

Московская гимназия на Юго-Западе № 1543 имени народного учителя
Российской Федерации Ю. В. Завельского

Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН

**Потенциальная семенная
продуктивность, морфологическая
изменчивость и фертильность
пыльцы *Lupinus polyphyllus* с разной
окраской венчика на севере
Ярославской области**

Выполнили учащиеся 9-го «Б» класса:

Анна Павловна Севрюкова

Елизавета Александровна Красавина

Научный руководитель:

к. б. н. Полина Андреевна Волкова

Москва

2026

Введение

Естественный ареал люпина многолистного (*Lupinus polyphyllus*, Fabaceae) находится в Северной Америке. Этот короткоживущий травянистый многолетник был интродуцирован еще в XVIII веке. Впервые отмечен в России в качестве натурализующегося растения в Ярославской области в 1921 г. с более обычными фиолетовыми цветками (Виноградова и др., 2010). Инвазионные популяции с иной окраской цветков (розовые, белые) отмечаются в Средней России начиная с 1974 г. (Виноградова и др., 2012).

Инвазии чужеродных видов – общемировая экологическая проблема (Абрамова и др., 2016). Так, например, обладая крупными яркими цветками с обилием пыльцы, люпины успешно конкурируют с местными видами растений за насекомых-опылителей (Кохтенко, Чернышенко, 2024).

У люпинов преобладает размножение семенами (Ramula, 2014). Показано (Антипина, Платонова, 2015), что успех размножения пропорционален числу зрелых семян, которые формируются не всегда. Более половины цветков люпина не дают плодов, а основная часть семязачатков (около 70 %) не формирует семян (Антипина, Платонова, 2015). Именно поэтому так важно изучать семенную продуктивность, биологию цветения люпина, его репродуктивный потенциал.

Цветки *Lupinus polyphyllus* имеют два типа тычинок, пыление которых происходит с интервалом в 7–10 дней. Когда заканчивается пыление тычинок с крупными продолговатыми пыльниками, начинают вытягиваться тычиночные нити, несущие более мелкие округлые пыльники. Они превышают длину тычинок с продолговатыми пыльниками в полтора раза, и цветок пылит вторично. Это повышает вероятность опыления при неблагоприятных погодных условиях. Хотя средние размеры пыльцы в цветках разного цвета различаются, большая изменчивость этого показателя у цветков одного цвета (Виноградова и др., 2012) заставляет считать эти различия предварительными и нуждающимися в проверке.

У *L. polyphyllus* с розовыми цветками фертильность пыльцы зависит от расположения цветка в соцветии: цветок на главной оси в среднем вырабатывает пыльцу с высокой фертильностью – 97%, тогда как на боковых осях соцветия – 50% (Виноградова и др., 2012). Данные о фертильности пыльцы у цветков другого цвета (не розового) отсутствуют. Верхние цветки обычно производят больше пыльцы, чем нижние, а в нижних цветках пыльца может полностью отсутствовать (Eckstein, 2023). В имеющихся исследованиях (почти

исключительно это данные о территории Главного ботанического сада в г. Москва: Виноградова и др., 2012) не хватает информации о различии размеров пыльцы на разных стадиях цветения, с разных типов пыльников и в разных регионах (Антипина, Платонова, 2015).

Мы решили изучить зависимость размера и фертильности пыльцы *Lupinus polyphyllus* от цвета венчика (белого, розового и фиолетового), положения цветка в соцветии, стадии цветения, типа пыльников (длинных и круглых). Решили установить, есть ли зависимость числа семязачатков и процента вызревших семязачатков от цвета венчика, типа соцветия (главное и боковое), положения в соцветии.

Цель: изучить потенциальную семенную продуктивность, размер и фертильность пыльцы *Lupinus polyphyllus* с разной окраской венчика на севере Ярославской области.

Задачи:

- 1) Сравнить размеры пыльцевых зерен (треугольных и круглых) в цветках с разной окраской венчика (фиолетовой, розовой, белой), учитывая положение цветков в соцветии.
- 2) Сравнить долю фертильных пыльцевых зерен (треугольных и круглых) в цветках с разной окраской венчика (фиолетовой, розовой, белой), учитывая положение цветков в соцветии.
- 3) Сравнить число семязачатков в цветках с разной окраской венчика (фиолетовой, розовой, белой), учитывая положение цветков в соцветии и тип соцветия (главное, боковое).

Материалы и методы

1. СБОР ЛЮПИНОВ

Сбор люпинов проходил с 29.06.2025 – 03.07.2025. Всего было исследовано 6 популяций (табл. 1) в Ярославской области, Некоузском районе (рис. 1).

