



Нехайченко Дарья Владимировна

В 2013 г. окончила Дальневосточный федеральный университет по специальности «Ботаника». С 2012 г. работает инженером-исследователем в лаборатории интродукции и селекции Ботанического сада-института ДВО РАН. С 2015 по 2019 г. обучалась в аспирантуре Ботанического сада-института по направлению «Ботаника» (биологические науки). Работает над кандидатской диссертацией «Биологические особенности *Hydrangea* L. в условиях культуры на юге Дальнего Востока» под руководством кандидата биологических наук И.М. Кокшеевой. Результаты исследований представлялись на конференциях различного уровня и в печатных изданиях.

УДК 582.717.4

DOI: 10.37102/08697698.2020.210.2.014

Д.В. НЕХАЙЧЕНКО

Модульная структура соцветий гортензии (*Hydrangea* L.): особенности цветения и качества ПЫЛЬЦЫ

*Представлены результаты исследований структуры соцветий гортензии (*Hydrangea*) с точки зрения модульной теории организации растений, являющейся современным этапом развития гётевской морфологии. Выделено три типа модулей, которые демонстрируют сходство двух физиономически различных соцветий. Установлено, что распускание цветков происходит параллельно во всех модулях в базипетальном порядке, что подтверждает цимозную природу соцветия, характерную для тирса. Анализ качества пыльцы в зависимости от положения цветков в структуре соцветия подтвердил порядок формирования и модульность структуры соцветия. Доказано, что качество пыльцы в цветках, распускающихся первыми и являющихся терминальными для основных модулей, выше, чем в цветках последующих порядков ветвления.*

Ключевые слова: гортензия, *Hydrangea* L., соцветие, модуль, пыльца.

Modular structure of inflorescences *Hydrangea* L.: flowering and pollen quality. D.V. NEKHAYCHENKO (Botanical Garden-Institute, FEB RAS, Vladivostok).

*Research results of inflorescences structure of *Hydrangea* from the point of view of the modular theory of plant organization, which is a modern stage in the development of Goethe's morphology, are presented. There are three types of modules that demonstrate the similarity of two physiognomically different inflorescences. It has been found that the blooming of flowers occurs in parallel in all the modules in a basipetal order, which confirms the cymose nature of the inflorescence characteristic of thyrses. Analysis of pollen quality depending on the position of flowers in the inflorescence structure confirmed the order of formation and modularity of the inflorescence structure. It is proved that the quality of*

НЕХАЙЧЕНКО Дарья Владимировна – инженер-исследователь (Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток). E-mail: nehaichenko@yandex.ru

pollen in flowers that bloom first and are terminal for the main modules is higher than in flowers of subsequent branching orders.

Key words: Hydrangea, inflorescence, module, pollen.

Территория Приморского края характеризуется гетерогенными климатическими условиями, которые определяют перспективность интродукции декоративных древесных растений. Успешные интродукционные испытания проходят виды, обладающие зимостойкостью и высоким адаптационным потенциалом. Перспективными для исследования адаптационного потенциала в данном регионе считаются виды гортензий (род *Hydrangea*), поскольку Восточная Азия является центром их видового разнообразия [18], а Приморский край – северной границей распространения семейства *Hydrangeaceae* Dumort.

Декоративность видов *Hydrangea* определяется формой и размерами соцветий. Известно, что размер соцветий зависит от климатических условий в период формирования растения. Поэтому степень развитости структуры соцветия может быть использована для оценки перспективности выращивания видов в условиях, выходящих за пределы их экологического оптимума.

Понимание закономерностей изменения структуры соцветий невозможно без знания особенностей ее формирования. Однако для соцветий *Hydrangea* из-за использования различных подходов в литературе приводится множество противоречивых морфологических трактовок.

В настоящей работе мы рассматриваем структуру соцветий с точки зрения модульной организации. Модульная теория представляет собой современный этап развития гёттевской морфологии растений [5], в рамках которой все растение рассматривают как последовательное повторение конструктивных единиц (модулей) [7]. Применение модульной теории организации для сложных соцветий позволяет по-новому взглянуть на особенности цветения. Известно, что цветки, формирующиеся первыми в общей структуре соцветия, распускаются тоже первыми и имеют более качественную пыльцу [2]. Поэтому порядок распускания цветков и качество пыльцы могут быть использованы для подтверждения порядка формирования структуры соцветий.

