

УДК 58.072:581.577.63: 571.6

Е.В. Аистова¹
Н.Ю. Леусова²E.V. Aistova
N.Y. Leusova**РАСТЕНИЯ-ХОЗЯЕВА ВИДОВ РОДА *CUSCUTA* L. (CUSCUTACEAE DUMORT.)
В АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ И В ПРИМОРСКОМ КРАЕ****HOST PLANT SPECIES OF DODDERS (*CUSCUTA* L., CUSCUTACEAE DUMORT.)
IN AMUR REGION AND IN PRIMORSKY TERRITORY**

Аннотация. В статье описан и проанализирован круг растений-хозяев двух видов рода *Cuscuta* L. (Cuscutaceae Dumort.) в Амурской области и в Приморском крае. Отмечено преимущественное поражение видов, относящихся к семействам Asteraceae, Rosaceae и Fabaceae. Рассматриваются некоторые аспекты взаимодействия повиликовых (стеблевых паразитов) с поражаемыми растениями. На основании морфологических и анатомических исследований сделан вывод, что злаки не являются потенциальными хозяевами *Cuscuta*, а используются только в качестве опоры для вьющегося стебля паразита. Отмечено паразитирование повилики полевой на адвентивных для Дальневосточного региона растениях: *Humulus lupulus* L., *Medicago sativa* L., *M. falcata* L., *Sonchus arvensis* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Artemisia annua* L., *Lotus corniculatus* L., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, что может быть использовано для борьбы с карантинными растениями.

Ключевые слова: растения, *Cuscuta* L., Дальний Восток России, Амурская область, Приморский край.

Summary. The article describes and analyses the set of host plants of the two *Cuscuta* L. (Cuscutaceae Dumort.) species in the Amur region and Primorsky territory. Most of the host species belong to the families Asteraceae, Rosaceae and Fabaceae. Some aspects of the interaction between dodders (stem parasites) and affected plants are discussed. Based of morphological and anatomical studies, it is concluded that grasses are not potential targets of *Cuscuta*, and are only only as a support for the winding stem of the parasite. Affecting the following species adventive for the far Eastern region by the field dodder: *Humulus lupulus* L., *Medicago sativa* L., *M. falcata* L., *Sonchus arvensis* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Artemisia annua* L., *Lotus corniculatus* L., and *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub is revealed, what can be used to control quarantine plants.

Key words: plants, *Cuscuta* L., Russian Far East, Amur Region, Primorsky Territory.

Паразитизм представляет значительный интерес для изучения взаимоотношений паразитов с растениями-хозяевами. При поражении вегетативных и генеративных органов автотрофов происходит снижение фотосинтеза, наступает общее угнетение жизненных процессов, что может, в конечном итоге, привести к гибели растений. Паразиты регулируют численность популяций хозяев, оказывая влияние на формирование и стабильность фитоценозов (Жук, 2000). Растения (потенциальные хозяева) влияют на проявление адаптационных ресурсов паразита. В литературе имеются сведения о «принятии» или «непринятии ресурса» *Cuscuta europaea*, что свидетельствует о выборе, показывающим тот же критерий, который используется примени-

тельно к способу отбора у животных (хищник-жертва) (Kelly, 1992; Mescher et al., 2009). Один ветвящийся побег паразита может образовывать контакт одновременно с большим числом растений, часто принадлежащих к разным систематическим группам. Таким образом, в пределах данной консорции механизм взаимосвязей между организмами в ходе эволюции достигает весьма сложного разнообразия.

Исследование консортивных связей сохраняет актуальность в настоящее время в связи с малой изученностью данного вопроса на территории Дальнего Востока России, и особенно в отношении стеблевых растений-паразитов.

Семейство Cuscutaceae Dumort. представлено 1 родом *Cuscuta* L., который объединя-

¹Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН, 2-й км Игнатьевского шоссе; 675004, Благовещенск, Россия; e-mail: stork-e@yandex.ru

²Институт геологии и природопользования ДВО РАН, пер. Релочный, 1; 675000, Благовещенск, Россия; e-mail: leusova@mail.ru

¹Amur Branch of Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, 2-d km Ignat'yevskoye road; 675004, Blagoveshensk, Russia

²Institute of Geology and Nature Management, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Relochny lane, 1; 675000, Blagoveshchensk, Russia

ет 150–180 видов, широко распространенных по всему земному шару (кроме Антарктиды, а также некоторых островов Океании) (Сосудистые растения ..., 1995; Stefanovic et al., 2007; Welsh et al., 2010).

