



В. О. Скакун^{1,2}

¹ Національний дендрологічний парк "Софіївка" НАН України, м. Умань, Україна

² Уманський державний педагогічний університет ім. Павла Тичини, м. Умань, Україна

ВЗАЄМОДІЯ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ *Buddleja* L. З КОМАХАМИ-ЗАПИЛЮВАЧАМИ

Наведено дані щодо особливостей запилення представників роду *Buddleja* L. На основі аналізу літературних даних описано концепції "синдрому запилення", що базуються на конкретних ознаках квіток: форма, колір, запах, розмір. Запропоновано дані концепції такими вченими, як: F. Delpino, S. Vogel в модифікації L. Van der Pijl та K. Faegri, W. N. Ellis, A. C. Ellis-Adam, H. Muller. Дослідження проведено зі січня по серпень 2011–2012 р. в китайсько-гімалайському регіоні Сичуань та Юньнань, адже саме цей регіон є частиною глобального осередку зростання великого різноманіття видів роду та вторинним центром походження азіатських видів. Для досліджень було обрано 5 видів роду *Buddleja* L.: *B. asiatica* Loug., *B. crispa* Benth., *B. forrestii* Diels, *B. macrostachya* Benth. та *B. myriantha* Diels. Описано зв'язок між морфологічною будовою квітки досліджуваних рослин та анатомічною будовою ротових апаратів запилювачів. Наведено склад ароматичних сполук квітів *Buddleja* L. З'ясовано, які комахи-запилювачі найчастіше відвідують досліджувані рослини. Основними запилювачами були бджоли, джмелі. Усі досліджувані види мають вузьку, довгу трубку віночка з прихованим нектаром. Із досліджень видно, що первинними запилювачами всіх видів роду є бджоли, а не метелики. Лише *B. crispa* Benth. приваблює метеликів. *B. davidii* Franche. запилюється переважно метеликами та міллю та дуже рідко бджолами. Також, на основі літературних джерел, було описано хімічний склад запаху квіток. На основі спостережень було виявлено, що найчастішими відвідувачами цих рослин як у Північній, так і в Південній Америці є медоносні бджоли, мухи, дзорчалки, джмелі, оси та зрідка метелики, особливо голівчачки. Охарактеризовано особливості кольорової гами квіток видів роду *Buddleja* L. З'ясовано вплив кількості нектару та його хімічний склад на приваблення запилювачів. Отже, існує чимало концепцій "синдрому запилення". Однією з найпопулярніших є типологія, яку запропонували W. N. Ellis, A. C. Ellis-Adam.

Ключові слова: запилення; квітковий аромат; атрактант; приваблення; типологія.

Мета роботи: на основі літературних даних описати взаємозв'язки представників роду *Buddleja* L. з комахами-запилювачами. Охарактеризувати концепції "синдрому запилення", які запропонували різні вчені.

Літературний огляд. Взаємодія рослин із комахами-запилювачами є центральною темою в еволюційній біології ще з часів Чарльза Дарвіна, як модельної системи для вивчення адаптації рослин у процесі еволюції.

Для квіткових рослин характерний так званий "синдром запилення" – сукупність фенотипових ознак, які відображають конвергентну адаптацію квіток до запилення конкретними видами комах.

Концепцію цього синдрому запропонував F. Delpino (Delpino, 1873–1874; Faegri & van der Pijl, 1979; Fenster et al., 2004). Він навів схеми класифікації квіток за такими ознаками: форма, колір, запах, розмір. Його схеми активно обговорювали в літературі, критикували. Врешті його схеми об'єднали зі схемами S. Vogel (1954) в модифікації L. van der Pijl (1960) та K. Faegri (1979).

Існують різні підходи для визначення взаємодії рослин та комах-запилювачів. Так, W. N. Ellis, A. C. Ellis-Adam (Ellis & Ellis-Adam, 1993) використовують типологію, що базується на функціональній класифікації

Müller H. (Müller's, 1881), де зазначено, що взаємодія між рослинами та їх запилювачами залежить від типу квітки. При цьому має значення відношення розмірів трубки віночка квітки до хоботка комах-запилювача. Також мають значення об'єм нектару у квітці, колір квіток та пріоритети комах щодо живлення (Ellis & Ellis-Adam, 1993; Waser & Ollerton, 2006). Комахи реагують не лише на візуальні ознаки рослин, але й на їх запах (Raguso, 2001, 2008; Schiestl, 2010). Саме запах було визнано важливим компонентом традиційного "синдрому запилення" (Raguso, 2008; Shuttleworth & Johnson, 2009; Schiestl, 2010; Schiestl & Dotterl, 2012).

