

М.А. Павлова

ФОРМИРОВАНИЕ ИНТРОДУКЦИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *ORNITHOGALUM* L.

Ornithogalum L., интродукция, онтогенез, интродукционная популяция, юго-восток Украины

Введение

Интродукция растений природной флоры – один из наиболее эффективных методов постоянного обогащения ассортимента цветочно-декоративных растений, нетребовательных к условиям произрастания и устойчивых к болезням и вредителям. Одним из классических методов интродукции является метод родовых комплексов Ф.Н. Русанова [11]. В этом случае введение в культуру растений природной флоры и их комплексные интродукционные исследования проводятся в сравнительном плане в рамках таксономических групп, что позволяет выявить наиболее существенные признаки адаптационной способности видов в новых условиях и дает достоверный материал для интродукционного прогнозирования.

Одним из важных аспектов комплексных интродукционных исследований для определения уровней и направления адаптационных стратегий интродуцентов является изучение способности видов проходить все стадии онтогенетического развития в новых условиях. Поскольку пополнение коллекционных фондов ботанических садов происходит преимущественно семенным путем в результате получения посевного материала по обменным каталогам-делектусам, изучение особенностей онтогенеза растений-интродуцентов в ходе формирования интродукционных популяций приобретает особую актуальность. Кроме того, изучение онтогенеза дает обширный материал для разработки теоретических основ интродукции и решения целого ряда практических вопросов (эффективные способы размножения, сроки и условия получения качественного посадочного материала и др.).

Цели и задачи

Целью нашей работы было выявление особенностей формирования интродукционных популяций трех видов родового комплекса *Ornithogalum* L. в ходе онтогенеза, а также определение уровня и направлений адаптационных стратегий этих видов при интродукции в Донецком ботаническом саду НАН Украины (ДБС).

Объекты и методика исследований

Объектом исследований, по результатам многолетнего интродукционного эксперимента в лаборатории цветоводства ДБС, нами определен родовой комплекс *Ornithogalum* L. из трех видов, устойчивых в условиях региона: *O. fimbriatum* Willd. – п. бахромчатый, *O. refractum* Schlecht. – п. преломленный, *O. umbellatum* L. – п. зонтичный [7, 8]. Эти виды семейства *Hyacinthaceae* Batsch принадлежат к секции *Heleocharmos* Baker, включающей около 30 видов [16]. Эти виды находятся на интродукционном испытании не менее 30 лет, согласно шкале оценки успешности интродукции [1], оценены в 7 баллов (максимальная оценка). Относятся к одной жизненной форме – луковичные розеточные геофиты, а также к одному феноритмотипу – весеннее-осенне-зимнезеленые растения весеннего цветения [6, 13]. Среди них *O. umbellatum* занимает особое место, являясь наиболее адаптированным видом и проявляя способность к натурализации. Комплексное сравнительное изучение этих видов может позволить определить показатели устойчивости для видов данного рода и данной жизненной формы, а в дальнейшем повысить точность интродукционного прогноза при введении в культуру юго-востока Украины других представителей рода.

O. fimbriatum интродуцирован в 1968 г. луковичками, привезенными из природных местообитаний (Ай-Петри). Произрастает в лесах, по опушкам, в степях на Балканском полуострове, в Малой Азии, на юге Европы [3].

O. refractum интродуцирован в 1978 г. луковичками, полученными из природных местообитаний в Молдове (окрестности с. Гидичич). Растет в кустарниках, на степных склонах в Южной Европе и Малой Азии [3].

O. umbellatum интродуцирован в 1975 г. семенами московской репродукции (Главный ботанический сад). Распространен на лесных лугах, пашнях, степных участках в Европе и Северной Африке [3].

Таким образом, из трех видов *O. umbellatum* отличается наиболее обширным ареалом и наиболее широкой экологической амплитудой.

