

Биологические особенности цветения генетической коллекции растений семейства Onagraceae Juss. в условиях лесостепи Западной Сибири**Biological features of flowering of the genetic collection of plants of the family Onagraceae Juss. in the forest-steppe conditions of Western Siberia**

Королева Е. В.

Koroleva E. V.

Новосибирский государственный аграрный университет, г. Новосибирск, Россия. E-mail: coroleva-nsk@yandex.ru
Novosibirsk State Agricultural University, Novosibirsk, Russia

Реферат. Приводятся данные о сроках наступления фенологических фаз и продолжительности периода цветения генетической коллекции однолетних цветочных растений семейства Onagraceae Juss. трех секций: *Rhodanthos*, *Godetia* и *Phaeostoma* родового комплекса *Clarkia* Pursh., вне их естественных мест обитания (*ex situ*), на коллекционном участке Новосибирского государственного аграрного университета. В результате оценки феноспектров цветения секций *Clarkia* были выявлены два срока цветения. Виды распределились на летнецветущие растения *C. purpurea* из секции *Godetia* – с продолжительностью вегетации 102 ± 2 дня и летне-осенние *C. amoena* и *C. amoena* subsp. *Lindleyi* из секции *Rhodanthos* с продолжительностью вегетации 123 ± 2 дня и цветущий в течение всего периода вид *C. unguiculata* из секции *Phaeostoma* с продолжительностью вегетации – 126 ± 2 дня. Корреляционный анализ показал высокую зависимость периодов роста и развития видов *Clarkia* от суммы биологически активных температур > 10 °C (0,77 – 0,99). *C. purpurea* из секции *Godetia* обладает наибольшим адаптационным потенциалом к местным климатическим условиям, ей для роста и развития требуется наименьшая сумма биологически активных температур вегетационного периода (1903 °C), чем двум другим секциям: *Phaeostoma* (2090 °C), *Rhodanthos* (2188 °C). Установлено, что все изученные виды *Clarkia* характеризуются продолжительным цветением в условиях лесостепи Западной Сибири, являются перспективными для городского озеленения, отличаются возможностью посевом семян в открытый грунт и пригодны для цветников непрерывного цветения.

Ключевые слова. Интродукция, климат, корреляция, озеленение, продолжительность и сроки цветения, селекция, сумма биологически активных температур, феноритмотипы, *Clarkia*, Onagraceae.

Summary. Data on the timing of the onset of phenological phases and the duration of the flowering period of the genetic collection of annual flowering plants from three sections of the family Onagraceae Juss. are presented: *Rhodanthos*, *Godetia* and *Phaeostoma* of the *Clarkia* Pursh. generic complex, outside their natural habitats (*ex situ*), on the collection site of the Novosibirsk State Agrarian University. As a result of the evaluation of the flowering phenomena of *Clarkia* sections, two flowering periods were identified. The species were distributed into summer-flowering plants *C. purpurea* from the *Godetia* section – with a vegetation duration of 102 ± 2 days and summer-autumn *C. amoena* and *C. amoena* subsp. *Lindleyi* from the *Rhodanthos* section with a vegetation duration of 123 ± 2 days and a species of *C. unguiculata* blooming throughout the period from the *Phaeostoma* section with a vegetation duration of 126 ± 2 days. Correlation analysis showed a high dependence of the growth and development periods of *Clarkia* species on the sum of biologically active temperatures > 10 °C (0.77 – 0.99). *C. purpurea* from the *Godetia* section has the greatest adaptive potential to local climatic conditions, it requires the least amount of biologically active temperatures of the growing season (1903 °C) for growth and development than two other sections: *Phaeostoma* (2090 °C), *Rhodanthos* (2188 °C). Thus, all three sections of the *Clarkia* family Onagraceae Juss. they are characterized by prolonged flowering in the conditions of the forest-steppe of Western Siberia, are promising for urban gardening, differ in the possibility of sowing seeds in the open ground and are suitable for flower beds of continuous flowering.

Key words. Introduction, climate, *Clarkia*, correlation, duration and timing of flowering, landscaping, Onagraceae, phenorhythmotypes, selection, sum of biologically active temperatures.

