

Е.П. Сулова

ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕРАТИВНОЙ ФАЗЫ РАЗВИТИЯ У ВИДОВ РОДА *PICEA* DIETR., ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ДОНЕЦКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ НАН УКРАИНЫ

интродукция, кульминация текущего прироста в высоту, фаза репродукции, стробилы, уровень генеративного развития

Все основные этапы индивидуального развития, последовательность возрастных и морфофизиологических этапов, характер приспособительных реакций являются наследуемыми признаками и воспроизводятся из поколения в поколение. В результате образования семян обеспечивается высшая форма размножения, при которой вновь возникающее потомство обладает повышенной жизненностью и более богатой (материнской и отцовской) наследственностью [17]. Процессы генеративного развития генетически детерминированы, вместе с тем, конкретные условия жизни накладывают существенный отпечаток на эти процессы. В некоторых случаях, в частности, при интродукции, растения могут утрачивать способность к размножению [4, 12, 16].

Жизнь растений в условиях постоянно меняющихся благоприятных и губительных факторов внешней среды связана с выработкой у растительных организмов внутренних механизмов целесообразной адаптации жизнедеятельности к условиям существования. Такая адаптация, в частности, выражена в наличии у растений интегрированных регуляторных систем. Эти системы регуляции обеспечивают, с одной стороны, наиболее целесообразную корреляцию повседневного метаболизма с условиями существования и, с другой стороны, наиболее выгодный путь осуществления индивидуального развития организма в зависимости от внешних факторов и внутреннего физиологического состояния организма [18].

Особой сложностью и многообразием форм отличаются внутренние механизмы, регулирующие переход растений от вегетативного развития к генеративному [8]. Анализ механизмов регуляции перехода растений от вегетации к цветению показывает, что регуляция зацветания осуществляется комплексом взаимосвязанных механизмов, работающих на разных уровнях: организм – среда, на организменном уровне, на внутриклеточном и геномном [2]. При переходе растений от вегетации к зацветанию важную роль играют системы гормональной регуляции цветения, а также взаимодействие регуляторных веществ гормональной и ингибиторной природы [1, 10]. Среди регуляторных систем развития, контролирующих переход растений к генеративной фазе наиболее изученными являются системы возрастного контроля цветения и системы экологической регуляции цветения (температурная, фотопериодическая и др.) [19].

В настоящее время нет точных физиологических критериев, определяющих переход растений от ювенильности к состоянию цветочной спелости. Ясно, что основным регулирующим фактором развития служат внутренние возрастные изменения неизвестной природы, происходящие в организме [3, 9]. Регуляторные системы возрастного контроля цветения определяют выбор момента в ходе возрастной кривой роста и индивидуального развития организма, когда для особи данного вида наиболее целесообразно переходить от вегетативного развития к генеративному [21, 23]. Этот контроль определяет длительность

ювенильного периода, который начинается с прорастания семян и завершается появлением способности к генеративному развитию [17].

Для осуществления возрастного контроля цветения не требуется специальных внешних сигналов, необходимых для экологической регуляции цветения. Вместе с тем, согласно представлениям некоторых исследователей, у ряда видов длительность ювенильного периода может регулироваться фотопериодом и температурой [19]. Проблеме возрастного контроля развития, а также влиянию внешних факторов на скорость возрастных изменений посвящен ряд работ [3, 9, 20].

При интродукции в растительном организме наблюдается дисгармония между различными его функциями и, по словам В.П. Малеева [13], наиболее часто – между вегетативным и репродуктивным развитием [5, 14, 19].

Ряд авторов в качестве критерия адаптации растений в условиях интродукции выделяют наличие генеративной фазы в их развитии [7, 11]. Исходя из этого, целью нашей работы было изучение периода вступления растений в генеративную фазу в условиях юго-востока Украины, а также анализ уровня генеративного развития для оценки успешности их интродукции.

