

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *CAMPANULA ALLIARIIFOLIA* WILLD. (*CAMPANULACEAE*) ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Т.И. ФОМИНА

BIOMORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF *CAMPANULA ALLIARIIFOLIA* WILLD. (*CAMPANULACEAE*) IN CULTIVATION IN THE FOREST-STEPPE ZONE OF WEST SIBERIA

T.I. FOMINA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090 Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7 (383) 330-19-86; e-mail: fomina-ti@yandex.ru

Изучены онтоморфогенез и сезонный ритм *Campanula alliariifolia* при интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири. В онтогенезе выделены 3 возрастных периода и 6 возрастных состояний. Феноритмотип вида длительновегетирующий с летним цветением и зимним периодом покоя.

Ключевые слова: *Campanula alliariifolia*, онтоморфогенез, феноритм, интродукция.

Ontomorphogenesis and seasonal rhythm of *Campanula alliariifolia* in cultivation in the forest-steppe of West Siberia were studied. Ontogenesis included 3 age periods and 6 age stages. Phenorhythmotype of the species was long vegetating with summer blossom and winter dormant period.

Key words: *Campanula alliariifolia*, ontomorphogenesis, phenorhythm, introduction.

ВВЕДЕНИЕ

Campanula alliariifolia (колокольчик чесночничелистный) — кавказско-малоазиатский вид. На территории России и сопредельных стран встречается на Большом Кавказском хребте и в Закавказье. Среднегорно-лесной вид, произрастает на скалистых, преимущественно известняковых склонах (Федоров, 1957; Харадзе, 1970; Черепанов, 1995). По-видимому, *C. alliariifolia* принадлежит к выделенному Ю.Д. Клеоповым (1941) кверцетальному флористическому комплексу, виды которого характеризуются как светолюбивые и достаточно термофильные. Издавна используется в культуре как декоративный многолетник (Крупина, 1954;

Полетико, Мишенкова, 1967; Растительные..., 1991; Халипова, 2005).

Биоморфологические особенности данного вида в природных условиях не исследованы. В условиях культуры характеристика жизненной формы дана Т.В. Шулькиной (1980), онтоморфогенез изучала Е.А. Судакова (1983). Цель настоящей работы состояла в исследовании онтоморфогенеза и сезонного ритма развития вида в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (Новосибирск). Ранее *C. alliariifolia* в природно-климатических условиях Сибири не изучался.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

C. alliariifolia интродуцирован в Центральный сибирский ботанический сад семенами, полученными по делектусам. Представлен образцами различного происхождения (Швейцария, Санкт-

Галлен, 1997; Эстония, Таллин, 2002; Германия, Оберхоф, 2003). Работу проводили в период 1997–2009 гг. на коллекционном участке лаборатории интродукции декоративных растений. Растения

выращивали рассадным способом или путем грунтовых посевов. Возрастные состояния описывали по 10–20 особям. Использовали общепринятые методики по изучению онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1988) и жизненных

форм (Серебряков, 1964; Гатцук, 1974; Серебрякова, 1977). Фенологические наблюдения проводили по методике И.Н. Бейдеман (1974), феноритмотип выделен по классификации И.В. Борисовой (1972) с дополнениями Р.А. Карписоновой (1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Campanula alliariifolia — травянистый полурозеточный поликарпик. В онтогенезе вида выделены 3 возрастных периода и 6 возрастных состояний (рисунок).

Латентный период. Растения *C. alliariifolia* плодоносят ежегодно, образуют самосев. Диссеминация проходит в сентябре, всходы самосева появляются во второй половине мая. Таким образом, продолжительность периода первичного покоя составляет 8–9 мес.