Цель исследования – используя модульную теорию организации, определить основную модель ветвления соцветий *Hydrangea* и подтвердить ее порядком распускания цветков и качеством пыльцы.

Материалы и методы

Работа выполнена в Ботаническом саду-институте ДВО РАН. Материал был собран в 2015–2017 гг. Объекты исследования – четыре вида *Hydrangea*: *H. paniculata* Sieb., *H. arborescens* L., *H. cinerea* Small и *H. serrata* (Thunb.) Ser.

Строение соцветий исследовали с использованием физиономического [6] и структурного подходов (модульной теории организации) [7, 8]. Физиономический подход применяли для описания внешнего вида соцветия, структурный – для выделения в общей структуре соцветий повторяющихся элементов (модулей).

Динамику распускания цветков изучали методом фотофиксации, используя фотокамеру Sony. Снимки делали ежедневно для 20 соцветий каждого вида.

Сбор пыльцы проводили по методике А.В. Дорошенко [3]. Качество пыльцы определяли методом проращивания пыльцы на искусственных средах по И.Н. Голубинскому [2]. Результаты проращивания оценивали через 24 ч после посева, используя электронный микроскоп AxioPlan 2 с компьютерной микрофото съемкой. Анализ изображения и определение метрических данных (размеры пыльцевых зерен и пыльцевых трубок) осуществляли с использованием компьютерной программы AxioVision Rel. 4.8.

Данные обрабатывались вариационно-статистическими методами с использованием пакетов Microsoft Excel 2007 и StatSoft Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

Для изученных видов рода *Hydrangea* исходя из внешних особенностей формы выделено два физиономических типа соцветий – метелковидное (*H. paniculata*) и щитковидное (*H. arborescens*, *H. cinerea* и *H. serrata*), из-за чего в литературе при описании структуры соцветий часто возникает путаница. Одни авторы рассматривают соцветие *Hydrangea* как метелку, а другие – как тирс [10–17, 19, 20].

Анализ общей структуры соцветий *Hydrangea* показал, что в щитковидном соцветии ветвление главной оси моноподиальное (рацемозное) с супротивным положением боковых осей, а ветвление терминальных ответвлений – симподиальное (цимозное). В метелковидном соцветии ветвление главной оси моноподиальное (рацемозное), но с очередным положением боковых осей. Такое очередное расположение боковых осей создает проблемы при определении модели ветвления. В ходе исследований было установлено, что первоначально все боковые оси закладывались супротивно. По мере роста соцветия в результате удлинения главной оси супротивно расположенные боковые оси расходятся. В результате расположение боковых осей становится очередным. Однако парная симметрия этих осей и угол дивергенции между ними (180 град.) подтверждают общность структуры метелковидного и щитковидного соцветий. Ветвление терминальных ответвлений в метелковидном соцветии – симподиальное (цимозное). Таким образом, несмотря на физиономические различия между щитковидным и метелковидным соцветиями *Hydrangea*, ветвление у обоих типов начинается рацемозно, а оси более высокого порядка ветвятся цимозно, что соответствует характеристике тирса.

Ранее нами было показано, что соцветие *H. petiolaris* Siebold et Zucc. представляет собой щитковидный плейотирс, который состоит из трех видов блоков дублирующихся элементов (типов модулей): I – плейотирс (основной модуль), II – тирс (промежуточный модуль) и III – сложный дихазий (цимоид – исходный модуль). Общая структура соцветия включает пять блоков (основных модулей) – плейотирсов. Каждый плейотирс состоит из тирсов, а тирсы образованы цимоидами различной модификации. Число исходных модулей (цимоидов) уменьшается от основания к верхушке соцветия [4]. Поскольку основная модель ветвления в соцветии повторяется несколько раз, то с точки зрения модульной теории организации соцветие *Hydrangea* представляет собой систему повторяющихся модулей разных порядков. Соцветия *H. arborescens*, *H. cinerea* и *H. serrata* имеют тот же, что и *H. petiolaris*, физиономический тип (щитковидный) и схожее с ним строение соцветий. Различия между видами заключаются в размерах и числе цветков, а также в длине цветоножек и осей соцветий.

Физиономические различия между щитковидным и метелковидным соцветиями обусловлены разницей в числе и распределении плейотирсов в общей структуре соцветия. В щитковидных соцветиях общая структура состоит из пяти модулей – плейотирсов, что объясняется онтогенезом соцветия [15, 20]. Общая структура метелковидных соцветий в среднем состоит из 15 плейотирсов. При этом в недоразвитых соцветиях общая структура, как и в щитковидных соцветиях, состоит из пяти плейотирсов, что указывает на сходство онтогенеза соцветий обоих типов.