По характеру климата, почвенному и растительному покрову юго-восток Украины относится к степной зоне. Лимитирующими факторами для изучаемых видов являются следующие:

- отсутствие в зимний период снежного покрова при отрицательных температурах воздуха, иногда приводящее к замерзанию и гибели надземной части растений, а также повреждению и гибели луковиц вследствие глубокого промерзания почвы;

- внезапные поздние весенние заморозки, снегопады, холодная дождливая погода до 10 дней и более и, как следствие, падение семенной продуктивности растений из-за отсутствия насекомых-опылителей в период цветения или нарушения процессов гаметогенеза;

- смещение сроков начала летней засухи на середину или начало мая и, как следствие, обезвоживание и гибель ювенильных луковиц, ослабление взрослых растений в результате вынужденного сокращения вегетационного периода.

Онтогенез мы рассматривали как последовательность сменяющих друг друга морфологических состояний и изменений растений от прорастания семени до отмирания особи [10]. Этапы онтогенеза изучали в соответствии с классификацией Т.А. Работнова [9, 10], дополненной А.А. Урановым [17], с использованием методики И.П. Игнатъевой [2].

В качестве критериев возрастных состояний нами выделены количество, форма и размеры ассимилирующих листьев, строение и размеры луковицы, способность к вегетативному размножению, цветению и плодоношению. На протяжении 7 лет изучения отмечены последовательно сменяющие друг друга следующие возрастные состояния: проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое и зрелое генеративные. В результате ежегодного обновления луковицы взрослые растения находятся в зрелом генеративном возрастном состоянии неопределенно долгое время, и за все годы интродукционного эксперимента субсенильных и сенильных особей нами не выявлено.

Поскольку в настоящее время не существует единого общепризнанного определения не только понятия «интродукционная популяция», но и просто «популяция», в своей работе, исходя из размеров площади и условий обитания, мы руководствовались определением «локальная популяция», а именно: «Элементарная (локальная) популяция – это совокупность особей одного вида, занимающих небольшой участок однородной площади. Между ними постоянно идет обмен генетической информацией» [15]. Такое определение не противоречит общепризнанным критериям популяции, включая большинство их [4, 12, 14]. В качестве интродукционной популяции мы предлагаем рассматривать локальную популяцию растений-интродуцентов. Последовательность формирования и развития интродукционных популяций рассматривали от латентного до стабилизационного этапа включительно [5].

Результаты исследований и их обсуждение

Для изучения онтогенеза использовали семена репродукции ДБС. После осеннего посева семян прорастание происходит весной следующего года. Для *O. refractum* и *O. umbellatum* характерен надземный тип прорастания, для *O. fimbriatum* – подземный. В первом случае семенная кожура остается в почве или выносятся зеленой семядолей над ее поверхностью, в дальнейшем семядоля, увеличиваясь в размерах, выполняет фотосинтезирующую функцию. Во втором случае гипокотиль недоразвивается и семядоля остается под землей, на поверхность почвы выносятся первичный лист нитевидной формы. В процессе вегетации проростков в обоих случаях основание зеленой семядоли (или первичного листа), разрастаясь, образует первую и единственную запасающую чешую формирующейся луковицы. Продолжительность данного возрастного состояния у всех трех видов составляет один вегетационный период и заканчивается в конце мая-начале июня. После летнего периода покоя растения переходят в ювенильную фазу развития: начинается осеннее отрастание (у *O. refractum* и *O. umbellatum* в первой половине сентября, у *O. fimbriatum* – в начале октября). Надземная часть в это время представлена первым настоящим листом узкоцилиндрической (у *O. fimbriatum* и *O. refractum* нитевидной) формы 1–3 см высотой.

Ювенильные особи *O. refractum*, в отличие от остальных видов, в период осенней вегетации в пазухе покровной чешуи образуют 1–3 детки. Таким образом, численность формирующейся интродукционной популяции *O. refractum*, в отличие от остальных видов, начинает увеличиваться уже со второго года развития растений. Весной следующего года все виды представлены ювенильными особями (*j*). К концу вегетации разросшееся основание ассимилирующего листа образует запасающую туникатную чешую формирующейся луковицы. Детки *O. fimbriatum* остаются в состоянии покоя.

