

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

БИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ
EUPATORIUM CANNABINUM (ASTERACEAE)
В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ НА ЮГ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ**

© *H. B. Кирсанова¹, T. Г. Харина*

Проведены многолетние исследования (2007—2011 гг.) особенностей репродуктивной биологии (ритм развития, цветение и опыление, микроспорогенез, семенная продуктивность и всхожесть семян) *Eupatorium cannabinum* в условиях интродукции. Показано, что в условиях Томской обл. *E. cannabinum* характеризуется высоким процентом семенной продуктивности, стабильным кариотипом и нормальным процессом микроспорогенеза.

Ключевые слова: *Eupatorium cannabinum*, интродукция, антэкология, микроспорогенез.

Возрастающие потребности в растительном сырье приводят к увеличению заготовок лекарственных растений и, как следствие, к истощению запасов в природе и нарушению природных экосистем. Интродукция растений и создание искусственных агропопуляций являются одним из путей сохранения генофонда ценных видов растений.

С этих позиций особый научный интерес представляет посكونник коноплевидный *Eupatorium cannabinum* L., как ценное лекарственное, декоративное и медоносное растение. Уникальной особенностью вида является сочетание весьма ценных фармакологических свойств: седативного, антиоксидантного, гепатопротекторного, потогонного, желчегонного, антивирусного и антигипоксического. На территории Сибири *E. cannabinum* начинают использовать в озеленении городских ландшафтов. Ареал данного вида сокращается: в Республике Удмуртия, Оренбургской и Ленинградской областях он включен в региональные Красные книги (Редкие..., 1996).

Репродуктивная биология этого вида изучена недостаточно, что значительно затрудняет решение задач по его интродукции, практическому применению и охране (Харина и др., 2009).

Цель настоящего исследования — изучение особенностей репродуктивной биологии *E. cannabinum* в условиях интродукции на юг Томской обл.

¹ E-mail: babichevany@yandex.ru

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Впервые *E. cannabinum* был выращен на территории Сибирского ботанического сада Томского государственного университета более 10 лет назад из семян, собранных с растений из различных эколого-географических условий. Исследования проводили в течение 2007—2011 гг. на особях 3 онтогенетических состояний: молодого, средневозрастного и старого генеративного. Рассаду высаживали во второй декаде июня в открытый грунт широкорядным способом (междурядья шириной 60 см, между растениями в ряду по 30 см).

Во все годы наблюдений в анализ включали по 25—30 особей. Фенологические исследования осуществляли 1—2 раза в неделю: со второй декады мая до второй декады сентября. Изучение микроспорогенеза *E. cannabinum* проводили в 2008 г. на материале, собранном с 30 культивируемых растений трехлетнего возраста. Семенную продуктивность *E. cannabinum* изучали в 2007—2011 гг. Ежегодно в анализ включали по 25—30 особей молодого, средневозрастного и старого генеративного онтогенетических состояний. Для изучения лабораторной всхожести и морфологических характеристик семянок (далее семян) (длина, ширина и масса 1000 шт. семян) их проращивание проводили при положительных температурах: в темноте при температуре 20—22 °С, а также на свету при температуре 20—22 °С.

Для определения фертильности пыльцевых зерен зрелые пыльники фиксировали в растворе Карпана. Окраску пыльцевых зерен осуществляли с помощью красителя ацетоорсина. При этом фертильные пыльцевые зерна окрашивались в красный цвет, а стерильные — в бледно розовый. Объем изученного материала составил по 10 тысяч пыльцевых зерен для особей молодого, средневозрастного и старого генеративного онтогенетических состояний.

Изучение различных аспектов репродуктивной биологии проводили с помощью общепринятых методик: ритм сезонного развития (Байдеман, 1974), определение гетерогенности особей по срокам зацветания (Тюрина, 1978), антэкологические исследования (Пономарев, 1970; Пухальский и др., 2007), цитогенетические исследования (Поддубная-Арнольди, 1982; Барыкина и др., 2004; Пухальский и др., 2007). Согласно существующим методикам осуществляли изучение семенной продуктивности (Вайнагий, 1974; Левина, 1981; Майсурадзе, 1984) и всхожести семян (Левина, 1981; Майсурадзе, 1984; Николаева и др., 1985).