Родиной повилики считают тропики Америки и Африки. Повилики постепенно продвигались из тропиков Африки на север в Южную Европу, на восток в Азию, постепенно приспосабливаясь к новым условиям (Бейлин, 1968). Отдельные виды, например, *Cuscuta engelmannii* Korsh., распространены только в Средней Азии. Однако только некоторые виды повилики способны были адаптироваться в условиях умеренных широт. А. Cronquist (1981) отмечает, что не все виды повилики являются космополитами, но имеют широкое распространение в Новом Свете, обычно в теплых районах.

У некоторых повилики есть избирательность по отношению к растениям-хозяевам. Так, клеверная повилика (*Cuscuta epithymum* (L.) Nathh.) предпочитает паразитировать на клевере, но может поражать и люцерну, вику, свеклу, лен (Бейлин, 1986). Люцерновая повилика (*Cuscuta epilinum* Weihe) встречается в основном на люцерне. По мнению И.Г. Бейлина (1986), «Систематика рода *Cuscuta*, построенная только на морфологических признаках, без учета растения-хозяина, на которых паразитирует определенный вид повилики, и длительности паразитирования, будет путанной». Единого мнения о систематическом положении рода *Cuscuta* пока нет. Род повилика представляет одну из сложных и спорных таксономических групп цветковых растений. По данным одних авторов, род *Cuscuta* относят к семейству Convolvulaceae Juss., другие исследователи данный род выделяют в отдельное семейство Cuscutaceae (Тахтаджян, 1970, 1987; Cronquist, 1981). По мнению А.Л. Тахтаджяна (1987), несмотря на то, что повилики близки к семейству Convolvulaceae, анатомические и эмбриологические особенности развития подтверждают необходимость выделения их в отдельное семейство. Однако зарубежные авторы относят *Cuscuta* к семейству Convolvulaceae (Stefanovic et al., 2002; Stefanovic, Olmstead, 2004).

Все повиликовые представляют специализированную группу цветковых растений, полностью утративших корневую систему, со значительной редукцией листа и особенностями онтогенеза (Жук, 1997). Питание таких облигатных паразитов происходит полностью за счет растений-хозяев. Среди повилики есть очень

узкоспециализированные виды, которые паразитируют на одном виде растения-хозяина. Менее специализированные способны повреждать харовые водоросли, хвощевидные, папоротники, хвойные и цветковые растения (Никитичева, 1981).

Впервые растения-хозяева разделил на 3 группы V. Khron (1934; цит. по Saeed, Zaroug, 1989): 1) хорошие поставщики пищи для повилики; 2) хозяева, на которых повилика может пережить; 3) хозяева, служащие только как опора.

Многие сведения о биологических особенностях повилики до сих пор фрагментарны. В данной работе рассматривается круг растений-хозяев *Cuscuta japonica* Choisy – аборигенного вида на Дальнем Востоке, и *Cuscuta campestris* Yunck. – занесенного на Дальний Восток из Северной Америки.

Повилика японская является одним из самых распространенных паразитических видов на территории российского Дальнего Востока, особенно в Приморье. Еще Р.К. Маак (1861) пишет, ссылаясь на сборы К.И. Максимовича, о паразитировании повилики японской на полыни. Т.Н. Ульянова (1983) сообщает о паразитировании повилики на малине, смородине и актинидии в хвойно-широколиственных лесах российского Дальнего Востока. На территории Уссурийского заповедника повилика отмечена на растениях, произрастающих по краю долинного широколиственного леса (Флора, растительность ..., 2006) и в пограничных с заповедником лесах (окрестности поселков Каймановка и Каменушка).

