

А.С. Назаренко¹, Д.В. Рыжова²

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ И НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА *DIANTHUS ANDRZEJOWSKIANUS* (ZAPAL.) KULCZ. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

Dianthus andrzejowskianus, фенология, онтогенез, прегенеративный период, интродукция

Введение

Dianthus andrzejowskianus (Zapał.) Kulcz. (гвоздика Андржеевского) в Украине распространена в Лесостепной и Степной зонах, изредка встречается в Лесной зоне; на юго-востоке Украины – обычно по всей территории. Растение приурочено к степям, каменистым склонам, растет на сухих, бедных, щебнистых, плохо развитых черноземных почвах, каменистых обнажениях, песках [3, 6]. В степных фитоценозах *D. andrzejowskianus* обычно играет незначительную роль (ассектатор 2–3 ранга), однако на некоторых участках достигает высокой численности и плотности особей, является одним из характерных для каменистых и песчаных степей видом. Исследование его биологических характеристик, особенностей размножения и онтогенетического развития представляет интерес для определения репродуктивных и ценологических стратегий вида, особенностей становления и типов функционирования популяций. Исследование этих вопросов будет также способствовать и более успешному введению *D. andrzejowskianus* в культуру и формированию устойчивых интродукционных популяций, так как вид представляет интерес для интродукции как декоративное растение [9, 10].

Цели и задачи

Цель работы – выявить особенности фенологического развития и экобиоморфологические характеристики растений *D. andrzejowskianus* на ранних этапах онтогенеза, морфометрические показатели растений в условиях культуры на юго-востоке Украины.

Объекты и методика исследований

Изучение сезонного развития и морфометрических параметров растений проводили на интродуцированных образцах *D. andrzejowskianus*, выращенных из собранных в природных местообитаниях семян (Донецкая обл., Володарский р-н, отделение «Каменные Могилы» Украинского степного природного заповедника НАН Украины (УСПЗ); Донецкая обл., Ясиноватский р-н, ур. Песковатый лес; Луганская обл., Славяносербский р-н, с. Трехизбенка, Трехизбенское отделение Луганского природного заповедника НАН Украины).

Растения выращивали в условиях монокультуры на черноземной почве и в составе искусственных растительных сообществ в фитоценотической экспозиции псаммофитной степи на песчаной почве. Прорастание семян и развитие сеянцев изучали в лабораторных условиях и в открытом грунте.

Для сравнительного изучения морфометрических параметров растений использованы также данные исследования гербарных образцов и наблюдений в естественных популяциях (Донецкая обл., Амвросиевский р-н, РЛП «Донецкий Кряж»; отделение УСПЗ «Каменные Могилы»).

Изучение биоморфологических особенностей и фенологического развития, описание возрастных состояний проводили по общепринятым методикам [4, 5, 7, 8, 11, 12]. Данные морфометрических исследований обработаны статистически [13].

Результаты исследований и их обсуждение

D. andrzejowskianus по биоморфологическим характеристикам взрослых растений относится к жизненной форме травянистых стержнекорневых (каудексовых) полурозеточных поликарпиков [5] класса моноцентрических биоморф.

Взрослое растение имеет хорошо развитый утолщенный главный корень и погруженный в почву многоглавый каудекс.

Надземная часть побеговой системы состоит из озимых полурозеточных монокарпических вегетативно-генеративных побегов, которые в первый год развиваются как розеточные, в дальнейшем, после перезимовки, формируют удлиненные междуузлия и переходят в генеративную фазу, розетка листьев к моменту цветения отмирает.

По результатам фенологических наблюдений в условиях культуры, весеннее отрастание побегов обычно начинается в середине – конце марта, в отдельные годы отмечалось с конца февраля. В конце апреля – середине мая розеточные побеги переходят в генеративную фазу развития, начинается формирование соцветий. Цветение начинается в конце мая – первой половине июня и продолжается до середины июля, общий период цветения длится около месяца (от 23 до 40 дней). Ко времени цветения розеточные листья вегетативно-генеративного побега отмирают. Сроки и продолжительность цветения зависят от погодных условий года и возраста растений: молодые генеративные растения в первый год цветения обычно зацветают на 1–2 недели позже, чем средневозрастные, и характеризуются менее продолжительным периодом цветения. Период от завязывания плодов до их полного созревания длится 33–38 дней.

