

УДК 582.992:581.1.14+581.6

Т.И. Фомина

T. Fomina

БИОЛОГИЯ *CAMPANULA RAPUNCULOIDES* L. В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫBIOLOGY OF *CAMPANULA RAPUNCULOIDES* L. IN THE CULTURE

Изучены онтоморфогенез, сезонный ритм развития и особенности репродуктивной биологии *Campanula rapunculoides* при интродукции в Новосибирске. Онтогенез вида включает 3 возрастных периода и 7 возрастных состояний. Сенильный период не отмечен. Сезонный ритм развития растений стабильный. Цветение и плодоношение ежегодные и обильные, самосев регулярный. *C. rapunculoides* относится к феноритмотипу длительновегетирующих летнезеленых с зимним покоем растений. Высокая семенная продуктивность вида обусловлена его биологическими особенностями (многоцветковым соцветием, многосеменным плодом, высокой фертильностью пыльцы) и реализуется благодаря соответствию сезонного ритма условиям интродукции. Оценка интродукции вида позволяет считать его перспективным малораспространенным многолетником для использования в озеленении в лесостепной зоне Западной Сибири.

Campanula rapunculoides (колокольчик рапунцелевидный) – евразийский вид с обширным дизъюнктивным ареалом. Широко распространен на большей части Западной Европы, за исключением Арктики и островов, по лесным опушкам, лугам, на окультуренных землях (Fedorov, Kovanda, 1976). Встречается во флоре Северной Америки на полях, по обочинам дорог как заносный вид из Европы (Britton, Brown, 1970). На территории СНГ область распространения вида включает Европейскую часть (кроме Крайнего Севера), Предкавказье, Кавказ, Крым, Северный Казахстан. В Сибири имеются изолированные местонахождения (Федоров, 1957; Олонова, 1996). Вид является характерным компонентом травяного покрова широколиственных лесов на территории Восточно-Европейской равнины и Крыма. В Сибири отмечен на окраинах смешанных лесов с участием березы, осины и пихты; в составе черновой тайги отсутствует. *C. rapunculoides* принадлежит к типично лесным видам, возникшим и развивавшимся в составе третичной неморальной флоры, которые характеризуются как умеренно теплолюбивые, теневыносливые мезофиты (Карпишенова, 1985).

C. rapunculoides – травянистый поликарпик. Стебли прямостоячие, простые, шероховатые, до 100 см высотой; розеточные и нижние стеблевые листья длинночерешковые, сердцевидно-яйцевидные, 4–10 см длиной и 2,5–5 см шириной; средние продолговато-яйцевидные, короткочерешковые; верхние ланцетные, сидячие; все листья по краю неравнозубчатые; цветки на коротких цветоножках, 2–2,5 см длиной, поникающие, в длинной и однобокой кисти; венчик воронковидно-колокольчатый, сине-фиолетовый, во много раз превышает по длине чашечку, не имеющую придатков. Представляет ценное декоративное, медоносное и перганосное растение, издавна известное в культуре, но малораспространенное (Крупина, 1954; Полетико, Мишенкова, 1967; Растительные ..., 1991). В Сибири очень редкий вид, нуждающийся в охране (Редкие и исчезающие ..., 1980; Биоэкологические ..., 1988).

Изучение биологии вида проводили в 1996–2001 гг. на коллекционном участке декоративных многолетников природной флоры Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск). Исследовали растения в популяциях, полученных из семян английской и немецкой репродукций. Изучены онтоморфогенез, сезонный ритм развития и особенности репродуктивной биологии вида в связи с оценкой перспективности в культуре.

Онторморфогенез. В онтогенезе вида нами установлены 3 возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный и 7 возрастных состояний: в прегенеративном периоде – проростков, ювенильное, имматурное и виргинильное; в генеративном периоде – молодых, средневозрастных и старых генеративных особей. Жизненный цикл вида в условиях культуры

проходит по неполночленному типу с невыраженным сенильным периодом.