Наблюдения проводились в период с 1992 по 2001 гг. в дендрарии Донецкого ботанического сада НАН Украины (ДБС). Объектом исследований были 15 видов и форм рода *Picea* Dietr., произрастающие в коллекции ДБС: *Picea abies* (L.) Karst., *P. a. f. pyramidalis gracilis* hort, *P. a. f. virgata* (Jacques) Th. Fries., *P. ajanensis* (Lindl. & Gord, *P. asperata* Mast., *P. engelmannii* Engelm., *P. glauca* (Moech) Voss, *P. g. f. conica* Rehd., *P. marina* (Mill.) B.S.P., *P. omorica* (Pancic) Purkyne, *P. pungens* Engelm., *P. p. f. glauca* Reg., *P. rubra* (Dur.) Link, *P. schrenkiana* Fisch. & C.A. Mey. Уровень генеративного развития устанавливали в соответствии со шкалой, разработанной Г.М. Козубовым [6].

Известно, что в естественных условиях произрастания растения обычно вступают в фазу репродукции после кульминации текущего прироста в высоту [18]. Этот процесс наследственно детерминирован, но в значительной степени зависит от климатических, эдафических и фитоценологических условий. Чем хуже эти условия, тем позже наступает кульминация текущего прироста в высоту и, соответственно, растение позже вступает в фазу семеношения.

Начало цикла репродукции растений относительно возраста кульминации текущего прироста их в высоту можно разделить на три группы:

I. Растения, образующие генеративные почки до достижения ими возраста кульминации текущего прироста в высоту.

II. Растения, вступающие в фазу репродукции в возрасте кульминации текущего прироста.

III. Растения, переходящие к фазе репродукции после наступления кульминации текущего прироста [22].

При анализе зависимости наступления генеративной фазы у интродуцированных видов рода *Picea* от возраста кульминации текущего прироста в высоту установлено, что в условиях Донецкого ботанического сада НАН Украины из 15 видов и форм три вида не достигли возраста кульминации текущего прироста в высоту и не вступили в генеративную фазу (20% от общего количества видов) (табл. 1). У пяти видов (33%) первое появление стробиллов наступило раньше возраста кульминации текущего прироста в высоту, четыре вида (27%) рода *Picea* начали формировать стробиллы в возрасте кульминации текущего прироста, а три вида (20%) вступают в фазу репродукции позже кульминации текущего прироста в высоту. Таким образом, вступление в фазу репродукции видов рода *Picea*, до достижения ими возраста кульминации

Таблица 1. Уровень генеративного развития интродуцированных видов рода *Picea* Dietr. в условиях Донецкого ботанического сада НАН Украины

Вид	Возраст деревьев, лет	Возраст первого появления стробилов, лет	Возраст кульминации текущего прироста, лет	Уровень генеративного развития, балл
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	24	16	18	4
<i>P. a. f. pyramidalis gracilis</i> hort.	16	—	—	1
<i>P. a. f. virgata</i> (Jacques) Th. Fries.	25	18	19	3
<i>P. ajanensis</i> (Lindl. & Gord) Fisch. ex. Carr.	26	20	18	4
<i>P. asperata</i> Mast.	20	15	15	4
<i>P. engelmannii</i> Engelm.	15	14	—	3
<i>P. glauca</i> (Moech) Voss	28	19	16	4
<i>P. g. f. conica</i> Rehd.	15	—	—	1
<i>P. mariana</i> (Mill.) B.S.P.	23	16	20	3
<i>P. obovata</i> Ledeb.	21	15	14	4
<i>P. omorica</i> (Pancic) Purkyne	29	20	20	4
<i>P. pungens</i> Engelm.	27	20	20	4
<i>P.p. f. glauca</i> Reg.	24	20	20	4
<i>P. rubra</i> (Dur.) Link	14	—	—	1
<i>P. schrenkiana</i> Fisch. & C.A. Mey.	24	18	20	3

Таблица 2. Качество семян видов рода *Picea* Dietr., интродуцированных в Донецком ботаническом саду НАН Украины