Введение. Для расширения ресурсов однолетних декоративных растений, используемых в озеленении города Новосибирска, необходимо увеличение ассортимента культивируемых интродуцентов и изучение адаптационных возможностей перспективных видов с учетом климатических факторов. Мы полностью согласны с мнением О. Ю. Васильевой, считающей, что «определение сумм эффективных температур, необходимых для наступления конкретных фенофаз, дает наиболее полное представление об адаптивных возможностях интродуцентов» (Васильева, 2017, с. 14). В настоящее время связь между наступлением фенологических фаз, особенно началом цветения и местными климатическими условиями привлекает пристальный интерес у ученых экологов и эволюционных биологов, так как количественные оценки чувствительности даты цветения к географическим вариациям климатических условий или к межгодовым изменениям климата за последнее столетие могут быть использованы для прогнозирования видоспецифических сдвигов даты цветения в ответ на предстоящее потепление климата (Wolkovich et al., 2012; Willis et al., 2017; Park et al., 2020). В своей работе С. Дж. Мазер и другие исследователи отметили, что модели цветения на уровне сообщества изменятся в ответ на изменение климата (Mazer et al., 2021). И. Лачер, М. В. Шварц считают, что изменение климата уже влияет на глобальную экологию, усугубляя антропогенную утрату биоразнообразия с потенциально разрушительными последствиями. Первым шагом к устранению воздействия изменения климата на охрану природы является более глубокое понимание того, как и в какой степени это повлияет на виды (Lacher, Schwartz, 2016).

Поэтому изучение сроков наступления фенологических фаз и продолжительности периода цветения генетической коллекции однолетних цветочных растений семейства *Onagraceae* Juss. в условиях лесостепи Западной Сибири является актуальным и важным фактором для сохранения биологического разнообразия видов и подбора родительских пар при создании сортов с устойчивыми сроками цветения для местного климата. Виды семейства *Onagraceae* распространены по всему миру, при этом большинство видов – это эндемики западной части Северной Америки. За последние несколько десятилетий семейство *Onagraceae* являлось модельной системой для изучения эволюции растений и включает в себя 7 триб, около 674 видов, распространенных по всему миру, из 17 родов (Levin et al., 2004). По мнению О. А. Сорокопудовой, «создание коллекций родовых комплексов позволяет выделять и грамотно внедрять лишь наиболее адаптивные к условиям регионов виды и сорта декоративных растений из огромного их разнообразия, тем самым снижая риск ошибок, повышая эффективность вложений в сфере жилищно-коммунального хозяйства» (Сорокопудова, 2020, с. 35).

Целью нашего исследования было изучение биологических особенностей цветения у представителей трех секций: *Rhodanthos* (Fischer et C. A. Meyer) P. H. Raven, *Godetia* (Spach) F. H. Lewis et M. E. Lewis и *Phaeostoma* (Spach) F. H. Lewis et M. E. Lewis родового комплекса *Clarkia* Pursh. (кларкия) из семейства *Onagraceae*, вне их естественных мест обитания (*ex situ*) на коллекционном участке Новосибирского государственного аграрного университета и отбор перспективных декоративно-ценных видов для использования в озеленении лесостепной зоны Западной Сибири.

В рамках данной работы рассматриваются следующие задачи:

- 1) изучение феноритмов цветения различных видов однолетних цветочных растений рода *Clarkia* на базе Новосибирского ГАУ;
- 2) продолжительность периода цветения в зависимости от суммы биологически активных температур;

Объекты и методы исследования. Объектом данного исследования стала генетическая коллекция видов, подвидов и сортов декоративно-цветущих однолетних растений из семейства *Onagraceae* (кипрейные):

1. Секция *Rhodanthos* представляет наибольший декоративный интерес многообразием сортов и окрасок и размером цветка (диаметр: 5,5–8,0 см), бутоны прямостоячие, главный стебель от прямостоячего до лежачего, габитус от сомкнутого пирамидального до широко раскидистого:

- 1) *Clarkia amoena* (Lehm.) A. Nelson et J. F. Macbr.
- 2) *Clarkia amoena* subsp. *lindleyi* (Douglas) F. H. Lewis et M. E. Lewis;

2. Секция *Godetia* – отличается узкопирамидальным габитусом куста и декоративными лиловыми цветками с ярким красновато-фиолетовым пятном у дистального края лепестка и основания (диаметр: 3,5 см), бутоны прямостоячие:

- 1) *Clarkia purpurea* (Curtis) A. Nelson et J. F. Macbr.;

3. Секция *Phaeostoma* отличается наиболее продолжительным цветением, разнообразием форм и окрасок цветка (диаметр: 2,5–3,0 см), бутоны поникающие:

- 1) *Clarkia unguiculata* Lindl.

