

УДК 581.14:635.9:581.522.4(477.60)

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА *AQUILEGIA* L. В УСЛОВИЯХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ

Крохмаль И.И.

*Донецкий ботанический сад НАН Украины, Донецк, Украина
E-mail: donetsk-sad@mail.ru*

Изучены репродуктивные особенности видов рода *Aquilegia* L. в условиях степной зоны Украины. Выявлены диагностические признаки, сроки и продолжительность возрастных состояний. Генеративный период наступает на второй год жизни растений. В виргинильном возрастном состоянии у *A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. buergeriana* var. *oxycepala*, *A. olympica* корневая система смешанная, у остальных исследованных видов: *A. einseleana*, *A. alpina*, *A. saximontana*, *A. vulgaris* главный корень отмирает, корневая система кистекорневая. В молодом генеративном состоянии у *A. chrysantha* отмечено боковое ветвление, у *A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. olympica*, *A. buergeriana* var. *oxycepala* – отмирание главного корня, корневая система этих видов кистекорневая. Высокие процент плодоцветения, коэффициент семенификации и реальная семенная продуктивность характерны для лесных и субальпийских видов рода *Aquilegia*. У субальпийских видов возрастает коэффициент семенификации при уменьшении солнечной радиации в июне в местах их естественного произрастания. В регионе интродукции у высокогорных лесных видов из более теплых и влажных мест семенная продуктивность, процент плодоцветения выше, коэффициент семенификации ниже. Выявлено, что в степной зоне Украины показатели семенной продуктивности выше у видов из более холодных мест произрастания.

Ключевые слова: виды рода *Aquilegia* L., интродукция, степная зона Украины, онтогенез, семенная продуктивность.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение репродуктивных особенностей декоративных травянистых многолетников мировой флоры в новых условиях произрастания, в том числе видов и сортов рода *Aquilegia* L., позволяет выяснить уровень их адаптации, устойчивость и продолжительность существования в культуре, обосновать научные основы выращивания и размножения для включения в ассортимент растений для зеленого строительства в степной зоне Украины. Известно 60-70 видов, произрастающих в Северном полушарии, из них 35 введено в культуру. Разнообразие рода *Aquilegia* – это результат двух независимых путей эволюции: первый включает в себя азиатские и североамериканские виды, второй – азиатские и европейские виды [1]. Предполагают, что предок двух линий произрастал в горах юга Центральной Сибири. Род возник 6,18-6,57 миллионов лет назад. Эволюция евразийской линии видов рода *Aquilegia* была связана с изменением среды обитания, в то время как азиатско-североамериканской – с разнообразием опылителей. Аллопатрическое видообразование рода преобладает в Европе, симпатрическое – в Северной Америке. Виды *Aquilegia olympica*, *A. oxycepala*, *A. sibirica*, *A. nigricans* (леса, луга),

