Israel barinova@research.haifa.ac.il
FOMENKO Elizabetha Igorevna	Irkutsk State Agrarian University named after A. A. Ezhevsky, pos. Molodezny, 3, Irkutsk, 664038, Russia liza_f95@mail.ru

Key words:

science, coevolution,
Saxifragaceae, *Astilbe chinensis*,
inflorescences, pollinators, flower

Summary:

The evolution could occur at the agreed upon in plants and their pollinators. Therefore, the structure of the inflorescence and flowers, often tailored to a specific pollinator species. The structure of flowers usually is constant for species of plants, but it varies in *Astilbe chinensis*. This may be due to the preferences of their pollinators. However, pollinators have not been the study in *A. chinensis* hitherto. The present study showed that *A. chinensis* has a wide range of a visitor, who have different preferences over time visiting flowers, different goals and behaviors. *Coleoptera* and *Hymenoptera* dominated among the pollinators of *A. chinensis*. Environmental conditions have a significant impact on the mode of pollinators visiting the flowers. Temperature and the humidity are important for pollinating of *A. chinensis*. Temperature and humidity limit the frequency visits of *Coleoptera* more than *Hymenoptera*, they prefer higher temperatures and lower humidity for visits into flowers of *A. chinensis*. *Coleoptera* were not specifies as pollinators *Astilbe* earlier. Research results are cause for revision characteristics of plants, which is pollinating by beetles. *A. chinensis* produces small flowers with varying structure, collected in thyrsus, forming a significant amount of pollen over a long flowering period. Therefore, a plurality of pollen must be critical after pollination beetles and flower size, apparently irrelevant.

Is received: 27 february 2016 year

Is passed for the press: 30 october 2016 year

References

- Barkalov V. Yu. Saxifragaceae. Sosudistye rasteniya Sovetskogo Dalnego Vostoka / Otv. red. S. S. Kharkevitch. L.: Nauka, 1987. T. 2. S. 393—397.
- Grinfeld E. K., Issi I. V. Rol zhukov v opylenii rastenij // Utchenye zapiski LGU. 1958. № 240. Seriya biologicheskikh nauk. № 46. S. 148—159.
- Krasilov V. A. Proiskhozhdenie i evolyutsiya tsvetkovykh rastenij. M.: Nauka, 1989. 264 s.
- Krestov P. V., Barkalov V. Yu., Omelko A. M., Yakubov V. V., Nakamura Yu., Sato K. Reliktovye komplekсы rastitelnosti sovremennykh refugiumov severo-vostotchnoj Azii // Komarovskie tchteniya. Vladivostok, 2009. № 56. S. 5—63.
- Malyshev S. I. Stanovlenie perepontchatokrylykh i fazy ikh evolyutsii. M.—L.: Nauka, 1966. 326 s.

- Opredelitel nasekomykh Dalnego Vostoka Rossii / Pod red. A. S. Lelej. L.: Nauka, 1986—1992.
- Takhtadzhyan A. L. Sistema i filogeniya tsvetkovykh rastenij. M.-L.: Nauka, 1966. 611 s.
- Baker H. G. Self-compatibility and establishment after “long distance” dispersal // *Evolution*. 1955. Vol. 9. P. 347—348.
- Barrett S. C. H. Evolution of mating systems: outcrossing versus selfing. In *The Princeton Guide to Evolution* Edited by Losos J. New Jersey. Princeton University Press. Princeton: 2014. P. 356—362.
- Borsch T., Barthlott W. Classification and distribution of the genus *Nelumbo* Adans. (*Nelumbonaceae*) // *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*. 1994. Vol. 68. P. 421—450.
- Diels L. Käferblumen bei Ranales und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Angiospermen // *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 1916. Vol. 34. P. 758—774.
- Fægri K., van der Pijl L. *The principles of pollination ecology*. 3rd edn. Oxford: Pergamon Press, 1979. 244 p.
- Fenster C. B., Armbruster W. S., Wilson P., Dudash M. R., Thomson J. D. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology // Evolution and Systematics*. 2004. Vol. 35. P. 375—403.
- Hall J. A., Walter G. H. Does pollen aerodynamics correlate with pollination vector? Pollen settling velocity as a test for wind versus insect pollination among Cycads (*Gymnospermae: Cycadaceae: Zamiaceae*) // *Biological journal of the Linnean society*. 2011. Vol. 104. № 1. P. 75—92.
- Harder L. D., Barrett S. C. H. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants / In: *Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants* / Edited by Lloyd D. G., Barrett S. C. H. New York: Chapman and Hall, 1996. P. 140—190.
- Hegland S. J., Nielsen A., Lázaro A., Bjerknes A. L., Totland O. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? // *Ecology Letters*. 2009. Vol. 12. P. 184—195.
- Krassilov V. A., Barinova S. S. “Flower” of *Magnolia grandiflora* is not flower and what about “basal angiosperms” // *Journal of Plant Sciences*. 2014. Vol. 2. № 6. P. 282—293.
- Krassilov V. A., Volynets E. B. Weedy Albian angiosperms // *Acta Palaeobotanica*. 2008. Vol. 48. № 2. P. 151—169.
- Kim Y. D. Molecular phylogeny of *Astilbe*: Implications for phylogeography and morphological evolution // *Korean journal of plant taxonomy*. 2009. Vol. 39. № 1. P. 35—41.
- Li J-K., Huang S. Q. Effective pollinators of Asian sacred lotus (*Nelumbo nucifera*): Contemporary pollinators may not reflect the historical pollination syndrome // *Annals of botany*. 2009. Vol. 104. № 5. P. 845—851.
- Mathews S., Donoghue M. J. Basal angiosperm phylogeny inferred from duplicate phytochromes A and C Int // *J. Plant Sci.* 2000. Vol. 161. № 6. P. 41—55.
- Olson M. S., Antonovics J. Correlation between male and female reproduction in the subdioecious herb *Astilbe biternata* (*Saxifragaceae*) // *American Journal of Botany*. 2000. Vol. 87. № 6. P. 837—844.
- Olson M. S. Patterns of fruit production in the subdioecious plant *Astilbe biternata* (*Saxifragaceae*)