Статистическую обработку данных проводили с помощью программ «Microsoft Office Exell 2007» и «STATISTICA 6.0». При статистическом анализе вычисляли среднее арифметическое анализируемых параметров и стандартную ошибку ($M \pm m$). Для определения уровня изменчивости признаков — коэффициент вариации (C_v , %). Повышенные и высокие значения коэффициента вариации свидетельствуют о наличии процессов приспособления к новым условиям произрастания (Мамаев, 1969). При сравнении выборок данных использовали непараметрический критерий Манна—Уитни (U -тест) (при $P < 0.05$) (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фаза весеннего отрастания у *E. cannabinum* начинается при сходе снежного покрова и переходе среднесуточных температур через 0—5 °С. В разные годы наблюдений она наступала в первой—второй декаде мая. Фаза отрастания продолжается до начала формирования репродуктивных органов, является самой длительной и составляет 51—68 дней.

Согласно литературным данным (Харина и др., 2009), в естественных условиях произрастания *E. cannabinum* переходит в генеративный период развития на втором году жизни в начале июля. Плодоношение начинается в конце августа и длится весь сентябрь. Нами было отмечено, что в условиях интродукции особи *E. cannabinum* переходили в генеративное онтогенетическое состояние уже на первом году жизни. Так, в 2007 г. в фазу бутонизации вступило 30 % однолетних особей, в 2008 и 2009 гг. — 70, а в 2010 г. — 74 %. Едиличные особи вступали в фазу цветения и завязывали плоды. Более ранний переход к цветению происходит за счет искусственного увеличения фазы вегетации, что характерно для растений, высаженных в виде рассады.

Начало бутонизации у особей *E. cannabinum* в условиях культуры приходится на последнюю декаду июня— первую декаду июля, и ее длительность составляет 22—46 дней. Цветение длится 31—48 дней, причем период массового цветения составляет 25—30 дней. Начало цветения отмечено в последней декаде июля—первой декаде августа, конец — в первой декаде сентября. Начало плодоношения в условиях интродукции отмечали в начале—середине августа. Длительность плодоношения составила 31—52 дня. Сбор семян проводили в сентябре—октябре в зависимости от погодных условий.

Проведенный сравнительный анализ не выявил различий в длительности и сроках наступления фенологических фаз развития растений, находящихся в разных онтогенетических состояниях в течение одного вегетационного сезона. Например, в 2010 г. фенологические фазы развития особей молодого генеративного онтогенетического состояния практически совпадают с таковыми у особей средневозрастного и старого генеративного состояний.

Во все годы исследований у *E. cannabinum* отмечалась асинхронность особей по срокам зацветания. Так, было выявлено 8—36 % раннецветущих, 48—76 — среднецветущих и 8—26 % — позднецветущих особей.

Таким образом, при изучении ритма роста и развития, гетерогенности особей по срокам зацветания выявлено, что *E. cannabinum* относится к длительно-вегетирующем летнезеленым растениям с зимним типом покоя. По типу цветения вид относится к среднепозднелетним растениям. Весной в условиях интродукции было обнаружено, что выпад растений после периода зимнего покоя составляет 30—50 %. Минимальный выпад характерен для особей, находящихся в молодом генеративном онтогенетическом состоянии (15—20 %). В условиях интродукции на юг Томской обл. *E. cannabinum* проходит полный цикл сезонного развития: он вегетирует, цветет и плодоносит. Начало фазы бутонизации приходится на первую декаду июля, а плодоношение и созревание семян — на август и сентябрь. Изучение ритма сезонного развития в течение ряда лет выявило стабилизацию последовательности смены фенофаз, что свидетельствует о приспособленности вида к конкретным условиям. Исследования разновозрастных растений по срокам цветения показали наличие раннецветущих особей, что имеет большое значение в зоне рискованного земледелия (Тюрина, 1978). Особенности ритма развития *E. cannabinum* в условиях интродукции проявились в длительности фаз, в гетерогенности особей по срокам зацветания и в ускорении темпов развития.

