

**БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КОЛОКОЛЬЧИКОВ**

**Представлены результаты изучения биологии цветения четырех видов *Campanula L.* в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (Новосибирск). В сезонной ритмике цветения отмечены существенные видовые различия. В анэкологическом аспекте у всех видов установлены дневной тип распускания цветков, отсутствие автогамии и высокая фертильность пыльцы. Ключевые слова: *Campanula*, сезонная и суточная ритмика цветения.**

Виды рода *Campanula L.* – колокольчик издавна используются в качестве медоносных, перганосных, кормовых и лекарственных растений [1]. Наибольший интерес они представляют как декоративные растения [2–5]. Благодаря эколого-морфологическому разнообразию, высоким декоративным качествам и неприхотливости колокольчики заслуживают более широкого распространения в культуре.

Различные аспекты биологии цветения представителей рода изучены в разной степени. Наиболее подробно исследован механизм опыления [6], описаны четыре стадии цветения цветков [7]. Цветки колокольчиков энтомофильные, диогогамные, с ярко выраженной протерандрией. Пыление происходит в бутоне. При вскрытии пыльников, образующих трубку вокруг столбика, пыльца прилипает к ворсинчатой поверхности плотно сомкнутых рылец. При раскрытии венчика столбик удлиняется и выносит пыльцу наружу (вторичное преподношение пыльцы: не пыльниками, а посредством столбика). В пестичной фазе цветения лопасти рыльца раскрываются и становятся доступными для опылителей.

В литературе имеются указания на возможность автогамии у некоторых видов. Считается, что в неопыленных цветках лопасти рыльца отгибаются наружу и касаются столбика, при этом возможно опыление остатками пыльцы. Л.А. Антонова [8] приводит данные о 100%-м завязывании плодов при изоляции цветков у *C. trachelium* и *C. latifolia* в широколиственном лесу, тогда как у *C. rapunculoides* из 38 изолированных цветков только два дали плоды. При свободном опылении завязываемость плодов высокая в связи с тем, что пыльца высокофертильна, а ее количества достаточно для эффективного опыления и оплодотворения.

Суточная ритмика цветения у представителей рода проходит по дневному типу [9, 10]. Исследованы порядок распускания цветков в соцветии и продолжительность цветения в зависимости от структуры соцветий [11, 12].

Изучение биологии цветения является одной из актуальных задач при введении перспективных декоративных видов в культуру. Нами были исследованы суточная и сезонная ритмика цветения четырех видов рода *Campanula*: *C. alliarifolia Willd.* – колокольчик чесночницелистный, *C. persicifolia L.* – к. персикелистный, *C. rapunculoides L.* – к. рапунцелевидный и *C. trachelium L.* – к. крапиволистный – в условиях лесостепной зоны Западной Сибири.

Для изучения суточной ритмики цветения по методике В.Ф. Шамурина [13] и А.Н. Пономарева [14] на 20 побегах каждого вида, отмеченных этикетками, до начала наблюдений были удалены все раскрытые цветки. В течение дня ежедневно подсчитывали число вновь распустившихся цветков, одновременно отмечая температуру воздуха на уровне соцветий. В день наблюдений погода была жаркая, малооблачная.

Для выявления возможности автогамии в фазе окрашенных бутонов, до распускания первых цветков, по 3–4 соцветия каждого вида были помещены под изоляторы из полиэстера, которые оставались на растениях до окончания периода созревания плодов. Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом, подсчитывая число фертильных и стерильных пыльцевых зерен в пяти полях зрения микроскопа [15]. Для определения использовали смесь пыльцы из нескольких бутонов, взятую в стадии расхождения долей венчика (тычиночная фаза цветения). Фенологические наблюдения проводили по методике И.Н. Бейдеман [16].

Изученные виды колокольчиков относятся к жизненной форме травянистых поликарпи-

ков. Репродуктивные побеги их полурозеточные, удлинённые, с верхушечными многоцветковыми соцветиями. Соцветия *C. persicifolia* кистевидные, у остальных видов метельчатые. В почках возобновления с осени генеративные органы не заложены, дифференциация цветков и соцветий проходит в период роста репродуктивных побегов в текущем году. По срокам начала цветения *C. persicifolia* – раннелетний вид, остальные виды летние (табл. 1). По характеру сезонной ритмики цветения виды существенно различаются (рис. 1).