Особенности цветения

Одним из основных отличительных признаков цимозных и рацемозных соцветий, помимо типа ветвления, является порядок распускания цветков. Для цимозных соцветий характерен базипетальный, или центробежный, а для рацемозных – акропетальный, или центростремительный, порядок распускания цветков [9]. Однако поскольку у *Hydrangea* структура соцветий модульная, а число модулей в щитковидных и метелковидных соцветиях различно, порядок распускания цветков в соцветиях для этих двух типов неодинаков.

У *H. petiolaris* (щитковидное соцветие) на начальных этапах онтогенеза в результате деления меристемы закладывается пять основных модулей – плейтирсов. В предыдущем исследовании [4] мы установили, что цветение начинается с распускания терминальных цветков в каждом из пяти основных модулей и продолжается параллельным распусканием цветков второго, третьего и последующих порядков ветвления. Такой порядок характеризуется как базипетальный. Виды, рассматриваемые в рамках данного исследования (*H. serrata*, *H. arborescens* и *H. cinerea*) имеют идентичную структуру и единый порядок

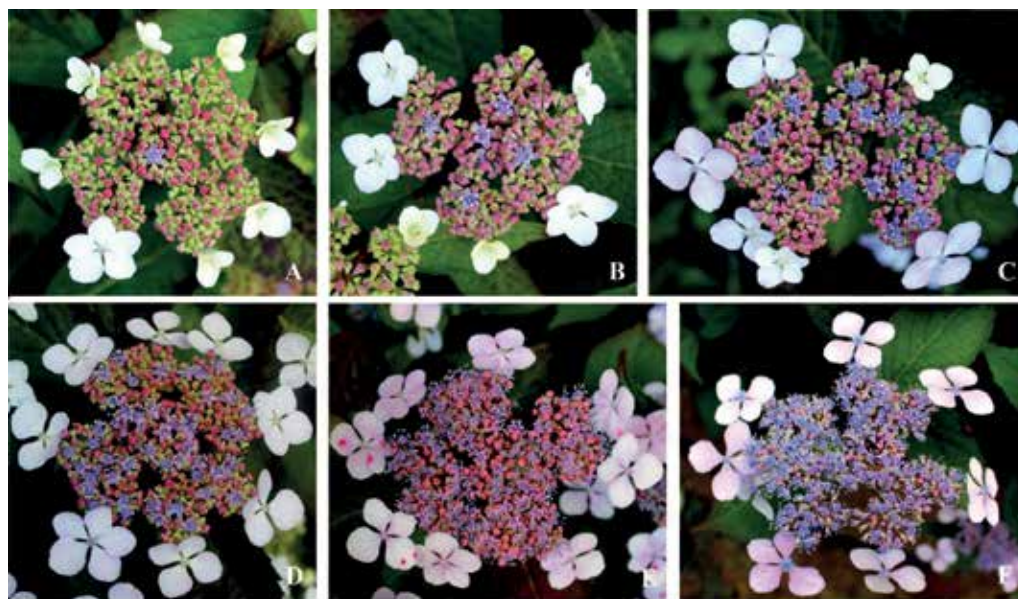


Рис. 1. Порядок распускания цветков в щитковидном соцветии *H. serrata*

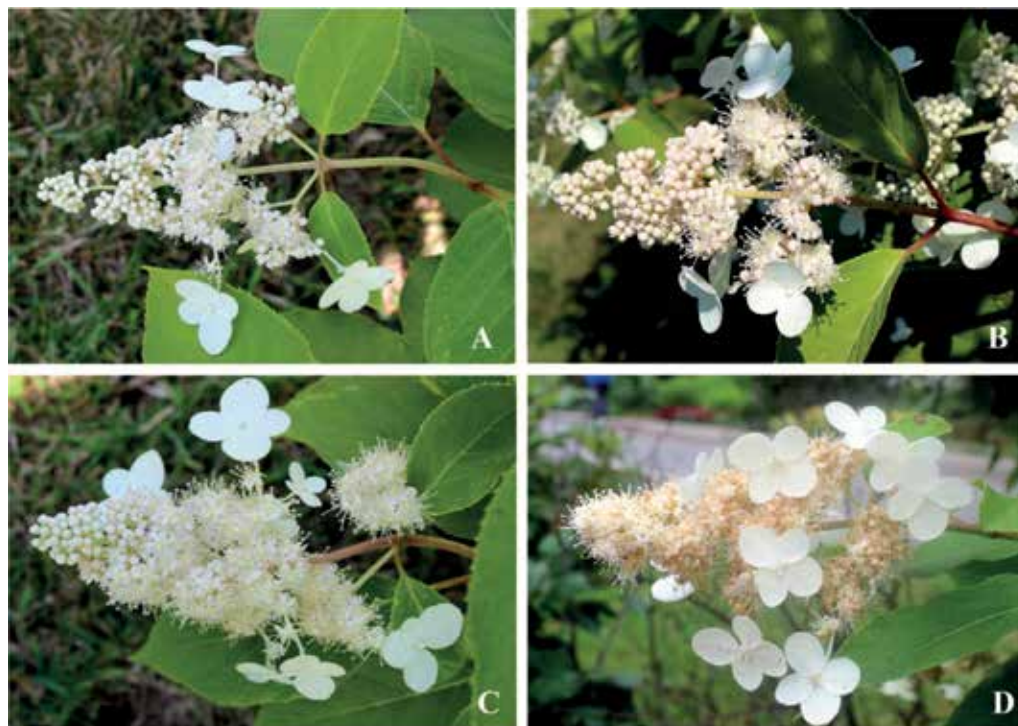


Рис. 2. Порядок распускания цветков в метелковидном соцветии *H. paniculata*

распускания цветков (рис. 1). Таким образом, базипетальный порядок распускания цветков (цимозный тип) подтверждает, что щитковидные соцветия *Hydrangea* являются тирсами.

В метелковидном соцветии *H. paniculata* порядок распускания модулей – плеiotирсов в общей структуре соцветия имеет различия (рис. 2). Первыми зацветают модули самого нижнего, первого, яруса, потом – второго, третьего и т.