Устойчивость процесса цветения и опыления культурных растений при неблагоприятных факторах внешней среды является одним из важнейших показателей онтогенетической адаптации, поскольку оказывает влияние на величину и качество урожая (Дорогина, 2007). Растение, произрастающее в нехарактерных для него условиях, сталкивается с другими опылителями, при этом механизм опыления может отличаться (Фегри, Пэйл, 1982).

Цветки *E. cannabinum* воронковидные, обоеполые, грязно-розовые, цветоложе плоское или немного выпуклое, корзинки собраны в сложный верхушеч-

ный щиток. Пыльники при основании закругленные, состоят из 4 микроспорангииев. Лопасти рыльца изучаемого вида длинные, далеко выступающие из венчика, нитевидные, тупые или туповатые.

По характеру суточного ритма распускания цветков вид принадлежит к группе дневных растений. Цветки открываются однократно в течение дня и закрываются на ночь. Расpusкаться цветки начинают рано утром (в 7—8 ч), закрываются вечером (в 20—21 ч). В ясные и солнечные дни массовое распускание цветков наблюдается в 12—15 ч, когда температура воздуха достигает 20—25 °C. В пасмурные и дождливые дни было отмечено значительное сокращение числа распустившихся цветков. Для цветков *E. cannabinum* свойственна протандрия.

Для *E. cannabinum* характерна энтомофилия. Основными опылителями являются представители перепончатокрылых: *Bombus* sp., *Apis* sp. Также отмечено редкое посещение цветков дневными бабочками. Активность насекомых опылителей в течение суток зависит от метеорологических условий: в солнечные дни посещение цветков насекомыми начинается с момента распускания цветков (7—8 ч утра), когда температура воздуха достигает +16—18 °C, и продолжается до 20—22 ч. Максимальное число опылителей нами отмечено в 12—15 ч, то есть во время массового распускания цветков.

Процессы цветения и опыления неразрывно связаны с созреванием пыльцевых зерен. Зрелые пыльцевые зерна *E. cannabinum* одиночные, шаровидные, радиально-симметричные, по характеру и положению апертур 3-бороздные. Борозды являются меридиональными. Они длинные, сужающиеся к концам. Скульптура экзины характеризуется наличием шипиков. Цвет пыльцевых зерен желтоватый. Строение, величина и форма пыльцевых зерен данного вида полностью отвечает характерным особенностям пыльцы энтомофильных растений.

Пыльцевые зерна *E. cannabinum* достаточно мелкие, их диаметр варьирует от 9.2 ± 0.2 до 10.7 ± 0.4 мкм. У некоторых особей встречаются единичные крупные пыльцевые зерна с диаметром около 15.0 мкм. Пыльцевые зерна максимального размера характерны для особей средневозрастного генеративного онтогенетического состояния (10.2 ± 0.4 мкм), а минимального — для растений, находящихся в старом генеративном онтогенетическом состоянии (9.0 ± 0.5 мкм).

Нами определено процентное содержание фертильных пыльцевых зерен у *E. cannabinum* в течение вегетационных сезонов 2007—2010 гг. (табл. 1). Выявлено, что максимальное (74 %) содержание фертильной пыльцы характерно для растений средневозрастного онтогенетического состояния, а минимальное (47 %) — для особей старого генеративного онтогенетического состояния. При сравнении содержания фертильных пыльцевых зерен у средневозрастных растений в течение разных вегетационных сезонов отмечено максимальное (74 %) процентное содержание фертильной пыльцы в 2010 г. Вероятно, это связано с тем, что июнь этого года характеризовался прохладными погодными условиями без аномальных температурных скачков. Также было отмечено, что в 2006 г. процент фертильности пыльцевых зерен составлял всего 1 %.