Формирование новой генерации монокарпических побегов начинается после отцветания, реже наблюдается уже во время цветения. В зиму растения уходят с зелеными листьями. Обычно растения зимуют с зелеными розеточными побегами, которые продолжают рост и переходят к цветению после перезимовки, однако в некоторые годы наблюдается полное отмирание надземных побегов в зимний период, и растения в следующем вегетационном периоде образуют две генерации побегов.

Полученные данные для интродуцированных растений в целом согласуются с литературными сведениями о ходе сезонного развития *D. andrzejowskianus* в естественных местообитаниях [1, 2, 5].

Таким образом, по особенностям фенологического развития *D. andrzejowskianus* является летне-зимнезеленым длительновегетирующим растением с ранне-средневесенним началом вегетации и раннелетним началом цветения, со средней продолжительностью цветения и быстрым созреванием семян.

D. andrzejowskianus – вегетативно-неподвижное растение, размножается только семенами.

Семена *D. andrzejowskianus* черные, с шероховатой поверхностью, с небольшим центральным семенным рубчиком, уплощенные, окаймленные узким крылом по краю семени, 1,4–2,5 мм длиной, 0,9–1,9 мм шириной. Масса 1000 семян составляет 0,45–0,65 г. Семена не имеют периода покоя и в благоприятных условиях прорастают быстро и дружно (прорастание начинается на 3–4 день после посева, основная часть семян прорастает в течение 2–4 дней).

Семядоли освобождаются от семенной кожуры и раскрываются на 2 день после начала прорастания. При проращивании семян в лабораторных условиях первая пара листьев появляется на 9-й день после прорастания семян, вторая пара начинает формироваться на 16 день.

При весеннем посеве семян в открытый грунт на экспозиции псаммофитной степи (песчаный грунт, глубина заделки 0,5 см) всходы появляются массово на 12–13 день, а на 10 день после прорастания начинает формироваться первая пара листьев, которые развиваются к 15–16 дню после появления всходов.

Проростки *D. andrzejowskianus* характеризуются следующими признаками. Семядоли проростков мясистые, темно-зеленые, иногда красноватые, от эллиптических до продолговатых или узкояйцевидных, 5,5–9,5 мм длиной, 3,5–4,5 мм шириной. Гипокотиль светло-зеленый, до 1,5 см длиной. Листья первой пары продолговатые, длиной 1,1–1,7 см, шириной 1,5–2,0 мм, последующие – ланцетные и линейные, длиной до 7 см, шириной 1,5–2,0 мм. Семядоли сохраняются до двух месяцев. К моменту отмирания семядолей на растении формируется 7–9 пар листьев, из которых первые 2–3 пары отмирают почти одновременно с разрушением семядолей. Корневая система проростков представлена хорошо развитым главным корнем и системой тонких боковых корней, достигает 10 см в длину.

После отмирания семядолей растения переходят в ювенильное возрастное состояние. Сохраняется моноподиальное нарастание, несколько нижних пар листьев отмирает, последующие листья ланцетные, более длинные, чем у проростков. Имматурное возрастное состояние по морфологическим признакам подземных органов и надземной части растений четко не выделяется. Виргинильное возрастное состояние характеризуется переходом растений к симподиаль-

ному нарастанию и ветвлению. На нижних метамерах первичного побега в пазухах отмерших листьев закладываются почки, из которых в дальнейшем (иногда к концу первого года вегетации) могут развиваться розеточные побеги возобновления. Корневая система виргинильных растений стержневая, главный корень светло-желтый, хорошо развит, утолщен, формируется несколько крупных скелетных боковых корней.

Развитие сеянцев, начиная с виргинильного возрастного состояния, в зависимости от условий выращивания может проходить по-разному. В условиях монокультуры уже к концу первого года жизни растения переходят от моноподиального нарастания к симподиальному, на растении образуется несколько розеточных побегов, которые при благоприятных условиях перезимовывают, и на следующий год 75 % растений переходит в генеративное возрастное состояние.