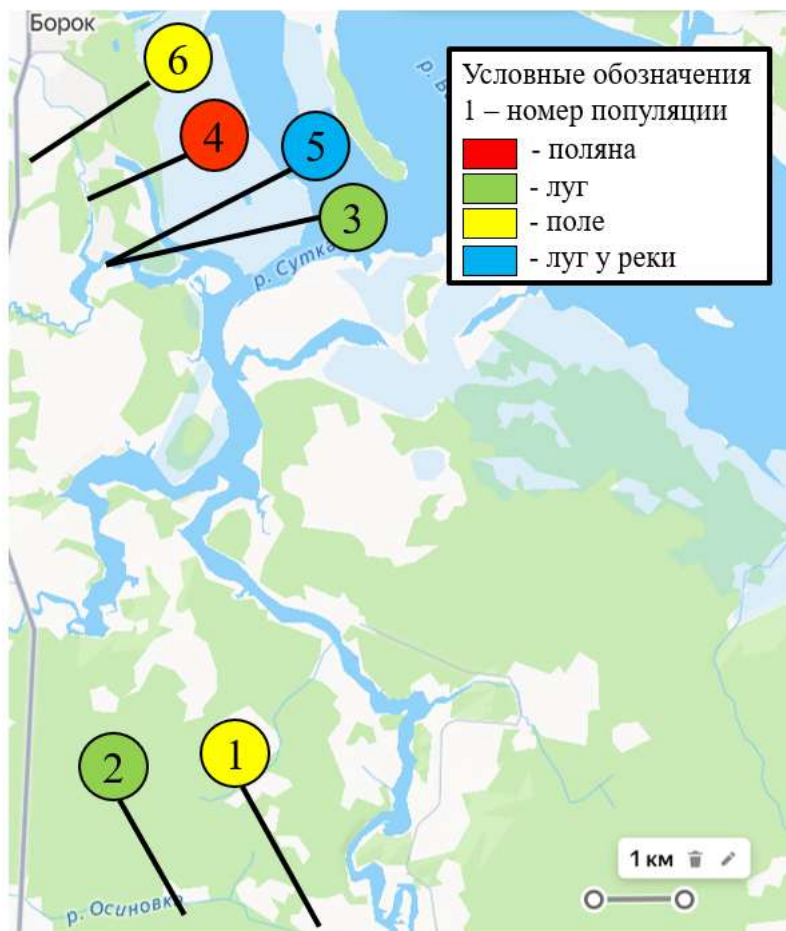


Рисунок 1 – Расположение исследованных популяций люпинов и типы биотопов. Карта взята из приложения «Яндекс Карты».

Таблица 1 – Характеристики популяций

№	Координаты сбора	Место сбора	Биотоп	С белой окраской		С фиолетовой окраской		С розовой окраской		Всего соцветий
				Используемые для подсчета числа семязачатков	Используемые для измерения размеров пыльников зерен	Используемые для подсчета числа семязачатков	Используемые для измерения размеров пыльников зерен	Используемые для подсчета числа семязачатков	Используемые для измерения размеров пыльников зерен	
1	57.976930, 38.283443	Деревня Золотково	Поле	0	0	0	0	13	1	13
2	57.977502, 38.258661	Деревня Жилкино	Луг	0	0	0	0	3	10	11
3	58.042078, 38.243308	Веретейское сельское поселение	Луг	10	2	0	0	0	0	10
4	58.048363, 38.240884	Посёлок Борок	Поляна	0	2	0	0	0	0	2
5	58.042078, 38.243308	Посёлок Борок	Луг у реки	2	1	14	2	0	0	17
6	58.058910, 38.238438	деревня Большое Дьяконово	Поле	0	0	0	5	0	0	5

2. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

При сборе мы отмечали окраску венчика (розовую (рис. 2), белую, фиолетовую (рис. 3)). С каждого соцветия брали по 3 цветка с верхней части соцветия, с середины соцветия, с низа соцветия. Использовали и главные, и боковые соцветия (отмечая при подсчете количества семязачатков, какое число боковых соцветий имеет растение и число семязачатков какого соцветия мы считаем). Мерили размеры круглых и треугольных пыльников зерен, окрасив микропрепарат спиртовым раствором йода.

За верх соцветия мы считали самый верхний пылящий ряд цветков, за низ — самый нижний пылящий ряд (у некоторых люпинов были отцветшие цветки), а за середину — ряд, равноудаленный от взятых ранее верхнего и нижнего рядов. Также в пыльце мы считали процент фертильных зерен (подсчитывали

случайно выбранные 10 пыльцевых зерен 10 раз и считали, какое количество из них фертильны).

Для подсчета семязачатков мы брали по 4 боба и по 2 цветка с каждой части соцветия, не исключая отцветшие цветки. Одно соцветие могло использоваться и для измерения размеров пыльцевых зерен, и для подсчета количества семязачатков.

3. ПОДСЧЕТ КОЛИЧЕСТВА СЕМЯЗАЧАТКОВ



Рисунок 2. Люпин с розовой окраской венчика



Рисунок 3. Люпин с фиолетовой окраской венчика

Под биноклем с помощью препаровальных игл мы вскрывали боб или завязь. После этого подсчитывали число семязачатков. Если при вскрытии боба было видно, что некоторые семязачатки уже вызрели, а некоторые так и не вызреют (у них сильно отличался размер или некоторые были заметно больше), мы отмечали количество вызревших. Число семязачатков посчитано в 205 бобах, 183 цветущих цветках и 114 отцветших цветках.

4. ИЗМЕРЕНИЕ РАЗМЕРОВ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН

Под биноклем вскрывали цветок, отмечали стадию цветения.

Признак/стадия цветения	Окончание бутонизации	Начало цветения	Полное цветение	Окончание цветения	Отцветание
Наличие паруса	Нет	Есть	Есть	Есть	Есть
Длинные пыльники пылят	Нет	Пылят	Пылят	Нет	Нет

Круглые пыльники пылят	Нет	Нет	Начинают	Пылят	Нет
Количество экземпляров	36	18	16	98	-

Таблица 2. Стадии цветения.

Стадия цветения не определена у 96 экземпляров.

