

М.А. Павлова

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *ORNITHOGALUM UMBELLATUM* L. В УСЛОВИЯХ ДОНЕЦКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА НАН УКРАИНЫ

Ornithogalum umbellatum L., интродукция, адаптация, фенотипическая изменчивость, вариабельность, коэффициент вариации

Введение

Одним из основных направлений работы ботанических садов является интродукция растений мировой и отечественной флор с последующим использованием наиболее декоративных и устойчивых видов в озеленении. Расширение ассортимента весенних цветочно-декоративных растений возможно за счет привлечения в культуру наиболее декоративных представителей рода *Ornithogalum* L. (птицемлечник). Коллекция луковичных растений открытого грунта Донецкого ботанического сада НАН Украины (ДБС) насчитывает 13 видов птицемлечников. Благодаря декоративности, неприхотливости в культуре, ранним срокам цветения, виды этого рода незаменимы в экспозициях ландшафтного типа, приобретающих все большую популярность в современном озеленении, а также для срезки и выгонки [14]. Одним из направлений интродукционных исследований, проводимых в условиях юго-востока Украины, является изучение структурной изменчивости внутри этого родового комплекса [5–7], поскольку фенотипическая пластичность интродуцентов является одним из путей их адаптации к условиям среды, и именно количественные морфологические признаки часто связаны с адаптивными свойствами организма [11, 13, 15]. В рамках этих исследований изучена внутривидовая изменчивость морфологических признаков птицемлечника зонтичного (*Ornithogalum umbellatum* L.).

O. umbellatum – декоративный весеннецветущий эфемероид семейства Hyacinthaceae Batsh. [10]. Растет на лесных лугах, пашнях, степных участках в Европе и Северной Африке [3]. Интродуцирован в ДБС в 1975 году семенами (Москва, ботанический сад). Исследование закономерностей внутривидовой изменчивости *O. umbellatum* в условиях интродукции позволит внести вклад в решение как теоретических вопросов (полученные данные могут быть использованы в популяционной биологии и систематике), так и практических (установление причин варьирования декоративно значимых признаков позволит определить оптимальный способ получения однородного посадочного материала для озеленения).

Донецкий ботанический сад расположен в степной зоне, характеризующейся умеренно континентальным климатом с малоснежной зимой и жарким летом. Средние температуры января от –5 до –8 °С, июля – 21–23 °С. При бесснежном или малоснежном покрове почва промерзает до 100–150 см. Устойчивая погода со среднесуточными температурами выше 0 °С приходится на третью декаду марта, а устойчивые среднесуточные температуры выше 5 ° тепла устанавливаются обычно в первой декаде апреля. Основные запасы продуктивной влаги в почве создаются за счет осенне-зимних осадков, весенне-летние осадки увлажняют только верхние слои почвы, большинство их тратится на испарение и сток. Весной бывают суховеи (чаще в мае), летом – засухи, иногда пыльные бури, град [9]. В этих условиях сезонный ритм развития *O. umbellatum* соответствует климатическому ритму условий интродукционного пункта, поскольку наиболее неблагоприятный летний период совпадает с периодом относительного покоя растений.

Цель

Цель работы – выявление характера, степени и закономерностей варьирования морфологических признаков *O. umbellatum* в интродукционной популяции в условиях ДБС.

Объект и методика исследований

Объектом исследований послужила нормальная неполночленная (отсутствуют сенильные и субсенильные особи) интродукционная популяция *O. umbellatum*, сложившаяся на террито-

рии ДБС в результате самовозобновления растений путем самосева и формирования дочерних луковиц.

Изменчивость морфометрических параметров *O. umbellatum* изучали на внутривидовом уровне. Измерения охватывают 25 зрелых генеративных особей. При выявлении закономерностей внутривидовой изменчивости использовали основные принципы методики С.А. Мамаева [4]. Рассматривали амплитуду изменчивости признаков, представленную коэффициентом вариации (CV%). Уровень изменчивости определяли в соответствии со следующей шкалой: очень низкий (до 7%), низкий (7 – 12%), средний (13 – 20%), высокий (21 – 40%) и очень высокий (более 40%).

Вид изучен по 35 основным морфометрическим признакам: количественные характеристики, относящиеся к листьям, цветкам и семенам, и размерные, включающие длину, ширину и индекс (отношение длины к ширине) листа, луковицы, частей цветка, плода, семени. Всего определены размеры 7 признаков вегетативной сферы и 28 – генеративной. Измерения проводили в период массового цветения: определяли параметры всех листьев особи и первого цветка в соцветии. Для определения параметров плодолистика зрелого плода после созревания семян также брали первый плод каждой особи.