Види роду *Buddleja* L. запилюють метелики. Медовий аромат, масове цвітіння, довга трубка віночка – основні ознаки, що свідчать про запилення метеликами (Webb & Lloyd, 1986; Andersson & Dobson, 2003; Willmer, 2011).

Найпоширеніший вид роду *Buddleja* L. – *Buddleja davidii* Franche. приваблює велику кількість запилювачів завдяки виділенню 4-оксоізофоруону (Andersson & Dobson 2003; Guedot et al. 2008). Дослідження впливу квітового аромату *B. davidii* Franche. на комах-запилювачів показали, що запах рослин є важливим атрактантом для великих запилювачів (бджоли, джмелі, колібрі)

Інформація про авторів:

Скакун Вікторія Олександрівна, викладач. Email: skakyn_vika@meta.ua

Цитування за ДСТУ: Скакун В. О. Взаємодія представників роду *Buddleja* L. з комахами-запилювачами. Науковий вісник НЛТУ України. 2018, т. 28, № 5. С. 53–56.

Citation APA: Skakun, V. O. (2018). The interaction of *Buddleja* L. representatives with insect pollinators. *Scientific Bulletin of UNFU*, 28(5), 53–56. <https://doi.org/10.15421/40280511>

(Andersson & Dobson, 2003; Guedot et al., 2008). Такі відкриття викликали ще більший інтерес до вивчення залежності особливостей квіткового аромату та приваблення комах-запилювачів.

Аромат квіток є складною фенотиповою ознакою, різноманітною за своїм хімічним складом. Дослідження проводили вчені зі січня по серпень 2011–2012 рр. у китайсько-гімалайському регіоні Сичуань та Юньнань, адже саме цей регіон є частиною глобального осередку зростання великого різноманіття видів роду та вторинним центром походження азійських видів (Moore, 1947; Li & Leeuwenberg, 1996; Nie et al., 2005; Chen et al., 2007). Для досліджень обрали 5 видів роду *Buddleja* L.: *B. asiatica* Lour., *B. crispa* Benth., *B. forrestii* Diels, *B. macrostachya* Benth. та *B. myriantha* Diels. У природі ці види трапляються на порушених ділянках, вздовж доріг, на узбіччях. З'ясували, що всі види є залежні від комах-запилювачів. Основними їх запилювачами були бджоли, джмелі. Усі досліджувані види мають вузьку, довгу трубку віночка з прихованим нектаром.

Вважали, що комахами-запилювачами цих видів мають бути лускокрилі та великі бджоли. Проте дослідження показали, що первинними запилювачами всіх видів роду є бджоли, а не метелики. Лише *B. crispa* Benth. приваблює метеликів. *B. davidii* Franche. має схожі морфологічні ознаки з досліджуваними видами, але запилюють переважно метелики та міль та дуже рідко бджоли (Anderson 2003; Guedot et al. 2008; Chen et al. 2011).

Аналіз морфологічних характеристик та будови нектарників не дав змоги чітко визначити особливості приваблення бджіл чи метеликів до рослин. Тому важливої ролі в "синдромі запилення" він не відіграє.

Щодо запахів, то у всіх досліджуваних видів у його складі переважали монотерпеноїди, особливо монотерпенові алкени, такі як лімонен, цис-бета-осімен, транс-бета-осімен. Це свідчить про те, що метелики не є їх основними запилювачами. *B. crispa* Benth. виділяє велику кількість бензенoїдних сполук, які приваблюють саме метеликів (Honda et al. 1998; Andersson & Dobson 2003; Guedot et al. 2008).

Також у досліджуваних видів виявили специфічні ароматичні сполуки, що можуть викликати сильні реакції у вусиках (антенах) бджіл, наприклад оксид цис-ліналоолу, 3-метил-1-бутанол, каріофілен, 4,8-диметилнонан-1,3,7-трієн, терпінолен, транс- β -бергмотен, тетрадекан і цис-бета-осімен (Dani et al., 1998; Rose et al., 1998; Onsolì et al., 2002; Fortunato et al., 2004; Ono, 2005; Chen & Song, 2008; Rohrig et al., 2008), які є привабливими для бджіл. З'ясовано, що для бджіл нектар є таким же великим потенціалом для відвідування квіток, як і аромат (Borg-Karlson et al., 2003; Chen et al., 2009).