После летнего периода ростового покоя начинается осеннее отрастание. С этого момента формирующаяся интродукционная популяция каждого вида становится гетерогенной (рис.), что обусловлено различными темпами развития: часть особей задерживается в ювенильном, а впоследствии в имматурном и виргинильном состоянии от 1 до 2–4 лет, остальные продолжают развиваться. Аспект увеличения численности популяций в результате вегетативной и генеративной репродукции в диаграммах не отражен, а комментируется в тексте.

Из трех изученных видов на 3-м году жизни *O. umbellatum* (см. рис., А) характеризуется гораздо более высокими темпами онтогенетического развития: подавляющее большинство особей достигли виргинильного возрастного состояния, минуя имматурное, в то время как у остальных видов виргинильные особи не встречаются даже единично, а большая часть особей *O. refractum* продолжает оставаться в ювенильном возрастном состоянии. Кроме того, имматурные особи *O. umbellatum* (через эту стадию проходит не более 10% растений) отличаются более сложным строением: надземная часть состоит из двух листьев, соответственно, формирующаяся луковица – из двух запасающих чешуй. У имматурных особей остальных видов развивается только один ассимилирующий лист, луковица состоит из одной запасающей чешуи. Большинство особей *O. refractum* осталось на ювенильной стадии развития, а 80% ювенильных растений *O. fimbriatum* перешли в имматурное состояние. В порядке возрастания скорости онтогенетического развития виды расположились следующим образом: *O. refractum* – *O. fimbriatum* – *O. umbellatum*. Наиболее медленно развивается *O. refractum*, однако его преимущество перед остальными состоит в том, что на всех стадиях прегенеративного периода, кроме проростка, он размножается вегетативно, и численность его популяции ежегодно возрастает.

После летнего периода ростового покоя начинается осеннее отрастание, и соотношение различных возрастных состояний внутри каждой популяции существенно меняется (см. рис., Б). Наиболее высокие темпы онтогенеза по-прежнему характерны для *O. umbellatum*: все особи перешли в виргинильное возрастное состояние. Количество виргинильных особей *O. fimbriatum* гораздо меньше, чем *O. refractum*. Порядок расположения исследуемых видов в зависимости от темпов онтогенеза теперь выглядит следующим образом: *O. fimbriatum* – *O. refractum* – *O. umbellatum*, и этот порядок сохраняется в последующие годы (см. рис., В–Д).

К концу 7-го года развития все особи *O. umbellatum* достигли генеративного возрастного состояния, интродукционная популяция состоит из равного количества молодых и зрелых генеративных особей (см. рис., Д). Кроме того, в ее состав входят проростки, ювенильные и единично имматурные особи, сформировавшиеся в результате массового самосева молодых генеративных растений, составляющих на 5-й год жизни 70% от общего количества. Начиная с этого года, массовый самосев *O. umbellatum* отмечается ежегодно, и на 8-ой год развития его интродукционная популяция становится самовозобновляющейся, т.е. способной к самоподдержанию и саморегулированию путем самосева, а начиная с 5-го года – путем вегетативной репродукции с помощью дочерних луковиц (их возрастные состояния – виргинильное и молодое генеративное). Правда, коэффициент вегетативного размножения не высок и составляет всего $1,32 \pm 0,05$.

У *O. fimbriatum* наблюдается замедление темпов развития: во-первых, часть особей остается в ювенильном возрастном состоянии до 5-го года включительно. По этой причине его интродукционная популяция с 4-го по 6-й год отличается наиболее сложным возрастным спектром. Кроме того, до 90% особей этого вида проходят через имматурную стадию развития, в то время как у остальных видов эта стадия фактически выпадает из онтогенеза, и развитие идет быстрее.