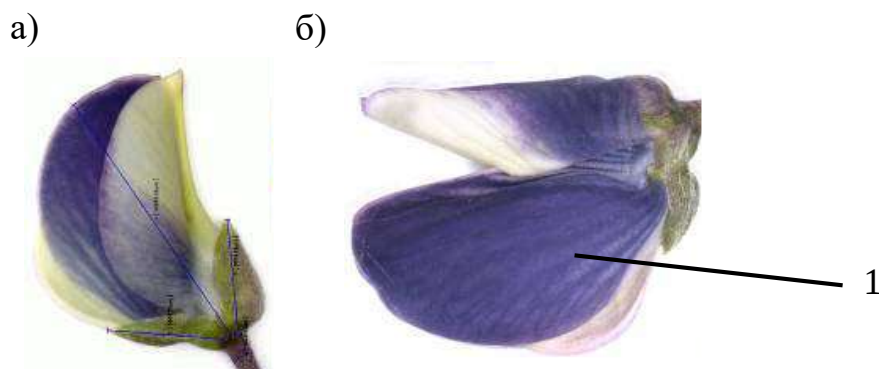


Рисунок 4 – цветок; а) цветок без паруса, б) цветок с парусом
1 – парус (Виноградова, 2012)

Далее с помощью препаровальных игл собирали пыльцу с пылящих пыльников, круглых или длинных. С круглых пыльников 205 образцов, с длинных – 60 образцов. Окрашивали микропрепарат спиртовым раствором йода и далее устанавливали размер пыльцевого зерна с помощью окуляр-микрометра. Если пыльцевое зерно имело круглую форму (рис. 6) — мерили диаметр, если треугольную (рис. 7) — высоту из любой вершины. Окрашивание йодом показывало, какая пыльца стерильная (то есть не способная к опылению), а какая фертильная (способна к опылению). Фертильная пыльца окрашивалась в рыже-коричневый цвет, а стерильная оставалась желтой.

Для подсчета процента фертильности пыльцы в данном микропрепарате мы считали случайные 10 пыльцевых зерен 10 раз и определяли, сколько в них стерильных (рис. 6).

Было установлено, что раствор йода не влияет на размер пыльцы (пыльцевые зерна одного микропрепарата были измерены перед и после окрашивания), так что данные по ее размерам можно считать достоверными. Было измерено 2650 круглых пыльцевых

зерен и 2290 треугольных пыльцевых зерен. Мы думали, что пыльца люпинов имеет две формы, но сейчас предполагаем, что это одна и та же форма с разных сторон.



Рисунок 5. Цветок;
андроцей и гинецей
1 – длинный пыльник
2 – круглый пыльник

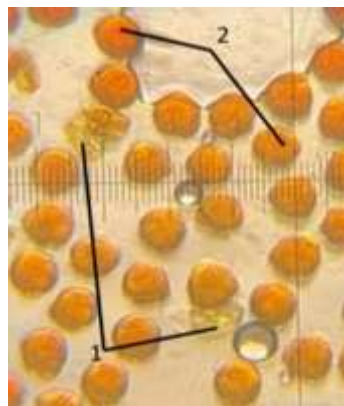


Рисунок 6 - окрашенные
пыльцевые зерна
1 – стерильные
пыльцевые зерна
2 – круглые фертильные
пыльцевые зерна



Рисунок 7 – треугольные
пыльцевые зерна

Результаты

Подсчёт числа семязачатков

Различий между числом семязачатков у цветков из разных популяций нет, рассмотрено на примере розовых люпинов из популяций 1 и 2 (тест Вилкоксона, $p = 0.39$) (рисунок 1). Следовательно, популяции можно не учитывать в дальнейшем анализе.