Також проводили дослідження щодо кількості летких речовин у складі ароматичних сполук. Виявлено, що бджолозапильні види *B. asiatica* Lour., *B. crispa* Benth., *B. forrestii* Diels, *B. macrostachya* Benth. та *B. myriantha* Diels, виділяли велику кількість ліналоолу, лімонена, цинеолу, адже саме вони підвищують бажання живитися у бджіл (Dani et al., 1998; Borg-Karlson et al., 2003; Eltz et al., 2006; Rohrig et al., 2008; Jarau et al., 2012). Серед досліджуваних видів лише *B. crispa* Benth. виділяє бензальдегід та бузковий альдегід, які приваблюють метеликів (Honda, 1980; Schulz et al., 1993; Hon-

da et al., 1998; Anderson, 2003; Andersson & Dobson, 2003; Dotterl € et al., 2006; Guedot et al., 2008). Метеликозапильна *B. davidii* Franche також виділяє велику кількість атрактантів для метеликів, таких як 4-оксоізофорон та бензальдегід (Andersson & Dobson, 2003; Guedot et al., 2008; Chen et al., 2011).

Як відомо, неабияке значення для приваблення комах має колір квіток. Найпоширенішим забарвленням неотропічної *Buddleja* L. є жовтий, що переходить у помаранчевий, особливо у верхній частині трубки. Також притаманний білий або кремовий колір віночка. На основі спостережень було виявлено, що найчастішими відвідувачами цих рослин як у Північній, так і в Південній Америці є медоносні бджоли, мухи, дзюрчалки, джмелі, оси та зрідка метелики, особливо головчаки. Серед відвідувачів виду помітили колібрі, які також можуть запилювати *B. nitida* Benth. та *B. pichinchensis* Kunth.

Особлива палітра кольорів представлена в африканських таксонів, де переважають фіолетові квітки з помаранчевою трубкою. Майже нічого не відомо про запилювачів цих таксонів, за винятком того, що під час вирощування *B. madagascariensis* Lam. у Новому світі було помічено, що до неї прилітають колібрі. Вважають, що запилювачами цього виду в природному середовищі є нектарниці.

Азійські таксони переважно мають пурпурово-фіолетові віночки квіток, часто з помаранчевою трубкою. Також часто можна зустріти рожеві та білі квітки. До цього роду також вживають назву "кущ метеликів" завдяки різноманітним метеликам, яких приваблюють найчастіше вирощувані та інтродуковані сорти *B. davidii* Franche. Особливості морфології квітки більшості азійських видів, подібних до *B. davidii* Franche. зумовлюють те, що більшість із них теж переважно запилюють метелики.

Нектар – найважливіше джерело живлення для всіх відвідувачів квітів. Нектар є водним розчином цукрів: фруктози, глюкози, сахарози, мальтози тощо. Концентрація цукру залежить від рослин та умов їх існування. У більшості квіткових рослин, які запилюють комахи, птахи, кажани, до складу нектару можуть входити органічні речовини: амінокислоти, білки, органічні кислоти, вітаміни, алкалоїди, глікозиди (Федоров, 1980).

Нектар *Buddleja* L. докладно не вивчали. Дослідження складу нектару є цікавим через варіації довжини трубки віночка у квіток, різноманітності запилювачів та їх статі. Азійська *B. davidii* Franche., найпоширеніший вид будлеї, що вирощується, має нектар, багатий на сахарозу (Percival, 1961; Baker & Baker, 1983), що є типовим для квітів, які запилюються метеликами. *Buddleja* × *weyeriana*, гібрид *B. davidii* Franche. та *B. globosa* Hore, має нектар з майже однаковими пропорціями сахарози, фруктози та глюкози (Percival, 1961). Ця комбінація цукрів є звичайною для бджолозапильних квіток (Baker & Baker, 1983). L. Galetto (1993) дослідив, що у двох аргентинських *Buddleja* L. домінує глюкоза. Їх запилюють короткохоботкові бджоли та дзюрчалки. У *B. stachyoides* Cham. & Schldl. завдяки кишеньковому рефрактометру було знайдено еквівалент сахарози в нектарі, що становить 13,5 %. Така низька концентрація цукрів є типовою для квітів, які запилюють колібрі (Baker & Baker, 1983). Baker & Baker (1975) також повідом-

ляють про присутність ліпідів та антиоксидантів у нектарі *B. globosa* Норе.

