

И.П. Горницкая, Л.П. Ткачук, Л.В. Владимирова

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ *KALANCHOE OBTUSA* ENGL. В УСЛОВИЯХ ЗАЩИЩЁННОГО ГРУНТА

периоды онтогенеза, возрастные состояния, морфологические особенности, ритм развития каланхоэ, адаптационные особенности

Изучение онтоморфогенеза, выявление морфологических особенностей и годичного ритма развития растений имеет не только теоретическое, но и практическое значение в селекционной работе, так как применимо при определении видовых отличий на разных стадиях онтогенеза, подборе родительских пар и отборе гибридов.

Kalanchoe obtusa Engl. – многолетнее быстрорастущее суккулентное кустовидное растение, произрастающее в сухих и опустыненных саваннах Восточной Африки – в Ньясской ботанико-географической провинции Танзанийского района [4]. Выращивается в Донецком ботаническом саду НАН Украины (ДБС) с 1982 г. из семян репродукции Ботанического сада Гентского университета (Бельгия). Поскольку с возрастом экземпляры растений теряют декоративность, то при культивировании в ботанических садах приходится омолаживать их, возобновляя семенами или черенками. Поэтому для изучения привлечены растения из семян собственной репродукции, культивируемые в горшечной и грунтовой культуре в течение 5 – 10 лет.

Цель данной работы – исследование онтоморфогенеза *Kalanchoe obtusa* Engl. в условиях защищённого грунта ДБС.

Рост и развитие растений изучали путём регулярных фенологических наблюдений по общепринятой методике [2]. Описание морфологических особенностей генеративных и вегетативных органов каланхоэ проведено с использованием справочной литературы [6, 7]. Возрастные состояния растений определены по специальной методике [3, 5]. Наблюдения проводили от момента высева семян до естественного завершения цикла развития растений. Интегральная интродукционная оценка вида дана по 6 оригинальным шкалам, разработанным в фондовых оранжереях ДБС [1].

В онтоморфогенезе *K. obtusa* нами изучено 2 цикла: полный (развитие особи от высева семян до старости и естественной гибели) и годичный. В полном цикле развития особей вида выделено четыре периода: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный, которые включают в себя возрастные этапы, чётко различающиеся по морфологическим и фенологическим признакам.

Период от посева семян до появления всходов длится от 8 до 15 дней. Семена коричневые, овальной формы, мелкие – длиной 1,5 и шириной 0,2 мм.

Прегенеративный период включает 4 возрастные состояния: проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное растение.

Первые всходы появляются на восьмой день после высева семян, массовые – на десятый–двенадцатый. Всхожесть семян – 93%, энергия прорастания семян – 70%; тип прорастания – надземный. Сначала развивается зародышевый корешок, затем на поверхности почвы появляются “петли” гипокотыля, которые в течение 1 – 2 дней выпрямляются и выносят округлые семядоли 4,0 мм длиной.

Проростки развиваются медленно, в двенадцатидневном возрасте достигают высоты 12 мм, имеют 2 мясистые овальные семядоли и почку с двумя зачаточными листьями. Появляется боковой корень второго порядка. В возрасте 24 дня у проростка уже сформирована первая пара овальных цельнокрайних примордиальных листьев, длиной 6,0 и шириной 5,0 мм.

С появлением первой пары настоящих (типичных) листьев растение переходит в ювенильное состояние (через 35 дней после появления всходов). Край листа в верхней части листовой пластинки становится слабозубчатым. Каждая последующая пара листьев крупнее предыдущей. Верхушечная пара листьев $3,0 \pm 0,1$ см длиной и $2,4 \pm 0,1$ см шириной. В возрасте 70 дней растение имеет один центральный корень (до 4,5 см длиной), 4 корня первого порядка (2,0-3,0 см) и 1-2 корня второго порядка с хорошо развитыми корневыми волосками (рис. 1). Суммарная длина корней – 12,5 см.

Ещё через 30 – 50 дней (3 – 4 месяца от момента появления всходов) из вегетативных пазушных почек появляются боковые побеги, и растение переходит в имматурное состояние, которое продолжается до 10-, 11-месячного возраста. В пазухах листьев боковых побегов формируются мелкие вегетативные шаровидные голые почки, прикрытые расширенными мясистыми черешками листьев.

