

М.А. Павлова

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА *CAREX DIVULSA* STOKES В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ НА ЮГО-ВОСТОКЕ УКРАИНЫ

Carex divulsa Stokes, интродукция, онтогенез, полиэмбриония, поливариантность

Введение

Интродукция видов природной флоры дает обширный материал для научных исследований, в первую очередь в области онтогенеза растений. В условиях *ex situ* исследователь получает возможность наблюдать динамику развития особей во всей полноте, четко фиксируя смену возрастных состояний, что очень затруднительно при проведении подобных исследований *in situ*. При этом обнаруживаются особенности онтогенеза, обусловленные как возможностью регулярных наблюдений за развитием семян, так и сменой эколого-климатических условий существования вида при его интродукции.

В лаборатории цветоводства Донецкого ботанического сада НАН Украины (ДБС) на протяжении последних 5 лет идет формирование коллекции декоративных представителей рода *Carex* L. Этот род насчитывает, по разным данным, от 1800 до 2000–2035 видов [10, 11, 13, 15]. Сухое и жаркое лето, характерное для климата степной зоны Украины, предъявляет к интродуцентам определенные требования, среди которых на первом месте стоит их засухоустойчивость, а потому наиболее успешно в ДБС осуществляется интродукция ксерофитов и ксеромезофитов. Тем не менее, в коллекциях лаборатории на протяжении ряда лет успешно произрастают также мезофиты. Одним из таких видов является *Carex divulsa* Stokes (осока прерванная) – декоративное растение природной флоры, находящееся на интродукционном испытании в ДБС в течение 5 лет.

Цель и задачи исследований

Цель наших исследований – выявление особенностей онтогенеза *C. divulsa* в условиях *ex situ* на юго-востоке Украины и определение возможности получения однородного посадочного материала этого вида путем семенного размножения. Задачи: изучить структурные изменения в процессе индивидуального развития семян, выделить и охарактеризовать основные возрастные состояния, определить продолжительность прегенеративного периода онтогенеза исследуемого вида в культуре.

Объекты и методики исследований

В ДБС данный образец интродуцирован в 2008 году семенами, полученными из Франции (Париж, Национальный музей истории природы) как *Carex paniculata* L., однако после достижения растениями генеративного периода онтогенеза видовая принадлежность интродуцентов была нами уточнена [11]. Установлено, что это *C. divulsa* – растение светлых и тенистых лесов и опушек, распространенное в Восточной, Северной, Атлантической, Южной и Центральной Европе, на Кавказе, в Западной и Средней Азии, Иране, Северной Африке и как заносное – в Северной Америке, Австралии и Новой Зеландии [4, 6, 11]. Оценка успешности интродукции *C. divulsa* в условиях ДБС по 7-балльной шкале [2] составила 6 баллов, поскольку

растения зимостойки, достаточно засухоустойчивы, не только регулярно цветут и плодоносят в условиях интродукционного пункта, но и дают жизнеспособный самосев.

Изучение онтогенеза проводили в соответствии с классификацией Т.А. Работнова [7], дополненной А.А. Урановым [8], с использованием методики И.И. Игнатевой [5]. Растения в количестве 58 шт. выращивали из семян собственной репродукции, высеянных в отапливаемой теплице в первой половине марта, пикировку сеянцев не проводили, в конце мая растения высадили в открытый грунт. Время выкапывания растений для изучения было приурочено к определенным возрастным состояниям. Для определения жизненной формы использовали классификацию А.Б. Безделева [3].

Результаты исследований и их обсуждение

В условиях ДБС *C. divulsa* – многолетний летнезеленый травянистый короткочерневищно-кистекокорневой плотнодерновинный симподиально нарастающий поликарпик с розеточными прямостоячими побегами, 50–60 см высотой, до 90 см диаметром. Листья узколинейные, плоские, ярко-зеленые, жесткие, 27–46 см длиной и 3–4 мм шириной, высота генеративных побегов 48–65 см. Соцветие колосовидное, прерывистое, высотой 5,5–7,2 см, диаметром 1,0–1,5 см, состоит из 7–12 андрогинных, яйцевидных, в разной степени расставленных колосков. Цветение в середине мая, плоды созревают во второй половине июня. Реальная семенная продуктивность побега составляет $104,50 \pm 4,35$, коэффициент вариации – 13,17%. Семенная продуктивность всей особи определяется ее возрастом и потому сильно варьирует в зависимости от количества генеративных побегов. Мешочки продолговато-яйцевидные, плоско-выпуклые, с острым носиком, оливково-зеленые, по спинке темно-коричневые, длиной до 5 мм, шириной до 2 мм (рис. 1). Орешки уплощенно-яйцевидные, размеры их сильно варьируют: 0,23–0,29 см длиной и 0,15–0,19 см толщиной.