У *C. trachelium* к началу фазы цветения рост побегов и дифференциация элементов соцветия заканчиваются. Поэтому распускание цветков как в пределах соцветия, так и на растении проходит дружно. Интенсивность цветения достигает пика в течение двух недель, далее наблюдается резкое снижение числа раскрытых цветков. Продолжительность цветения растений в интродукционной популяции колеблется по годам от 31 до 41 дня (в среднем 33).

Для *C. alliariifolia*, *C. rapunculoides* и *C. persicifolia* характерно продолжение роста цветоносных осей и заложение бутонов после начала цветения побегов, что обеспечивает более длительное течение фазы цветения. У *C. alliariifolia* цветение продолжается в среднем 43 дня. В 1999 и 2000 гг. конец цветения отмечался в первой декаде сентября при средне-суточной температуре воздуха 11,0 и 14,9 °С соответственно. При этом часть бутонов остались на растениях нераспустившимися.

У *C. rapunculoides* кривая цветения близка к таковой у *C. trachelium*, но с более постепенным завершением фазы. Наибольшее число распустившихся цветков наблюдается на третьей неделе цветения. Продолжительность цветения составляет 26–42 дня (в среднем 38). Особенностью этого вида является формирование открытых соцветий, до-

стигающих 58% от их общего количества. Способность верхушечных меристем побегов *C. rapunculoides* к длительному функционированию продлевает цветение, что ранее отмечалось В.Н. Голубевым [19]. У данного вида наблюдается развитие моноциклических побегов, зацветающих в конце лета, за счет которых продолжительность цветения популяции достигает 2,5 месяца.

Цветение *C. persicifolia* растянутое, обычно отмечается две волны. Первая волна обеспечивается цветками верхней и средней частей главной оси соцветия и терминальными цветками боковых осей. Она продолжается 18–20 дней от начала фазы, затем наступает спад в цветении в течение двух недель. В этот период происходит формирование плодов и дифференциация бутонов в нижней части главной оси соцветия и боковых бутонов на паракладях. С распускания этих бутонов начинается вторая волна цветения, менее интенсивная, но более длительная, продолжающаяся до конца вегетационного периода. Так в 1999 г. единичные цветки отмечались на 105-й день от начала цветения.

Интенсивность и длительность цветения зависят от числа побегов на растении и числа цветков на побеге, т. е. от высоты и структуры соцветия (табл.). Все эти показатели существенно варьируют в зависимости от онтогенетического состояния особей. Молодые и средневоз-

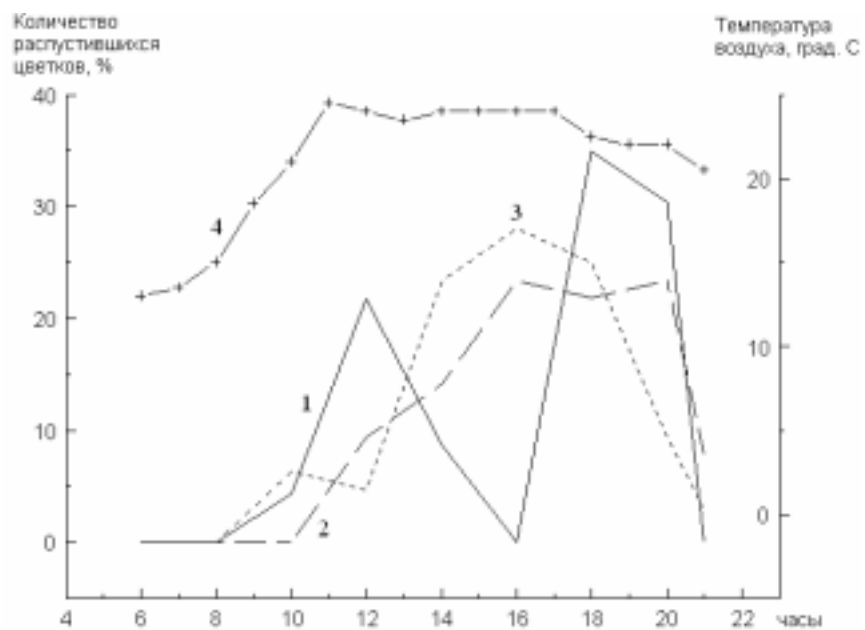


Рисунок 1. Суточная ритмика цветения видов *Campanula* (11.07.2000 г.): 1 – *C. persicifolia*, 2 – *C. trachelium*, 3 – *C. rapunculoides*, 4 – температура