Мы наблюдали паразитирование *Cuscuta japonica* на *Padus asiatica* Kom., *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg., *Salix* sp., *Lespedeza bicolor* Turcz., *Rubus sachalinensis* Lévl., *Chenopodium album* L., *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit., *A. rubripes* Nakai, *Humulus lupulus* L., *Humulopsis scandens* (Lour.) Grudz., *Sonchus arvensis* L., *Metaplexis japonica* (Thunb.) Makino, *Agrimonia pilosa* Ledeb.

Cuscuta campestris поражает обычно травянистые растения: *Medicago sativa* L., *M. falcata* L., *Sonchus arvensis* L., *Artemisia* spp., *Setaria viridis* (L.) Beauv., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Sonchus arvensis* L., *Artemisia stolonifera* (Maxim.) Kom., *A. annua* L., *Inula britannica* L., *Kalimeris incisa* (Fisch.) DC., *Achillea millefolium* L., *Lycopus lucidus* Turcz. ex Benth., *Chenopodium album* L., *Geranium sibiricum* L., *Plantago depressa* Schlecht., *Medicago lupulina* L., *Kummerowia striata* (Thunb.) Schindl., *K. stipulacea* (Maxim.)

Makino, *Lotus corniculatus* L., *Polygonum aviculare* L., *Humulopsis scandens* (Lour.) Grudz., редко – *Eriochloa villosa* (Thunb.) Kunth, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Calamagrostis angustifolia* Kom. Отмечено паразитирование *C. campestris* на молодых (не одревесневших) побегах *Ulmus japonica*.

Анализ распределения растений-хозяев по семействам (рис. 1, 2) показал, что наиболее предпочитаемыми хозяевами этих видов повилики являются растения семейства Asteraceae. У повилики полевой среди хозяев также преобладают растения семейства Fabaceae, у повилики японской – Rosaceae. Стеблевые и корневые паразиты часто предпочитают хозяев с высоким уровнем содержания азота, например, из бобовых (Press, Phoenix, 2005). По нашим наблюдениям, это подтверждается на примере *C. campestris*.

Среди пораженных повиликами растений необходимо отметить адвентивные для дальневосточного региона виды: *Humulus lupulus*, *Medicago sativa*, *M. falcata*, *Sonchus arvensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Artemisia annua*, *Lotus corniculatus*, *Bromopsis inermis*.

Внедрение некоторых адвентивных видов в естественные фитоценозы может сдерживаться аборигенными паразитическими растениями, что отмечено в работе Hua Yu с соавторами (2011), которые приводят данные о паразитировании аборигенного вида *Cuscuta australis* R. Br. (в Южном Китае) на трех инвазивных видах растений: *Ipomoea cairica* (L.) Sweet, *Mikania*

micrantha Kunth. и *Wedelia trilobata* (L.) Hitch., а паразитирование на аборигенных видах отмечено редкое. Авторы подчеркивают, что *Cuscuta australis* используется в качестве биологического агента борьбы с инвазивными сорняками.

Особый интерес представляет паразитирование повилики на злаках, так как в литературе отмечено, что повилики не поражают растения этого семейства (Мельникова 1956, 1958; Marambe et al., 2002). Нами обнаружена повилика японская на *Calamagrostis angustifolia* и повилика полевая на *Eriochloa villosa*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis angustifolia*. Паразит опутывал растения, но мы не обнаружили внедрения гаусторий в ткани хозяина. При анатомическом исследовании выявлено, что на пораженных повиликой японской растениях-хозяевах, например, *Calamagrostis angustifolia* (рис. 3), отмечено только появление «адгезивного диска». В этом случае, вероятно, паразит не может получать питательные вещества из данных злаков и, таким образом, они не являются настоящими хозяевами повилики и, скорее, используются ею в качестве опоры. Неспособность внедрения гаусторий повилики в ткани злаков может быть связана с анатомическими особенностями стебля злаковых растений. Доказательством значения анатомического строения хозяина может служить способность повилики формировать в определенных органах или на отдельных стадиях онтогенеза одного и того же растения-хозяина различные по структуре гаустории (Жук, 2001), а образование