A. atrata, *A. vulgaris* (леса, луга, каменистые почвы, скалы) в местах естественного произрастания опыляются пчелами и шмелями. Североамериканские виды: *A. canadensis* (леса, луга, каменистые почвы, скалы) и *A. skinneri* (леса) опыляются калибри, *A. chrysantha* (степи) – бражниками. В степной зоне Украины при семенном размножении *A. canadensis* и *A. skinneri* расщепления не дают, в отличие от всех других исследованных видов, что связано по нашему мнению с отсутствием необходимых опылителей и невозможностью перекрестного опыления. В семенном потомстве *A. chrysantha* наблюдается небольшое расщепление. Работы по изучению видов рода *Aquilegia* касаются в основном репродуктивной изоляции видов [2], генеративной и вегетативной изменчивости таксонов в контактных зонах [3], генетического разнообразия видов и культиваров [4]. С использованием сканирующего электронного микроскопа проведено сравнительное изучение онтогенеза цветка таксонов в трибе *Isopyreae* семейства *Ranunculaceae* (*Aquilegia olympica*, *A. ecalcarata*, *Semiaquilegia adoxoides*, *Enemion occidentale*) [5]. Выявлены некоторые условия выращивания промышленных сортов рода *Aquilegia* в теплице: 1) при ночной температуре 9–13 °С растения вступают в фазу цветения через 4–5 месяцев после посева семян; 2) повышение температуры до 16–19 °С индуцирует раннее цветение по сравнению с температурой больше 24 °С; 3) вернализация семян при 4 °С незначительно способствует раннему зацветанию; 4) удлинение фотопериода до 14 часов на ранних фазах роста задерживает цветение растений [6]. В настоящее время в коллекции Донецкого ботанического сада насчитывается 20 видов, 3 разновидности, 2 сорта рода *Aquilegia*. Исследований репродуктивных особенностей видов рода *Aquilegia* в условиях интродукции не проводилось. Цель работы – выявление особенностей онтогенеза и семенной продуктивности видов рода *Aquilegia* в условиях степной зоны Украины, поиск связи показателей семенной продуктивности видов в регионе интродукции с климатическими характеристиками мест их природного произрастания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучены репродуктивные особенности видов рода *Aquilegia* в условиях степной зоны Украины. Материал онтогенетических исследований – 7 видов, 1 разновидность, 2 сорта рода *Aquilegia*: *A. buergeriana* var. *oxysepala* (Trautv. & C.A. Mey.) Kitam., *A. olympica* Boiss., *A. einseleana* F.W. Schultz, *A. pyrenaica* DC., *A. chrysantha* A. Gray, *A. alpina* L., *A. vulgaris* L., *A. saximontana* Rydb., *A. vulgaris* `Nora Barlow`, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda`. Онтогенез видов изучен согласно методике И.П. Игнатьевой [7]. Использована классификация возрастных состояний Т.А. Работнова [8] с дополнениями А.А. Уранова [9]. Терминология периодов онтогенеза и возрастных состояний особей приведена согласно «Ценопопуляции растений» [10], морфологическая терминология – в соответствии с атласами по описательной морфологии высших растений [11, 12]. По способности к вегетативному размножению в условиях региона интродукции виды классифицировали согласно М.Т. Мазуренко, А.П. Хохрякову [13]. Изучена семенная продуктивность 16 видов 1 разновидности рода *Aquilegia*: *A. oxysepala* var. *kansuensis* Brune, *A. buergeriana* Sieb. et Zucc., *A. aurea* Janka, *A. nigricans* Baumg., *A. pyrenaica* DC., *A. flabellata* Sieb. et

Zucc., *A. canadensis* L., *A. skinneri* Hook., *A. chrysantha* A. Gray, *A. atrata* W.D.J. Koch, *A. saximontana* Rydb., *A. alpina* L., *A. einseleana* F.W. Schultz, *A. sibirica* Lam., *A. olympica* Boiss. При изучении семенной продуктивности использовали общепринятые методики Т.А. Работнова [14], И.В. Вайнагия [15], В.И. Некрасова [16], а также “Методические рекомендации по семеноведению интродуцентов” [17]. Климатические характеристики мест естественного произрастания видов рода *Aquilegia* приведены согласно Агроклиматическому атласу мира [18].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучен онтогенез 7 видов, 1 разновидности, 2 сортов рода *Aquilegia* L. (рис. 1-4).

Проростки. Появление всходов у видов *A. einseleana*, *A. vulgaris* `Nora Barlow`, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda` отмечено на 20-й день после высева семян, у *A. chrysantha*, *A. alpina*, *A. pyrenaica* – на 22-й день, у *A. vulgaris*, *A. saximontana*, *A. buergeriana* var. *oxusepala*, *A. olympica* – 30-й день. Семядоли овальной формы, размер 4,0 мм x 9,0 мм. Эпикотиль укороченный, длина гипокотилия 1,0 – 2,0 см. Главный корешок ветвится до 1-го порядка. Появление настоящего листа у *A. einseleana*, *A. vulgaris* `Nora Barlow` отмечено через 14 дней после появления всходов, *A. chrysantha*, *A. alpina*, *A. pyrenaica* – 12 дней, *A. buergeriana* var. *oxusepala*, *A. olympica*, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda` – 10 дней, *A. vulgaris*, *A. saximontana* – 5 дней.

Ювенильное возрастное состояние наступает через 2 – 2,5 месяца после появления всходов. Высота растений варьирует в пределах 3,6 см (*A. vulgaris*) – 7,4 см (*A. olympica*). Количество листьев в розетке 3–5 штук. Длина тройчатосложного листа находится в пределах от 1,6 см (*A. pyrenaica*) до 2,7 см (*A. buergeriana* var. *oxusepala*), ширина – от 1,5 см (*A. vulgaris*) до 2,9 см (*A. buergeriana* var. *oxusepala*).