Висновки. Отже, існує чимало концепцій "синдрому запилення". Однією з найпопулярніших є типологія, яку запропонували W. N. Ellis, A. C. Ellis-Adam. Загалом типологію можна використовувати для визначення взаємодії між рослинами та комахами-запилювачами. Однак цей підхід не є досить ефективним для всіх видів роду *Buddleja* L., оскільки він не враховує морфологічних особливостей самих комах-запилювачів.

Неабияке значення для приваблення комах-запилювачів мають колір, запах та кількість нектару квіток. Саме запах квіток за особливостями свого хімічного складу є важливим аттрактантом для запилювачів.

Основними запилювачами представників роду *Buddleja* L. є бджоли, джмелі, метелики, міль, колібри.

Перелік використаних джерел

- Andersson, S., & Dobson, H. M. (2003). Antennal responses to floral scents in the butterfly *Heliconius melpomene*. *Journal of Chemical Ecology*, 29, 2319–2330.
- Baker, H. G. (1975). Sugar concentration in nectar from hummingbird flowers. *Biotropica* 7, 37–41.
- Baker, H. G., & Baker, I. (1983). A brief historical review of the chemistry of floral nectar. In B. Bentley, & T. Elias (Eds.), *The biology of nectaries* (pp. 126–152). New York: Columbia University Press.
- Delpino, F. (1873–1874). Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. *Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali*, 16, 151–349; 17, 266–407.
- Ellis, W. N., & Ellis-Adam, A. C. (1993). To make a meadow it takes a clover and a bee: the entomophilous flora of N. W. Europe and its insects. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 63, 193–220.
- Faegri, K., & van der Pijl, L. (1979). *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford, UK.
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35, 375–403. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00730.x>
- Gong, W. C., Chen, G., Vereecken, N. J., Dunn, B. L., Ma, Y. P. & Sun, W. B. (2014). *Floral scent composition predicts bee pollinatio-*

- on system in five butterfly bush (Buddleja, Scrophulariaceae) species*. *Plant biology*, 17(1), 245–255. <https://doi.org/10.1111/plb.12176>
- Guedot, C., Landolt, P. J., & Smithhisler, C. L. (2008). Odorants of the flowers of butterfly bush, *Buddleja davidii*, as possible attractants of pest species of moths. *Florida Entomologist*, 91, 576–582. <https://doi.org/10.1653/0015-4040-91.4.576>
- Li, P. T., & Leeuwenberg, A. J. M. (1996). Loganiaceae. In C. Y. Wu, & P. H. Raven (Eds.), *Flora of china* (pp. 320–332). Beijing, China: Science Press, 15.
- Müller, H. (1881). *Die alpenblumen, ihre befruchtung durch insecten und ihre anpassungen an dieselben*. Leipzig, Germany: Engelmann.
- Raguso, R. A. (2001). Floral scent, olfaction, and scent-driven foraging behavior. In L. Chittka, & J. D. Thompson (Eds.), *Cognitive ecology of pollination* (pp. 83–105). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Schiestl, F. P. (2010). The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters*, 13, 643–656. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01451.x>
- Schiestl, F. P., & Dotterl, S. (2012). The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: coevolution or pre-existing bias. *Evolution*, 66, 2042–2055. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01593.x>
- Shuttleworth, A., & Johnson, S. D. (2009). The importance of scent and nectar filters in a specialized wasp-pollination system. *Functional Ecology*, 23, 931–940. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01573.x>
- Van der Pijl, L. (1961). Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution*, 15, 44–59. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1961.tb03128.x>
- Vogel, S. (1954). Blütenbiologische Typen als Elemente der Sip-pengliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas. *Botanische Studien*, 1, 1–338.
- Waser, N. M., & Ollerton, J. (Eds.). (2006). *Plant – pollinator interactions: from specialization to generalization*. Chicago, IL, USA: University of Chicago Press.
- Webb, C. J., & Lloyd, D. G. (1986). The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms II. Herkogamy. *New Zealand Journal of Botany*, 24, 163–178. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1986.10409726>
- Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press, pp. 322–336.