Микроспорогенез у особей *E. cannabinum* в условиях интродукции отмечается в бутонах размером 1.2—2.0 мм. Закладка археспориальной ткани происходит в бутонах размером 1.0—1.1 мм. Для данного вида характерно синхронное протекание мейоза в пыльниках одного цветка.

Мейоз происходит в бутонах, размеры которых составляют от 1.2 до 1.8 мм. Самая длинная стадия мейоза — профаза I. Второе деление мейоза регистрируется в бутонах от 1.4 до 2.0 мм и заканчивается формированием

ТАБЛИЦА 1
Фертильность пыльцевых зерен *Eupatorium cannabinum*
в условиях интродукции

Онтогенетическое состояние	Год	Фертильные пыльцевые зерна, %
<i>g</i> ₂	2007	61.0 ± 0.2
<i>g</i> ₁	2008	54.0 ± 0.1
<i>g</i> ₂		64.0 ± 0.3
<i>g</i> ₃		52.0 ± 0.2
<i>g</i> ₂	2009	47.0 ± 0.1
<i>g</i> ₃		41.0 ± 0.1
<i>g</i> ₂	2010	74.0 ± 0.2
<i>g</i> ₃		47.0 ± 0.1

П р и м е ч а н и е к табл. 1, 2. *g*₁ — молодые, *g*₂ — средневозрастные, *g*₃ — старые генеративные особи. Среднее значение ± ошибка среднего значения ($M \pm m$).

тетрад микроспор. Образование тетрад микроспор происходит по симультанному типу, расположение микроспор тетраэдрическое, что согласуется с литературными данными (Поддубная-Арнольди, 1982). При изучении мейоза не выявлено отклонений от нормального протекания процесса формирования микроспор.

Гаметогенез отмечен в бутонах от 1.9 до 2.0 мм, где обнаружены свободные (одиночные) микроспоры. Зрелая пыльца появляется при достижении бутоном длины 2.0 мм. Рассчитан мейотический индекс (процент нормальных тетрад), составивший 100 %, что свидетельствует о цитологической стабильности изученного материала. Выявлено, что хромосомное число *E. cannabinum* $2n = 20$.

Плод у *E. cannabinum*, как и у других представителей семейства Asteraceae, — семянка (далее по тексту семена). Семена продолговатые, темно-бурые с пятью гранями, на верхушке усеченные, книзу суженные с однорядным белым хохолком.

Выявлено, что для особей *E. cannabinum* молодого генеративного онтогенетического состояния реальная семенная продуктивность (РСП) составляла 7725.0 полноценных семян на особь (табл. 2). У особей средневозрастного онтогенетического состояния отмечено увеличение всех показателей семенной продуктивности. Так, потенциальная семенная продуктивность (ПСП) увеличивается до 74 473.7 семязачатков на особь, РСП до 70 627.3 полноценных семян на особь. У особей, находящихся в старом генеративном онтогенетическом состоянии, наблюдается снижение показателей семенной продуктивности до 23 567.7 полноценных семян на особь. Невысокие значения коэффициента семенной продуктивности (КСП) были отмечены в 2009 г. (63.9 %). По-видимому, это связано с частыми осадками в период созревания семян (июнь—август).

Коэффициент вариации элементов семенной продуктивности характеризуется высоким и повышенным уровнями. Так, коэффициент вариации числа генеративных побегов *E. cannabinum* колеблется в пределах 14.4—57.3 %, числа цветков — 9.2—25.1, а КСП — 1.0—29.1 %.