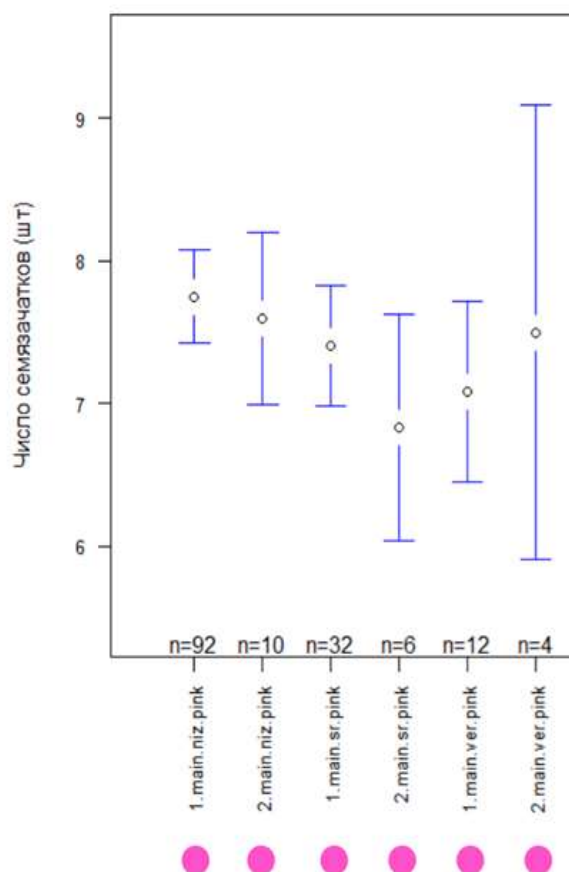
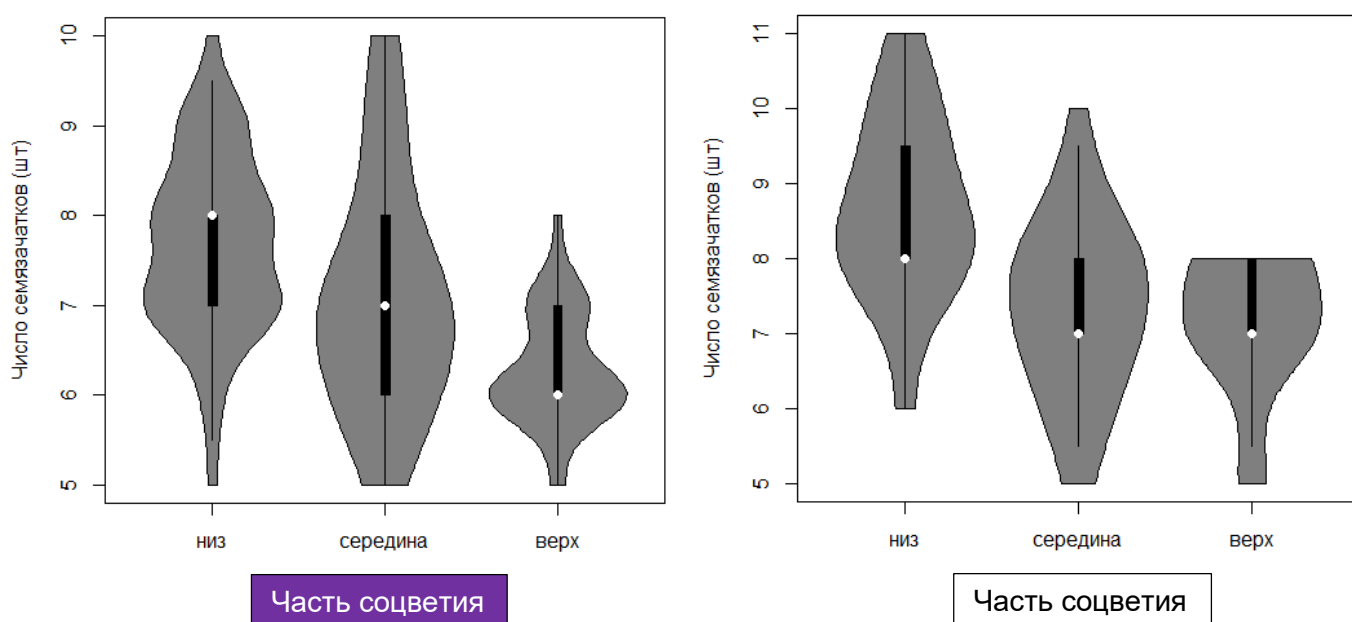


Рисунок 1. Диапазон значений на доверительных интервалах (с 95% вероятностью значения генеральной совокупности попадают в них) для всех комбинаций исследуемых признаков для числа семязачатков (по порядку представлены: номер популяции, главное/боковое соцветие, часть соцветия, цвет венчика). Указано число объектов (цветков) в каждой группе ($n=...$). Белой точкой на интервале показана медиана значений, синей линией показан минимум и максимум значений. Цветными точками под названиями групп показаны цвета венчика (розовый, фиолетовый, белый).

Мы не можем сравнивать цветки с фиолетовой, розовой и белой окрасками между собой, так как не имеем выборки, где различается только цвет, в них также различаются и ось соцветия, и часть.

Установлено уменьшение числа семязачатков при продвижении снизу-вверх у цветков с фиолетовым венчиком и белым венчиком в на главных осях соцветия (рисунки 2, 3). Использовался тест Краскела-Уоллиса с поправкой на множественные сравнения.

У фиолетовых цветков статистически значимо различаются низ и середина ($p = 0.011$), низ и верх ($p = 7.3 \cdot 10^{-10}$), середина и верх ($p = 0.011$). У белых цветков различаются низ и середина ($p = 0.0045$), низ и верх ($p = 0.0009$), а середина и верх не различаются ($p = 0.065$). При этом на боковых осях у данных цветов число семязачатков статистически значимо не различается (у фиолетовых $p = 0.17$, у белых $p = 0.058$).



Рисунки 2 и 3. Изменчивость числа семязачатков в разных частях соцветия у цветков с главных соцветий с фиолетовой и белой окрасками венчика (из популяций 5 и 3 соответственно). Черным прямоугольником показан межквартильный размах, белая точка - медиана, линией показан максимум и минимум значений, ширина серой области пропорциональна частоте соответствующих значений.

Число вызревших семязачатков с нижних частей главных соцветий у цветков с разной окраской венчика (розовый, фиолетовый, белый) статистически значимо не различается (тест Краскела-Уоллиса с поправкой на множественные сравнения, $p = 0.16$). Доля завязавшихся семязачатков больше всего у белых цветков и меньше всего у розовых (рисунок 4).