д., и порядок распускания цветков выглядит в общей структуре соцветия как акропетальный. Поэтому метелковидное соцветие *H. paniculata* некоторые авторы относят к рацемозным и характеризуют его как метелку [11, 14, 19]. Наше исследование позволило установить, что порядок распускания цветков определяется не положением модулей в пространстве (распускание цветков по ярусам), а их структурой. Цветение в модуле начинается с распускания терминальных цветков и продолжается параллельным распусканием цветков второго, третьего и последующих порядков ветвления. Оно характеризуется как базипетальное. Таким образом, метелковидное соцветие *H. paniculata*, исходя из порядка распускания цветков, физиологически также относится к соцветиям цимозного типа и не является метелкой.

Качество пыльцы

Положение цветка на растении в целом и в соцветии, в частности, оказывает влияние на размеры пыльцевых зерен и особенности их прорастания. Это обусловлено количеством поступающих к ним питательных веществ [2]. У древесных растений наиболее крупные пыльцевые зерна образуются в соцветиях и цветках, размещенных наиболее благоприятно для снабжения их питательными веществами [1]. Пыльца цветков, распутившихся первыми в соцветии, прорастает лучше, чем в цветках последующего порядка распускания [2].

В соответствии с установленным порядком распускания цветков *Hydrangea* в соцветиях различных типов проведен отбор проб пыльцы для анализа. Сбор пыльцы осуществлялся в начале цветения в соцветии (распускание терминальных цветков первого порядка ветвления), середине (распускание цветков второго и третьего порядков ветвления) и конце цветения (распускание цветков последующих порядков ветвления).

Исходя из того, что на результаты проращивания пыльцы оказывают влияние различные факторы (состав питательного субстрата, температура, влажность, освещение), опыт проводили в одинаковых для всех видов лабораторных условиях.

