БИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ И ГЕНЕТИКА

УДК 582.998.3:631.547.4
DOI: 10.31040/2222-8349-2020-0-2-54-59

ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CAMPANULA* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В ЛЕСОСТЕПИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© Т.И. Фомина, Ю.А. Пшеничкина

Изложены результаты сравнительного изучения особенностей цветения у 4 видов, 2 форм рода *Campanula* L., принадлежащих к подсекции *Campanula* и представленных 8 образцами в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск). Феноритмотип исследованных видов летнецветущий, с продолжительностью префлорального периода 56–76 дней и длительностью цветения от 13 до 47 дней. Выявлен диапазон индивидуальной и внутривидовой изменчивости биоморфологических признаков, характеризующих фазу цветения. Из ритмологических показателей цветения наиболее вариабельны даты его начала и конца, в большей степени зависящие от погодных условий сезона. Установлено, что среди морфологических признаков высота цветоносного побега, его облиственность, размеры листьев варьируют в основном на среднем уровне, а показатели соцветия – длина и особенно число цветков – более изменчивы. Индивидуальные различия побегов колокольчиков проявляются, прежде всего, в развитости соцветий. На видовом уровне большинство образцов достоверно различаются высотой побега и длиной соцветия, размерами листьев и числом цветков на побеге, тогда как по признакам цветка различия, как правило, несущественные. Наличие гинодиэции у представителей рода, упоминаемое в литературных источниках, в настоящем исследовании не отмечено. Полученные данные расширяют возможности использования изученных видов *Campanula* в качестве декоративных многолетников.

Ключевые слова: *Campanula*, цветение, фенология, морфология, изменчивость, гинодиэция, декоративные многолетники.

Виды рода колокольчик *Campanula* L. обладают многими полезными свойствами (медоносными, лечебными, кормовыми), но наибольшую ценность представляют как декоративные растения. Поэтому издавна культивируются в странах Северного полушария, в пределах их естественных ареалов [1–4], а также являются объектами интродукции в различных природно-климатических условиях [5–7]. Среди более чем 300 видов рода выделяются представители подсекции *Campanul*a (*Eucodon* (A. DC.) Fed.) секции *Campanula* (*Medium* DC.): *C. bononiensis* L., *C. latifolia* L., *C. rapunculoides* L. и *C. trachelium* L. Виды с обширными евразиатскими ареалами, последние два натурализовались в умеренном поясе Северной Америки. *C. bononiensis* – лесостепной мезоксерофит, остальные виды принадлежат к лесным мезофитам. Это высокорослые травянистые поликарпики с полурозеточными побегами и многоцветковыми удлиненными, кистевидными или метельчатыми соцветиями. Включены в перечень охраняемых растений в некоторых регионах России [8], из них *C. bononiensis* L., *C. latifolia* L. и *C. trachelium* L. – на территории Западной Сибири. Данные виды, а также *C. rapunculoides* рекомендованы в качестве перспективных декоративных многолетников для культивирования в лесостепной зоне Западной Сибири [9]. Между тем колокольчики на объектах городского озеленения в сибирских условиях встречаются редко. Представители подсекции *Campanula* могут расширить используемый ассортимент как устойчивые и долговечные многолетники, пригодные для создания групп и массивов, особенно на полутенистых участках.

Цель работы состояла в сравнительном изучении особенностей цветения различных образцов 4 видов и 2 форм рода *Campanula*.

Объекты и методы исследования. Работа выполнена в Центральном сибирском ботаниче-

ФОМИНА Татьяна Ивановна – к.б.н., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, e-mail: fomina-ti@yandex.ru
ПШЕНИЧКИНА Юлия Анатольевна – к.б.н., Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, e-mail: scutel@yandex.ru

ском саду СО РАН (г. Новосибирск) в 2015–2018 гг. Объектами исследования послужили интродукционные образцы (получены из семян местных репродукций) *Campanula bononiensis, C. latifolia, C. latifolia* f. *alba, C. rapunculoides, C. trachelium*, образцы из природных популяций *C. trachelium* (Осинниковский район Кемеровской области) и *C. rapunculoides* (о. Шикотан), а также *C. rapunculoides* f. *alba*, выделенная среди интродукционных растений и поддерживаемая вегетативным способом. Колокольчики выращиваются в коллекции на среднем агротехническом фоне (при посадке внесение в почву торфо-минеральной смеси, мульчирование, в течение вегетационного периода прополки и рыхление), участок полутенистый.