Таким образом, максимальные показатели семенной продуктивности *E. cannabinum* отмечены у растений в средневозрастном онтогенетическом со-

ТАБЛИЦА 2

Eupatorium cannabinum в условиях интродукции

Онтогенетическое состояние	Число генеративных побегов на особь, шт.	Число цветков на генеративный побег, шт.	ПСП на особь, шт.	РСП на особь, шт.	КСП на особь, %
g_1	2.2 ± 0.3 11.1	4158.8 ± 569.6 11.0	8783.1 ± 1526.0 15.0	6649.0 ± 931.8 11.4	74.9 ± 8.7 10.0
g_2	10.1 ± 1.05 4.7	6984.6 ± 216.7 6.5	69867.2 ± 5249.6 6.5	63148.9 ± 7689.9 10.5	90.2 ± 5.1 4.8
g_3	7.7 ± 0.5 5.8	4930.7 ± 248.1 4.4	36843.0 ± 3904.0 9.1	31087.6 ± 5504.4 15.3	83.9 ± 10.1 10.5

Примечание. Над чертой — среднее арифметическое анализируемых параметров \pm стандартная ошибка ($M \pm m$), под чертой — коэффициент вариации (C_V), %. ПСП — потенциальная семенная продуктивность, РСП — реальная семенная продуктивность, КСП — коэффициент семенной продуктивности.

стоянии. КСП характеризуется высокими значениями, что свидетельствует о соответствии условий произрастания биологическим потребностям вида. При формировании семян *E. cannabinum* наиболее значимы погодные условия июня—июля, поскольку именно в это период происходит формирование семязачатков и реализация репродуктивной функции.

Выявлено, что длина семян *E. cannabinum* колеблется в пределах 2.6—2.8 мм, ширина — 1.0—1.3 мм, масса 1000 шт. — 0.2—0.4 г. При оценке всхожести установлено, что свежесобранные семена 2—7-летних особей имеют низкий процент всхожести (11—30 %). После двух месяцев хранения всхожесть семян у всех возрастных групп растений увеличивается в 2 раза. Хранение в течение 5—6 мес приводит к снижению их всхожести до 16 %, через год число проросших семян составило 7 %. После 2 лет хранения семена теряют всхожесть. Наиболее эффективна стратификация в течение 20 дней, которая увеличивает всхожесть семян в два раза. Для семян свойственна светочувствительность, которая проявляется в полном отсутствии прорастания в темноте. В целом всхожесть семян данного вида при высоком репродуктивном потенциале является низкой, что затрудняет процесс естественного возобновления вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Посконник коноплевидный *Eupatorium cannabinum* L. является длительно-вегетирующим летне-зеленым растением с зимним типом покоя. По типу цветения вид относится к среднепозднелетним растениям, по типу суточного ритма распускания цветков относится к группе дневных растений. Для цветков свойственна протандрия. Пыльцевые зерна мелкие, шаровидной формы, 3-бороздные, экзина характеризуется наличием шипиков. Фертильность пыльцевых зерен не превышает 74 %. Показано отсутствие отклонений от нормального протекания процесса формирования микроспор. Данному виду свойствен высокий коэффициент семенной продуктивности (96.1 ± 2.6 %). Семена мелкие: длина 2.6—2.8 мм, ширина 1.00—1.3 мм. Лабораторная всхожесть не превышает 16 %. Стратификация увеличивает всхожесть семян более чем в два раза.