В условиях фитоценотической экспозиции растения в течение первого года жизни нарастают моноподиально. К концу первого года вегетации растение образует до 10–12 пар листьев, перехода к симподиальному нарастанию не наблюдалось, после перезимовки также продолжается моноподиальное нарастание побега. Переход в виргинильное возрастное состояние у большинства растений наблюдается на 2–3 год жизни, при этом растения чаще всего продолжают нарастать моноподиально, почки возобновления закладываются, но не развиваются, и растение может переходить в генеративное состояние без ветвления. Растения могут находиться в виргинильном состоянии несколько лет, в этом случае на главном побеге каждый год формируется зона возобновления с пазушными почками нижних метамеров прироста текущего вегетационного периода.

В искусственной интродукционной популяции на второй год после посева семян в генеративное состояние перешли 4,5 % сеянцев, на третий год доля цветущих особей составила 35,2 %, на четвертый – 36,2 %. Часть молодых генеративных растений генеративного возрастного состояния (около 4 %) переходит к симподиальному ветвлению и образованию нескольких вегетативно-генеративных побегов на 3 год жизни, у остальных и на второй год цветения формируется только один вегетативно-генеративный побег.

Таким образом, при выращивании в искусственном фитоценозе фитоценотической экспозиции с эдафическими условиями в целом менее благоприятными, чем на черноземной почве, но более приближенными к естественным условиям произрастания изучаемого вида, уже на ранних этапах онтогенеза (начиная со 2 года жизни) более резко проявляется онтобиоморфологическая разнокачественность особей и дифференциация растений как по темпам развития (длительности возрастных состояний прегенеративного периода и срокам перехода в генеративное состояние), так и по особенностям хода морфогенеза (наличию или отсутствию ветвления). В результате формирующаяся интродукционная популяция, без учета семенного возобновления последующих поколений, неоднородна и уже на 2–3 год своего становления представлена растениями разных возрастных состояний и онтобиоморф: прегенеративные неветвящиеся растения, нарастающие моноподиально; неветвящиеся молодые генеративные растения 1 года цветения с моноподиальным нарастанием; неветвящиеся молодые генеративные растения с симподиальным нарастанием; молодые генеративные растения с симподиальным нарастанием и несколькими вегетативно-генеративными побегами.

В условиях монокультуры на черноземной почве растения развиваются быстрее и переходят в генеративное состояние почти одновременно, не проявляя значительной поливариантности развития.

Таким образом, в целом растения *D. andrzejowskianus* достаточно быстро проходят все этапы прегенеративного периода развития и могут достигнуть генеративного состояния уже на второй год жизни.

Исследование морфометрических параметров генеративных растений на модельных особях в течение первых нескольких лет жизни (рис.) показало, что в первый год цветения молодые генеративные растения в разных условиях выращивания существенно не различаются по морфометрическим параметрам генеративной сферы, на второй год цветения у растений в условиях монокультуры резко возрастает количество генеративных побегов и цветков в соцветиях, у растений в фитоценотической экспозиции может незначительно увеличиваться количество генеративных побегов или количество цветков в соцветии. На третий год цветения во всех вариантах опыта количество генеративных побегов на растении и количество цветков в соцветиях

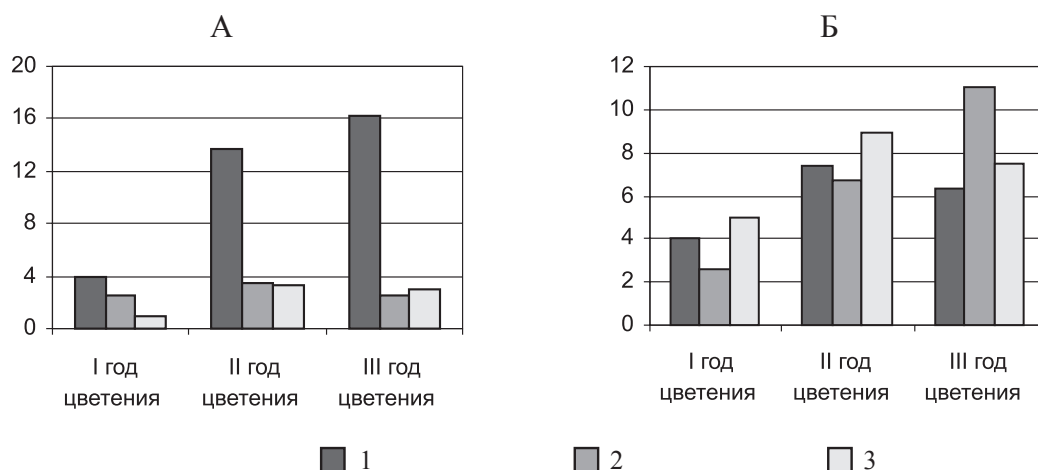


Рисунок. Морфометрические параметры генеративной сферы растений *Dianthus andrzejowskianus* (Zapał.) Kulcz. при интродукции в условиях монокультуры и в искусственном фитоценозе:

А – количество генеративных побегов на растении, шт.; Б – количество цветков в соцветии, шт.; 1 – монокультура; 2 – фитоценотическая экспозиция, образец 1; 3 – фитоценотическая экспозиция, образец 2.