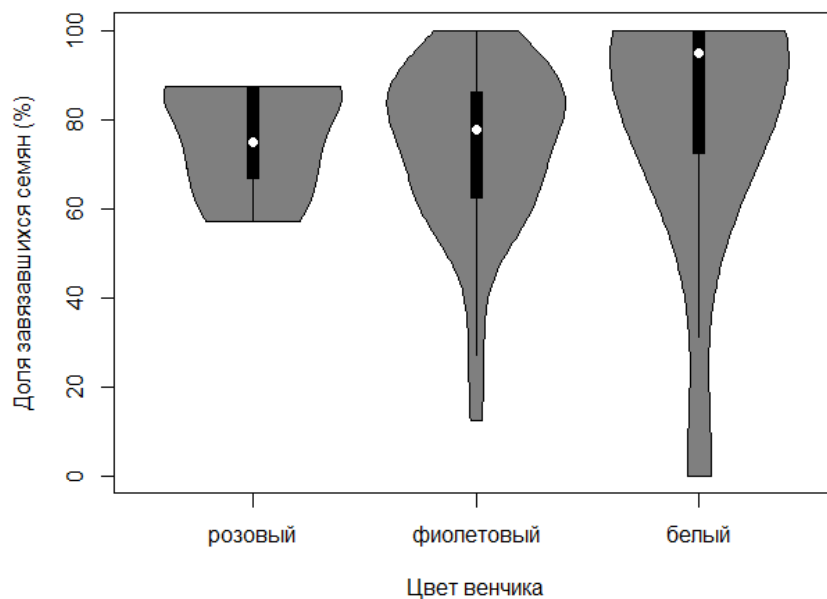
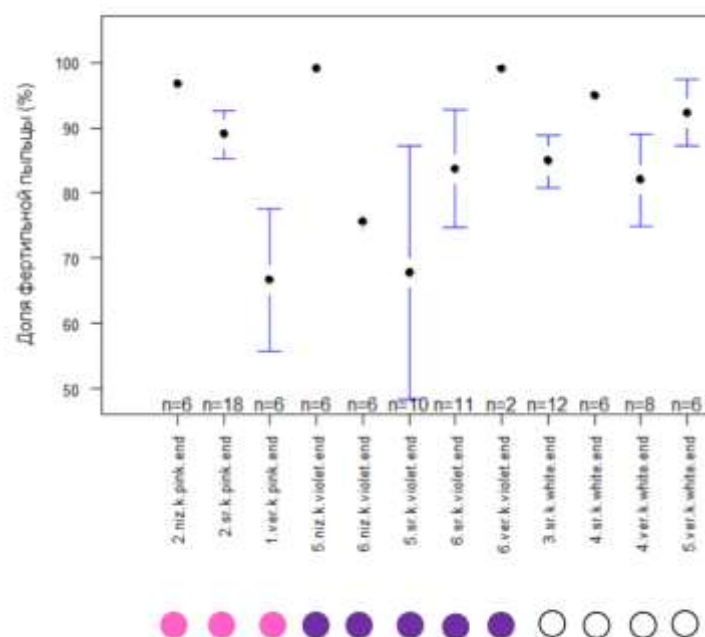
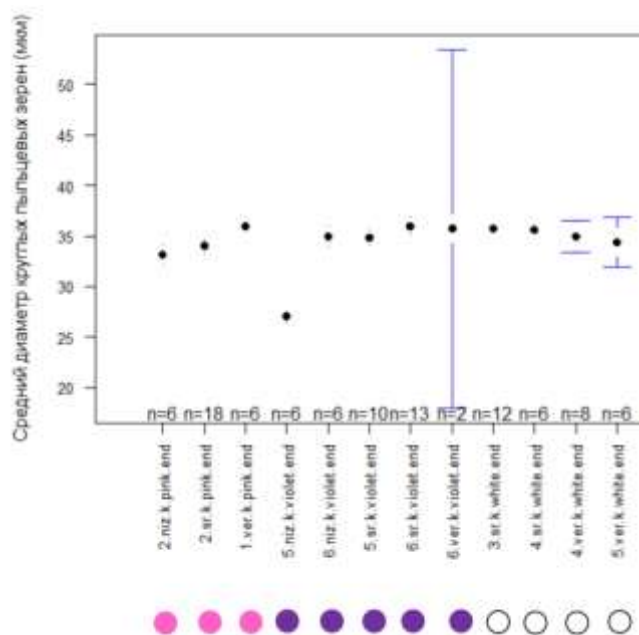


Рисунок 4. Изменчивость числа семязачатков у цветков с различной окраской венчика.

Размер и фертильность пыльцы

Различия между разными группами внутри одной стадии цветения могут быть более статистически значимыми, чем между разными стадиями цветения, рассмотрено на примере стадии окончания цветения (рисунки 5, 6). Поэтому мы не можем сравнивать размер пыльцевых зерен и долю фертильной пыльцы у цветков с разными стадиями. Мы объединили их перед дальнейшим анализом для получения более репрезентативной выборки.



Рисунки 5 и 6. Диапазон значений доверительных интервалов (с 95% вероятностью значения генеральной совокупности попадают в них) для всех комбинаций исследуемых признаков для размера круглых пыльцевых зерен и доли фертильной пыльцы (по порядку представлены: номер популяции, часть соцветия, тип пыльника, цвет окраски венчика, стадию цветения). Указано число объектов (цветков) в каждой группе (n=...). Черной точкой на интервале показана медиана значений, синей линией показан минимум и максимум значений. Цветными точками под названиями групп показаны цвета венчика (розовый, фиолетовый, белый).

Различия между размером пыльцевых зерен и долей фертильной пыльцы внутри одной окраски венчика также могут быть более значимыми, чем между разными окрасками венчика, рассмотрено на примере розовых круглых пыльцевых зерен (рисунок 7). Поэтому мы не можем сравнивать размер пыльцевых зерен и долю фертильной пыльцы у цветков с фиолетовой, розовой и белой окрасками венчика между собой.