Часто одна из почек получает преимущественное развитие, а пазушная почка супротивно расположенного листа трогается в рост через 2 – 3 недели после начала роста первой. Боковой побег укороченный, 2,0 – 5,0 см длиной, формирует овальные слабозубчатые по краю пластинки листья, максимальная длина которых $2,1 \pm 0,1$ см и ширина – $1,0 \pm 0,1$ см. В их пазухах также закладываются вегетативные почки.

Виргинильная стадия развития представлена хорошо развитым растением 35 – 40 см высотой в горшечной и 60 – 70 см в грунтовой культуре, с многочисленными боковыми укороченными побегами, с хорошо развитым главным корнем до 10 см длиной и боковыми корнями 2 – 6 порядков длиной от 1,0 до 5,0 см. Ветвление корней моноподиальное с очередным расположением боковых ответвлений. Взрослые типичные листья у растений в горшечной культуре $12,2 \pm 0,5$ см длиной и $4,0 \pm 0,2$ см шириной; у растений в грунтовой культуре листья крупнее – $16,5 \pm 0,5$ и $6,8 \pm 0,5$ см соответственно.

В прегенеративном периоде у виргинильного растения на верхушке закладываются 3 коллатеральные почки: генеративная центральная и 2 вегетативные боковые. Преимущество в росте получает центральная почка, из которой впоследствии развивается генеративный побег. Вегетативные находятся в спящем состоянии в течение всего периода развития генеративного побега.

В возрасте 11 – 13 месяцев растения *K. obtusa* достигают генеративной фазы развития. Генеративный побег олиственный, с одной – двумя парами цельнокрайних широколанцетных листьев $2,5 \pm 0,2$ см длиной и $0,6 \pm 0,1$ см шириной. В пазухах этих листьев формируются генеративные почки, которые впоследствии также образуют генеративные побеги (рис. 2).

Соцветие сложное с парциальными цимоидными соцветиями. Отцветание центрального соцветия, представляющего собой зонтиковидный верхоцветник, и завязывание плодов с семенами может вызвать рост других генеративных почек, формирование вторичных генеративных побегов. После второго цветения формируются ещё 1 – 2 соцветия. Цветение может быть 2-, 4-кратным. Плоды и семена могут завязываться при каждом цветении. Созреванием семян завершается развитие верхушечного монокарпического генеративного побега. Он полностью отмирает, а возобновление роста происходит из вегетативных почек, закладывающихся возле основания цветоноса