// Journal of Ecology. 2001. Vol. 89. № 4. P. 600—607.

Pan J. T. A study of the tribe Astilbeae Miq. (Saxifragaceae) // Acta Phytotaxonomica Sinica. 1995. Vol. 33. P. 390—402.

Pan J. T., Ohba H. Astilbe / In Flora of China. St. Louis: Sci. Press. Beijing. Miss. Bot. Gard. Press. 2001. Vol. 8. P. 274—276.

Pellmyr O., Huth C. J. Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths // Nature. 1994. Vol. 372. P. 257—260.

Pigliucci M. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes // Ecology Letters. 2003. Vol. 6. P. 265—272.

Pijl L. Ecological aspects of flower evolution // Evolution. 1960. Vol. 14. № 15. P. 403—416.

Quesada M., Rosas F., Herrerias-Diego Y., Aguiar R., Lobo J. A., Sanchez-Montoya G. Evolutionary Ecology of Pollination and Reproduction of Tropical Plants // Tropical biology and conservation management. 2006. P. 5.

Ronse De Craene L. P., Iwamoto A., Bull-Hereñu K., Dos Santos P., Luna J. A. Understanding the structure of flowers. The wonderful tool of floral formulae: A response to Prenner & al. // Taxon. 2014. Vol. 63. № 5. P. 1103—1111.

Ronse De Craene L. P., Soltis P. S., Soltis D. E. Evolution of floral structures in basal angiosperms // International Journal of Plant Science. 2003. Vol. 164. P. 329—363.

Stebbins G. L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: Pollination mechanisms // Annual Review of Ecology and Systematics. 1970. Vol. 1. P. 307—326.

Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetik und Evolution (Bericht einer Zoologen) / Z. Indukt. Abstammungs-Vererbungslehre. 1939. Vol. 76. P. 158—218.

Waser N. M., Ollerton J. Plant-pollinator interactions // From specialization to generalization. Chicago: University of Chicago Press. 2006.

Wilson P., Thomson J. D. Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen // Ecology. 1991. Vol. 72. P. 1503—1507.

Yu W-B. Floral and reproductive ecology of *Cycas panzhihuaensis* // ATBC Asia Pacific chapter meeting, at Phnom Penh conference paper. March, 2015.

Zhu W-D., Nie Z-L., Jun W., Sun H. Molecular phylogeny and biogeography of *Astilbe* (Saxifragaceae) in Asia and eastern North America // Botanical Journal of the Linnean Society. 2012. Vol. 171. P. 377—394.

Цитирование: Харченко В. Е., Шелехова О. М., Барина С. С., Фоменко Е. И. Морфологические особенности репродуктивных побегов и опылители *Astilbe chinensis* // Hortus bot. 2016. Т. 11, 2016, стр. 172 - 183, URL: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=3282>. DOI: [10.15393/j4.art.2016.3282](https://doi.org/10.15393/j4.art.2016.3282)

Cited as: Kharchenko V. E., Shelekhova O. M., Barinova S. S., Fomenko E. I. (2016). Morphological peculiarities productive shoots and pollinators of *Astilbe chinensis* // Hortus bot. 11, 172 - 183. URL: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=3282>