Фенологические наблюдения проводили по общепринятой методике [10]. Морфологические признаки растений описывали в фазу массового цветения, при этом объем выборки по каждому показателю составил 50 измерений. Полученные данные обработаны с использованием стандартных статистических показателей: средняя арифметическая и ее ошибка ($M \pm m_x$), коэффициент вариации (V, %). Различия средних оценивали по критерию Стьюдента (t) на 5%-м уровне значимости [11].

Результаты и их обсуждение. Феноритмотип исследованных видов в условиях лесостепи Западной Сибири длительно вегетирующий, весенне-летнезеленый (*C. bononiensis, C. latifolia*) или весенне-летне-осеннезеленый (*C. rapunculoides, C. trachelium*), летнецветущий. Виды последовательно зацветают с третьей декады июня до середины июля, а заканчивают цветение со второй декады июля по третью декаду августа (рис. 1). Наиболее ранние начало и конец фазы – у *C. latifolia*, самые поздние сроки цветения – у *C. rapunculoides* f. *alba*. Продолжительность префлорального периода в сезонном цикле развития варьирует у видов в пределах 56–76 дней, длительность цветения – от 13 до 47 дней с минимальным значением для *C. latifolia* и максимальным – для *C. rapunculoides* (Шикотан) (рис. 2).

Внутривидовая изменчивость дат начала и конца цветения колокольчиков, как правило, высокая, продолжительности префлорального периода – на низком или среднем уровне. Варьирование периода цветения различно, причем низкие значения отмечены для природных образцов *C. rapunculoides* и *C. trachelium*. Сроки и длительность цветения существенно зависят от погодных условий сезона. Так, начало вегетационного периода в Новосибирске в 2016 и 2018 гг. отличалось контрастными условиями. Май 2016 г. по количеству тепла и осадков соответствовал климатической норме (среднемесячная температура 10.4°С, осадки 31 мм), тогда как май 2018 г. выдался крайне холодным и сырым (соответственно 7.0° и 82 мм). В июне температурные условия этих лет существенно не различались, но осадков в 2018 г. выпало вдвое больше. Неблагоприятные условия в период роста и развития побегов колокольчиков проявились в задержке цветения всех образцов на 5–12 дней. Прохладная погода в июле – первой декаде августа 2018 г. способствовала продлению цветения в сравнении с более теплым, но засушливым августом 2016 г. – на 12 дней у образцов *C. trachelium* и *C. rapunculoides* (Шикотан).

Статобработка данных фенонаблюдений показала, что образцы *C. trachelium* не различаются достоверно по показателям цветения, *C. latifolia* f. *alba* отличается лишь более продолжительным префлоральным периодом (на 3 дня в среднем). Наибольшие различия выявлены у *C. rapunculoides*, при этом интродукционный образец не отличается от f. *alba* по длительности цветения, а от образца с Шикотана – датой начала цветения; последний образец и f. *alba* не различаются по дате конца цветения и продолжительности префлорального периода. По всем остальным показателям, характеризующим фазу цветения, образцы этого вида существенно различаются. *C. rapunculoides* f. *alba* зацветает на 8–9 дней позже, но у растений с Шикотана период цветения на 10 дней длиннее, чем у других образцов.