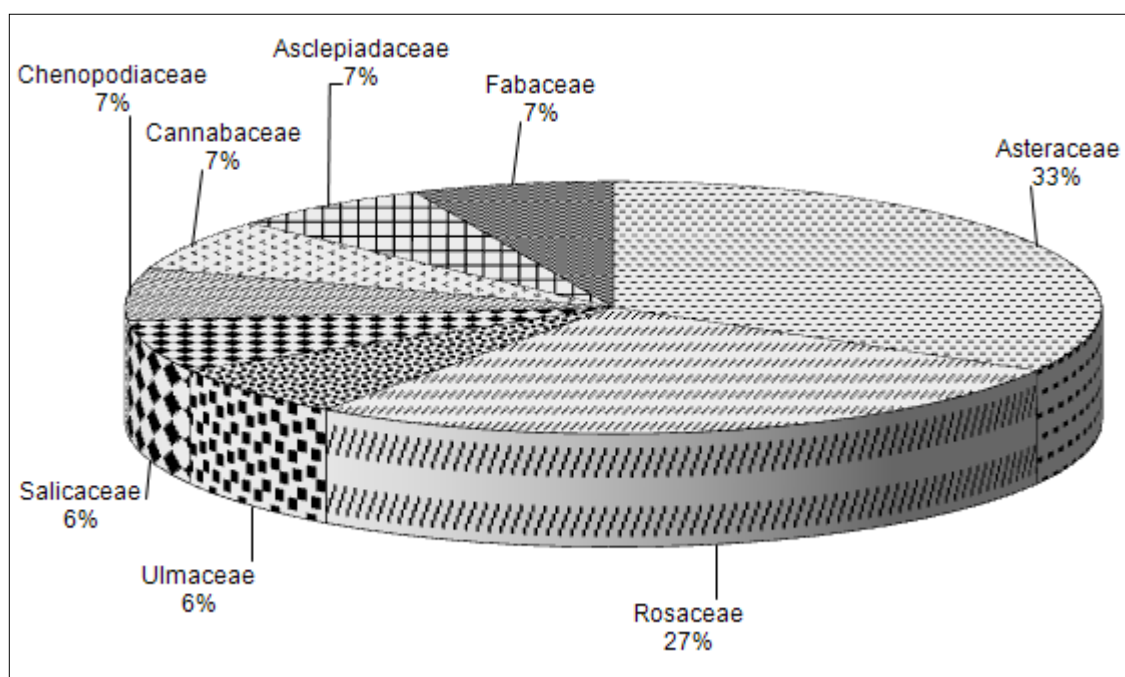


Рис. 1. Распределение растений-хозяев *Cuscuta japonica* по семействам.