Вид	Масса 1000 шт. семян, г	Всхожесть, %
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	5,6 ± 0,87	35
<i>P. ajanensis</i> (Lindl. & Gord) Fisch. ex. Carr.	2,2 ± 0,76	7
<i>P. asperata</i> Mast.	3,1 ± 0,53	12
<i>P. glauca</i> (Moech) Voss	2,5 ± 0,40	8
<i>P. obovata</i> Ledeb.	4,2 ± 1,32	12
<i>P. omorica</i> (Pancic) Purkyne	2,3 ± 0,58	10
<i>P. pungens</i> Engelm.	4,2 ± 1,07	52
<i>P. g. f. glauca</i> Reg.	4,0 ± 0,95	38

текущего прироста в высоту может свидетельствовать об отрицательном влиянии природно-климатических и экологических факторов на физиологические процессы, ответственные за переход растений к генеративной фазе. У видов, вступивших в фазу репродукции, после наступления возраста кульминации текущего прироста в высоту интенсивность ростовых процессов снижается и создаются условия для развития репродуктивных процессов. Исходя из этого, можно отметить, что у этой части интродуцированных видов переход от прегенеративного периода онтогенеза к репродуктивному происходит в соответствии с закономерностями развития растений в условиях естественного произрастания и является доказательством соответствия условий интродукции условиям их природных ареалов.

Кроме того, установлено, что за десятилетний период у восьми видов из 15 в разные годы формировались доброкачественные семена, масса 1000 штук семян и всхожесть которых приведены в таблице 2. Эти виды составляют 53% от общего количества интродуцированных видов рода *Picea*. Всхожесть семян колеблется от 7% у *Picea ajanensis* до 52% у *P. pungens*. Полученные данные позволяют определить уровень генеративного развития этих растений, используя шкалу, разработанную Г.М. Козубовым [6]. Согласно его шкалы интродуцированные растения можно подразделить на несколько групп:

1. Интродуценты, достигшие половой зрелости, но не образующие генеративных почек.
2. Интродуценты, вступившие в генеративную фазу, но образующие неполноценные семена.
3. Интродуценты, вступившие в генеративную фазу и образующие жизнеспособные семена хотя бы в наиболее благоприятные по метеорологическим условиям годы [20].

Установлено, что из 15 видов и форм, проходящих интродукционное испытание в Донецком ботаническом саду НАН Украины 11 вступили в генеративную фазу развития. Из них три вида относятся к третьему и восемь видов – к четвертому уровню генеративного развития.

Таким образом, для 3 видов и форм изученных интродуцированных видов условия юго-востока Украины являются экстремальными и оказывают отрицательное влияние на процессы генеративного развития, в результате чего образуются неполноценные семена. Восемь видов рода *Picea* проходят все стадии онтогенеза, включая и генеративную фазу. Это свидетельствует об устойчивости данных видов к условиям юго-востока Украины и успешной интродукции их в регионе.

1. Баврина Т.В., Константинова Т.Н., Аксенова Н.П. Цветение растений и его регуляция // Биология развития растений. – М.: Наука, 1975. – С. 158-182.
2. Вестхофф П., Йеске Х., Юргенс Г., Клопштех К., Линке Г. Молекулярная физиология развития растений. От гена к растению. – Штуттгарт: Георг Тиме, 1996. – 192 с.
3. Гупало П.И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. – М.: Наука, 1969. – 150 с.
4. Казарян В.О. Физиологические основы онтогенеза растений. – Ереван: Изд-во АН Армянской ССР, 1959. – 426 с.
5. Келлер Б.А. Основы эволюции растений. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 207 с.
6. Козубов Г.М. Биология плодоношения хвойных на Севере. – М.: Наука, 1974. – 133 с.
7. Кожно Н.А. К методике оценки успешности интродукции листопадных растений / Теории и методы интродукции растений и зеленого строительства. – Киев: Наук. думка, 1980. – С. 52-53.
8. Крекуле Я. Фотопериодическая регуляция цветения: типы сигналов и их роль // Физиология растений. – 1997. – Т. 44. – № 1. – С. 146-155.
9. Кренке Н.Б. Теория циклического старения и омоложения растений и ее практическое применение. – М.: Сельхозгиз, 1940. – 139 с.
10. Ланг А.Г. Гормональная регуляция цветения растений // Первое Чайлахянское чтение. – М.: РАН, 1994. – С. 27-59.
11. Лапин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродуцированных древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. – М.: Б. и., 1973. – С.7-67.
12. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. – М.: Наука, 1981. – 95 с.