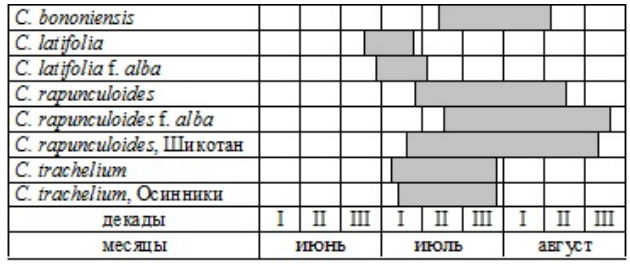

Рис. 1. Феноспектры цветения видов *Campanula* в Новосибирске

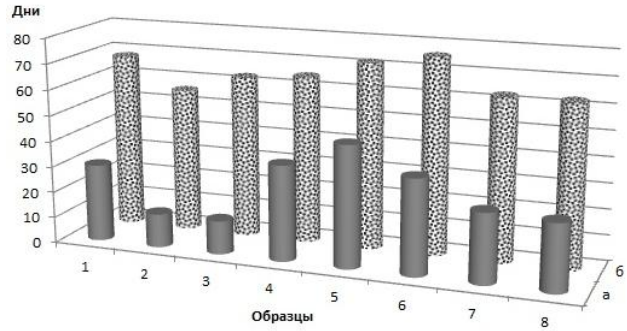

Рис. 2. Продолжительность периода цветения (*ряд а*) и префлорального периода (*ряд б*) у видов *Campanula*: 1 – *C. bononiensis*, 2 – *C.latifolia*, 3 – *C. latifolia* f. *alba*, 4 – *C. rapunculoides*, 5 – *C. rapunculoides* (Шикотан), 6 – *C. rapunculoides* f. *alba*, 7 – *C. trachelium*, 8 – *C. trachelium* (Осинники)

Таблица 2

Внутривидовая изменчивость видов Campanula по морфологическим признакам

Показатели	*C. latifolia*	*C. rapunculoides*			*C. trachelium*
	$t_{2,3}$	$t_{4,6}$	$t_{4,5}$	$t_{5,6}$	$t_{7,8}$
Высота побега, *см*	**2.45**	**5.02**	**4.30**	0.51	**2.38**
Число листьев на побег, *шт.*	0.63	**2.19**	**2.32**	0.54	0.04
Длина листа, *см*	**4.23**	**3.74**	**2.66**	1.35	0.01
Ширина листа, *см*	0.07	**2.23**	**5.67**	**2.75**	0.12
Листовой коэффициент	0.88	0.11	1.25	1.30	0.02
Длина соцветия, *см*	**5.30**	**9.59**	**3.99**	**6.78**	0.002
Число цветков на побег, *шт.*	**5.45**	**17.55**	**10.37**	4.10	0.03
Длина чашечки, *см*	0.41	0.24	0.14	0.13	1.24
Длина венчика, *см*	**4.01**	0.66	1.69	**2.12**	0.13
Длина пестика, *см*	0.39	1.70	1.23	**2.56**	0.42
Длина тычинки, *см*	0.50	0.56	0.34	0.89	**2.75**

Примечание. t_{05}=1.98. Обозначения образцов – см. рис. 2.

Среди морфологических признаков репродуктивного побега высота, облиственность, размеры листьев варьируют в основном на среднем уровне, а показатели соцветия – его длина и особенно число цветков – более изменчивы (табл. 1). Индивидуальные различия побегов колокольчиков проявляются, прежде всего, в развитости соцветий. Признаки цветка варьируют в меньшей степени, чем признаки побега, из них более изменчива длина чашечки. На видовом уровне морфологические различия образцов оказались весьма значительными (табл. 2). Большинство их достоверно различаются высотой побега и длиной соцветия, а также размерами листьев и числом цветков на побеге. По параметрам цветка различия в основном несущественные. Размер колокольчатого цветка оценивается, в первую очередь, по длине венчика. По этому значимому признаку выявлены внутривидовые различия у *C. latifolia* и *C. rapunculoides* (между образцом с Шикотана и f. *alba*). Из исследованных признаков самыми стабильными у видов являются листовой коэффициент и длина чашечки.

Полученные данные позволяют сравнить декоративные качества образцов. У *C. latifolia* f. *alba* при большей высоте побега цветки и листья мельче, но соцветия плотнее (длина меньше, а цветков больше). Высокая декоративность *C. latifolia*, напротив, обеспечивается разреженными соцветиями с крупными синими цветками. Образцы *C. trachelium* слабо различаются по морфологическим признакам и в декоративном отношении равноценны. У *C. rapunculoides* различия затрагивают многие признаки, при этом f. *alba* и образец с Шикотана морфологически ближе, но заметно отличаются от интродукционного образца более высокими побегами с длинными многоцветковыми соцветиями. Наиболее декоративна f. *alba* с самыми крупными цветками, к тому же поздно цветущая.