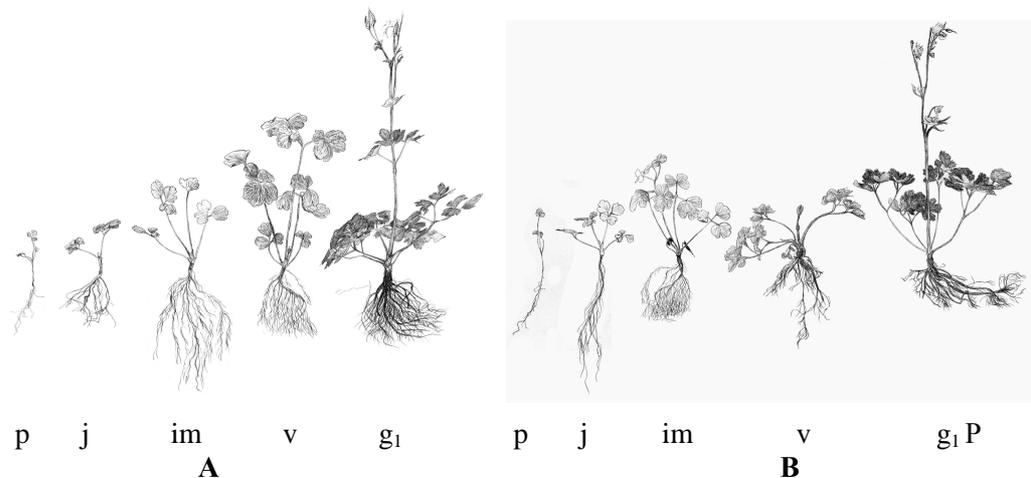


Рис. 1. Онтогенез *Aquilegia buergeriana* var. *oxusepala* (Trautv. & С.А. Мей.) Kitam. (А), *A. olympica* Boiss. (В) в условиях степной зоны Украины: р – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное возрастное состояние, р – v – прегенеративный период, g₁ – генеративный период (молодое генеративное растение)

Длина черешка листа растений варьирует от 2,5 см (*A. vulgaris*) до 5,4 см (*A. olympica*). Размер листочка сложного листа 0,8–1,1 см х 1,0–1,2 см. Главный корень у всех исследованных видов, разновидностей и сортов рода *Aquilegia* ветвится до 3-го порядка, исключение составляет *A. vulgaris*, у которого главный корень ветвится до 2-го порядка. Семядоли сохраняются. Длина главного корня варьирует от 6,2 см (*A. chrysantha*) до 9,6 см (*A. alpina*). Длина гипокотыля 1,5–1,7 см. Количество боковых корней 5 (*A. pyrenaica*) – 9 штук (*A. alpina*), длина их 3,1–5,2 см.



Рис. 2. Онтогенез *Aquilegia einseleana* F.W. Schultz (A), *A. pyrenaica* DC. (B): j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное возрастное состояние, g₁ – генеративный период (молодое генеративное растение)

Имматурное возрастное состояние у большинства исследованных видов наступает через 3 – 3,5 месяца после появления всходов, исключение составляет *A. vulgaris*, у которого имматурное возрастное состояние наступает через 4 месяца. Высота растений варьирует в пределах 4,2 см (*A. vulgaris*) – 9,3 см (*A. chrysantha*). Количество листьев в розетке составляет 6–8 штук. Лист тройчатосложный, у большинства видов листочки сложного листа тройчато-лопастные, у *A. chrysantha* и *A. saximontana* тройчато-рассеченные. Большие размеры сложного листа, его сегментов, черешка листа характерны для *A. chrysantha*, малые – для *A. vulgaris*. Длина листа составляет 1,5–3,9 см, ширина – 1,5–4,3 см, длина черешка листа – 1,5–6,3 см. Корневая система смешанного типа, светло-желто-коричневой окраски. Главный корень развит у всех исследованных видов. Наименьшая длина корневой системы отмечена у *A. chrysantha* – 8,5 см, наибольшая у *A. saximontana* – 11,0 см и *A. hybrida* `Agnenata Zvezda` – 12,5 см. Гипокотиль утолщен. Длина гипокотыля варьирует от 1,1 см (*A. pyrenaica*, *A. vulgaris* `Nora Barlow`) до 1,4 (*A. saximontana*, *A. buergeriana* var. *oxycerpala*) и 2,0 см (*A. hybrida* `Agnenata Zvezda`, *A. buergeriana* var. *oxycerpala*). На гипокотыле образуются придаточные корни в количестве 4 (*A.*

alpina) – 6 штук (*A. hybrida* `Agnenata Zvezda`, *A. buergeriana* var. *oxysepala*). У большинства исследованных видов главный и придаточные корни ветвятся до 4-го порядка, исключение составляют *A. alpina*, *A. saximontana*, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda` – корневая система ветвится до 3-го порядка. Длина придаточных корней достигает 5,9 см (*A. chrysantha*) – 10,5 см (*A. saximontana*) и 15,0 см (*A. buergeriana* var. *oxysepala*). Больше количество боковых корней на главном корне (11 шт.) отмечено у *A. vulgaris*, меньше – у *A. chrysantha* (7 шт.). Длина боковых корней варьирует в пределах 4,7-13,5 см. Продолжительность имматурного возрастного состояния составляет 5 месяцев.