Таблица 1. Характеристика цветения видов *Campanula*

Показатель		<i>C. alliariifolia</i>	<i>C. persicifolia</i>	<i>C. rapunculoides</i>	<i>C. trachelium</i>
Цветение	начало	7.07±4	20.06±6	8.07±1	5.07±3
	конец	7.09±2	28.09±7	22.09±4	7.08±4
Побегов на особь, шт.		3,0±0,4	8,6±1,9	3,6±0,4	3,4±0,4
Высота соцветия, см		35,2±2,9	37,6±1,5	44,3±1,8	29,6±1,2
Цветков на побег, шт.		58,5±11,2	23, 7±2,3	55,8±9,6	33,4±5.8
Фертильность пыльцы, %		93	81	96	93

растные растения имеют хорошо развитые соцветия с ветвлением до III порядка у *C. alliariifolia*, *C. trachelium* и *C. persicifolia*, до II порядка – у *C. rapunculoides*.

У старых генеративных особей структура соцветий значительно упрощается вследствие редукции боковых осей разного порядка. При этом уменьшается число порядков ветвления, длина паракладий, число цветков в парциальных соцветиях, что приводит к формированию простых кистевидных соцветий. Упрощение структуры соцветий в онтогенезе сокращает продолжительность цветения отдельного соцветия. В то же время цветение отдельной особи и популяции в целом может удлиниться вследствие разновременности зацветания побегов, характерной для старого генеративного состояния.

Суточная ритмика цветения изученных видов проходит по дневному типу, характер-

ному для рода *Campanula* (рис. 2). Распускание цветков начинается не раньше 8 часов утра и полностью прекращается к 21 часу. При этом отмечены видовые особенности. Наиболее интенсивное раскрытие цветков у *C. rapunculoides* наблюдалось с 14 до 18 часов с максимумом в 16 часов. У *C. trachelium* пик цветения отмечен с 16 до 20 часов. Более сложный ход суточного цветения у *C. persicifolia*: он имеет два пика – в 12 и 18 часов, с выраженной полуденной депрессией. Кривая распускания цветков коррелирует с кривой хода температуры, что вообще свойственно видам с дневным типом цветения [13].

Цветки колокольчиков открываются однократно. Продолжительность жизни одного цветка (от раскрывания венчика до увядания) зависит от погодных условий и составляет 3–4 дня у *C. rapunculoides* и *C. trachelium*, 3–6 дней – у *C. alliariifolia* и *C. persicifolia*.

При изоляции соцветий во всех случаях плоды не завязались, что свидетельствует об отсутствии автогамии. Вероятно, у видов *Campanula*, как и у других энтомофильных видов, сочетающих протерандрию с удлинёнными многоцветковыми соцветиями, имеет место совмещение гейтоногамии с ксеногамией [18]. Пыльца исследованных видов высокофертильна (табл.), что обеспечивает высокую результативность опыления и ежегодное обильное плодоношение.