Результаты исследований и их обсуждение

В условиях ДБС зрелые генеративные особи *O. umbellatum* характеризуются следующими показателями. Луковица яйцевидная или коническая, диаметром 1,5–2,0 см, листья узколинейные, длиной 17–34 см, шириной 0,4–0,5 см. Цветонос высотой 20–30 см, соцветие щитковидное, из 8–25 белых цветков диаметром 3,0–3,5 см. Для ритма сезонного развития характерен летний период покоя: вегетация прекращается с наступлением летней засухи, возобновляясь осенью. Цветет с начала мая в течение 18–20 дней. Плод – почти шаровидная коробочка с 6 равномерно отстоящими ребрами.

Размерные и количественные значения морфометрических признаков приведены в таблице. В результате статистической обработки данных [8] выделены группы признаков с очень низким, низким, средним и высоким значением CV%, включающие соответственно 3, 14, 14 и 4 признаков. Большинство структурных признаков *O. umbellatum* не отличаются высокой вариабельностью. Сравнительно невысокий уровень фенотипического разнообразия внутри интродукционной популяции данного вида возможно объяснить следующим образом. В настоящее время популяция *O. umbellatum* в основном состоит из растений местной репродукции, в течение 30 лет неоднократно воспроизводившихся естественным путем – самосевом и дочерними луковицами. Как известно, однородность условий существования формирующейся локальной популяции приводит к однородности фенотипической, что мы и наблюдаем в исследуемой популяции. К тому же экологический оптимум этого вида соответствует природно-климатическим условиям интродукционного пункта, поскольку он культивируется в пределах природного ареала.

Установлено, что вегетативная сфера является более пластичной (для 42,9 % признаков характерен высокий уровень изменчивости, признаки с очень низким уровнем изменчивости отсутствуют) (рис. 1). Генеративная сфера отличается более широким спектром варьирования с заметным преобладанием низкого уровня, причем размерным характеристикам присущи только очень низкий, низкий и средний уровни изменчивости, что свидетельствует о стабильности генеративной сферы.

По характеру варьирования морфологических признаков вегетативной сферы *O. umbellatum* установлено следующее. Варьирование размеров луковицы проявляется в изменении ее диаметра, высота же достаточно стабильна (CV%=9,75). Причина, видимо, в том, что увеличение мощности луковицы по мере увеличения календарного возраста особи происходит за счет возрастания количества запасующих чешуй и их толщины, что и приводит к увеличению диаметра всей луковицы (рис. 2).

Широким диапазоном изменчивости у *O. umbellatum* отличаются размерные характеристики листа (CV% >20), поскольку они в принципе относятся к числу эволюционно лабильных признаков. Любая трансформация формы, размеров, строения листа носит приспособительный характер, отражая неоднородность среды обитания [2, 12, 16]. В данном случае вариабельность этих параметров отвечает вариабельности термических условий в период развития

Таблица. Морфометрические показатели *Ornithogalum umbellatum* L. в условиях Донецкого ботанического сада НАН Украины