Результаты проращивания пыльцы (табл. 1) показали, что в целом у *Hydrangea* пыльца

Таблица 1

Качество пыльцы в зависимости от порядка распускания цветков в соцветии

Вид	Стадия цветения соцветия	Диаметр пыльцевого зерна, μm			Длина пыльцевой трубки, μm		
		Means	Max	Min	Means	Max	Min
<i>H. paniculata</i>	Начало	18,5 ± 1,49	23,96	14,9	101,41 ± 59,44	344,12	13,94
	Середина	17,43 ± 1,32	22,18	13,01	111,15 ± 50,92	263,94	27,88
	Конец	17,3 ± 1,2	21,09	14,33	68,35 ± 27,31	174,77	21,68
<i>H. arborescens</i>	Начало	12,74 ± 1,8	21,55	8,37	39,60 ± 20,62	106,01	6,46
	Середина	12,06 ± 1,45	20,58	8,9	21,19 ± 14,36	80,41	3,81
	Конец	12,28 ± 1,1	16,44	8,97	19,94 ± 11,47	66,54	3,91
<i>H. cinerea</i>	Начало	11,84 ± 1,37	16,87	8,35	27,48 ± 15,17	83,17	7,01
	Середина	11,8 ± 1,28	17,71	9,13	26,39 ± 14,74	104,62	7,73
	Конец	11,65 ± 1,03	14,97	8,17	20,72 ± 9,82	85,07	5,95
<i>H. serrata</i>	Начало	13,47 ± 1,19	16,83	9,73	124,71 ± 62,63	322,01	17,53
	Середина	12,98 ± 0,96	16,15	10,21	61,84 ± 45,88	300,17	10,08
	Конец	12,98 ± 1,09	16,23	10,27	86,98 ± 45,19	287,17	18,57

довольно мелкая (8–24 μm). Размер пыльцевых зерен и пыльцевых трубок зависит от вида. Наиболее крупная пыльца у представителя местной флоры – *H. paniculata* ($18,5 \pm 1,49 \mu\text{m}$), а самая мелкая – у североамериканского вида *H. cinerea* ($11,84 \pm 1,37 \mu\text{m}$). По длине пыльцевых трубок восточноазиатские виды (*H. serrata* и *H. paniculata*) превосходят североамериканские (*H. arborescens* и *H. cinerea*) в 3 раза.

Результаты, представленные в табл. 1, показывают, что среднее значение диаметра пыльцевого зерна и длины пыльцевой трубки у большинства видов выше в терминальных цветках, распусившихся первыми, чем в середине и конце цветения соцветия. Это еще раз подтверждает порядок формирования общей структуры соцветия.

Проверку выборок значений морфометрических параметров на нормальность распределения проводили с помощью W-теста Шапиро–Уилка. В результате у выборок выявлены отклонения от нормального распределения, и поэтому для оценки различий между двумя периодами цветения был использован непараметрический статистический тест Вилкоксона (табл. 2).

Таблица 2

Оценка различий между стадиями цветения соцветия

Вид	Стадия цветения соцветия	Диаметр пыльцевого зерна				Длина пыльцевой трубки			
		Valid	T	Z	p-value	Valid	T	Z	p-value
<i>H. paniculata</i>	Начало и середина	450	23 616,5	9,825494	0,00	450	43 306,0	2,692311	0,007096
	Начало и конец	447	18 758,5	11,45571	0,00	450	26 368,5	8,82849	0,00
	Середина и конец	447	45 823,0	1,551921	0,120682	450	13 632,0	13,44271	0,00
<i>H. arborescens</i>	Начало и середина	539	51 466,5	5,887795	0,00	540	21 570,5	14,18747	0,00
	Начало и конец	539	60 180,5	3,478881	0,000504	540	15 481,5	15,86606	0,00
	Середина и конец	538	58 179,0	3,968708	0,000072	539	70 457,0	0,63803	0,523456
<i>H. cinerea</i>	Начало и середина	538	71 803,0	0,191969	0,847766	450	46 106,0	1,677917	0,093364
	Начало и конец	537	66 338,5	1,636782	0,101677	449	31 396,5	6,948537	0,00
	Середина и конец	535	67 051,5	1,296669	0,194746	450	34 628,5	5,836027	0,00
<i>H. serrata</i>	Начало и середина	450	32 515,5	6,601532	0,00	390	8 971,0	13,0864	0,00
	Начало и конец	446	32 192,0	6,479873	0,00	390	16 759,5	9,590067	0,00
	Середина и конец	449	50 303,0	0,076152	0,939298	420	23 626,5	8,267147	0,00

Примечание. Valid – количество измерений, T – T-критерий суммы рангов, Z – критерий знаковых рангов, p-value – уровень значимости.