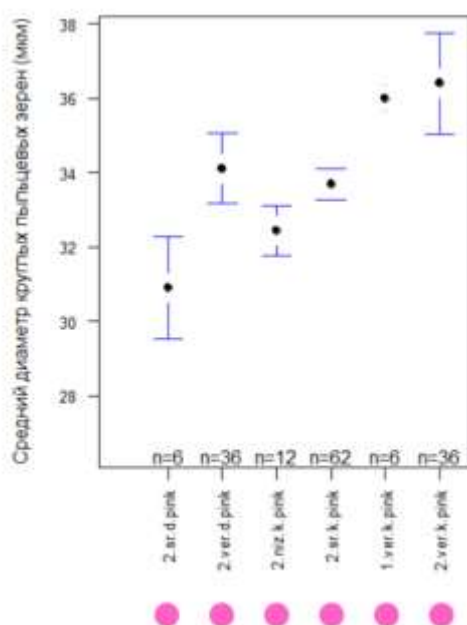


Рисунок 7. Диапазон значений на доверительных интервалах (с 95% вероятностью значения генеральной совокупности попадают в них) для всех комбинаций исследуемых признаков (по порядку представлены: номер популяции, главное/боковое соцветие, часть соцветия, цвет венчика). Указано число объектов (цветков) в каждой группе (n=...). Белой точкой на интервале показана медиана значений, синей линией показан минимум и максимум значений. Цветными точками под названиями групп показаны цвета венчика (розовый, фиолетовый, белый).

У розовых и фиолетовых цветков статистически значимо различается размер круглых и треугольных пыльцевых зерен (как уже было сказано ранее, это одна и та же пыльца под разными углами) с разных частей соцветия и с коротких, и с длинных пыльников, наблюдается увеличение размера зерен при продвижении снизу вверх по соцветию (рисунки 8, 9). Использовали тест Краскелла-Уоллиса с поправкой на множественные сравнения.

У розовых статистически значимо различаются:

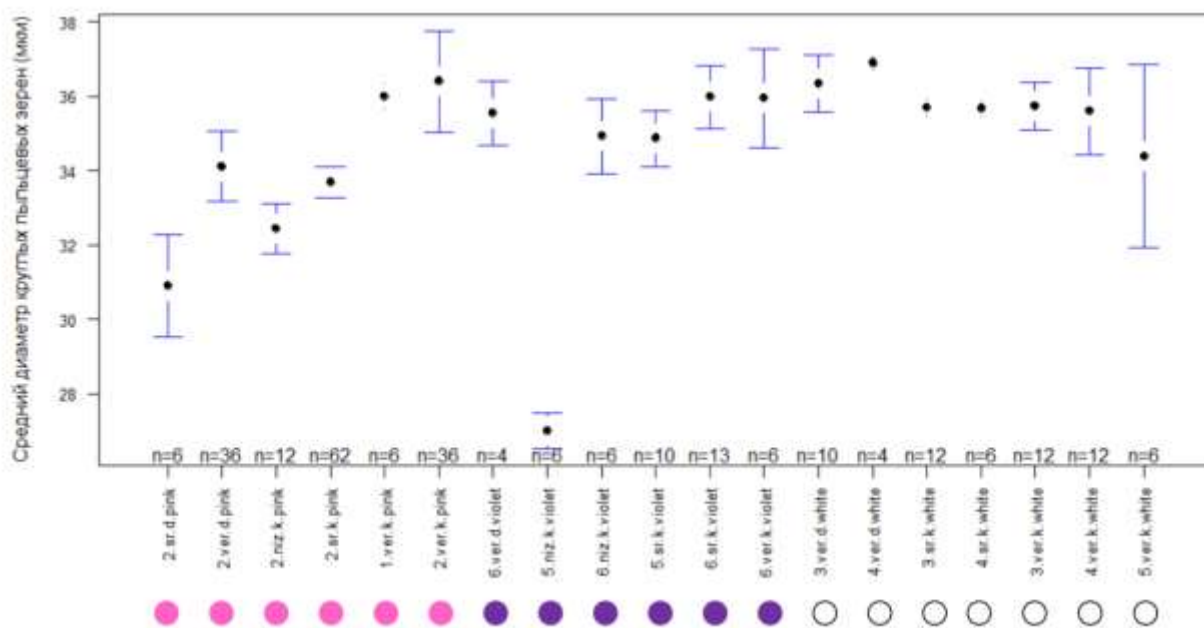
короткие пыльники: низ и середина ($p = 0.009$), низ и верх ($p = 3.1 \cdot 10^{-5}$), середина и верх ($p = 8.5 \cdot 10^{-6}$).