Орган	Параметры	Показатели				
		min	max	M±m	CV%	
Лист	длина, см	9,0	25,0	16,88±0,45	24,88	
	ширина, см	0,2	0,7	0,42±0,01	27,62	
	индекс	15,7	100,0	43,66±1,83	37,98	
	количество	3	8	5,82±0,96	16,47	
Луковица	высота, см	1,7	2,3	2,03±0,04	9,75	
	диаметр, см	1,2	2,1	1,53±0,06	16,73	
	индекс	1,00	2,60	1,35±0,04	14,36	
цветонос	длина, см	14,5	18,0	16,36±0,38	7,62	
цветоножка	длина, см	2,8	5,5	4,27±0,20	15,84	
прицветный лист	длина, см	2,0	3,0	2,78±0,09	11,23	
цветок	цветок	количество	8	21	13,48±1,89	25,79
	листочки околоцветника наружного круга	длина, см	1,7	2,6	2,12±0,04	11,94
		ширина, см	0,50	0,85	0,67±0,01	12,21
		индекс	2,24	4,00	3,19±0,06	14,33
	листочки околоцветника внутреннего круга	длина, см	1,40	2,55	1,83±0,03	12,71
		ширина, см	0,48	0,75	0,58±0,01	12,28
		индекс	2,14	3,91	3,15±0,06	12,75
	тычинки наружного круга	длина, см	0,6	0,9	0,69±0,01	9,29
		ширина, см	0,1	0,2	0,14±0,00	18,82
		индекс	3,33	7,00	4,94±0,13	18,86
	тычинки внутреннего круга	длина, см	0,6	0,9	0,70±0,01	9,70
		ширина, см	0,12	0,25	0,20±0,00	14,11
		индекс	2,50	5,42	3,58±0,09	18,05
	пестик	высота завязи, см	0,3	0,5	0,44±0,02	16,22
		диаметр завязи, см	0,3	0,6	0,39±0,01	12,59
		индекс завязи	1,00	1,45	1,15±0,03	10,67
высота столбика, см		0,25	0,42	0,37±0,01	12,25	
плод	плодолистик	высота, см	0,8	1,2	1,02±0,02	8,70
		ширина, см	0,50	0,75	0,67±0,01	8,21
		индекс	1,23	1,83	1,54±0,02	9,00
семя	длина, мм	1,9	2,1	2,04±0,02	3,43	
	ширина, мм	1,7	2,0	1,88±0,02	4,20	
	индекс	1,05	1,12	1,09 ± 0,01	2,94	
	вес 1000 шт., г	6,2	7,6	7,00±0,42	10,30	
	кол-во на растении, шт.	102	228	169,87±5,23	18,13	

Примечания: min и max – минимальное и максимальное значение показателя; M±m – средняя величина ± ошибка среднего; CV% – коэффициент вариации; индекс – отношение длины органа к его ширине.

вегетативной сферы (осень-зима-весна), т.е. является способом адаптации растения к нестабильной среде. В то же время для количества листьев характерен средний уровень изменчивости.

В сфере генеративной наиболее стабильные признаки характерны для размеров семени (очень низкий уровень) и гинецея, а также размеров листочков околоцветника (низкий уровень). Для длины тычинок характерен низкий, для их ширины и индекса – средний уровень. Известно, что амплитуда изменчивости органа тем меньше, чем важнее этот орган для сохранения генотипа вида [1]. В данном случае необходимость сохранения размеров цветка диктуется коадаптацией – сопряженным приспособлением генеративных органов энтомофильных растений и насекомых-опылителей, вследствие чего насекомые реагируют на цветки определенного размера. Существенные отклонения в размерах цветков могут отрицательно отразиться на процессе их опыления. Коадаптацией можно также объяснить тот факт, что длина цветоножки по сравнению с длиной цветоноса отличается гораздо большей амплитудой варьирования. Дело в том, что для *O. umbellatum* характерно щитковидное соцветие – раскрытые цветки находятся почти в одной плоскости. По мере увеличения календарного возраста растения количество цветков увеличивается, и для сохранения формы соцветия цветоножки нижних цветков должны удлиниться – что и происходит. Очень низкий уровень варьирования размерных характеристик семян закономерен, поскольку размеры семян в значительной мере определяют жизнеспособность семян. Уровень изменчивости количества семян средний, поскольку семенная продуктивность определяется погодными условиями в период их формирования (термическими в период опыления и условиями увлажнения в период созревания), которые могут значительно различаться.