Таблица 1

Морфологические признаки видов подсекции Campanula в Новосибирске

Показатели	*C. bononiensis*	*C. latifolia*	*C. latifolia* f. *alba*	*C. trachelium*	*C. trachelium* (Осинники)	*C. rapunculoides*	*C. rapunculoides* f. *alba*	*C. rapunculoides* (Шикотан)
Высота побега (цветоноса), *см*	101.9±2.4 17.0	92.6±2.0 15.3	97.5±1.9 13.8	85.3±1.8 15.2	89.8±1.7 14.0	86.3±1.7 14.3	95.3±1.5 11.6	94.4±1.8 14.0
Число листьев на побег, *шт.*	26.6±0.9 23.0	23.2±0.4 12.9	22.6±0.4 13.7	12.7±0.4 22.7	18.6±0.5 17.7	17.1±0.3 14.2	18.8±0.3 11.8	19.3±0.6 23.7
Длина листа, *см*	7.5±0.2 15.8	11.6±0.2 9.5	9.2±0.2 13.9	10.2±0.2 10.9	9.5±0.1 10.5	8.1±0.1 12.4	8.1±0.1 11.8	8.8±0.1 8.4
Ширина листа, *см*	4.6±0.1 17.6	4.4±0.1 10.3	4.4±0.1 10.9	4.4±0.0 7.1	4.5±0.1 9.9	3.8±0.1 10.8	3.7±0.1 15.0	2.7±0.1 13.8
Листовой коэффициент	0.61±0.01 9.7	0.38±0.01 10.0	0.48±0.01 11.0	0.44±0.01 9.9	0.48±0.01 9.2	0.47±0.01 10.7	0.45±0.01 11.5	0.31±0.01 11.6
Длина соцветия, *см*	54.5±2.4 31.6	21.1±0.3 10.8	15.7±0.7 32.2	47.3±1.7 25.9	45.9±1.2 24.8	45.0±1.6 7.7	61.9±1.5 17.4	51.4±0.9 13.2
Число цветков на побег, *шт.*	109.4±4.3 28.2	9.6±0.2 16.8	14.5±0.6 29.0	21.6±0.9 29.8	28.8±1.0 25.8	24.4±0.7 21.8	45.4±0.7 11.0	39.5±1.4 25.2
Длина чашечки, *см*	0.57±0.01 12.4	1.99±0.03 10.6	1.89±0.03 11.8	1.59±0.02 7.3	1.89±0.03 12.0	1.52±0.02 7.7	1.47±0.02 11.9	1.49±0.01 6.6
Длина венчика, *см*	1.96±0.02 8.2	6.74±0.06 6.0	5.30±0.08 10.3	4.07±0.05 8.6	4.12±0.06 10.3	3.71±0.02 4.4	3.90±0.03 6.5	3.26±0.05 10.5
Длина пестика, *см*	1.88±0.02 7.2	2.89±0.04 9.2	3.00±0.05 11.4	2.72±0.03 8.9	2.62±0.03 7.9	2.68±0.01 3.1	2.90±0.01 3.2	2.44±0.03 7.7
Длина тычинки, *см*	0.47±0.01 9.4	1.21±0.02 9.2	1.13±0.01 9.0	0.54±0.01 9.2	0.96±0.01 10.8	0.69±0.01 10.0	0.80±0.01 8.9	0.65±0.01 11.2

Примечание. Над чертой – $M \pm m_x$, под чертой – V, %. Листовой коэффициент – отношение показателя ширины листа к его длине.