достоверно не изменяются. Показатели, характеризующие репродуктивную способность растений и их декоративные качества, в условиях монокультуры достигают максимальных значений на 2 год цветения. Однако в монокультуре растения недолговечны: выпадают на 5 год без явных признаков старения.

Анализ морфометрических показателей интродуцированных растений разных возрастных состояний в сравнении с особями естественной популяции (данные 2011 г.) показал, что по сравнению с растениями из природной популяции в монокультуре достоверно не изменяются морфометрические параметры прегенеративных растений (количество и длина розеточных листьев), значительно увеличиваются показатели количества генеративных побегов, высоты генеративных побегов, количества цветков в соцветии (табл.). Это согласуется с литературными данными: известно, что в культуре растения *D. andrzejowskianus* развиваются более крупными [9, 10].

Таблица. Морфометрические показатели особей *Dianthus andrzejowskianus* (Zapał.) Kulcz. в естественных условиях и при интродукции (2011 г.)

Параметр	Естественная популяция	Интродукция, монокультура	Интродукция, фитоценотическая экспозиция, образец 1	Интродукция, фитоценотическая экспозиция, образец 2
Прегенеративные растения				
Количество прикорневых листьев на растении, шт. (M±m)	17,54±7,86	26,60±2,38	13,25±1,65	8,50±0,55
Длина прикорневых листьев, см (M±m)	7,94±0,50	10,94±0,97	4,60±0,26	4,09±0,18
Средневозрастные генеративные растения				
Количество генеративных побегов на растении, шт. (M±m)	14,70±3,30	143,00±0,00	1,80±0,37	3,00±0,58
Высота генеративных побегов, см (M±m)	40,83±2,68	64,30±2,63	38,83±3,54	38,83±3,17
Количество цветков в соцветии, шт. (M±m)	5,76±0,36	13,14±1,87	11,78±2,47	7,50±1,59

Примечание. M±m – среднее арифметическое значение ± ошибка

В фитоценологических экспозициях морфометрические параметры растений чаще всего существенно не изменяются по сравнению с растениями естественной популяции. Достоверно ниже длина листьев прегенеративных растений, у цветущих растений количество генеративных побегов снижается, или, по наблюдениям предыдущих лет, остается на уровне значений для естественных популяций; по остальным параметрам достоверных отличий не выявлено.

В целом в условиях монокультуры на черноземе сеянцы развиваются более мощными, формируют более крупные листья мезофильного облика и большее количество побегов, почти все зацветают на второй год после посева семян. При посеве на песчаной почве сеянцы первого года жизни характеризуются небольшими размерами и более ксерофильным обликом (узкие листья, сильно развитый восковой налет), и в целом по совокупности морфометрических параметров больше соответствуют растениям из природных популяций.

Выводы

Таким образом, растения *D. andrzejowskianus* при интродукции довольно быстро проходят прегенеративный период и могут достигать средневозрастного генеративного состояния уже на 3 год жизни. В прегенеративном периоде онтогенеза четко выделяются возрастные состояния проростков (характерным признаком является наличие семядолей), ювенильное (характеризуется отсутствием семядолей, моноподиальным нарастанием главного розеточного побега), виргинильное (растение переходит к симподиальному нарастанию). В менее благоприятных условиях произрастания у особей *D. andrzejowskianus* увеличивается длительность прегенеративного периода, проявляется морфологическая и временная поливариантность онтогенеза, в результате чего формирующаяся интродукционная популяция, состоящая из одновозрастных растений, становится неоднородной и включает особи разного возрастного состояния и различных онтобиоморф.

В условиях монокультуры на черноземной почве растения характеризуются более мощным развитием, чем в естественных местообитаниях, а при выращивании в искусственном фитоценозе по многим морфометрическим показателям приближаются к растениям из природных популяций.