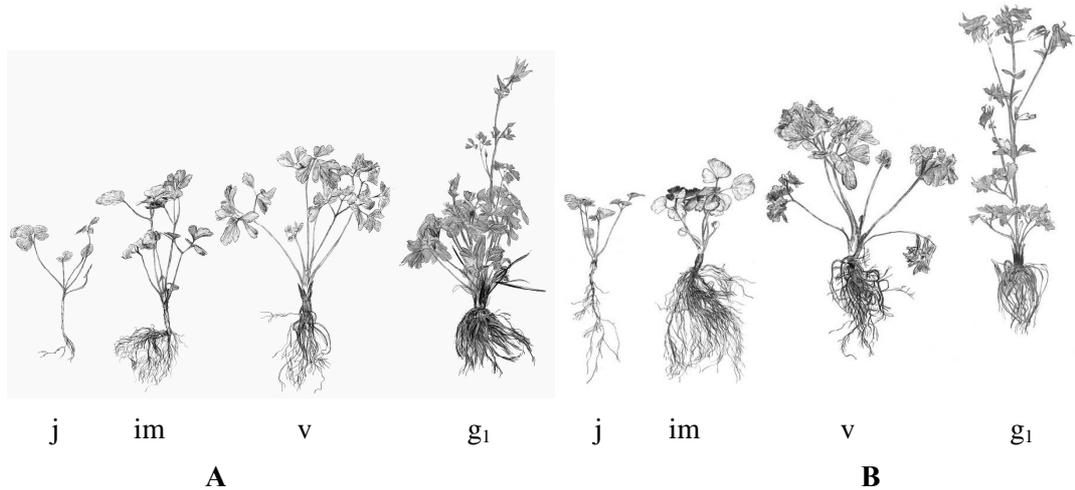


Рис. 3. Онтогенез *Aquilegia chrysantha* A. Gray (A), *A. alpina* L. (B): j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное возрастное состояние, g₁ – генеративный период (молодое генеративное растение)

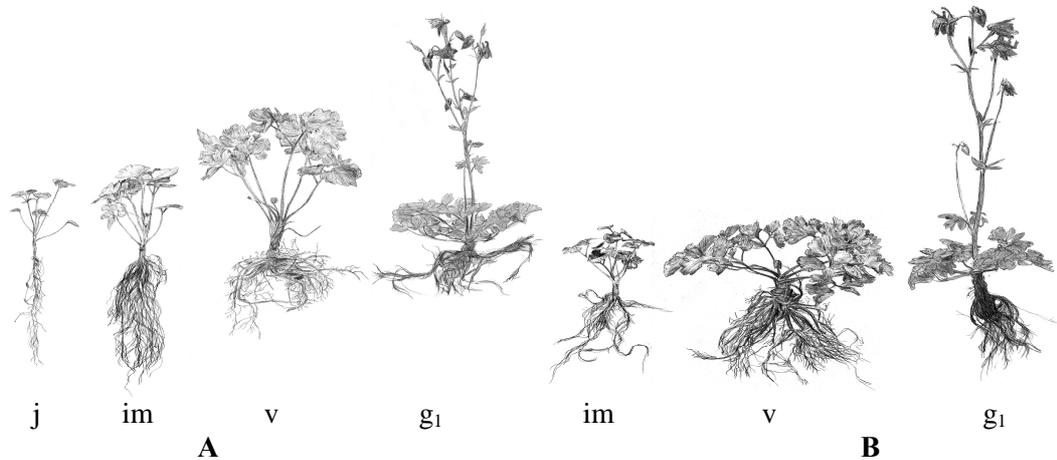


Рис. 4. Онтогенез *Aquilegia vulgaris* L. (A), *A. saximontana* Rydb. (B): j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное возрастное состояние, g₁ – генеративный период (молодое генеративное растение)