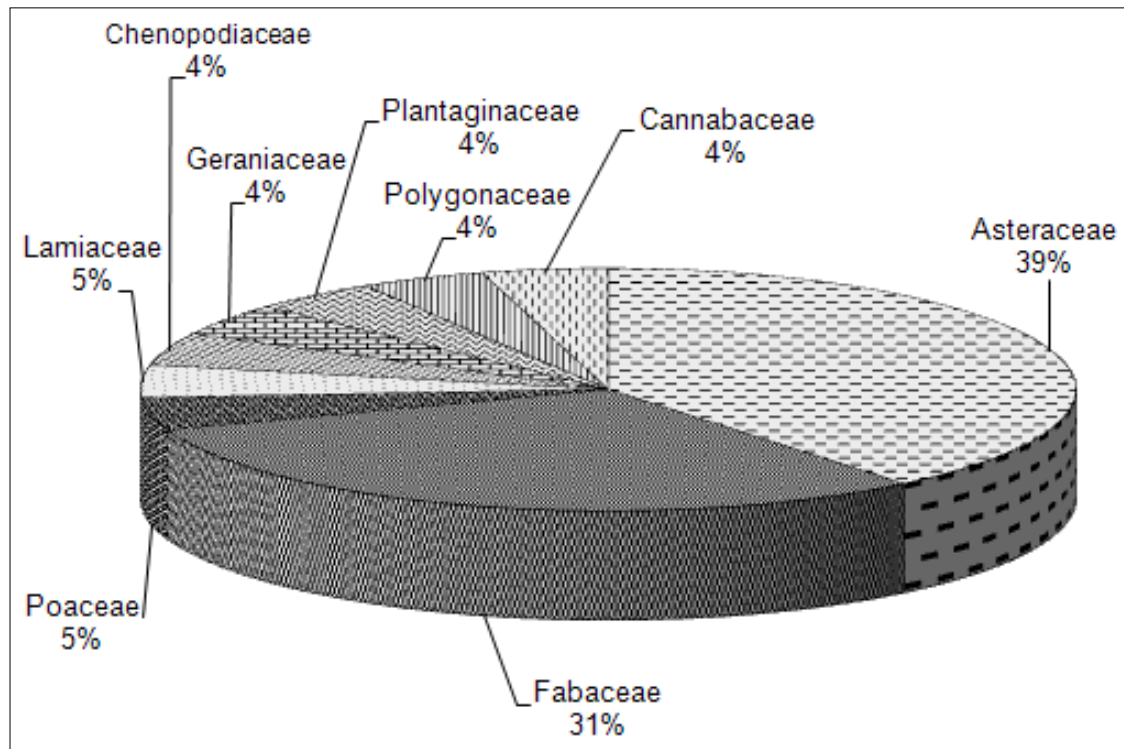


Рис. 2. Распределение растений-хозяев *Cuscuta campestris* по семействам.

«адгезивного диска» может наблюдаться в ответ и на тактильную стимуляцию (Furuhashi et al., 1995; Tada et al., 1996, 2000).

Паразитирование повилики на *Vicia pseudorobus* Fisch. et Mey. приводило к установлению тесного контакта между паразитом и растением (рис. 4) и образованию эндوفита, позволяющего получать питательные вещества из хозяина. Происходило внедрение гаусторий в ткани стебля *V. pseudorobus*, что свидетельствовало об истинном паразитизме повилики японской на этом виде растений. При этом клетки коровой паренхимы повилики, образующие гаустории, прорывали собственные субэпидермальные и эпидермальные слои.

В. Meramber и соавторы (2002) изучали образование гаусторий двумя видами повилики на различных культурных растениях, в том числе и на рисе (*Oryza sativa* L.). При этом поставленные опыты показали, что на рисе повилика не образовывала гаусторий. Культуру риса рекомендуют как компонент севооборота в борьбе с засорением посевов повиликой (Мельникова, 1956). По мнению другого автора (Lyshede, 1985), молодые растения-хозяева менее притягательны для проростков повилики, так как на них не образуются гаустории, в отличие от растений старше трех недельного возраста. В базах данных (Science Citation Index с 1991 по 2009 гг.) не отмечено ра-

бот, свидетельствующих о паразитировании повилики на злаках.

В естественных условиях мы наблюдали повилику полевую, произрастающую среди растений семейства Poaceae. Травянистые растения из других семейств были удалены и оставлена только поросль ильма японского (*Ulmus japonica*) с целью принудительного поражения данного древесного растения, так как в большинстве случаев повилика полевая предпочитает в качестве истинных хозяев травянистые растения. В нашем случае внедрения гаусторий в злаки не происходило, а было отмечено лишь поверхностное прикрепление без образования гаусторий. Мы наблюдали интенсивность роста стеблей повилики по направлению к молодым побегам ильма с последующим их внедрением и образованием истинных гаусторий. Таким образом, при отсутствии травянистых двудольных растений повилика поселяется на древесных растениях.

Нами также отмечено, что низкорослые растения, например, *Stellaria media* (L.) Vill., *Poa annua* L. не повреждаются повиликой. Эту же особенность подчеркнули Mohamed Saeed с соавторами (1989), которые считают, что это связано с малыми размерами (низкорослостью) растений-хозяев. Шанс быть зараженным повиликой у подобных групп растений очень низкий.