Ряд биологических особенностей *D. andrzejowskianus* (длительный период вегетации, достаточно продолжительный период цветения, незатрудненное семенное размножение, небольшая длительность прегенеративного периода и быстрый переход к цветению в условиях культуры) свидетельствуют о возможности использования вида в качестве декоративной цветочной культуры на юго-востоке Украины.

1. Борисова-Гуленкова М.А. Ритм сезонного развития растений луговой степи / М.А. Борисова-Гуленкова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1960. – Т. 65, № 6. – С. 78–91.
2. Васильева Л.П. Ритм годичного развития растений Причерноморских степей / Л.П. Васильева // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1970. – Т. 75, вып.1. – С. 49–59.
3. *Екофлора України*: в 5 т. / [відпов. ред. Я.П. Дідух]. – К. : Фітосоціоцентр. – Т. 3. – 2002. – 496 с.
4. Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений / Л.А. Жукова // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М., 1986. – С. 104–114.
5. Зиман С.Н. Жизненные формы и биология степных растений Донбасса / Светлана Николаевна Зиман. – Киев : Наук. думка, 1976. – 191 с.
6. Кондратюк Е.Н. Конспект флоры юго-востока Украины / Е.Н. Кондратюк, Р.И. Бурда, В. М. Остапко. – Киев : Наук. думка, 1985. – 187 с.
7. Кондратюк Е.Н. Редкие, эндемические и реликтовые растения юго-востока Украины в природе и культуре / Е.Н. Кондратюк, В.М. Остапко. – Киев : Наук. думка, 1990. – 152 с.
8. Латин П.И. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР / П.И. Латин // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1979. – Вып. 113. – С. 28 – 35.
9. Минина Н.Н. Изучение некоторых редких декоративных дикорастущих растений Башкортостана / Н.Н. Минина // Бюл. Гл. ботан. сада. – 2000. – Вып. 180. – С. 62–68.
10. Мороз И.И. Гвоздичные природной флоры для декоративного садоводства / И.И. Мороз. – Киев : Наук. думка, 1983. – 152 с.
11. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и волновых процессов / А.А. Уранов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–33.

12. *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура) / [О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, И.М. Ермакова и др.] / под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. – М. : Наука, 1976. – 216 с.
13. *Шмидт В.М.* Математические методы в ботанике: Учеб. пособие / Владимир Михайлович Шмидт. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. – 288 с.

¹Донецкий ботанический сад НАН Украины

²Донецкий национальный университет

Получено 09.08.2011

УДК 581.543 : 581.14 : 581.9 (477.60)

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ И НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА
DIANTHUS ANDRZEJOWSKIANUS (ZAPAL.) KULCZ. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

А.С. Назаренко¹, Д.В. Рыжова²

¹Донецкий ботанический сад НАН Украины

²Донецкий национальный университет

Исследованы особенности сезонного развития *Dianthus andrzejowskianus* (Zapał.) Kulcz. в условиях культуры. Описаны возрастные состояния прегенеративного периода онтогенеза (проростки, ювенильные и виргинильные растения). Установлено, что в менее благоприятных условиях произрастания в онтогенезе *D. andrzejowskianus* более резко проявляется морфологическая и временная поливариантность. В условиях монокультуры на черноземной почве растения характеризуются более мощным развитием, чем в естественных местообитаниях, и небольшой длительностью прегенеративного периода.

UDC 581.543 : 581.14 : 581.9 (477.60)

SEASONAL DEVELOPMENT AND INITIAL STAGES OF ONTOGENESIS
OF *DIANTHUS ANDRZEJOWSKIANUS* (ZAPAL.) KULCZ. IN THE COURSE OF INTRODUCTION

A.S. Nazarenko¹, D.V. Ryshova²

¹Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

²Donetsk National University

The paper analyses the peculiarities of seasonal development of *Dianthus andrzejowskianus* (Zapał.) Kulcz. in planting. Age states of the prereproductive period of ontogenesis (seedlings, juvenile and virginile plants) have been described. It has been determined that in less favorable growing conditions morphological and temporal multiplicity is expressed more sharply in ontogenesis of *D. andrzejowskianus*. In conditions of monoculture the development of plants on the chernozem soil is more intensive than in natural habitats and the duration of the prereproductive period is short.