Латентный период. Семена *C. rapunculoides* желтовато-бурые, блестящие, со средними: длиной – 1,6 мм, шириной – 0,9 мм и толщиной – 0,5 мм. Средняя масса 1000 семян составляет 188 мг. Им свойственно состояние неглубокого физиологического покоя, который устраняется путем лабораторного хранения семян. Свежесобранные семена имеют низкую всхожесть, которая в процессе теплого сухого хранения постепенно повышается. Спустя 3–4 месяца после сбора она составляет в среднем 61 %, а к концу первого года хранения достигает 90–100 %. В дальнейшем всхожесть постепенно снижается, оставаясь высокой в течение 4-х лет после сбора. В лабораторных условиях семена хорошо прорастают при температуре 17–22°C на свету. При посеве в чашки Петри прорастание начинается через 6–7 дней. Основная часть проростков появляется в первые 20 дней от начала прорастания, в дальнейшем прирост всхожести незначительный. Для повышения всхожести свежесобранных семян можно применять непродолжительную, в течение 10–20 дней, стратификацию при температуре 1–5°C. Растения этого вида при интродукции в ЦСБС характеризуются ежегодным обильным семеношением, регулярно образуют самосев. Всходы самосева появляются во второй половине мая следующего года. Таким образом, продолжительность периода первичного покоя составляет 8–9 месяцев.

Прегенеративный период. Семена *C. rapunculoides* прорастают на 10–14-й день после посева. Прорастание надземное. Проросток представляет собой одноосное розеточное растение с двумя семядолями и одним настоящим листом (табл. 1). Корневая система состоит из главного корня и нескольких боковых корней. Семядоли овальные, слегка суженные к верхушке, голые. Первый лист округло-почковидный, с заостренной верхушкой, раскрывается на 8-й день после появления всходов. Возрастное состояние проростка длится 1 месяц. Ювенильные особи имеют розеточный побег с семядолями и 2–3 настоящими листьями, более развитую стержневую корневую систему с ветвлением до корней III порядка. В возрасте 2-х месяцев семядоли отмирают, в пазухах их или первых настоящих листьев закладываются почки, из которых в дальнейшем развиваются боковые побеги. Главный корень утолщается, ветвится до корней V порядка, возникают придаточные корни на гипокотиле. Листья в числе 4–6, значительно увеличиваются в размерах. Эти признаки диагностируют имматурное возрастное состояние. Его продолжительность варьирует у особей, составляя 1–1,5 месяца.

Виргинильные растения характеризуются развитием боковых розеточных побегов, формирующих вместе с материнским розеточным побегом первичный куст. Главный побег развивает 10–19 листьев, достигая в диаметре 15–24 см. Боковые побеги в числе 1–4 и несут от 3 до

Таблица 1
Биометрические показатели растений *Campanula rapunculoides* в прегенеративном периоде

Признак / возрастное состояние		Проросток	Ювенильное	Имматурное	Виргинильное
Семядоли	длина	3,4±0,2	-	отсутствуют	отсутствуют
	ширина	2,8±0,3	-		
	черешок	1,4±0,1	-		
Листья	число	1	2,0±0,0	4,8±0,2	13,9±1,1
	длина	5,3±0,4	9,9±0,8	13,3±0,6	59,2±3,7
	ширина	4,9±0,4	8,1±1,0	14,2±0,7	65,0±4,2
	черешок	7,6±0,6	12,4±2,5	28,6±1,9	48,5±2,8
Корневая система	длина	33,1±5,5	53,8±2,6	68,6±3,5	151,7±4,5

Примечание: Размеры приведены в мм. Возрастное состояние проростка описано в возрасте 15 дней, ювенильное – 30 дней, имматурное – 60 дней, виргинильное – 3,5–4 месяцев (в конце вегетационного периода первого года жизни)

5 листочков. Дальнейшее развитие растений в первый год жизни завершается в связи с наступлением осенних заморозков. У единичных особей главный побег переходит в генеративную фазу. Особи перезимовывают с открытыми терминальными почками розеточных побегов и несколькими почками возобновления в базальной части материнского побега. Продолжительность виргинильного периода также варьирует в пределах вида, составляя у большинства особей 9–10 месяцев.

Продолжительность прегенеративного периода в условиях культуры во многом зависит от сроков и способов посева. Развитие растений из самосева и подзимних посевов семян в грунт происходит, как описано выше. При выращивании рассадным способом с посевом семян в теплице в конце марта 70 % растений зацветают в первый год, а при посеве в апреле все растения остаются виргинильными (Судакова, 1971). По нашим данным, при более позднем сроке посева в теплице с последующей пикировкой растений в грунт первый год их жизни завершается в виргинильном возрастном состоянии, и 20 % особей не вступают в генеративный период также на второй год. Это связано с тем, что развитие сеянцев *C. rapunculoides*, как и других видов рода *Campanula*, на начальных этапах их жизни происходит медленно. Растения долго приживаются при пересадке в возрасте менее 2,5–3 месяцев. Поэтому лучшим способом их выращивания являются грунтовые посевы в октябре или мае с пересадкой на постоянное место в августе первого года жизни.