Исходные образцы семян генетической коллекции видов рода *Clarkia* были получены путем международного обмена семенами между ботаническими садами и приобретения семян сортообразцов кларкии от различных семенных компаний.

Многофакторный мелкоделяночный опыт с 4 повторениями закладывался на коллекционном участке кафедры растениеводства и кормопроизводства УИХ «Сад Мичуринцев» Новосибирского государственного аграрного университета с рендомизированным размещением. Схема опыта в 2020–2022 гг. 0,5 x 1,2 м. Наблюдения проводились на 10–20 контрольных растениях, типичных по форме и габитусу для популяций выделенных секций семейства Onagraceae. Процесс цветения изучался в ходе морфогенеза – от прорастания семени. Фазу бутонизации отмечали на VIII этапе органогенеза, когда органы цветка полностью сформированы и готовы к началу цветения. Начало цветения отмечали при растрескивании бутона и появлении окрашенных лепестков цветка, полное цветение отмечали на IX этапе органогенеза при полном раскрытии цветка и готовности к оплодотворению, конец цветения отмечали при начале усыхания лепестков цветка и потери декоративности – X этап органогенеза (рост плода). Фенологические данные были обработаны при помощи методов математической статистики ANOVA, приводятся средние значения за 3 последних года. Среднее количество растений в популяциях колебалось от 80 до 350 в разные годы. Теплообеспеченность вегетационных периодов *Clarkia* за годы исследования определялась по данным метеостанции в Огурцово. Район проведения эксперимента, по многолетним данным, считается умеренно теплым, с суммой активных температур выше +10 °C – 1800 – 1950 °C и недостаточно увлажненным (ГТК 0,9–1,2).

Результаты и обсуждение. Анализ биологических особенностей цветения генетической коллекции растений семейства Onagraceae, основанный на фенологических наблюдениях, позволил выделить средние даты цветения в популяциях и установить продолжительность периода декоративности (табл. 1, рис. 1).

Таблица 1

Биологические особенности цветения генетической коллекции растений семейства Onagraceae Juss. (средние значения за 3 года)

Фаза цветения	Секция			НСР
	<i>Rhodanthos</i>	<i>Godetia</i>	<i>Phaeostoma</i>	
Бутонизация	19 VII ± 2	03 VII ± 2	05 VII ± 2	3,20
Начало цветения	21 VII ± 2	5 VII ± 2	06 VII ± 2	3,23
Массовое цветение	10 VIII ± 2	15 VII ± 2	20 VII ± 2	4,13
Конец цветения	10 IX ± 2	03 IX ± 2	17 IX ± 2	4,14
Продолжительность цветения до потери декоративности (количество суток)	65	60	82	4,13