В целом данный вид проходит полный цикл сезонного развития: он стабильно вегетирует, цветет и плодоносит, имеет высокий процент семенной продуктивности, стабильный кариотип, нормальный ритм распускания цветка, нормальное прохождение микроспорогенеза, что свидетельствует о пластичности этого вида и его приспособленности к новым условиям произрастания на юге Томской области.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы благодарят доцента кафедры цитологии и генетики Томского государственного университета С. В. Пулькину за обсуждение результатов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. П. Справочник по ботанической микротехнике. М., 2004.
- Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / Под ред. Г. И. Галазий. Новосибирск, 1974.
- Вайнагий И. В. О методике семенной продуктивности // Бот. журн. 1974. № 6. С. 826—831.
- Дорогина О. В. Значение репродуктивных систем в изучении биоразнообразия и адаптации растений // Сиб. бот. вестн. 2007. Т. 2, вып. 1. С. 91—94.
- Лакин Г. Ф. Биометрия: Учебное пособие для биол. спец. вузов. 4-е изд., перераб. и доп. / Под ред. В. Е. Дерябина. М., 1990.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблем. М., 1981.
- Майсурадзе Н. И. Лекарственное растениеводство. М., 1984.
- Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений // Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1969. Вып. 64. С. 3—38.
- Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985.
- Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982.
- Пономарев А. П. О постановке и направлениях антэкологических исследований // Учен. зап. Перм. ун-та. Сер. биол. 1970. № 206. С. 3—10.
- Пухальский В. А., Соловьев А. А., Бадаева Е. Д., Юрцев В. Н. Практикум по цитологии и цитогенетики растений. М., 2007.
- Редкие и исчезающие виды растений, грибов и лишайников Ростовской области / Под ред. В. В. Федяевой. Ростов-на-Дону, 1996.
- Тюрина Е. В. Интродукция зонтичных в Сибири / Под ред. К. А. Соболевской. М., 1978.
- Фегри К. Л., ван дер Пэйл. Основы экологии опыления. М., 1982.
- Харина Т. Г., Пулькина С. В., Бабичева Н. В. Изучение особенностей посконника коноплевидного при интродукции в окрестностях г. Томска // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования: Материалы VIII Междунар. симпоз. М., 2009. Т. III. С. 290—293.

Сибирский ботанический сад
Томского государственного университета

Поступило 5 XI 2013

REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *EUPATORIUM CANNABINUM* (ASTERACEAE) INTRODUCED IN THE SOUTH OF TOMSK REGION

N. V. Kirsanova, T. G. Kharina

SUMMARY

Eupatorium cannabinum L. is a valuable medicinal, ornamental and melliferous plant. The combination of valuable pharmacologic properties (anxiolytic, anti-oxidative, hepatoprotective, sudorific, choleretic and antiviral activities) is the special feature of this species. The long-term (2007—2011) observations of reproductive biology including the rhythm of development, flowering and pollination, microsporogenesis, seed production and seed germination of *E. cannabinum* under introduction were carried out. It was revealed, that in the South of Tomsk region *E. cannabinum* had a high percentage of seed productivity, stable karyotype and normal microsporogenesis that indicates plasticity and the adaptation of species to new conditions.

Key words: *Eupatorium cannabinum*, introduction, anthoecology, microsporogenesis.

Раст. ресурсы, вып. 2, 2014

СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ *FRAXINUS* (OLEACEAE) В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ

© И. Т. Кищенко,¹ М. Н. Потапова

Проведены многолетние исследования (1986—2008 гг.) развития 3 видов рода *Fraxinus* (*F. excelsior*, *F. americana* и *F. pennsylvanica*), интродуцированных в Ботанический сад Петрозаводского государственного университета (Южная Карелия, подзона средней тайги). Показано, что изученные виды характеризуются значительным сходством во времени протекания большинства фенофаз. Наиболее адаптированными к условиям интродукции и перспективными для озеленения оказались *F. americana* и *F. pennsylvanica*.

Ключевые слова: *Fraxinus*, интродукция, фенофазы, Республика Карелия.

Усиливающееся загрязнение окружающей среды настоятельно требует увеличения объема озеленительных работ. Большинство же аборигенных видов древесных растений таежной зоны России плохо переносят загрязнение среды поллютантами (Шкутко, 1991). Между тем многие виды лиственных древесных растений, в том числе и рода *Fraxinus* L., из других географических районов устойчивы к загазованности и задымлению воздуха. В связи с этим проведен ряд исследований, посвященных интродукции видов этого рода (Лапин, 1977; Булыгин, 1979; Потапова, 1975; Плотникова, Губина, 1986).

Один из важнейших показателей интродукции — степень соответствия ритмики развития растений динамике экологических факторов (Лапин, 1967).

¹ E-mail: ivanki@karelia.ru