Генеративный период. Растения *C. rapunculoides*, как правило, зацветают на второй год жизни. Сроки наступления и продолжительность всех фенологических фаз при первом цветении не отличаются от среднепогодных. В генеративную фазу переходит главный побег, развивающийся по типу дициклического, а также боковые побеги II порядка, сформировавшиеся к осени первого года жизни, – озимые и развившиеся из почек весной – моноциклические. При первом цветении образуется от 2 до 20 репродуктивных побегов на особь. Корневая система 20–25 см длиной, с утолщенными главным и 4–6 боковыми корнями и мочками придаточных корней. В дальнейшем глубина ее проникновения в почву не увеличивается. Особи при первом цветении представляют молодое генеративное состояние. Ему соответствует наибольшая мощность развития репродуктивных побегов (табл. 2).

У растений этого вида на второй год жизни начинается формирование гипогеегенных корневищ. Их характер и время возникновения варьируют у особей, как было показано Е.А. Судаковой (1971), определяя продолжительность онтогенеза. Образование корневищ связано с подземными побегами, развивающимися в течение лета из почек в базальных частях главного и боковых вегетативно-генеративных побегов. При выходе на поверхность почвы они формируют розетки листьев. Осева часть побегов может быть короткой и ортотропной или удлиненной и плагиотропной. Развитие этих побегов приводит к формированию в надземной части растений куртины. Продуктивные показатели незначительно снижаются в связи с вступлением в генеративную фазу побегов более высоких порядков – II–III.

Таблица 2

Характеристика особей *Campanula rapunculoides* в генеративном периоде

Возрастное состояние	Высота, см				Число на особь			
	побега с соцветием		соцветия		репродуктивных побегов		генеративных органов*	
	M ± m	t	M ± m	t	M ± m	t	M ± m	t
g ₁	91,2±4,0	<u>2,40</u>	55,9±3,9	1,58	6,0±1,0	0,54	268,3±25,6	0,74
g ₂	78,7±3,3	0,54	47,6±3,5	<u>4,18</u>	5,3±0,8	<u>2,77</u>	227,1±49,2	<u>2,63</u>
g ₃	76,7±1,7	-	30,5±2,1	-	2,9±0,5	-	95,9±8,4	-

Примечание: Значения критерия Стьюдента t: верхнее – для g₁, g₂; нижнее – для g₂, g₃. Достоверные значения t подчеркнуты. P=0,95. * – бутонов, цветков и плодов, подсчитанных в конце вегетационного периода.

У особей с преобладанием побегов с короткими ортотропно ориентированными корневищами при первом цветении образуется небольшое число репродуктивных побегов в кусте, как правило, 2–4. В этой группе интенсивное развитие корневищ и разрастание куртины происходит на третий год, что соответствует средневозрастному генеративному состоянию. В группе особей, у которых преобладали побеги возобновления с удлинённой плагиотропной частью, интенсивное вегетативное разрастание происходит уже при первом цветении, а на третий год вследствие разрушения системы главного корня наблюдается распад куртины на отдельные парциальные кусты или побеги. Партикуляция свидетельствует о наступлении старого генеративного состояния. Следовательно, особи второй группы проходят молодое и средневозрастное генеративные состояния в течение одного вегетационного сезона на второй год жизни. У особей первой группы старое генеративное состояние наступает на 4-й год. В популяции английского происхождения преобладали особи второй группы, в популяции немецкой репродукции большинство особей развивалось по первому типу.

Для старого генеративного состояния *C. rapunculoides*, кроме партикуляции, характерны некоторые другие морфологические особенности. Моноциклический и озимый типы развития моноподиальных побегов, преобладающие у молодых и средневозрастных особей, сменяются дициклическим типом. Подземные части парциальных кустов представлены корневищами и придаточными корнями, выполняющими различные функции. Кроме многочисленных всасывающих корней в узлах корневища, образующих бахромчатую корневую систему, у этого вида в основании репродуктивных побегов возникают запасающие вторично-стержневые корни и опорные корни, поддерживающие побеги в вертикальном положении. Продуктивные показатели и декоративные качества старых особей существенно ниже по сравнению со средневозрастными и, особенно, молодыми особями.