В. О. Скакун^{1,2}

¹ *Национальный дендрологический парк "Софиевка" НАН Украины, г. Умань, Украина*

² *Уманский государственный педагогический университет им. Павла Тычины, г. Умань, Украина*

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *Buddleja* L. С НАСЕКОМЫМИ-ОПЫЛИТЕЛЯМИ

Приведены данные об особенностях опыления представителей рода *Buddleja* L. На основе анализа литературных данных описаны концепции "синдрома опыления", основанные на конкретных признаках цветков: форма, цвет, запах, размер. Предложены данные концепции такими учеными, как F. Delpino, S. Vogel в модификации L. Van der Pijl и K. Faegri, W. N. Ellis, A. C. Ellis-Adam, H. Muller. Исследования проведены с января по август 2011–2012 гг. в китайско-гималайской регионе Сычуань и Юньнань, ведь именно этот регион является частью глобального центра роста большого многообразия видов рода и вторичным центром происхождения азиатских видов. Для исследований были выбраны 5 видов рода *Buddleja* L.: *B. asiatica* Lour., *B. crispa* Benth., *B. forrestii* Diels, *B. macrostachya* Benth. и *B. myriantha* Diels. Описана связь между морфологическим строением цветка исследуемых растений и анатомическим строением ротовых аппаратов опылителей. Приведен состав ароматических соединений цветов *Buddleja* L. Установлено, какие насекомые-опылители чаще всего посещают исследуемые растения. Основными опылителями были пчелы, шмели. Все исследуемые виды имеют узкую, длинную трубку венчика со скрытым нектаром. Исследования показали, что первичными опылителями всех видов рода есть пчелы, а не бабочки. Только *B. crispa* Benth. привлекает бабочек. *B. davidii* Franche. опыляется преимущественно бабочками и молью и очень редко пчелами. Также, на основе литературных источников, описан химический состав запаха цветов. На основе наблюдений выявлено, что наиболее частыми посетителями этих растений как в Северной, так и в Южной Америке есть медоносные пчелы, мухи, журчалки, шмели, осы и изредка бабочки, особенно Головчаки. Охарактеризованы особенности цветовой гаммы цветов видов рода *Buddleja* L. Установлено влияние количества нектара и его химический состав на привлечение опылителей. Итак, существует немало концепций "синдрома опыления". Одной из самых популярных является типология, предложенная W. N. Ellis, A. C. Ellis-Adam.

Ключевые слова: опыление; цветочный аромат; аттрактант; привлечение; типология.

THE INTERACTION OF BUDDLEJA L. REPRESENTATIVES WITH INSECT POLLINATORS

For flowering plants, the so-called pollination syndrome is a combination of phenotypic features that reflect the convergent adaptation of flowers to pollination by specific types of insects. The article analyzes the concepts of dusting syndrome by F. Delpino, S. Vogel in modifications by L. Van der Pijl and K. Faegri, W. N. Ellis, A. C. Ellis-Adam, and H. Müller. The research was conducted by scientists from January to August 2011–2012 in the Sichuan and Yunnan Sino-Himalayan regions, as this region is part of a global cell for the growth of a large variety of species, and a secondary center of origin for Asian species. Five types of *Buddleja* L. were selected for research: *B. asiatica* Lour., *B. crispa* Benth., *B. forrestii* Diels, *B. macrostachya* Benth. and *B. myriantha* Diels. Their main pollinators were bees, bumblebees. All studied species have a narrow, long tube corolla with hidden nectar. Studies have shown that primary pollinators of all kinds of genus are bees, and not butterflies. Only *B. crispa* Benth. attracts butterflies. *B. davidii* Franche. Pollinates are mainly with butterflies and mall and very rarely bees. Based on literary sources, the chemical composition of the smell of flowers was described. On the basis of observations, it was found that the most frequent visitors to these plants, both in the North and South America, are honey bees, flies, jerks, bumblebees, axes, and occasionally butterflies, especially glacioles. Consequently, there are many concepts of pollination syndrome. One of the most popular is the typology proposed by W. N. Ellis, A. C. Ellis-Adam. A general typology can be used to determine the interaction between plants and pollinating insects. However, this approach is not very effective for all *Buddleja* L. species, since it does not take into account the morphological characteristics of the pollinator itself. Colour, smell and the amount of nectar of flowers are of great importance for attracting insect pollinators. It is the smell of flowers on the peculiarities of its chemical composition that is an important attractant for pollinators. To conclude, the main pollinators of the *Buddleja* L. family are bees, bumblebees, butterflies, moles, and hummingbirds.

Keywords: pollination; floral scent; attractant; attraction; typology.