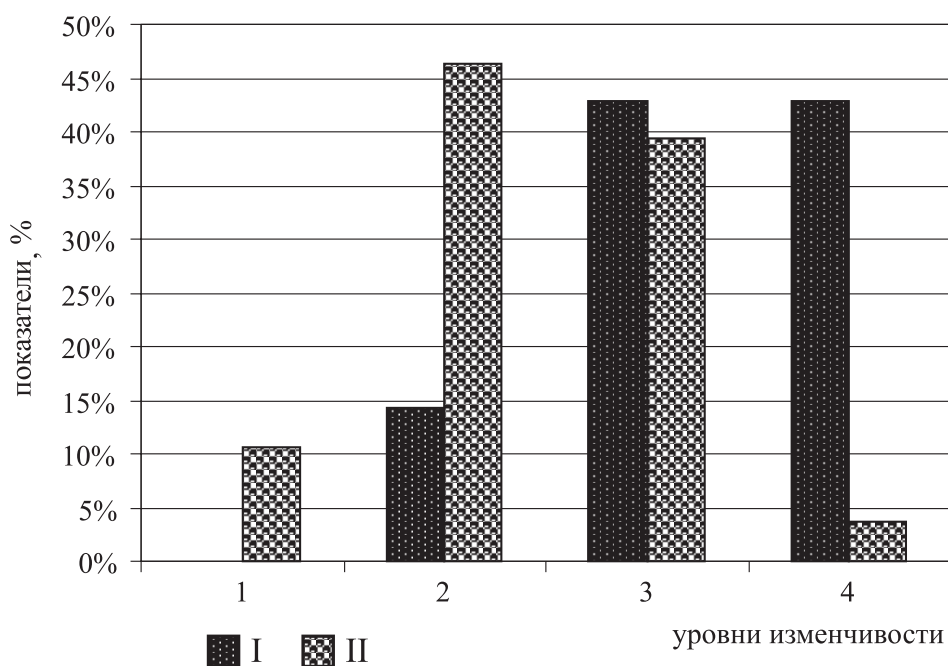


Рис.1. Спектры изменчивости морфометрических показателей вегетативной и генеративной сфер *Ornithogalum umbellatum* L.:

уровни изменчивости: 1 – очень низкий, 2 – низкий, 3 – средний, 4 – высокий; I – вегетативная сфера, II – генеративная сфера

Характер варьирования количественных признаков неоднозначен: уровень изменчивости количества цветков на растении высокий, листьев и семян – средний. Объяснение данным фактам может быть следующее. Данный вид находится на интродукционном испытании 35 лет, в течение которых вследствие вегетативного и семенного размножения образовалась интродукционная популяция, представленная особями различных возрастных состояний. Поскольку прегенеративный период *O. umbellatum* в условиях ДБС составляет 5–6 лет, особи одного биологического возраста (зрелого генеративного возрастного состояния) сильно различаются возрастом календарным (от 6–7 до 20–27 лет), что выражается существенными различиями мощности как вегетативной, так и генеративной сферы. Данный факт и может являться причиной высокой вариабельности

признаков, в том числе и количества цветков у растений. Увеличение мощности вегетативной сферы происходит в большей степени за счет увеличения параметров листьев и в меньшей степени за счет их количества. Увеличение мощности сферы генеративной, наоборот, происходит за счет увеличения количества цветков, а не их размеров. Увеличение мощности подземных органов по мере развития растений происходит за счет увеличения диаметра луковиц, высота изменяется незначительно. Известно, что информативная ценность признаков с низким уровнем изменчивости имеет важное таксономическое значение, а потому, предположительно, количество листьев и высота луковицы для *O. umbellatum* могут служить диагностическими признаками.

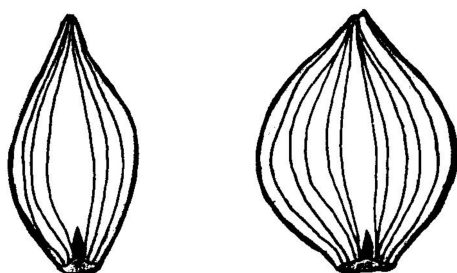


Рис. 2. Схемы строения луковиц генеративных особей *Ornithogalum umbellatum* L.:

А – в возрасте 4-х, Б – 6-ти лет.

Выводы

В условиях интродукции в Донецком ботаническом саду структурные признаки *O. umbellatum* характеризуются 4-мя уровнями внутривидовой изменчивости – от очень низкого до высокого. Установлено, что фенотипическая пластичность в наибольшей степени касается вегетативных органов, обеспечивающих адаптацию вида при интродукции, а признаки генеративных органов, более жестко детерминированные генетически, сравнительно стабильны. Неоднозначность характера варьирования таких признаков генеративных органов, как размеры цветоноса, цветоножки, цветка и его частей объясняется коадаптацией растений и насекомых-опылителей. Низкий уровень варьирования таких признаков, как высота луковицы, количество листьев, размеры цветоноса, цветка, плода и семени, предположительно, является характерной видовой особенностью.

Анализ фенотипической изменчивости в интродукционной популяции *O. umbellatum* позволил предположить зависимость наиболее вариабельных его признаков от календарного возраста зрелых генеративных особей, а также от экологических условий произрастания, главным образом, температурного режима в период активной вегетации. Учет этих закономерностей при формировании экспозиций с участием *O. umbellatum* позволит существенно увеличить их декоративные качества.