Тест различий Вилкоксона показал, что все три стадии цветения соцветия в большинстве случаев имеют достоверные различия (p-value меньше 0,01). Достоверно не различаются диаметры пыльцевых зерен у *H. paniculata* и *H. serrata* и длина пыльцевых трубок у *H. arborescens* в середине и конце цветения. У *H. cinerea*, по данным описательной статистики, периоды отличаются друг от друга, но, по данным теста Вилкоксона, в целом не имеют достоверных различий. Достоверно отличается только длина пыльцевых трубок в конце цветения от аналогичных параметров в начале и середине цветения.

Таким образом, статистически доказано, что положение цветка в соцветии оказывает влияние на качество пыльцы. Качество пыльцы выше у цветков, формирующихся и распускающихся первыми в общей структуре соцветия (терминальные цветки первого порядка ветвления).

Заклучение

В результате исследований установлено, что физиономически различные соцветия (щитковидное и метелковидное) имеют структуру, образованную различными типами модулей. Модульность структуры соцветия и ее формирования подтверждается порядком распускания цветков и качеством пыльцы. Выявлено, что распускание цветков в каждом из модулей происходит в базипетальном порядке. Одновременное распускание терминальных цветков в каждом из основных модулей и дальнейшее параллельное распускание цветков второго, третьего и последующих порядков ветвления подтверждают цимозный тип соцветия, характерный для тирса. Полученные данные о модульной структуре соцветий *Hydrangea* представляют особый интерес для решения вопросов систематики, филогении и моделирования различных адаптивных стратегий.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреев В.Н. Пыльца растений, собираемая пчелами // С.-х. опытное дело. Харьков, 1925 / 1926. № 1 (7) / 2 (8). С. 11–16.
2. Голубинский И.Н. Биология прорастания пыльцы. Киев: Наук. думка, 1974. 368 с.
3. Дорошенко А.В. Физиология пыльцы // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. ВНИИ растениеводства. 1928. Т. 18, № 5. С. 217–344.
4. Кокшеева И.М., Нехаиченко Д.В., Творогов С.П. Структурные особенности соцветия *Hydrangea petiolaris* Siebold et Zucc. // Вестн. ДВО РАН. 2018. Вып. 3. С. 156–161.
5. Корона В.В. О сходстве и различиях морфологических концепций Линнея и Гёте // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63, № 3. С. 227–235.
6. Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М.: Т-во науч. изданий КМК, 2017. 183 с.
7. Марфенин Н.Н. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии // Вестн. ТвГУ. Серия: Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 147–161.
8. Савинных Н.П., Мальцева Т.А. Модуль у растений как структура и категория // Вестн. ТвГУ. Серия: Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 227–234.
9. Сауткина Т.А., Поликсенова В.Д. Морфология растений: учеб. пособие. Минск: БГУ, 2012. 311 с.
10. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. Л.: Наука, 1966. 611 с.
11. Фёдоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 295 с.
12. Bertrand H. Identification of *Hydrangea macrophylla* // Acta Horticultura. Ser. cultivars. 1992. Vol. 320. P. 209–212.
13. Engler A. *Hydrangea* // Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 1891. Vol. 3, N 2a. P. 74–76.
14. Freeman C.C. Hydrangeaceae // Flora of North America North of Mexico. Vol. 12. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2016.
15. Galopin G., Codarin S., Viemont J.D., Morel P. Architectural development of inflorescence in *Hydrangea macrophylla* cv. Hermann Dienemann // HortScience. 2008. Vol. 43, N 2. P. 361–365.
16. Jintang P., Cuizhi G., Shumei H., Zhaofen W., Shuying J., Lingdi L., Akiyama S., Alexander C., Bartholomew B., Cullen J., Gornall R.J., Hultgård U.-M., Ohba H., Soltis D.E. Saxifragaceae // Flora of China. Vol. 8 / eds Z.Y. Wu, P.H. Raven. Beijing; St. Louis: Science Press; Missouri Botanical Garden Press, 2001. P. 269–452.
17. Kuhlén H. Zur morphologie und anatomie der gattung *Hydrangea* // Die Hortensien. Aachen: Verlag Deutsche Gartnerbörse, 1956. S. 36–47.
18. McClintock E. A monograph of the genus *Hydrangea* // Proc. Calif. Acad. Sci. 1957. Vol. 29. P. 147–256.
19. Troll W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Vol. 2. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1969. 630 s.
20. Wiśniewska E., Zawadzka Z. Przebieg Kształtowania się kwiatostanu u *Hydrangea macrophylla* Ser. cv. Altona // Acta Agrobotan. 1962. Vol. 11. P. 157–165.