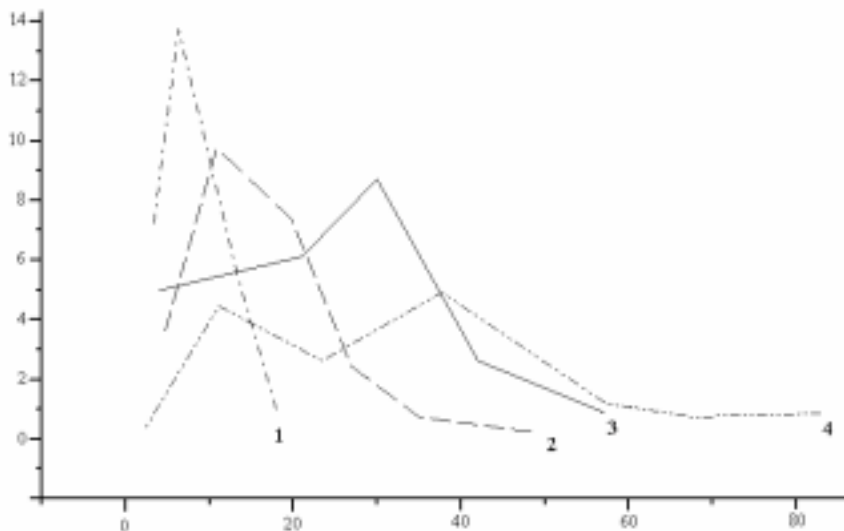


Рисунок 2. Сезонная ритмика цветения видов *Campanula*: 1 – *C. trachelium*, 2 – *C. rapunculoides*, 3 – *C. alliariifolia*, 4 – *C. persicifolia*. По оси абсцисс – дни цветения, по оси ординат – число распустившихся цветков на побеге, шт.

10.02.2011

**Список использованной литературы:**

1. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; семейства Hippuridaceae – Lobeliaceae. СПб.: Наука, 1991. 200 с.
2. Крушина М.Г. Колокольчики. М.: Сельхозгиз, 1954. 78 с.
3. Федоров А.А. Флора СССР. М. – Л., 1957. Т. 24. С. 126–450.
4. Полетико О.М., Мищенко А.П. Декоративные травянистые растения открытого грунта: Справочник по номенклатуре родов и видов. Л.: Наука, 1967. 208 с.
5. Халипова Г.И. Колокольчики. М.: Астрель: АСТ, 2005. 144 с.
6. Тахтаджян А. Л. // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 447–459.
7. Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 379 с.
8. Антонова Л.А. Антэкология растений широколиственного леса // Экология опыления: Межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1976. Вып. 2. С. 30–63.
9. Антонова Л.А. Сезонная и суточная ритмика цветения растений широколиственного леса // Экология. 1972. №4. С. 73–79.
10. Боронникова С.В. Репродуктивная биология колокольчиков // Вестник Перм. ун-та. Биология. 1995. Вып. 1. С. 28–36.
11. Ковалева Н.А. Продолжительность цветения некоторых колокольчиков в связи с морфологией их соцветий // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: ФАН, 1972. Вып. 9. С. 107–110.
12. Викторов В.П. Род Колокольчик // Биологическая флора Московской области. М., 2000. Вып. 14. С. 181–211.
13. Шамурин В.Ф. Суточная ритмика и экология цветения некоторых степных растений // Ботан. журн. 1958. Т. 43, №4. С. 548–557.
14. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М. – Л., 1960. Т. 2. С. 9–19.
15. Юрцев В.Н., Пухальский В.А. Методическое руководство к лабораторно-практическим занятиям по цитологической и эмбриологической микротехнике. М., 1968. 113 с.
16. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1974. 156 с.
17. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 287 с.
18. Малютин Н.И. Биологическая роль соцветий в эволюции некоторых растений // Ботан. журн. 1965. Т. 50, №5. С. 685–689.

Сведения об авторе:

**Фомина Татьяна Ивановна**, старший научный сотрудник Учреждения Российской академии наук  
Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения РАН (ЦСБС СО РАН),  
кандидат биологических наук  
630090, г. Новосибирск, ул. Золотогорная, 101, тел. (8383) 3344464, e-mail: fomina-ti@yandex.ru

**УДК 582.998.3:581.141**

**Fomina T.I.**

**ALGAL BIOLOGY OF SOME SPECIES OF CAMPANULA L.**

Results of studying the biology of four species of flowering *Campanula* L. in the Central Siberian Botanical Garden SB RAS (Novosibirsk) are given in this work. In the seasonal rhythm of flowering significant species differences are observed. In antecological aspect fluorescent type of blooming flowers, the absence of autogamy and high pollen fertility were established in all types.

Key words: *Campanula*, seasonal and diurnal rhythm of flowering.