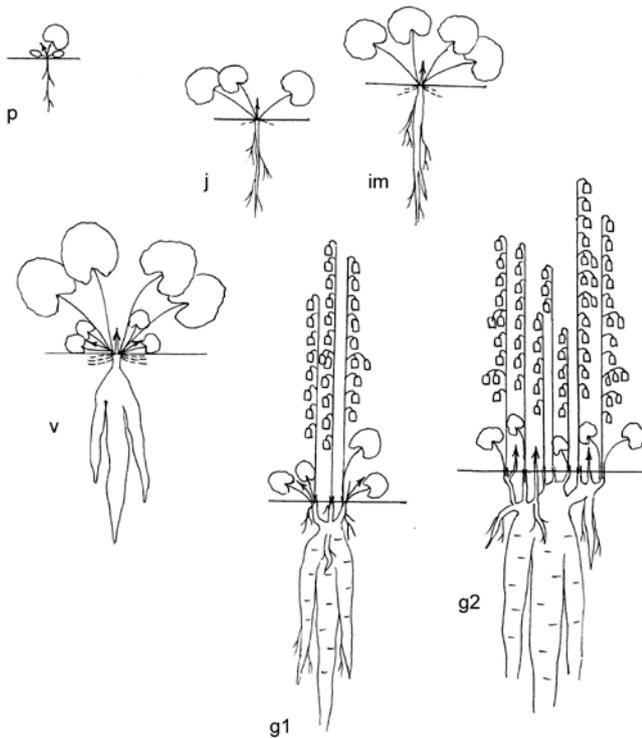
Прегенеративный период. При посеве семян в грунт всходы появляются на 17–23-й день. Возрастное состояние проростка длится со времени появления всходов в течение первого месяца жизни сеянцев. Проростки представляют собой розеточные растения. Семядоли овальные, голые, с одной срединной жилкой и небольшой выемкой на верхушке.

Первый лист округло-почковидный, по краю слабо волнистый, рассеянно опушенный отстоящими простыми волосками. Корневая система проростка состоит из главного корня и 4–7 боковых корней второго порядка (табл. 1).

В течение второго месяца жизни сеянцы *C. alliariifolia* достигают ювенильного возрастного состояния. Семядоли отмирают при наличии на побеге трех развитых листьев. Первые 3–4 листа ювенильного типа, разворачиваются равномерно с интервалом 12 дней. Последующие листья сердцевидные, по краю крупнозубчатые. Корневая система ветвится до III–IV порядка, при этом главный корень и боковые ветви первого порядка начинают утолщаться. В дальнейшем развитие сеянцев, как правило, проходит довольно медленно и отличается равномерным нарастанием розеточного побега.

В конце первого вегетационного периода выявляются значительные различия в темпах развития сеянцев. Большинство особей характеризуются наличием 5–7 листьев. Корневая система стержневая, гипокотиль выражен и утолщен. Основание розеточного побега втягивается в почву, нижние листья начинают отмирать. В пазухах семядолей или первых листьев закладываются почки, что является критерием перехода в *имматурное* возрастное состояние. Часть сеянцев завершают первый год жизни в состоянии неветвящегося розеточного побега с открытой терминальной почкой.

В течение второго года жизни продолжается нарастание розеточного побега. У наиболее развитых особей к осени число листьев в розетке достигает 15–20, начинается рост боковых побегов. На их базальных частях появляются придаточные корни. Главный корень многоглавый, 23–26 см длиной, ветвится до пятого порядка. В подземной сфере выражен каудекс 1–2 см длиной, на котором закладывается 4–6 почек возобновления. Растения переходят в *виргинильное* возрастное состояние. У части сеянцев развитие на втором году жизни проходит медленно и завершается заложением боковых почек, т.е. началом ветвления розеточного побега. Другие сеянцы достигают виргинильного состояния в возрасте 3,5–4 месяцев в конце первого вегетационного периода.