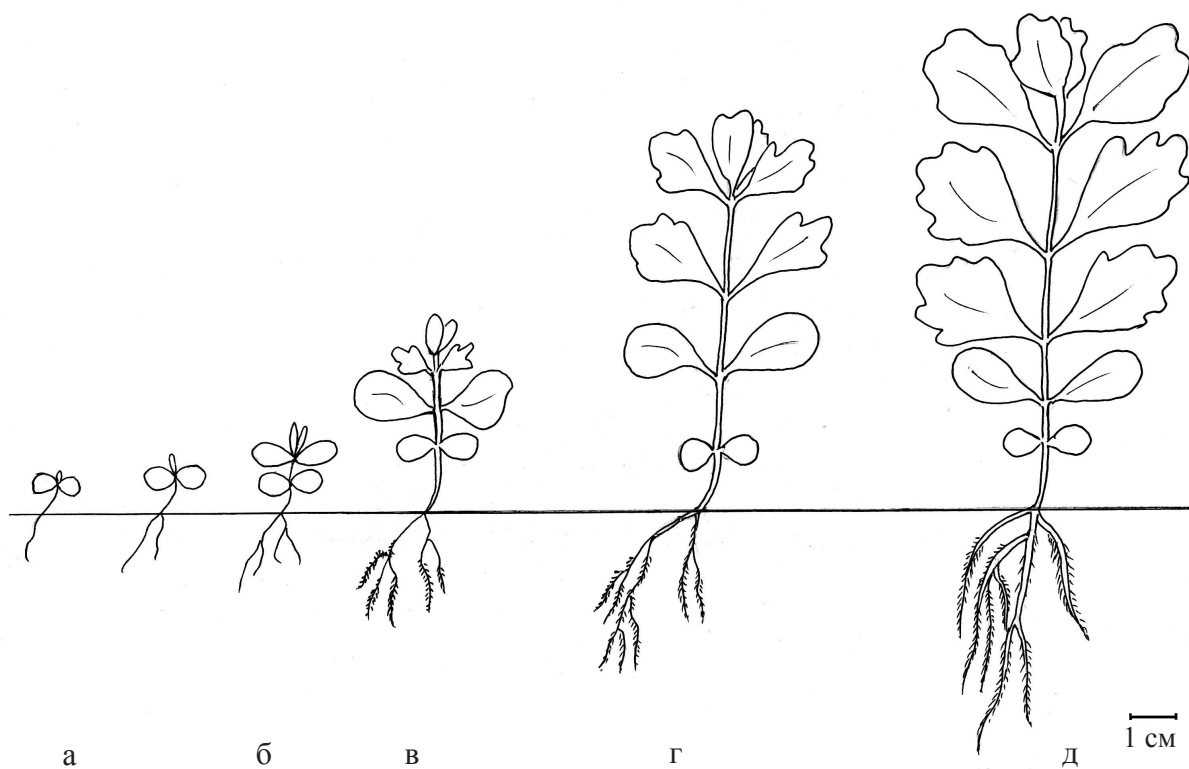


Рис. 1. Прегенеративный период развития *Kalanchoe obtusa* Engl.:
а, б – проростки; в, г, д – ювенильные растения

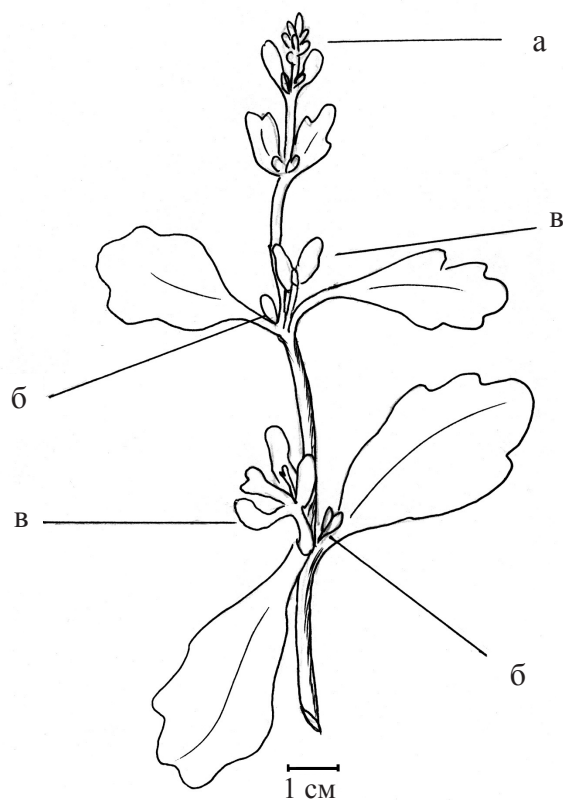


Рис. 2. Верхушечный побег взрослого растения:
а – формирование генеративного побега из терминальной почки; б – вегетативные пазушные почки; в – формирующиеся боковые побеги

в пазухах верхушечных листьев. Ежегодно на верхушках главных вегетативных побегов формируются генеративные почки, впоследствии дающие начало новым генеративным побегам.

Генеративный период развития длится до десяти лет. Со временем растение теряет декоративность из-за того, что нижние листья отмирают и опадают, оголяя стебель. Растение переходит в постгенеративный период развития. До этого момента различий в развитии растений в условиях горшечной и грунтовой культуры не наблюдали, но в последующее время в условиях горшечной культуры за счёт процесса естественного старения особи происходит отмирание корневой системы, после чего надземную часть растения следует черенковать. Черенки при температуре воздуха $+18...+28^{\circ}\text{C}$ и субстрата (мелко- или крупнозернистый песок) $+15...+25^{\circ}\text{C}$ укореняются в течение двух – трёх недель.

Совсем по-другому происходит процесс старения и восстановления растений в грунтовой культуре. В условиях грунтовой культуры вегетативные побеги полегают и стелятся по субстрату. Мелкие голые пазушные вегетативные почки, закладывающиеся серийно по 2 в пазухе каждого листа, трогаются в рост. Часто из двух вегетативных почек преимущество в росте получает одна, а другая “замирает”, иногда прорастают обе. Первые листья цельнокрайние, напоминают по внешнему виду примордиальные листья семян; листья второй пары – типичные, с зубчатым краем (рис. 3). Морфологически – это боковые побеги, способствующие ветвлению растения, а фактически при росте растений в куртинах, при соприкосновении главного побега с почвой, это будущие новые особи, так как уже в стадии первой пары листьев в нижней части стебля образуются зачатки придаточных корней. Вначале вырастает главный корень, впоследствии от него отходят боковые. При удалении или отмирании побега материнского растения, дочерние растут и развиваются самостоятельно, что свидетельствует о высокой адаптационной возможности и способности растений *K. obtusa* к естественному вегетативному размножению.