Рис. 1. Мешочки с плодами *Carex divulsa* Stokes

Fig. 1. Utricles with fruits of *Carex divulsa* Stokes

После посева в теплице в первой половине марта всходы отмечены на 33-й день, всхожесть составляет более 80%. В течение первого года растения проходят все стадии прегенеративного периода – от проростка до виргинильного возрастного состояния.

Проросток. Прорастание гипогеальное. Сначала появляется главный корень, затем начинает расти почечка зародыша, прикрытая бесцветным конусовидным колеоптилем, который разрывается изнутри первым ассимилирующим листом, ярко-зеленым, нитевидным. По мере развития проростка длина первичного листа достигает 3,5–5,0 см, главного корня – 2,5–3,1 см (рис. 2, а). Одновременно наблюдали развитие проростков второго типа: в то время как первый ассимилирующий лист и главный корень увеличиваются в размерах, развивается еще один первичный побег (рис. 2, б). В этом случае второй главный корень у большинства семян недоразвивается, длина его составляет не более 2-х мм, и параллельно с ростом первичного побега происходит развитие придаточного корня. Очевидно, часть семян *C. divulsa* содержит 2 зародыша. Явление полиэмбрионии у представителей рода *Carex* известно и описано у *C. pendula* Huds. и *C. arenaria* L. [12, 14], но у данного вида обнаружено, по-видимому, впервые.

Длительность возрастного состояния проростка составляет 15–18 дней, после чего растения переходят в ювенильное возрастное состояние, при этом их развитие продолжает идти двумя путями. Сеянцы первого типа развиваются по схеме, характерной для подавляющего большинства осок [1, 9]: главный корень удлиняется до 5 см, образуются несколько боковых корешков около 1 мм длиной, появляются второй и третий узколинейные ассимилирующие листья длиной соответственно до 6,0 и 3,5 см. Затем рост главного корня замедляется, образуются 2–3 придаточных корня длиной от 2 до 3 см.

Надземная часть ювенильных особей второго типа высотой 6–8 см представлена двумя первичными побегами сначала с двумя, а затем с тремя ассимилирующими листьями длиной от 0,7 до 8,5 см, подземная – одним или двумя главными корнями и 1–2-мя придаточными длиной до 5 см. Продолжительность ювенильного возрастного состояния составляет от 26 до 32 дней.



Рис. 2. Развитие сеянцев *Carex divulsa* Stokes: а – из семени с одним зародышем, б – с двумя.

Fig 2. Development of *Carex divulsa* Stokes seedlings: а – of one-embryo seed, б – of two-embryo seed.

К началу июня формируются имматурные особи 2-х типов (рис. 3). Особи первого типа более развиты: высота первичного побега 10–11 см, максимальная длина листа 13–15 см, количество листьев 5–7, четыре корня 2–10 см длиной густо ветвятся до второго порядка. Надземная часть имматурной особи второго типа состоит из двух первичных побегов 8–9 см высотой из 3–4 листьев максимальной длины 6,5 см, от каждого побега отходит 1–2 придаточных корня длиной до 3, 5 см.

Следует отметить, что определение нами возрастного состояния вышеописанных особей как имматурного небесспорно, поскольку связь особи с семенем продолжает сохраняться, хотя питание смешанным назвать трудно. Возможно, причина в том, что ткани мешочка разлагаются очень медленно. Все прочие морфологические признаки свидетельствуют в пользу данного определения: развитие листьев и корневой системы переходного типа, формирование вегетативного побега. Данное возрастное состояние продолжается 45–50 дней.



Рис. 3. Имматурные особи *Carex divulsa* Stokes с одним (im1) и с двумя (im2) первичными побегами.

Fig.3. Immature individuals of *Carex divulsa* Stokes with one (im1) and two (im2) initial shoots.

Со второй половины июля моноподиальное нарастание побега сменяется симподиальным, идет интенсивное образование вегетативных розеточных побегов второго порядка, и виргинильные особи, развившиеся из имматурных особей двух типов, становятся практически неразличимыми. И те, и другие представляют собой первичный куст высотой до 30 см, диаметром до 40 см, состоящий из 10–12 вегетативных побегов с 7–9 дефинитивными листьями длиной 25–30, шириной 0,4 см (рис. 4). В таком состоянии растения зимуют.