Ежегодное возобновление растений в генеративном периоде происходит за счет терминальных открытых почек розеточных побегов, подземных побегов, почек в базальных частях репродуктивных побегов и на корневищах. Почки возобновления у данного вида закрытые или пролептические, в октябре содержат 4–9 листовых зачатков. Как и у других видов рода *Campanula*, соцветие не заложено. Характерной особенностью данного вида является раскрытие почек с осени и перезимовка в состоянии небольших подземных побегов, которую можно рассматривать как биологическое приспособление к более раннему началу вегетации весной.

Сезонный ритм развития. Отрастание растений *C. rapunculoides* начинается вскоре после схода снега в третьей декаде апреля. Продолжительность периода от начала вегетации до зацветания составляет в среднем 64 дня. Особенности перезимовки не оказывают заметного влияния на сроки вступления растений в генеративную фазу, т. к. дифференциация соцветий происходит в позднеосенне-раннелетний период одновременно с ростом годичных побегов. Цветение наступает в первой декаде июля и длится до середины августа. Продолжительность цветения составляет 26–42 дня (в среднем 38). Длительное цветение растений обусловлено многоцветковым кистевидным соцветием и неодновременным началом фазы у разных побегов в пределах куста. Кроме того, верхушечные меристемы цветоносных побегов данного вида способны к продолжительному функционированию, обеспечивающему продленное цветение, что ранее отмечалось В.Н. Голубевым (1965). В популяции *C. rapunculoides* нередко наблюдается вторичное цветение за счет развития у некоторых растений летних (моноциклических) побегов, вступающих в фазу цветения позже побегов весенней генерации. Период от завязывания плодов до их массового созревания составляет у данного вида в среднем 62 дня. После диссеминации в середине сентября репродуктивные побеги отмирают. Розеточные побеги вегетируют до установления снежного покрова и уходят под снег с зелеными листьями, которые постепенно отмирают в течение зимы. Продолжительность вегетации составляет 150–170 дней. Таким образом, вид относится к феноритмотипу длительновегетирующих летнезеленых с зимним покоем растений.

Репродуктивная биология. *C. rapunculoides* характеризуется высокой семенной про-

дуктивностью, которая значительно возрастает в условиях культуры. По данным Т.А. Работнова (1950), продуктивность вида в луговых ценозах составляет в среднем 320 семян/побег. При интродукции в условиях Томска этот показатель составил от 300 до 850 семян/побег (Амельченко, Малахова, 1988), а в Главном ботаническом саду – 900 семян/побег (Карписонова, 1985). В Новосибирске для вида характерна хорошая завязываемость плодов, которая обеспечивается высокой фертильностью пыльцы. В разные по погодным условиям вегетационные сезоны процент плодоцветения устойчиво высокий и варьирует в пределах 89,6–100 %, т. е. подавляющее большинство цветков на побеге образует полноценные плоды. Реальная семенная продуктивность, по данным 1997–1999 гг., составляет 83 ± 7 семян/плод и 4675 ± 629 семян/побег. Средняя масса семян с 1 плода составляет 18 ± 2 мг, а с 1 побега – $1,02 \pm 0,16$ г. Благодаря ежегодному обильному семеношению создается запас семян в почве, способствующий самоподдержанию вида в культуре.

C. rapunculoides хорошо размножается также вегетативным путем. Разрастание особей, как было показано выше, начинается в генеративном периоде. Процесс формирования плагиотропных гипогеегенных корневищ имеет интенсивный характер и приводит к образованию диффузных клонов, как правило, уже на второй год жизни. В Западной Европе вид считается злостным сорняком вследствие своей способности быстро разрастаться на окультуренных почвах. Способность к образованию вторично-стержневых корней продлевает жизнь растений и наряду с самосевом обеспечивает длительное существование популяции в культуре.

Перспективность вида в культуре. Использование видов, которые не только обладают высокими декоративными качествами, но и хорошо адаптированы к местным природно-климатическим условиям, является одной из основных проблем при подборе ассортимента для озеленения районов с континентальным климатом. Особую ценность в этом плане представляют оригинальные виды природной флоры и малораспространенные многолетники. К их числу можно отнести *C. rapunculoides*. Прямостоячие, хорошо облиственные цветоносные побеги, продолжительное и обильное цветение, густые кистевидные соцветия из ярких изящных цветков, длительная вегетация – все эти признаки характеризуют данный вид рода *Campanula* как ценное декоративное растение.