Большой цикл развития завершается гибелью материнского растения и образованием характерной куртины, состоящей из молодых дочерних растений, проходящих все стадии развития (за исключением проростков) и вступающих в генеративный период поочерёдно по мере индивидуального развития особей, проявляя фенологическую поливариантность представителей вида. Однако уловить переход к сенильному состоянию сложно, потому что цикл развития материнского растения не всегда завершается естественной гибелью.

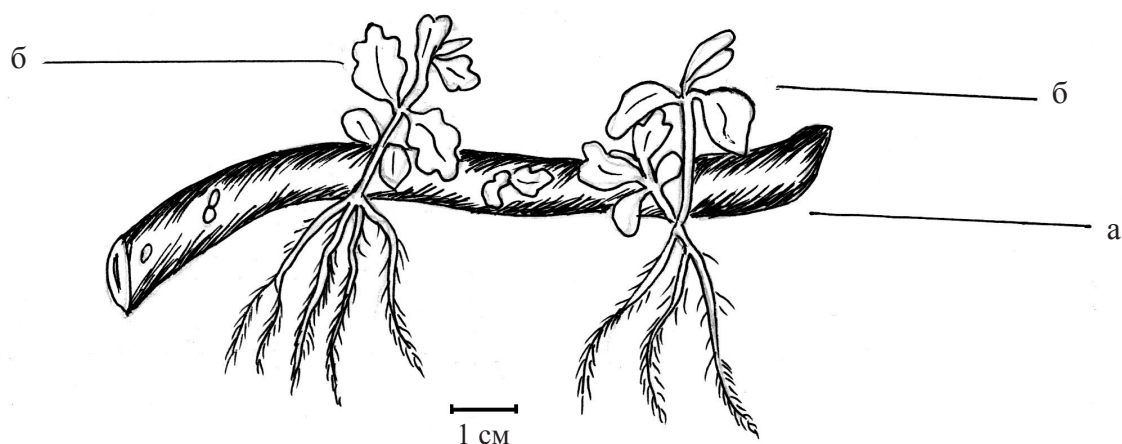


Рис. 3. Образование дочерних растений:
а – побег материнского растения; б – дочерние растения

После отмирания генеративного побега на верхушке материнского растения трогаются в рост два вегетативных побега из расположенных у его основания почек, которые при соприкосновении с почвой укореняются за счёт образования придаточных корней в узлах, и данные побеги могут развиваться как самостоятельные растения, продолжая генеративный период развития, минуя стадии, характерные для молодых растений, образовавшихся из латеральных почек.

Годичный цикл развития *K. obtusa* изучен на основании многолетних фенологических наблюдений (1990-2006 гг.). Растение имеет относительный период покоя, во время которого фиксируется временная остановка роста (от 22 до 53 дней), причём сроки наступления покоя колеблются по годам: покой может наступать в мае, июне, сентябре, октябре. Независимо от сроков наступления периода покоя, в октябре – декабре фиксируется появление генеративной почки, которая через 20 – 35 дней трогается в рост, давая начало генеративному побегу. Развитие генеративного побега продолжается 20 – 30 дней. Соцветие формируется в январе – феврале; первая бутонизация чаще наступает в зимне-весенний период. Цветение в зависимости от количества продуцируемых соцветий на генеративном побеге может быть одно-, двух-, трёх-, четырёхкратным, причём каждое последующее цветение короче предыдущего. Например, в 1994 г. цветение было двухкратным: в марте, продолжительностью 36 и в мае – 10 дней; в 1993 г. – четырёхкратным: в марте, июне, августе, сентябре, продолжительностью 24, 23, 12, 8 дней, соответственно. Сокращение продолжительности цветения объясняется морфологическими особенностями строения генеративного побега (вторичные соцветия содержат меньшее количество цветков по сравнению с главным: 22 ± 5 ; 18 ± 3 ; 10 ± 2 ; 6 ± 2 соответственно).

Плоды с семенами созревают в среднем в течение 30 – 40 дней. После созревания семян растение переходит в фазу вегетативного роста, завершающуюся в отдельные годы периодом покоя.