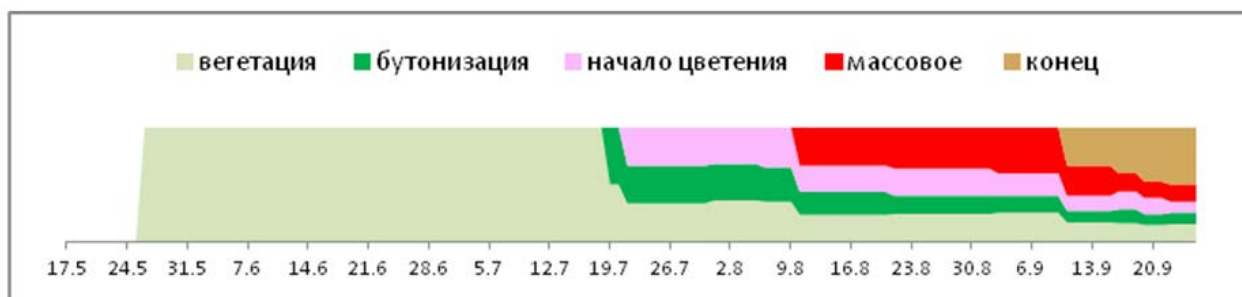
Феноспектры цветения видов и подвидов из трех секций *Clarkia* семейства Onagraceae показали, что самое продолжительное и растянутое по времени цветение наблюдается у растений *C. unguiculata* из секции *Phaeostoma*, самое раннее, дружное и относительно короткое цветение наблюдалось у растений *C. purpurea*, у которой семенные коробочки созревают и раскрываются еще в поле, средняя продолжительность цветения наблюдалась у растений *C. amoena* и *C. amoena* subsp. *lindleyi*. При этом продолжительность жизни цветка у растений: *C. unguiculata* составляет 4–6 дней, *C. purpurea* – 3–5 дней, *C. amoena* и *C. amoena* subsp. *lindleyi* – 6–10 дней в зависимости от погодных условий в жаркие и сухие дни процесс цветения ускоряется. Этот факт подтверждается и в исследованиях С. Дж. Мазера и его коллег, которые отмечали, что *C. unguiculata*, зацветает примерно на 3,5 дня позже, чем *C. cylindrica* (Mazer S. J. et al., 2021). В условиях лесостепи Западной Сибири мы наблюдаем, что цветение *C. purpurea* опережает на 2 дня *C. unguiculata*.

По срокам цветения секций *Clarkia* (при среднем сроке посева семян в грунт 16–17 мая) мы выделяли два основных феноритмотипа: летний (цветение в июле – августе) и летне-осенний (цветение в августе–сентябре), при этом *C. unguiculata* из секции *Phaeostoma* обладает растянутостью цветения в пространстве и на побегах разных порядков и цветет в течение всего периода (табл. 2).

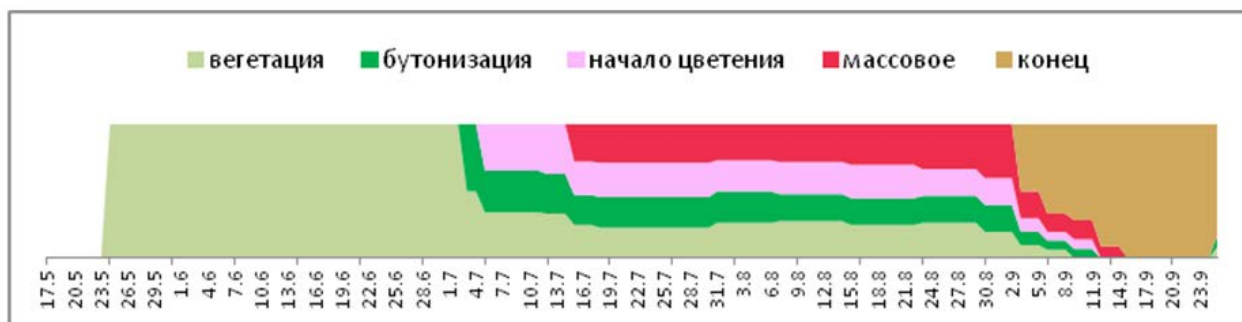
Таблица 2

Феноритмотипы цветения секций *Clarkia* сем. Onagraceae

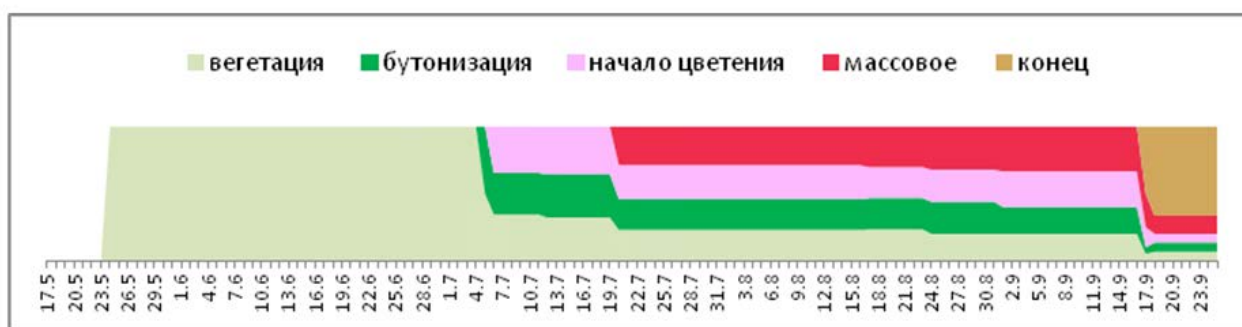
Секция (виды)	Сроки цветения	Феноритмотип
Godetia (<i>C. purpurea</i>)	Июль – август	Летний
Rhodanthos (<i>C. amoena</i> , <i>C. amoena</i> subsp. <i>lindleyi</i>)	Август – сентябрь	Летне-осенний
Phaeostoma (<i>C. unguiculata</i>)	Июль – сентябрь	В течение всего периода