Кроме изменчивости ритмологических и морфологических показателей цветения, исследовали цветки колокольчиков на предмет полового диморфизма. В литературе встречаются данные о наличии гинодиэции у ряда видов *Campanula*, в том числе *C. bononiensis* и *C. rapunculoides* [12, 13]. Однако у всех изученных видов нами зафиксированы только обоеполые цветки, что ранее отмечалось и для *C. altaica* [14]. Вероятно, авторы имели в виду свойственную представителям рода функциональную разнополость – дихогамию. При этом распространены различные аномалии цветков, проявляющиеся в редукции или увеличении числа органов цветка (лопастей венчика и чашечки, тычинок, рылец пестика). Количество аномальных цветков, как правило, невелико, но колеблется в зависимости от погодных условий сезона. В 2018 г., например, оно варьировало у исследованных образцов в пределах 0–8%, тогда как у *C. latifolia* f. *alba* аномальные цветки составляли 64%.

Заключение. В условиях лесостепи Западной Сибири исследованы особенности цветения представителей рода *Campanula*, принадлежащих к подсекции *Campanula*: *C. bononiensis*, *C. latifolia*, *C. latifolia* f. *alba*, *C. rapunculoides*, *C. rapunculoides* f. *alba*, *C. trachelium*. Выявлен различный диапазон варьирования показателей, характеризующих фазу цветения, на индивидуальном и внутривидовом уровнях. Среди ритмологических признаков самой высокой изменчивостью отличаются даты начала и конца цветения. Из морфологических признаков наиболее вариабельны показатели соцветия (длина, число цветков), а наименее – признаки цветка. На внутривидовом уровне большинство исследованных образцов достоверно различаются высотой побега и длиной соцветия, размерами листьев и числом цветков на побеге. Кроме того, у *C. latifolia* и *C. rapunculoides* отмечены внутривидовые различия по длине венчика. Наличие полового диморфизма в форме гинодиэции у исследованных видов не подтвердилось. Полученные данные предоставляют сравнительную оценку декоративности видов и расширяют перспективы их культуры путем изучения внутривидового полиморфизма. Среди представителей подсекции *Campanula* наиболее интересна *C. rapunculoides* f. *alba* с более крупными, чем у вида, цветками и поздно цветущая.

Работа выполнена в рамках Государственного задания № 0312-2016-0003 по проекту «Выявление путей адаптации растений к контрастным условиям обитания на популяционном и организменном уровнях». При подготовке статьи использовались материалы Биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН, УНУ «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», USU 440534.

Литература

1. Bailey L.H. Manual of cultivated plants. N. Y., 1949. P. 959–965.
2. Полетико О.М., Мишенкова А.П. Декоративные травянистые растения открытого грунта: Справочник по номенклатуре родов и видов. Л., 1967. 208 с.
3. Lammers T.G. World check and bibliography of *Campanulaceae*. Richmond, 2007. 675 p.
4. Scariot V., Seglie L., Gaiano W., Devecchi M. Evaluation of European Native Bluebells for Sustainable Floriculture // Acta Horticulturae. 2012. Vol. 937. P. 273–279. DOI: 10.17660/ActaHortic.2012.937.33
5. Халипова Г.И. Колокольчики. М., 2005. 144 с.
6. Миронова Л.Н., Аллаярова И.Н. Биология цветения и семенная продуктивность колокольчиков в условиях Южного Урала // Известия Уфимского научного центра Российской академии наук. 2017. № 4. С. 63−68.
7. Крохмаль И.И. Репродуктивные особенности видов рода *Campanula* L. при интродукции в условиях юго-востока Украины // Промышленная ботаника: Сб. науч. тр. Донецк, 2012. Вып. 12. С. 207−216.
8. Красные книги. ООПТ России [Электронный ресурс]. Режим доступа: oopt.aari.ru/rbdata.
9. Фомина Т.И. Биологические особенности декоративных растений природной флоры в Западной Сибири. Новосибирск, 2012. 179 с.
10. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 156 с.
11. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1973. 256 с.
12. Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодиэции у растений // Ботанический журнал. 1975. Т. 60. № 1. С. 3−15.
13. Антонова Л.А. Антэкология растений широколиственного леса // Экология опыления: Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1976. Вып. 2. С. 30−63.
14. Фомина Т.И., Пшеничкина Ю.А. Особенности цветения колокольчика алтайского (*Campanula altaica* Ledeb.) в условиях интродукции // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2017. № 10 (156). С. 88−92.