Развитие интродукционной популяции *O. refractum* происходит медленнее, чем *O. umbellatum*, но быстрее, чем *O. fimbriatum*: более 90% особей переходят в виргинильное возрастное состояние, минуя имматурное; с 5-го года начинается ее генеративное самовозобновление путем самосева. Увеличение же ее численности вегетативным путем начинается со 2-го года.

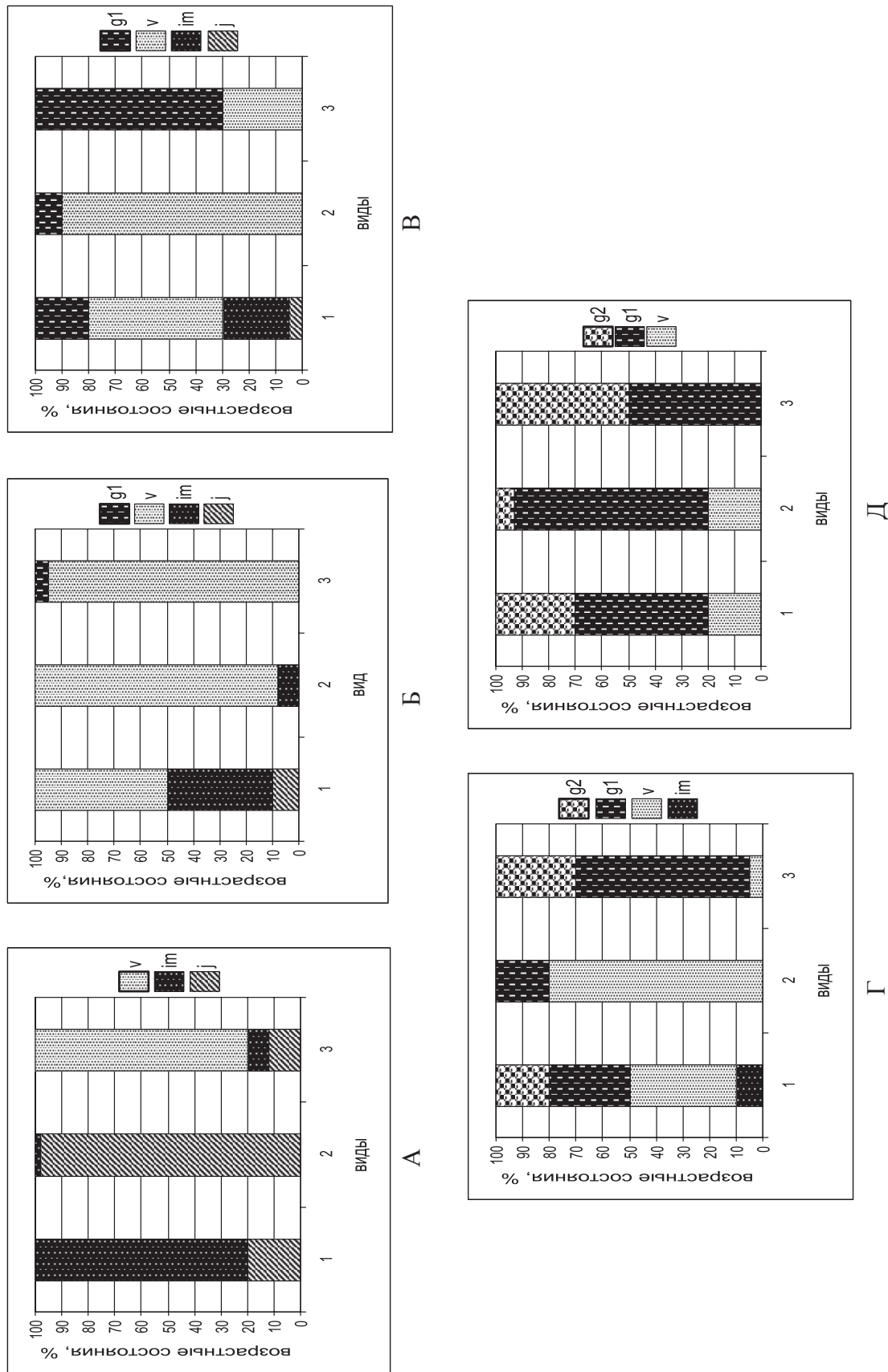


Рис. Динамика возрастных спектров интродукционных популяций видов рода *Ornithogalum* L., формирующихся в ходе онтогенеза:
 1 – *O. fimbriatum* Willd., 2 – *O. refractum* Schlecht., 3 – *O. umbellatum* L.; А – третий, Б – четвертый, В – пятый, Г – шестой, Д – седьмой годы онтогенеза

Однако особи вегетативного происхождения развиваются медленно: часть луковичек-деток пребывает в состоянии покоя 1–2 года, а после находятся в ювенильном возрастном состоянии до 3–4 лет.

Таким образом, способность к самовоспроизведению и самоподдержанию интродукционная популяция *O. refractum* приобретает со 2-го года развития (возобновление идет вегетативным путем), *O. umbellatum* – с 5-го года (семенным и единично вегетативным путем: двухлетние виргинильные особи размножаются дочерними луковицами, начиная с 4-го года), *O. fimbriatum* – с 5–6-го года (часть двухлетних виргинильных особей размножается вегетативно). Вегетативный тип увеличения и поддержания численности популяции характерен для всех видов, но в наибольшей степени – для *O. refractum*. Что касается семенного пути, то здесь существенное преимущество *O. umbellatum*, для которого характерны: а) более высокая реальная семенная продуктивность (169,87±9,23 семян на особь и 13,31±2,96 в плоде по сравнению с 61,92±2,13 и 10,43±1,07 в плоде у *O. fimbriatum*, 48,63±1,81 и 9,53±0,32 в плоде у *O. refractum*); б) более быстрые темпы развития семенного поколения.