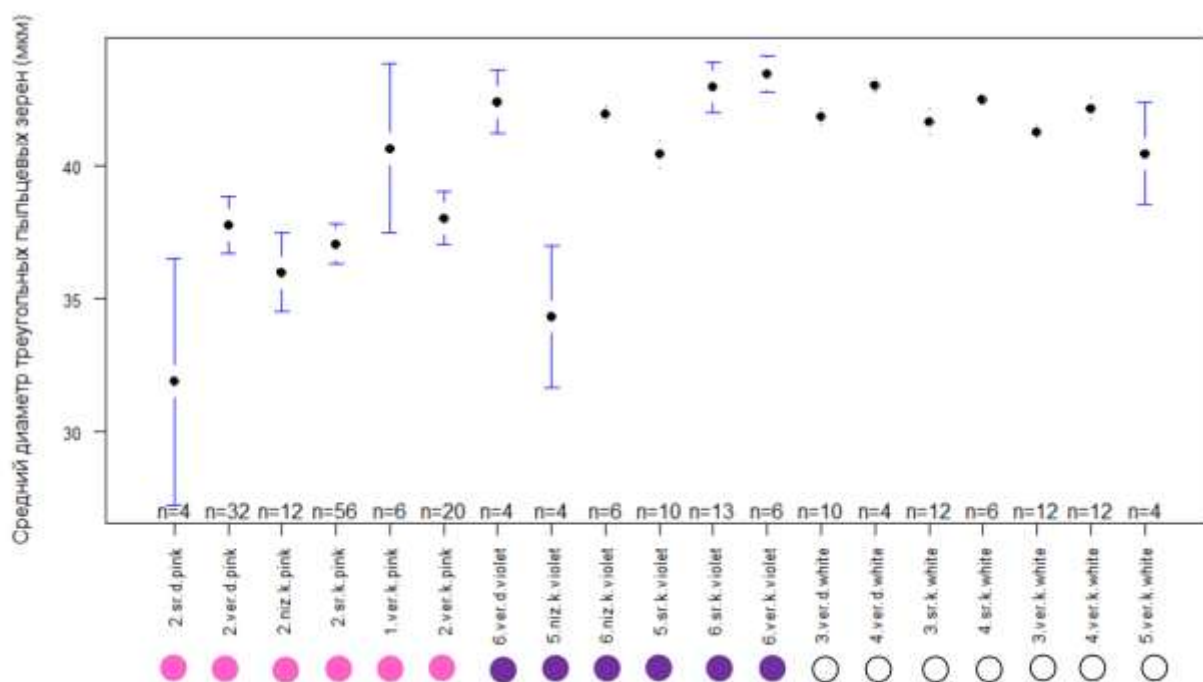
длинные пыльники: середина и верх ($p = 0.005$), данные с нижней части отсутствуют.

У фиолетовых статистически значимо различаются:

короткие пыльники: низ и середина ($p = 0.004$), низ и верх ($p = 0.019$), середина и верх не различаются ($p = 0.28$)

Длинные пыльники присутствуют только с верхней части, сравнивать не с чем.





Рисунки 8 и 9. Диапазон значений доверительных интервалов (с 95% вероятностью значения генеральной совокупности попадают в них) для всех комбинаций исследуемых признаков для размера круглых и треугольных пыльцевых зерен.

Из одверительных интервалов видно, что фертильность пыльцы довольно высокая, однако из-за маленьких выборок никаких закономерностей и сравнений провести не вышло (рисунок 10).

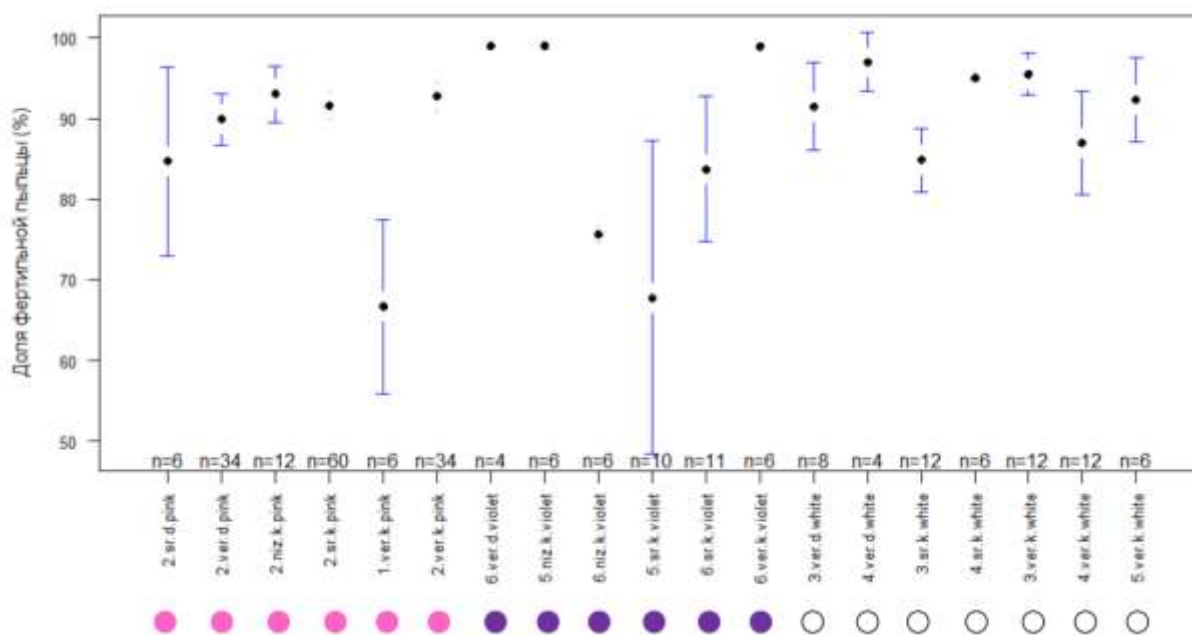


Рисунок 10. Диапазон значений доверительных интервалов (с 95% вероятностью значения генеральной совокупности попадают в них) для всех комбинаций исследуемых признаков для доли фертильных пыльцевых зерен.

Обсуждение

Мы установили, что число семязачатков и размер пыльцы не зависят от популяции, то есть условия среды не оказывают влияние на число семязачатков и размер пыльцы.

Мы не смогли сравнить число семязачатков цветков с разными окрасками венчика между собой, поскольку различия внутри одного цвета окраски могут быть более значимы, чем между разными окрасками. Однако установлено уменьшение числа семязачатков при продвижении снизу-вверх у цветков с фиолетовым венчиком в популяции 5 на главных осях соцветия. Вероятно, только цветки низа и середины соцветия формируют плоды, а цветки верхней части соцветия их не формируют.