1. Зайцев Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений / Г.Н. Зайцев. – М.: Наука, 1983. – 272 с.
2. Кордюм Є.Л. Фенотипічна пластичність у рослин: загальна характеристика, адаптивне значення, можливі механізми, відкриті питання / Є.Л. Кордюм // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 58, № 2. – С.141–151.
3. Крашенинников И.М. Род *Ornithogalum* L. / Ипполит Михайлович Крашенинников // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – Т. 4. – С. 379 – 392.
4. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. – Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1975. – С. 3–14.
5. Павлова М.А. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков *Ornithogalum fimbriatum* Willd. в условиях Донецкого ботанического сада НАН Украины / М.А. Павлова // Відновлення порушених природних екосистем: Мат. третьої міжнар. наук. конф. (м. Донецьк, 7–9 жовтня 2008 р.). – Донецьк: Б.в., 2008. – С. 431–435.
6. Павлова М.А. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков *Ornithogalum refractum* Schlecht. в условиях Донецкого ботанического сада НАН Украины / М.А. Павлова // Промышленная ботаника. – 2009. – Вып. 9. – С. 164–169.

7. Павлова М.А. Особенности формирования интродукционных популяций некоторых видов рода *Ornithogalum* L. в условиях юго-востока Украины / М.А. Павлова // Промышленная ботаника. – 2010. – Вып. 10. – С. 90–95.
8. Плохинский Н.А. Математические методы в биологии / Николай Александрович Плохинский. – М.: Изд-во Московск. гос. ун-та, 1978. – 265 с.
9. Симоненко В.Д. Фізико-географічне районування Донбасу для цілей сільського господарства / Володимир Дмитрович Симоненко. – Донецьк: Донбас, 1972. – 120 с.
10. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов / Армен Леонович Тахтаджян – Л.: Наука, 1987. – 440 с.
11. Холина А.Б. Внутривидовая изменчивость дальневосточного эндемика *Oxytropis chankaensis* / А.Б. Холина, С.К. Холин // Экология. – 2008. – №1. – С. 16–22.
12. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции / Иван Иванович Шмальгаузен. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – 396 с.
13. Яблоков А.В. Популяционная морфология как новая ветвь эволюционной морфологии / А.В. Яблоков // Морфологические аспекты эволюции: К 90-летию со дня рождения Б.С. Матвеева. – М.: Наука, 1980. – С. 65–73.
14. Littlejohn G.M. Evaluation of *Ornithogalum* genebank accessions for some characteristics of importance for breeding cut flowers or pot plants / G.M. Littlejohn, L.M. Blomerus // Genetic Resources and Crop Evolution. – 1997. – Vol. 44. – № 3. – P. 227–234.
15. Pigliucci M. Implications of phenotypic plasticity for numerical taxonomy of *Ornithogalum montanum* (Liliaceae) / M. Pigliucci, M. G. Politi, D. Bellincampi // Canadian Journal of Botany. – 1991. – Vol. 69, № 1. – P. 34–38.
16. Ramesar-Fortner Nicole S. Phenotypic plasticity in leaves of four species of arctic *Festuca* (Poaceae) / Nicole S. Ramesar-Fortner, Nancy G. Dengler, Susan G. Aiken // Canadian Journal of Botany. – 1995. – Vol. 73, № 11. – P. 1810–1823.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 12.08.2011

УДК 581.15:635.9:581.522.4 (477.60)

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
ORNITHOGALUM UMBELLATUM L. В УСЛОВИЯХ ДОНЕЦКОГО БОТАНИЧЕСКОГО
САДА НАН УКРАИНЫ
М.А. Павлова

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Рассмотрены особенности варьирования морфологических признаков *Ornithogalum umbellatum* L. в интродукционной популяции Донецкого ботанического сада. Установлено, что фенотипическая пластичность данного вида в наибольшей степени касается вегетативных органов, обеспечивающих его адаптацию при интродукции; признаки генеративных органов более стабильны. Выявлена зависимость изученных признаков от экологических условий произрастания и календарного возраста зрелых генеративных особей.

UDC 581.15:635.9:581.522.4 (477.60)

INTRASPECIFIC VARIATION OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS
OF *ORNITHOGALUM UMBELLATUM* L. UNDER CONDITIONS
OF DONETSK BOTANICAL GARDEN OF NAS OF UKRAINE
M.A. Pavlova

Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

The peculiarities of variation of morphological characters of *Ornithogalum umbellatum* L. in introductive population of Donetsk botanical garden have been investigated. It has been stated that the phenotypic plasticity of this species is mostly related to vegetative organs providing its adaptation in the course of introduction. Features of generative organs are more stable. It has been revealed that the investigated characters depend on the environmental conditions of growth and the calendar age of ripe generative specimen.