Рис. 4. Виргинильная особь *Carex divulsa* Stokes.

Fig. 4. A virginile individual of *Carex divulsa* Stokes.

Весной следующего года растения переходят в молодое генеративное возрастное состояние: во второй половине мая отмечено начало цветения (рис. 5). Таким образом, продолжительность виргинильного возрастного состояния составляет 155–170 дней вегетации. Молодая генеративная особь состоит из множества вегетативных и генеративных побегов, высота последних 36–45 см. Длина листьев 35–43 см, ширина 0,35–0,45 см. В целом, высота надземной части растений составляет 38–40 см, диаметр – до 60 см, многочисленные придаточные корни, разветвленные до второго, редко третьего порядка, проникают на глубину до 17 см.



Рис. 5. *Carex divulsa* Stokes во второй год развития: а – молодая генеративная особь, б – соцветия.

Fig. 5. *Carex divulsa* Stokes in the second year of development: а – a young generative individual, б – inflorescences.

Неустановившаяся стабильность генеративной сферы молодых генеративных особей выражается в меньшей реальной семенной продуктивности побега по сравнению со зрелыми генеративными (материнскими) растениями ($84,25 \pm 12,60$ шт.), по этой же причине этот показатель характеризуется очень высоким уровнем варьирования: коэффициент вариации составляет 37,82%.

Во многих литературных источниках утверждается, что переход в генеративное состояние у осок наступает не раньше 3–4-го года жизни, даже в условиях культуры [1, 9]. В нашем случае *C. divulsa* переходит в генеративное возрастное состояние уже на второй год развития. Предположительно, в данном случае мобилизации потенциала вида способствуют более благоприятные условия культуры по сравнению с условиями его природных местообитаний (плодородные черноземные почвы и регулярные агротехнические мероприятия), а также значительное увеличение продолжительности первого вегетационного периода путем раннего посева семян в теплице.

Выводы

В условиях культуры на юго-востоке Украины сеянцы *C. divulsa* в течение двух лет последовательно проходят следующие возрастные состояния: проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное и молодое генеративное. Главной особенностью онтогенеза вида следует считать четко выраженный структурный

полиморфизм особей в прегенеративном периоде, обусловленный гетерогенностью семян, а именно, полиэмбрионией. Нарушение эмбриогенеза части семян не оказывает видимого влияния на скорость развития сеянцев и качество полученного таким образом посадочного материала. Продолжительность прегенеративного периода онтогенеза изученного вида в условиях культуры составляет всего один год, что, вероятно, обусловлено созданием оптимальных условий для развития сеянцев (эдафические условия и агротехнические мероприятия). Семенной способ размножения *C. divulsa*, позволяющий получить большое количество полноценного посадочного материала уже в первый-второй год после высева семян, можно рекомендовать для широкого использования в озеленении региона.