а) *Rhodanthos*



б) *Godetia*



в) *Phaeostoma*

Рис. 1. Феноспектры цветения секций *Clarkia* семейства Onagraceae: а) *Rhodanthos*; б) *Godetia*; в) *Phaeostoma*.

На сроки и продолжительность цветения видов кларкии из трех различных секций семейства Onagraceae сильно влияет гидротермический режим, особенно это проявляется в условиях лесостепи Западной Сибири в континентальном климате. *Clarkia*, родина которой субтропическая Калифорния (США), особенно чувствительна к температуре и влажности воздуха. С. Дж. Мазер и другие исследователи провели анализ гербарных образцов *C. unguiculata* и *C. cylindrica* (гербарии: Джемсона (JEPS), Калифорнийского университета в Беркли(UC), Ботанического сада Ранчо Санта-А-

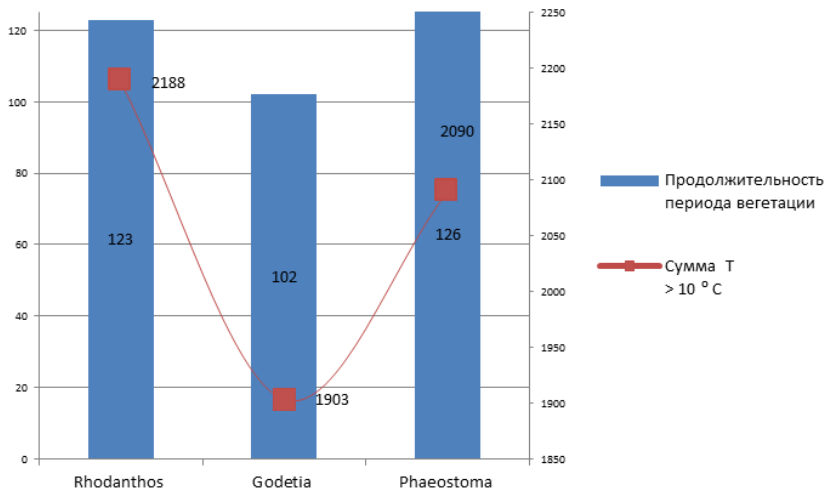


Рис. 2. Теплообеспеченность вегетационных периодов для видов растений из секций *Clarkia* (средние значения за 3 года).

C. purpurea и *C. gracilis* ssp. *tracyi* на повышение температуры (Lacher, I., M. W. Schwartz, 2016).

В данной работе мы показали влияние суммы биологически активных температур > 10 °C на периоды роста и развития растений *Clarkia* из трех различных секций семейства Onagraceae в условиях лесостепи Западной Сибири (табл. 3, рис. 2).

Анализ данных показал, что виду *C. purpurea* из секции *Godetia* требуется меньшая сумма биологически активных температур для развития, чем двум другим секциям, секции *Phaeostoma* требуется на 187 °C больше, а секции *Rhodanthos* на 285 °C соответственно, также отмечается, что более дружные всходы у растений секции *Godetia* наблюдаются в умеренно-теплый весенний период, при температуре не выше 15 °C, а в засушливые и жаркие годы наблюдаются единичные всходы. Наиболее чувствительными к теплу оказались виды из секции *Rhodanthos*, им необходимо на 367 °C больше суммы активных температур для прорастания, развития и формирования соцветия, в то время как виду из секции *Phaeostoma* требуется сумма активных температур, только на 26 °C больше. Период от начала цветения до потери декоративности характеризуется более высокими суммами биологически активных температур, необходимых для процессов оплодотворения, формирования нормально развитых плодов и созревания семян. Корреляционный анализ показал высокую зависимость периодов роста и развития видов *Clarkia* из различных секций от их теплообеспеченности – суммы биологически активных температур > 10 °C (рис. 3).