13. Малеев В.П. Теоретические основы акклиматизации растений // Приложение к Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. - Л.: Б. и., 1933. - 262 с.
14. Некрасов В.И. Роль семенной репродукции в оценке степени акклиматизации // Ритм роста и развития интродуцентов. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. 13-15 марта 1973. - М: Б. и., 1973. - С. 90-93.
15. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. - М.: Изд-во АН СССР, 1963. - 196 с.
16. Ситник К.М. Цілісність рослинного організму // Укр. ботан. журн. - 2001. - Т. 58. - № 3. - С. 292-301.
17. Чайлахян М.Х. Основные закономерности онтогенеза высших растений. - М.: Изд-во Всесоюзн. ботан. общ-ва, 1958. - 190 с.
18. Чайлахян М.Х. Факторы генеративного развития // XXV Тимирязевское чтение. - М.: Наука, 1964. - 103 с.
19. Чайлахян М.Х. Цветение и фотопериодизм растений // Успехи современной биологии. - 1970. - Т. 69. - № 2. - С. 306.
20. Чайлахян М.Х., Хрянин В.Н. Пол растений и его гормональная регуляция. - М.: Наука, 1982. - 173 с.
21. Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. - М.: Наука, 1988.
22. Шкутко Н.В. Хвойные Белоруссии. - Минск: Наука и техника, 1991. - 264 с.
23. Bernier G., Havelange A., Houssa Cl., Petitjean A., Lejeune P. Physiological Signals That Induce Flowering // The Plant Cell. - 1993. - № 5. - P. 1147.

ДБС НАН України

Получено 11.01.2002

УДК 634.942:581.14:581.522.4:582.475(477.60)

Изучение генеративной фазы в развитии видов рода *Picea* Dietr., интродуцированных в Донецком ботаническом саду НАН Украины / Суслова Е.П. // Промышленная ботаника. - 2001. - Вып.2. - С. 123-127.

Представлены результаты десятилетнего изучения генеративного развития 15 видов рода *Picea* Dietr., интродуцированных на юго-востоке Украины. Проведен анализ вступления растений в фазу репродукции в зависимости от возраста кульминации текущего прироста в высоту. Установлен уровень генеративного развития видов. Отмечено, что восемь интродуцированных видов формируют полноценные семена. Сделан вывод о том, что виды, относящиеся к четвертому уровню генеративного развития, являются устойчивыми в условиях юго-востока Украины и могут быть успешно использованы в озеленении.

Табл. 2. Библиогр.: 23

UDC 634.942:581.14:581.522.4:582.475(477.60)

The generative development of the genus *Picea* Dietr. species under introduction in the Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. Sci. of Ukraine / Suslova E.P. // Industrial botany. - 2002. - V.2. - P. 123-127.

The results of the ten-year study of the generative development of the 15 genus *Picea* Dietr. species under introduction in the Ukrainian south-east are presented. Analysis of the plants entering into the reproductive phase has been performed depending on the age of culmination of the current height increment. Level of generative development of the species has been determined. It have been indicated that eight of the introduced species produced full value seeds. The conclusion is being made as for the species of the fourth stage of generative development being tolerant under the conditions of the Ukraine's south-east and can be employed in landscape gardening.

Tabl. 2. Bibliogr.: 23.