1. **Алексеев Ю.Е.** Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция) / Юрий Евгеньевич Алексеев. – М: Аргус, 1996. – 252 с.
Alekseyev, Ju.Ye., *Osoki (morfologiya, biologiya, ontogenez, evolyutsiya)* (Sedges (morphology, biology, ontogeny, evolution), Moscow: Argus, 1996.
2. **Баканова В.В.** Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта / Валентина Васильевна Баканова. – Киев: Наук. думка, 1984. – 155 с.
Bakanova, V.V., *Tsvetochno-dekorativnye mnogoletniki otкрытого grunta* (Flowering perennials for the open air), Kiev: Naukova Dumka, 1984.
3. **Безделев А.Б.** Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока / А.Б. Безделев, Т.А. Безделева. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 296 с.
Bezdelev, A.B., Bezdeleva, T.A., *Zhiznennyye formy semennykh rasteniy rossiyskogo Dalnego Vostoka* (Biomorphs of spermatophytes in the Russian Far East), Vladivostok: Dalnauka, 2006.
4. **Декоративные** травянистые растения для открытого грунта СССР. – В 2 т. – Л.: Наука, 1977. – Т. 1. – 331 с.
Dekorativnye *travyanistyye rasteniya dlya otкрытого grunta SSSR* (Ornamental herbaceous plants for the open air in the USSR), vol. 1, Leningrad: Nauka, 1977.
5. **Игнатъева И.П.** Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений / И. П. Игнатъева. – М., 1983. – 55 с.
Ignatyeva, I.P., *Metodika izucheniya morfogeneza vegetativnykh organov travyanistykh polikarpikov* (Method for studying of vegetative organs morphogenesis in herbaceous polycarpic plants), Moscow, 1983.
6. **Кречетович В.И.** Род 235. Осока – Carex // Флора СССР. В 30-ти томах / Главный редактор акад. В. Л. Комаров; Редактор тома Б. К. Шишкин – М.; Л.: Издательство Академии Наук СССР, 1935. – Т. 3. – С. 156.
Krechetovich, V.I., *Rod 235. Osoka – Carex* (Sedge – Carex), in *Flora SSSR* (Flora of the USSR), vol. 3, Moscow–Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR, 1935, P. 156.
7. **Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. – 1965. – Сер. 3, № 6. – С. 7–204.
Rabotnov, T.A., The life cycle of perennial herbaceous plants in the grassland cenoses, *Tr. BIN AN SSSR* (Proc. of the Botanical Institute of the USSR), 1965, ser. 3, no 6, pp. 7–204.
8. **Уранов А. А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических процессов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
Uranov, A.A., *Vozrastnoy spektr fitotsenopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh protsessov* (Age spectrum of plant cenopopulations as a function of the time and energetic processes) *Biol. nauki* (Biological sciences), 1975, no 2, pp. 7–34.
9. **Филатова И.О.** Биоморфология и онтогенез дерновинных видов рода *Carex* L.: автореф. дисс. на соиск. научн. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаника» / И.О. Филатова; Моск. гос. ун-т им. М.В. Ломоносова. – Москва, 2004. – 20 с.
Filatova, I.O., Biomorphology and ontogeny of *Carex* L. turf species, *Extended abstract of the Cand/ Sci. (Bot.)Dissertation*, Moscow, 2004.
10. **Bernard, J.M.,** Life history and vegetative reproduction in *Carex*. *Can. J. Bot.*, 1990, vol. 68, № 7, pp. 1441–1448.

11. **Yegorova, T.V.**, The sedges (*Carex* L.) of Russian and adjacent states (within the limits of the former USSR), St. Petersburg Chemical-Pharmaceutical Academy, St. Petersburg and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, MO, 1999.
12. **Juguet, M.**, Polyembryonie ches le *Carex arenaria* L., *Bul. Soc. Bot. Fr.*, 1966 (1967), vol. 113, № 9, pp. 448–452.
13. **Reznicek, A.A.**, Evolution in sedges (*Carex*, Cyperaceae). *Can. J. Bot.*, 1990, vol. 68, № 7, pp. 1409–1432.
14. **Schnarf, K.**, Embryologie der Angiospermen, Berlin, 1929.
15. **Schutz, W.**, Ecology of seed dormancy and germination in sedges (*Carex*), *Persp. In Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, vol. 3, № 1, pp. 67–89.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Поступила 22.02.2014

УДК 581.14:582.542.2(477.60)

ОСОБЛИВОСТІ ОНТОГЕНЕЗУ *CAREX DIVULSA* STOKES В УМОВАХ КУЛЬТУРИ НА ПІВДЕННОМУ СХОДІ УКРАЇНИ

М.О. Павлова

Донецький ботанічний сад НАН України

Наведені результати досліджень особливостей індивідуального розвитку *Carex divulsa* Stokes – декоративного виду, інтродукованого в Донецькому ботанічному саду НАН України. Встановлено, що прегенеративний період онтогенезу *C. divulsa* характеризується чітко вираженою структурною поліваріантністю, що обумовлено гетерогенністю насіння, а саме явищем поліембріонії; тривалість цього періоду складає 1 рік. Для широкого використання *C. divulsa* Stokes в озелененні проведені дослідження дозволяють рекомендувати насінневий спосіб його розмноження.

Carex divulsa Stokes, інтродукція, онтогенез, поліембріонія, поліваріантність

UDC 581.14:582.542.2(477.60)

THE FEATURES OF ONTOGENY OF *CAREX DIVULSA* STOKES CULTIVATED IN THE SOUTH-EAST OF UKRAINE

M.A. Pavlova

Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine

The paper presents results of the research on ontogeny features in *Carex divulsa* Stokes, ornamental species introduced in the Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine. The study has shown that pregenerative period of ontogeny in *C. divulsa* is characterized by an expressed structural polyvariety, preconditioned by seed heterogeneity, namely by polyembryony phenomena. The duration of pregenetative period is a year. This research allows to suggest using seed propagation of *C. divulsa* for the extensive introduction of this species into the greenery planting in this region.

Carex divulsa Stokes, introduction, ontogeny, polyembryony, polyvariety