Выводы

В ходе исследований установлено, что гетерогенность интродукционных популяций луковичных геофитов является необходимым условием их долговременного существования *ex situ* в условиях юго-востока Украины, поскольку главным негативным биотическим фактором, сильно сокращающим численность взрослых растений-интродуцентов, является повсеместно распространенный в регионе вредитель слепыш. Уничтожая сравнительно крупные луковицы взрослых растений, он оставляет ювенильные и иматурные особи, за счет которых популяция через некоторое время восстанавливается. Поэтому тот факт, что интродукционные популяции всех трех видов на протяжении всего периода формирования содержат определенный процент таких особей, можно рассматривать как их важнейшие адаптационные стратегии в новых условиях. Внутри же родового комплекса установлены следующие различия. *O. fimbriatum* поддерживает гетерогенность популяции путем замедления темпов развития отдельных особей, *O. refractum* – путем вегетативной репродукции особей всех возрастных состояний, кроме проростков. Наиболее же высокую конкурентную способность проявляет *O. umbellatum*. Его преимущество перед двумя другими видами можно объяснить более широкой экологической амплитудой, более высокими темпами онтогенетического развития, наибольшей семенной продуктивностью, а также более поздними сроками цветения – начало мая (у остальных видов – середина апреля), что обуславливает его стабильно высокую семенную продуктивность и жизнеспособность семян.