В условиях Новосибирска вид отличается стабильным сезонным ритмом, ежегодным обильным цветением и плодоношением, высокой устойчивостью к неблагоприятным факторам окружающей среды. *C. rapunculoides* устойчив к вредителям и грибным болезням. Вегетативные органы вредителями не повреждаются, лишь зрелые плоды и семена иногда повреждаются долгоносиками. В отдельные годы отмечается слабое распространение на надземных частях растений мучнистой росы. Вид устойчив к неблагоприятным условиям перезимовки (морозам, выпреванию), не повреждается заморозками, хорошо переносит засуху. В засушливые периоды вегетационных сезонов 1998, 1999 и 2000 гг. ритм развития вида не нарушался, отмечалось лишь сокращение продолжительности цветения и частичная потеря тургора цветками в дневные часы. Популяции вида способны к самоподдержанию и длительному существованию в культуре. Оценка вида при интродукции по комплексу биолого-хозяйственных и декоративных признаков позволяет считать его очень перспективным для культуры в лесостепной зоне Западной Сибири.

C. rapunculoides рекомендуется использовать как среднерослый многолетник в группах с кустарниками, на газонах. Вид прекрасно выглядит в монокультуре. Его можно использовать и для срезки. Соцветия, срезанные в фазе полного цветения, сохраняют декоративный вид в течение 10 дней при комнатной температуре. Для получения посадочного материала рекомендуются грунтовые посевы в октябре или мае, посевы в теплице в апреле. Массовое цветение растений наступает на второй год. Максимальный декоративный эффект посадки имеют при первом и втором цветении, затем их следует возобновить посевами. При отсутствии ухода они продолжают существовать, но менее декоративны.

ЛИТЕРАТУРА

- Амельченко В.П., Малахова Л.А.** Колокольчик рапунцелевидный – *Campanula rapunculoides* L. // Био-экологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. – Новосибирск, 1988. – С. 58–68.
- Биоэкологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. – Новосибирск: Наука, 1988. – 224 с.
- Голубев В.Н.** Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. – М.: Наука, 1965. – 287 с.
- Карписонова Р.Я.** Травянистые растения широколиственных лесов СССР: эколого-флористическая и интродукционная характеристика. – М.: Наука, – 1985. – 205 с.
- Крупина М.Г.** Колокольчики. – М.: Сельхозгиз, 1954. – 78 с.
- Олонова М.В.** Сем. *Campanulaceae* – Колокольчиковые // Флора Сибири, Т. 12 (*Solanaceae* – *Lobeliaceae*). – Новосибирск: Наука, 1996. – С. 148–164.
- Полетико О.М., Мищенко А.П.** Декоративные травянистые растения открытого грунта: Справочник по номенклатуре родов и видов. – Л.: Наука, 1967. – 208 с.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН им. В.Л. Комарова. Серия 3. Геоботаника, 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; семейства *Hippuridaceae* – *Lobeliaceae*. – СПб.: Наука, 1991. – 200 с.
- Редкие и исчезающие растения Сибири. – Новосибирск: Наука, 1980. – 224 с.
- Судакова Е. А.** Морфогенез вегетативных органов колокольчика рапунцелевидного // Озеленение городов / Науч. тр. Акад. ком. хоз. им. К.Д. Памфилова, 1971. – Вып. 82, № 9. – С. 62–81.
- Федоров А.А.** Сем. Колокольчиковые – *Campanulaceae* Juss. // Флора СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – Т. 24. – С. 126–450.
- Britton N.L., Brown H.A.** *Campanulaceae* Juss. // An illustrated Flora of the Northern United States and Canada. – New York, 1970. – Vol. 3. – P. 293–299.
- Fedorov A.A., Kovanda M.** *Campanulaceae* // Flora Europaea. – Cambridge, 1976. – Vol. 4. – P. 74–102.

SUMMARY

Onthomorphogenesis, seasonal rhythm and peculiarities of reproductive biology of *Campanula rapunculoides* are investigated under introduction in Novosibirsk. Onthogenesis includes 3 age periods and 7 age stages. Senile period have not been observed. Seasonal rhythm of the species is stable. Flowering and fruiting are annual and plentiful, seedling growth is regular. *C. rapunculoides* belongs to phenorhythmotype of long vegetating species with summer frondescence and winter dormant period. The high seed productivity is provided by some biological peculiarities (such as multiflowered inflorescence, many-seeded capsule, high fertile pollen) and it is realized due to the seasonal rhythm accordance with growing conditions under introduction. This species has a good rating as prospective ornamental plant for the culture in the forest-steppe of West Siberia.