Таблица 3

Продолжительность периодов цветения и вегетации секций *Clarkia* в зависимости от суммы биологически активных температур (средние значения за 3 года)

Секция	Кол-во дней от прорастания до раскрытия первого цветка	Сумма T > 10 °C	Кол-во дней от начала цветения до потери декоративности	Сумма T > 10 °C	Продолжительность периода вегетации	Сумма T > 10 °C
<i>Rhodanthos</i>	58 ± 2	1117	65 ± 2	1071	123 ± 2	2188
<i>Godetia</i>	42 ± 2	750	60 ± 2	1153	102 ± 2	1903
<i>Phaeostoma</i>	44 ± 2	776	82 ± 2	1314	126 ± 2	2090
НСР	2,2678		1,9039		1,9039	

Выводы. Привлечение в озеленение лесостепной зоны Западной Сибири интродуцированных видов *Clarkia* из секций *Godetia*, *Rhodanthos* и *Phaeostoma* семейства Onagraceae Juss., максимально

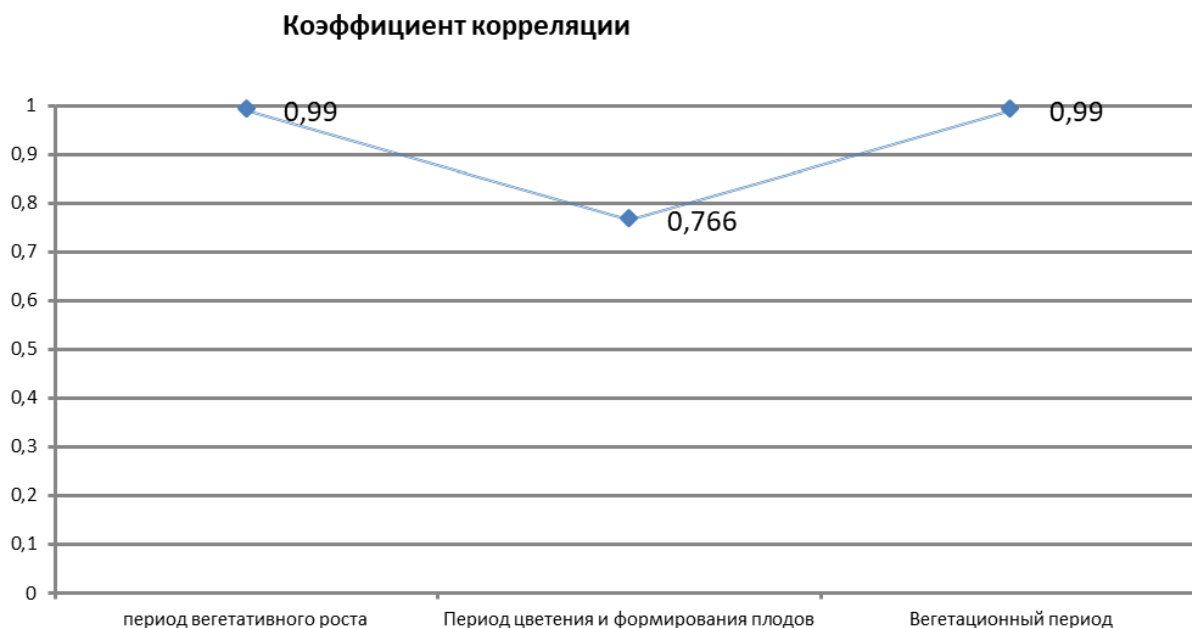


Рис. 3. Зависимость периодов роста и развития *Clarkia* от суммы эффективных температур > 10 °С.

адаптированных к местным климатическим условиям и проявляющих свои биологические, декоративные и хозяйственно-ценные свойства, будет обогащать ресурсы используемых декоративно цветущих летников и способствовать сохранению биологического разнообразия.