1. Баканова В.В. Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта / Валентина Васильевна Баканова – К.: Наук. думка, 1984. – 155 с.
2. Игнатъева И.П. Методика изучения морфогенеза вегетативных органов травянистых поликарпиков / И.П. Игнатъева // Докл. ТСХА. – 1964. – № 98. – С. 47–57.
3. Крашенинников И.М. Род *Ornithogalum* L. / И.М. Крашенинников // Флора СССР. Т. IV. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – С. 379 – 392.
4. Некрасов В.И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений / В.И. Некрасов. – М.: Наука, 1980. – 101 с.
5. Остапко В.М. Интродукционная популяция как объект исследования / В.М. Остапко, А.И. Хархота // Интродукция и акклиматизация растений. – 1995. – Вып. 22. – С. 9–13.
6. Павлова М.А. Особенности сезонного ритма развития эфемероидных луковичных геофитов, интродуцированных в условия промышленного Донбасса / М.А. Павлова // Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку (Мат. IV міжнар. наук. конф. (м. Донецьк, 17-19 вересня 2003 р.). – Донецьк: ТОВ “Лебідь”, 2003. – С. 282 – 284.
7. Павлова М.А. Особенности интродукции некоторых видов секции *Heleocharmos* Baker рода *Ornithogalum* L. в условиях Донбасса / М.А. Павлова, В.М. Остапко // Матер. междунар. науч. конф. «Ботанические сады: состояние и перспективы сохранения, изучения, использования биологического разнообразия растительного мира». – Минск: БГПУ, 2002. – С. 207 – 209.
8. Остапко В.М. Интродукция *Ornithogalum refractum* Schlecht. в Донбасс / В.М. Остапко, М.А. Павлова // Промышленная ботаника. – 2005. – Вып. 5. – С. 143–147.
9. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т.А. Работнов // Проблемы ботаники. – М.;Л.: Наука, 1950. – Т. 1. – С. 465–483.

10. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. Сер. Геоботаника. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.
11. Русанов Ф.Н. Метод родовых комплексов в интродукции растений и его дальнейшее развитие / Ф.Н. Русанов // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1971. – Вып. 81. – С. 15–20.
12. Сикура И.И. Научные основы сохранения *ex situ* разнообразия растительного мира / И.И. Сикура, В.В. Капустян. – Киев: Фитосоциоцентр, 2001. – 192 с.
13. Скрипчинский В.В. Морфогенез монокарпического побега и его связь с сезонами года у луковичных, корневищных и клубневых геофитов Ставропольской флоры / В.В. Скрипчинский, Вл.В. Скрипчинский, Г.Т. Шевченко // Тр. Ставр. НИИСХ., 1970. – Вып. 10, часть 2. – С. 16–125.
14. Словарь ботанических терминов / под общ. ред. Дудки И.А. – Киев: Наук. думка, 1984. – С. 187.
15. Степановских А.С. Общая экология / А.С. Степановских. – М.: ЮНИТИ, 2001. – 510 с.
16. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов / Армен Леонович Тахтаджян. – Л.: Наука, 1987. – 440 с.
17. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций / А.А. Уранов // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений (Вместо предисловия). – М.: Наука, 1967. – С. 3–8.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 12.02.2010

УДК 581. 14: 582. 52 / 59 (477. 60)

ФОРМИРОВАНИЕ ИНТРОДУКЦИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
РОДА *ORNITHOGALUM* L.

М.А. Павлова

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Рассмотрены особенности формирования интродукционных популяций трех видов родового комплекса *Ornithogalum* L. в ходе онтогенеза, определены направления адаптационных стратегий этих видов на юго-востоке Украины. Установлены причины, наиболее высокой конкурентной способности в новых условиях *O. umbellatum* по сравнению с *O. fimbriatum* Willd. и *O. refractum* Schlecht.

UDC 581. 14: 582. 52 / 59 (477. 60)

FORMATION OF INTRODUCTION POPULATIONS OF SOME SPECIES
OF *ORNITHOGALUM* L. GENUS

M.A. Pavlova

Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

The article deals with the peculiarities of introduction populations of three species of *Ornithogalum* L. generic system formation in the course of ontogenesis, it also outlines the principle directions of adaptation strategies of these species in the southeast of Ukraine. The reasons for the highest compatibility of *O. umbellatum* compared to *O. fimbriatum* Willd. and *O. refractum* Schlecht. in new conditions have been found.