References

1. Bailey L.H. Manual of cultivated plants. N. Y., 1949, pp. 959–965.
2. Poletiko O.M., Mishenkova A.P. Dekorativnye travyanistye rasteniya otkrytogo grunta. Spravochnik po nomenklature rodov i vidov. Lenigrad, 1967, 208 p.

3. Lammers T.G. World check and bibliography of *Campanulaceae*. Richmond, 2007, 675 p.

4. Scariot V., Seglie L., Gaiano W., Devecchi M. Evaluation of european native bluebells for sustainable floriculture. Acta Horticulturae, 2012, vol. 937, pp. 273–279. DOI: 10.17660/ActaHortic.2012.937.33

5. Halipova G.I. Kolokol'chiki. Moscow, 2005, 144 p.

6. Mironova L.N., Allayarova I.N. Blossom biology and seed productivity of *Campanula* species under conditions of the South Urals. Izvestiya Ufimskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk, 2017, no 4, pp. 63−68.

7. Krokhmal I.I. Specific features of reproduction of *Campanula* L. species in the process of introduction under the conditions of the South-East of Ukraine. Promyshlennaya botanika: Sbornik nauchnyh trudov. Donetsk, 2012, no 12, pp. 207−216.

8. Krasnye knigi / OOPT Rossii [Elektronnyj resurs] – Rezhim dostupa: oopt.aari.ru/rbdata.

9. Fomina T.I. Biological characteristics of ornamental plants of natural flora in West Siberia. Novosibirsk, 2012, 179 p.

10. Bejdeman I.N. Metodika izucheniya fenologii rastenij i rastitel'nyh soobshchestv. Novosibirsk, 1974, 156 p.

11. Zaytsev G.N. Metodika biometricheskih raschetov. Matematicheskaya statistika v eksperimental'noj botanike. Moscow, 1973, 256 p.

12. Ponomarev A.N., Dem'yanova E.I. K izucheniyu ginodiecii u rastenij. Botanicheskij zhurnal, 1975, vol. 60, no 1, pp. 3−15.

13. Antonova L.A. Antekologiya rastenij shirokolistvennogo lesa. Ekologiya opyleniya: mezhvuzovskij sbornik nauchnyh trudov. Perm', 1976, no 2, pp. 30−63.

14. Fomina T.I., Pshenichkina Yu.A. Peculiarities of *Campanula altaica* Ledeb. flowering at introduction. Vestnik Altajskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta, 2017, no 10 (156), pp. 88−92.

FLOWERING FEATURES OF SOME *CAMPANULA* L. SPECIES AT INTRODUCTION IN FOREST STEPPE OF WEST SIBERIA

© T.I. Fomina, Yu.A. Pshenichkina

Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,
101, ulitsa Zolotodolinskaya, 630090, Novosibirsk, Russian Federation

The results of a comparative study of flowering features in 4 species and 2 forms of the genus *Campanula* L., belonging to *Campanula* subsection and represented by 8 samples are set out at the Central Siberian Botanical Garden of the SB RAS (Novosibirsk). The phenorhythmotype of the species is summer blooming, with a prefloral period of 56–76 days and a flowering period from 13 to 47 days. The range of individual and intraspecific variability of biomorphological features characterizing the flowering phase is revealed. Of the rhythmological indicators of flowering, the most variable are the dates of its beginning and end, more dependent on the weather conditions of the season. It was found that among the morphological features, the height of the flower-bearing shoot, its foliage, and the size of leaves vary mainly at an average level, and the inflorescence indicators - length and, especially, the number of flowers are more variable. Individual differences in the shoots of bluebells are manifested primarily in the development of inflorescences. At the species level, most samples reliably differ in shoot height and inflorescence length, leaf size and the number of flowers per shoot, whereas differences in the flower features are usually insignificant. The presence of gynodioecy in *Campanula* species mentioned in the literature, was not noted in this study. The obtained data will expand the prospects of using the species as ornamental perennials.

Key words: *Campanula*, flowering, phenology, morphology, variability, gynodioecy, ornamental perennials.