В результате оценки феноспектров цветения секций *Clarkia* были выявлены два срока цветения. Виды распределились на летнецветущие растения *C. purpurea* из секции *Godetia* с продолжительностью вегетации 102 ± 2 дня и летне-осенние *C. amoena* и *C. amoena* subsp. *lindleyi* из секции *Rhodanthos* с продолжительностью вегетации 123 ± 2 дня и цветущую в течение всего периода *C. unguiculata* из секции *Phaeostoma* с продолжительностью вегетации – 126 ± 2 дня. Процессы цветения, оплодотворения и формирования семян у видов *Clarkia* проходят при сумме биологически активных температур: от 1071 °С – у видов секции *Rhodanthos*, 1153 °С – у видов секции *Godetia* и 1314 °С – у видов секции *Phaeostoma*. Корреляционный анализ показал высокую зависимость периодов роста и развития видов *Clarkia* от суммы биологически активных температур > 10 °С (0,77–0,99). *C. purpurea* из секции *Godetia* обладает наибольшим адаптационным потенциалом к местным климатическим условиям, ей для роста и развития требуется наименьшая сумма биологически активных температур вегетационного периода (1903 °С), чем двум другим секциям: *Phaeostoma* (2090 °С), *Rhodanthos* (2188 °С). Также необходимо отметить, что сроки наступления фенологических фаз зависят от климатических условий конкретного периода вегетации и могут незначительно варьировать от средних дат.

Таким образом, все три секции *Clarkia* семейства *Onagraceae* Juss. характеризуются продолжительным цветением в условиях лесостепи Западной Сибири, являются перспективными для городского озеленения, отличаются возможностью посевом семян в открытый грунт и пригодны для цветников непрерывного цветения.

ЛИТЕРАТУРА

Васильева О. Ю. Выявление адаптивного потенциала декоративных растений посредством эколого-географического испытания // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада, 2017. – Т. 145. – С. 11–17.

Сорокопудова О. А. Коллекции родовых комплексов как основа ассортимента для зеленого строительства и его совершенствования // Роль ботанических садов в сохранении и обогащении природной и культурной флоры: Материалы Всеросс. конф. с междунар. участием, посвящ. 20-летию Ботанического сада Северо-Восточного федерального университета имени М. К. Аммосова, Якутск, 12–16 июля 2021 г. – Якутск: Северо-Восточный федеральный университет имени М. К. Аммосова, 2021. – С. 32–36.

Lacher I., Schwartz. M. W. Empirical test on the relative climatic sensitivity between individuals of narrowly and broadly distributed species // *Ecosphere*, 2016. – Vol. 7(3). – P. 1–12.

Levin R. A., Wagner W. L., Hoch P. C., Hahn W. J., Rodrigue A. Z., Baum A. D., Katinas L., Zimmer E. A. et al. Paraphyly in Tribe Onagreae: Insights into Phylogenetic Relationships of Onagraceae Based on Nuclear and Chloroplast Sequence Data // *Systematic Botany*, 2004. – Vol. 29, №. 1. – P. 147–164.

Mazer S. J., Love N. L. R., Park I. W., Ramirez-Parada T., Matthews E. R. Phenological sensitivities to climate are similar in two *Clarkia* congeners: indirect evidence for facilitation, convergence, niche conservatism, or genetic constraints // *Madroño*, 2021. – Vol. 68. – №. 4. – P. 388–405.

Park I. W., Ramirez-Parada T., Mazer S. J. Advancing frost dates have reduced frost risk among most North American angiosperms since // *Global Change Biology*, 2020. – № 27. – P. 165–176.

Willis C. W., Ellwood E. R., Primack R. B., Davis C. C., Pearson K. D., Gallinat A. S., Yost J. M., G. Nelson et al. Old plants, new tricks: phenological research using herbarium specimens // *Trends in Ecology and Evolution*, 2017. – № 32. – P. 531–546.

Wolkovich E. M., Cook B. I., Allen J. M., Crimmins T. M., Betancourt J. L., Travers S. E., Pau S., Regetz J. et al. Experimental warming underestimates plant responses to climate warming // *Nature*, 2012. – № 485. – P. 494–497.