Возрастные состояния *Campanula alliariifolia* в условиях культуры

Генеративный период. На третий год жизни 20–70 % особей *S. alliariifolia* вступают в генеративный период. Остальные зацветают на четвертый год. В фазу цветения переходят главный побег и боковые побеги второго порядка, формируя в надземной части компактный куст. Особи во время первого и второго цветения представляют молодое генеративное состояние (табл. 2). Репродуктивные побеги в числе 1–6. Ось метельчатого соцветия ветвится до третьего порядка. Число генеративных органов варьирует в очень широких пределах — от 27 до 850 на особь. Выражена контрактильность главного и утолщенных боковых корней. Возрастает роль придаточных корней, которые также утолщаются. Почка возобновления закладываются в сентябре, в числе 2–4 на побег.

Особи третьего и четвертого года цветения находятся в средневозрастном состоянии. Благодаря ветвлению каудекса надземная часть растения формируется в виде рыхлого куста. Число репродуктивных побегов значительно увеличивается (см. табл. 2). Число генеративных органов на особь также существенно возрастает, хотя структура соцветий несколько упрощается, с ветвлением до второго порядка. У побегов высоких порядков резиды удлиненны до 3–5 см и более слабые, поэтому надземные части склонны к полеганию. Наблюдается прогрессирующий процесс накопления отмерших

тканей в подземной сфере, однако, у особей 6-летнего возраста он еще не приводит к образованию полостей и партикуляции каудекса. Декоративные качества растений остаются высокими. По мощности развития особи значительно превосходят природные экземпляры. Так, в естественных условиях высота побегов достигает 70 см (Федоров, 1957), у культивируемых растений — 130 см.

Сезонный ритм. Ежегодное возобновление у *S. alliariifolia* происходит за счет закрытых почек, подземных (пролептических) побегов и открытых терминальных почек вегетативных побегов. В октябре почки содержат 4–8 опущенных примордиев, т.е. часть вегетативной сферы, соцветие не заложено. Дифференциация цветков и соцветий проходит одновременно с ростом побегов. Развитие побегов осуществляется по озимому или дициклическому типу, поэтому у растений возможны перерывы в цветении.

Для *S. alliariifolia* характерно равномерное и довольно медленное развитие в течение всего вегетационного периода. Основные периоды сезонной ритмики: от возобновления вегетации до цветения, цветения, от начала цветения до появления зрелых коробочек — длятся около двух месяцев каждый. Весеннее отрастание наблюдается в первой декаде мая, что в условиях Новосибирска соответствует средним срокам (табл. 3). По датам начала цветения

Таблица 1
Биометрические признаки растений *Sampanula alliariifolia* в прегенеративном периоде

Возрастное состояние	Длина пластинки, мм	Ширина пластинки, мм	Длина черешка, мм	Число боковых корней, шт.	Длина корневой системы, мм	
Р	семядоли	4.0±0.1	2.8±0.1	1.4±0.1	5.4±0.5	32.2±2.0
	1-й лист	5.6±0.5	6.4±0.6	7.8±1.4	–	–
j	1-й лист	10.3±0.7	11.1±0.7	11.6±1.0	12.8±1.7	56.0±3.6
	2-й лист	7.7±0.3	8.8±0.5	13.8±1.6	–	–
im	листья	21.9±1.7	26.8±2.3	57.8±4.3	–	84.2±3.2
v	листья	36.8±4.2	23.8±2.8	29.7±3.0	–	111.7±1.7

Таблица 2
Биометрические признаки генеративных особей *S. alliariifolia*

Возрастное состояние	Высота репродуктивного побега, см	Высота соцветия, см	Число репродуктивных побегов, шт./особь	Число генеративных органов, шт./побег
g ₁	49.7±2.6	35.2±2.9	3.0±0.4	61.2±13.7
g ₂	85.8±3.4	47.6±3.7	23.8±3.1	30.6±2.4

Таблица 3
Фенологические фазы развития растений *S. alliariifolia*, культивируемых в Центральном сибирском ботаническом саду (1999–2008 гг.)