Нашими исследованиями показано, что

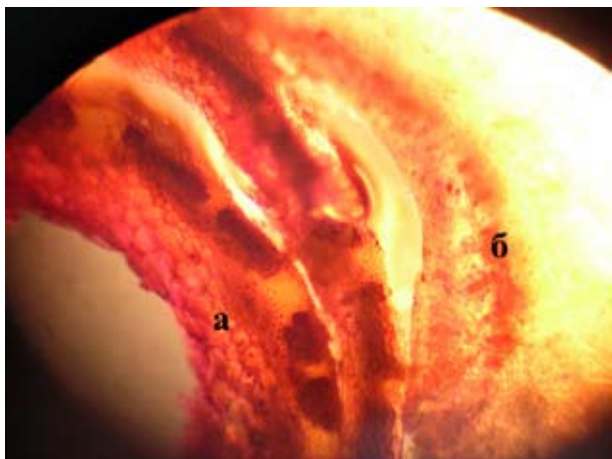


Рис. 3. Место контакта *Cuscuta japonica* с *Calamagrostis angustifolia* (увел. $\times 660$). Внедрения гаусторий не происходит: а) стебель *Calamagrostis angustifolia*; б) стебель *Cuscuta japonica*.

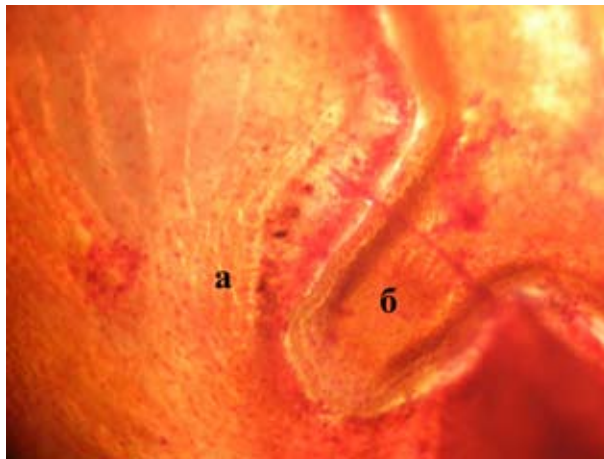


Рис. 4. Внедрение *Cuscuta japonica* в ткани *Vicia pseudorobus* (увел. $\times 660$). Стадия проникновения: а) стебель *Vicia pseudorobus*; б) гаустория *Cuscuta japonica*.

повилика японская и повилика полевая поражают растения из разных таксономических групп. Злаки могут служить паразитическому растению только как опора и переходное звено к потенциальным хозяевам. При отсутствии травянистых растений повилика полевая способна поражать молодую поросль древесных растений. Повилики преимущественно поражают виды, относящиеся к семействам Asteraceae, Rosaceae и Fabaceae. Проведенные анатомические исследования зоны контакта повилики японской с викой и вейником показали различия и специфичность взаимоотношений в системе «паразит-хозяин». В зоне контакта со злаками повилика японская образовывала только «адгезивный» диск. Неспособность внедрения гаусторий повилики в ткани злаков может быть связана с анатомическими особенностями стебля, характерными для злаковых растений. Отмечено паразитирование повилики полевой на адвентивных для Дальневосточного региона растениях: *Humulus lupulus*, *Medicago sativa*, *M. falcata*, *Sonchus arvensis*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Artemisia annua*, *Lotus corniculatus*, *Bromopsis inermis*, что может быть использовано для борьбы с карантинными растениями.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность за помощь в написании статьи академику П.Г. Горовому (ТИБОХ ДВО РАН), д. б. н., профессору А.В. Крылову (АФ БСИ ДВО РАН).

ЛИТЕРАТУРА

- Бейлин И.Г. Цветковые полупаразиты и паразиты. – М.: Наука, 1968. – 118 с.
- Бейлин И.Г. Паразитизм и эпифитотология. – М.: Наука, 1986. – 351 с.
- Жук А.В. Морфогенез и происхождение гаусторий у видов рода *Cuscuta* (Cuscutaceae) // Бот. журн., 1997. – Т. 82, № 5. – С. 1–15.
- Жук А.В. Стратегия повилик (*Cuscuta* L.) во взаимоотношениях с хозяевами: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – СПб., 2000. – 22 с.
- Жук А.В. Происхождение паразитизма у цветковых растений // Вестник СПбГУ, 2001. – Сер. 3, вып. 1. – С. 170–186.
- Маак Р.К. Путешествие по долине р. Усури. – СПб., 1861. – Т. 1. – 240 с.; Т. 2. – 398 с.
- Мельникова Р.Д. О жизнеспособности семян повилик в воде // Доклады Академии наук УзССР, 1956. – № 4. – С. 41–44.
- Мельникова Р.Д. Некоторые биологические особенности повилики китайской – *Cuscuta chinensis* Lam. // Вопросы ботаники, 1958. – Вып. 3. – С. 31–32.
- Ройтман В.А., Беэр С.А. Паразитизм как форма симбиотических отношений. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 310 с.
- Никитичева З.И. Семейство повиликовые (Cuscutaceae) // Жизнь растений. Цветковые растения / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1981. – Т. 5, ч. 2. – С. 389–390.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С.С. Харкевич. – СПб.: Наука, 1995. – Т. 7. – 395 с.