Различия между размером пыльцевых зерен и долей фертильной пыльцы внутри одной окраски венчика могут быть более значимыми, чем между разными окрасками венчика, поэтому мы не смогли сравнить размер пыльцевых зерен и долю фертильной пыльцы у цветков с фиолетовой, розовой и белой окрасками венчика между собой. Тем самым мы не подтвердили данные о различии размеров пыльцевых зерен среди люпинов с разной окраской венчика (Виноградова, 2012).

Различия между разными группами внутри одной стадии цветения могут быть более статистически значимыми, чем между разными стадиями цветения, поэтому мы не можем сравнивать размер пыльцевых зерен и долю фертильной пыльцы у цветков с окончанием цветения, началом цветения, полным цветением и окончанием бутонизации.

Различаются размеры круглых пыльцевых зерен у розовых цветков из популяции 2 и по типам пыльников, и по частям соцветия в коротких и длинных пыльниках по отдельности, в коротких пыльниках зафиксировано увеличение размера при продвижении снизу-вверх по соцветию, в длинных размер больше в верхней части соцветия, чем в средней. В белых цветках такой закономерности не наблюдается.

В длинных пыльниках в средней части соцветия у розовых цветков из популяции 2 размер круглых пыльцевых зерен больше, чем в коротких пыльниках тех же групп. Также в длинных пыльниках в верхней части соцветия у розовых цветков из популяции 2 размер круглых пыльцевых зерен наоборот, меньше, чем в коротких пыльниках в тех же группах.

Размер круглых пыльцевых зерен в коротких пыльниках в нижней части соцветия у фиолетовых цветков из популяции 5 значительно меньше, чем у цветков с теми же характеристиками из популяции 6 при равной выборке.

При этом закономерность увеличения размера пыльцевых зерен при продвижении снизу-вверх по соцветию сохраняется.

В коротких пыльниках в средней и нижней частях соцветия у фиолетовых цветков из популяции 5 (луг у реки) размер треугольных пыльцевых зерен меньше, чем у фиолетовых цветков из популяции 6 (поле) с теми же характеристиками. Также сохраняется закономерность увеличений размера пыльцевых зерен при продвижении снизу-вверх по соцветию.

В длинных пыльниках в средней части соцветия у розовых цветков из популяции 2 размер треугольных пыльцевых зерен меньше, чем в коротких пыльниках в тех же группах (противоположно результату для круглых пыльцевых зерен). В длинных пыльниках в верхней части соцветия у розовых цветков из популяции 2 размер треугольных пыльцевых зерен также меньше, чем в коротких пыльниках в тех же группах. Данный результат совпадает с полученным для круглых пыльцевых зерен.

Доля фертильных пыльцевых зерен в коротких пыльниках в верхней части соцветия у розовых цветков из популяции 1 (поле) значительно меньше, чем у цветков с теми же характеристиками из популяции 2 (луг). Установлено у фиолетовых цветков из популяции 6, с нижней части соцветия и с короткими пыльниками, которые значительно меньше цветков из популяции 5 с теми же характеристиками при одинаковой выборке.

Выводы

- 1) Сравнить число семязачатков между люпинами с разной окраской венчика не смогли, но установили, что на главных осях соцветия фиолетовых и белых люпинов число семязачатков при продвижении снизу-вверх уменьшается;
- 2) Среди люпинов одного цвета изменчивость размеров очень большая, поэтому сравнивать между собой цвета некорректно, но установлена закономерность увеличения размеров пыльцевых зёрен с коротких и длинных пыльников фиолетовых и розовых люпинов при продвижении снизу-вверх по соцветию;
- 3) Из-за маленьких выборок никаких закономерностей фертильности пыльцы не обнаружено.

Благодарности

Мы благодарим администрацию Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН за предоставленную возможность сбора материала, в особенности – директора института Александра Витальевича Крылова. Сергея Менделевича Глаголева и Екатерину Викторовну Елисееву – за организацию летней практики и возможность проводить исследования. Полину Андреевну Волкову за руководство и помощь в работе. Марию Олеговну Иванову за помощь в сборе данных и помощь в работе.

Литература

- Абрамова Л. М. и др. Люпин многолистный в Башкортостане // Вестник Академии наук Республики Башкортостан. – 2016. – Т. 21. – №. 3 (83). – С. 33-43.
- Антипина Г. С., Платонова Е. А. Семенная продуктивность как показатель натурализации люпина многолистного в Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета // Географическая среда и живые системы. – 2015. – №. 3. – С. 6-13.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России: Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М. : ГЕОС, 2010. 502 с.
- Виноградова Ю. К., Ткачева Е. В., Майоров С. Р. К биологии цветения чужеродных видов. 1. *Lupinus polyphyllus* Lindl // Российский журнал биологических инвазий. – 2012. – Т. 5. – №. 2. – С. 30-41.
- Кохтенко К. Е., Чернышенко О. В. Люпин многолистный (*Lupinus Polyphyllus* lindl.) как инвазивный вид растений в городской среде: опасности и методы борьбы // Материалы XX Всероссийской (национальной) научно-технической конференции студентов и аспирантов. – УГЛТУ, 2024. – С. 189-193.
- Eckstein, R. L., Welk, E., Klinger, Y. P., Lennartsson, T., Wissman, et al. Biological flora of central Europe–*lupinus polyphyllus* lindley // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. – 2023. – Vol. 58. – 125715.
- Ramula S., Sorvari J. The invasive herb *Lupinus polyphyllus* attracts bumblebees but reduces total arthropod abundance // Arthropod-Plant Interactions. – 2017. – P. 11. – №. 6. – P. 911-918.