Начало вегетации	Бутонизация	Цветение		Созревание		Конец вегетации
		начало	конец	начало	массовое	
07.05±3	18.06±2	07.07±2	02.09±5	05.09±3	14.09±3	02.10±3

Примечание. В датах указаны последовательно день и месяц, ошибка — в днях.

C. alliarifolia принадлежит к группе летних видов. Цветение необильное и длительное, плодоношение регулярное с образованием зрелых полноценных семян и самосева. Репродуктивные побеги вегетируют до наступления осенних заморозков, веге-

тативные уходят под снег с зелеными листьями. В условиях Новосибирска *C. alliarifolia* по феноритму является длительновегетирующим весенне-летне-осеннезеленым видом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизненный цикл *C. alliarifolia* в условиях культуры длительный. Прегенеративный период составляет 2–3 года и включает возрастные состояния проростков, ювенильных, имматурных и виргинильных особей. Отмечены существенные различия в темпах развития, которые выражаются в разной длительности имматурного и виргинильного состояний. В генеративном периоде выделили возрастные состояния молодых и средневозрастных особей.

В прегенеративном периоде растения *C. alliarifolia* нарастают моноподиально. Проростки, ювенильные и имматурные особи представлены розеточным побегом, виргинильные особи — первичным кустом. Выражена геофилия у особей всех возрастных состояний, начиная с проростков. Благодаря контрактивной деятельности главного корня основание розеточного побега погружается в почву, семядоли и нижние 1–4 листа отмирают, а в их пазухах формируются почки, из которых в даль-

нейшем образуются боковые побеги. Ежегодное возобновление растений осуществляется за счет открытых терминальных почек розеточных побегов и пазушных почек, возникающих в базальной части главного розеточного побега. Биоморфа стержнекорневая, у виргинильных особей становится стержне-кистекарневой при ведущей роли системы главного корня.

В генеративном периоде нарастание побеговой системы симподиальное. Главный побег трициклический или полициклический, боковые побеги озимые или дициклические. Надземная часть растений вследствие ветвления каудекса представлена рыхлым кустом. Жизненная форма генеративных особей стержне-кистекарневая с равным участием стержневой и придаточной систем. *C. alliarifolia* — травянистый полурозеточный поликарпик, геофит. Феноритмотип вида длительновегетирующий весенне-летне-осеннезеленый с летним цветением и зимним покоем.

ЛИТЕРАТУРА

- Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск. 1974. 156 с.
- Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. 1972. Т. 4. С. 5–94.
- Гатцук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 74. Вып. 3. С. 84–100.
- Карпионова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М., 1985. 205 с.
- Клеопов Ю.Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. 1941. Вып. 1. С. 183–256.
- Крушина М.Г. Колокольчики. М., 1954. 78 с.
- Полетико О.М., Мищенко А.П. Декоративные травянистые растения открытого грунта // Справочник по номенклатуре родов и видов. Л., 1967. 208 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН им. В.Л. Комарова. Серия 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; семейства *Hippuridaceae* — *Lobeliaceae*. СПб., 1991. 200 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. 1964. Т. 3. С. 146–205.
- Судакова Е.А. Онтогенетический морфогенез представителей разных жизненных форм *Campanula* L. в культуре // Изв. ТСХА. 1983. Вып. 3. С. 48–57.
- Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112–128.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Федоров Ан.Ф. Сем. Колокольчиковые — *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. 1957. Т. 24. С. 126–450.
- Халипова Г.И. Колокольчики. М., 2005. 144 с.
- Харадзе Ф.Л. К флорогенезу кавказских колокольчиков // Заметки по сист. и геогр. раст. Тбилиси, 1970. Вып. 28. С. 89–102.
- Ценопопуляции растений: (Очерки популяционной биологии) / Л.Б. Зауольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. М., 1988. 184 с.
- Черепанов С.К. *Campanulaceae* Juss. // Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. С. 293–300.
- Шулькина Т.В. Географическое распространение жизненных форм колокольчиков секции *Campanula* флоры СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 1. С. 73–87.