Таким образом, *K. obtusa* – неприхотливое суккулентное растение, проходящее в условиях оранжерей полный годичный цикл развития, завершающийся образованием полноценных всхожих семян, что обеспечивает его семенное размножение. Кроме этого, *K. obtusa* способно к естественному вегетативному размножению благодаря высокой регенерационной способности. Согласно данным интегральной оценки, растения характеризуются высокими показателями адаптивных стратегий: конкурентность – 21 балл, толерантность – 17, реактивность – 13 (максимальный показатель – 25 баллов). В процессе интродукционного изучения выявлен ряд адаптационных особенностей *K. obtusa*:

- временная поливариантность – одновременное прохождение периодов и стадий онтогенеза отдельными особями;
- структурная поливариантность – реакция на факторы среды изменением морфологических структур: с увеличением освещённости и температуры воздуха увеличиваются размеры листовых пластинок, укорачиваются междоузлия; на побегах и по краю листовых пластинок проявляется антоциановая окраска;
- поливариантность фенологическая – цветение разных особей вида наступает не одновременно и продолжается разное количество дней при различной кратности цветения;
- полный годичный цикл развития растений, обильное семеношение, высокий процент полевой всхожести семян;
- высокая регенерационная способность, возможность естественного вегетативного размножения растений в грунтовой посадке с образованием куртин, так как после отмирания материнского растения его замещает масса разновозрастных ювенильных растений с хорошо развитой корневой системой.

Коэффициент успешности интродукции составляет 83 балла, что свидетельствует о полном введении вида в культуру.

Таким образом, в результате изучения онтоморфогенеза и годового цикла развития *K. obtusa* установлено, что это многолетнее высокодекоративное быстрорастущее растение с высокими показателями адаптивных стратегий, проходящее в условиях интродукционного пункта полный цикл развития и получившее при испытаниях высокую интродукционную оценку, может быть привлечено в качестве исходного материала в селекционной работе. Изучение онтоморфогенеза и выявление морфологических особенностей растений на разных этапах развития позволяет, включив *K. obtusa* в селекционный процесс с целью получения высокопластичных декоративных растений, отобрать ещё на ранних стадиях онтогенеза гибриды первого поколения, отличающиеся структурными особенностями от родительских особей.

1. Горницкая И.П. Оценка перспективности тропических и субтропических видов для интродукции в защищённый грунт // Интродукция и акклиматизация растений. – 1996. – Вып. 26. – С. 10 – 14.
2. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1979. – Вып. 113. – С. 3 – 8.
3. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботан. ин-та АН СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – 1950. – Сер. 3. – Вып. 6. – С. 7 – 204.
4. Разумовский С.М. Ботанико-географическое районирование Земли как предпосылка успешной интродукции растений. – М.: Наука, 1980. – С. 10 – 27.
5. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торонова Н.А. и др. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 14 – 43.
6. Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – 1956. – 304 с.
7. Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. – Л.: Наука, 1979. – 296 с.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 22.05.2007

УДК 581.14: 581.4: 635.98

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ *KALANCHOE OBTUSA* ENGL. В УСЛОВИЯХ ЗАЩИЩЕННОГО ГРУНТА

И.П. Горницкая, Л.П. Ткачук, Л.В. Владимирова

Донецкий ботанический сад НАН Украины

В результате изучения онтоморфогенеза *Kalanchoe obtusa* Engl. в условиях оранжерей Донецкого ботанического сада НАН Украины выделены 4 периода развития и 4 возрастных состояния развивающихся особей, отражены морфологические особенности на всех этапах развития. На основании многолетних фенологических наблюдений определены закономерности годового ритма развития растений и адаптивные особенности представителей вида в региональных условиях. Данные интегральной оценки вида позволяют привлечь его в селекционный процесс, а выявленные морфологические особенности растений на ранних этапах развития дают возможность производить отбор гибридов уже в первом поколении.

UDC 581.14: 581.4: 635.98

ONTOMORPHOGENESIS OF *KALANCHOE OBTUSA* ENGL. UNDER CONSERVATORIES

I.P. Gornitskaya, L.P. Tkachuk, L.V. Vladimirova

Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. of Sci. of Ukraine

As a result of the studies of *Kalanchoe obtusa* Engl. ontomorphogenesis under conditions of glasshouses of the Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. Sci. of Ukraine, 4 periods of development and 4 age states of the developing individuals are determined, their morphologic peculiarities on every stage of the development are described. Based on the long-term phenologic observations, regularities of annual rhythm of plant development and adaptive features of the species representatives under the regional conditions are revealed. The data as for the integral evaluation of the species allow to use it in the process of selection, while revealed morphologic features of the plants at the early stages of development give an opportunity to select hybrids in the first generation.