- Тахтаджян А.Л.** Происхождение и расселение цветковых растений – Л.: Наука, 1970. – 147 с.
- Тахтаджян А.Л.** Система магнолиофитов – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
- Ульянова Т.Н.** Сорные растения Советского Дальнего Востока (перечень и распространение) // Каталог мировой коллекции ВИР, 1983. – Вып. 374. – 46 с.
- Флора, растительность и микобиота заповедника «Уссурийский» / З.М. Азбукина, Л.В. Бардунов, Т.А. Безделева, А.В. Богачева, Е.М. Булах и др. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 300 с.
- Cronquist A.** An integrated system of classification of flowering plants – New York, 1981. – 1262 с.
- Furuhashi K., Kanno M., Morita T.** Photocontrol of parasitism in parasitic flowering plant, *Cuscuta japonica* Choisy, cultured *in vitro* // Plant Cell Physiol., 1995. – Vol. 36, № 3. – P. 533–536.
- Yu H., Liu J., He W.-M., Miao S.-L., Dong M.** *Cuscuta australis* restrains three exotic invasive plants and benefits native species // Biol. Invasions, 2011. – № 13. – P. 747–756.
- Lyshede O.B.** Morphological and anatomical features of *Cuscuta pedicellata* and *C. campestris* // J. Bot., 1985. – Vol. 5, № 1. – P. 65–77.
- Marambe B., Wijesundara D.S.A., Tennakoon K.U., Pindenia D., Jayasinghe C.** Growth and development of *Cuscuta chinensis* Lam. and its impact on selected crops // Weed Biology and Management, 2002. – Vol. 2, № 1. – P. 79–83.
- Mescher M.C., Smith J., De Moraes C.M.** Host location and selection by holoparasitic plants // Signaling and communication in plants. Plant-Environment Interactions. From Sensory Plant Biology to Active Plant Behavior. – Heidelberg, Germany, 2009. – P. 101–118.
- Saeed M., Zaroug A.** Ecological studies on dodder (*Cuscuta japonica* Choisy) in Hokkaido: Seed germination and host-dodder relationship // Environ. Sci. – Hokkaido University, 1989. – № 12 (1). – P. 63–119.
- Stefanovic S., Krueger L., Olmstead R.G.** Monophyly of the Convolvulaceae and circumscription of their major lineages based on DNA sequences of multiple chloroplast loci // American Journal of Botany, 2002. – № 89 (9). – P. 1510–1522.
- Stefanovic S., Olmstead R.G.** Testing the phylogenetic position of a parasitic plant (*Cuscuta*, Convolvulaceae, Asteridae): Bayesian inference and the parametric bootstrap on data drawn from three genomes // Syst. Biol., 2004. – № 53 (3). – P. 384–399.
- Stefanovic S., Kuzmina M., Costea M.** Delimitation of major lineages within *Cuscuta* subgenus *Grammica* (Convolvulaceae) using plastid and nuclear DNA sequences // American Journal of Botany, 2007. – № 94 (4). – P. 568–589.
- Tada Y., Sugai M., Furuhashi K.** Haustoria of *Cuscuta japonica*, a holoparasitic flowering plant, are induced by the cooperative effects of far-red light and tactile stimuli // Plant Cell Physiol., 1996. – Vol. 37, № 8. – P. 1049–1053.
- Welsh M., Stefanovic S., Costea M.** Pollen evolution and its taxonomic significance in *Cuscuta* (dodders, Convolvulaceae) // Plant. Syst. Evol., 2010. – № 285. – P. 83–101.