Виргинильное возрастное состояние наступает в конце лета первого года жизни, на 4,5–5 месяц после появления всходов. Количество листьев в розетке 9–11 штук. Высота растений составляет 12,0 (*A. vulgaris*) – 27,0 см (*A. buergeriana* var. *oxucepala*). Высота особей *A. saximontana* меньшая по сравнению с другими видами и составляет 5,5 см. У *A. saximontana* черешки листьев располагаются практически параллельно почве, образуя низкую, широкую в диаметре розетку. Черешок характеризуется широким пленчатым основанием, охватывающим основание побега, длина его около 5,0 см. Длина черешка других видов варьирует от 7,5 (*A. vulgaris*) до 12,0 см (*A. alpina*, *A. buergeriana* var. *oxucepala*, *A. olympica*, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda`). Длина листа составляет 5,5–12,5 см, ширина 5,9 см–11,0 см. Самые крупные листья характерны для *A. buergeriana* var. *oxucepala*, *A. olympica*, *A. einseleana*, мелкие – для *A. pyrenaica*. Толщина гипокотилия 1,0 (*A. pyrenaica*) – 1,6 см (*A. hybrida* `Agnenata Zvezda`), на нем располагаются почки возобновление в количестве 2–8 штук. Наибольшее количество почек закладывается у *A. einseleana*, *A. olympica*, *A. vulgaris*. У *A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. buergeriana* var. *oxucepala*, *A. olympica* и *A. hybrida* `Agnenata Zvezda` функционирует главный корень, длина его 8,0–14,0 см. У *A. buergeriana* var. *oxucepala*, *A. olympica* главный корень ветвится до 5–го порядка, у остальных видов – до 4–го порядка. Количество придаточных корней 4–6 штук. Корневая система этих видов смешанного типа. У остальных исследованных видов: *A. einseleana*, *A. alpina*, *A. saximontana*, *A. vulgaris*, *A. vulgaris* `Nora Barlow` главный корень отмирает, корневая система кистекорневая. Придаточные корни образуются на гипокотиле в количестве 5 (*A. einseleana*) – 17 штук (*A. alpina*). Придаточные корни у *A. einseleana*, *A. alpina*, *A. buergeriana* var. *oxucepala*, *A. olympica* ветвятся до 5–го порядка, у остальных видов – до 3–го порядка. Длина придаточных корней составляет 8,0–20,0 см. Большая длина придаточных корней отмечена у *A. einseleana*, *A. olympica*, меньшая – у *A. pyrenaica*.

Осенью первого года жизни высота растений видов и сортов рода *Aquilegia* варьирует от 13,2 см (*A. pyrenaica*) до 21,0 см (*A. einseleana*). Количество листьев на растении 8–12 штук. Меньший размер сложного листа и длина черешка листа отмечены у *A. pyrenaica* и *A. chrysantha*: 5,5 x 5,9 см, 8,2 см; 6,5 x 6,5 см, 9,5 см соответственно. Длина черешка листа у других исследованных видов составляет 11,0–12,0 см. У *A. einseleana* самые крупные листья – 9,0 x 10,0 см. Длина листа остальных исследованных видов и сортов варьирует от 7,2 (*A. vulgaris* `Nora Barlow`) до 7,5 см (*A. alpina*, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda`), ширина – от 7,0 (*A. vulgaris* `Nora Barlow`) до 8,0 см (*A. alpina*). На гипокотиле закладываются почки возобновления в количестве 2–3 (*A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. saximontana*, *A. alpina*) – 8 (*A. einseleana*, *A. vulgaris*) и 10–15 штук (*A. buergeriana* var. *oxucepala*, *A. olympica*). Растения втягиваются вглубь почвы благодаря сокращению контрактильных корней и гипокотилия. У *A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. buergeriana* var. *oxucepala*, *A. olympica* главный корень функционирует, корневая система смешанного типа. Длина главного корня 8,0–18,0 см, ветвится до 5–го порядка. У *A. hybrida* `Agnenata Zvezda` главный корень отмирает, корневая система кистекорневая. У *A. einseleana* и *A. alpina* формируется каудекс, размер которого 2,0 x 1,5 см; 1,0 x 1,3 см соответственно. Большое количество придаточных корней – 17

штук формируется у *A. alpina*, *A. buergeriana* var. *oxycephala*, *A. olympica*, среднее – 8–13 штук у *A. einseleana*, *A. vulgaris* `Nora Barlow`, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda`. Виды *A. pyrenaica*, *A. chrysantha* характеризуются малым количеством придаточных корней – 4–6 штук. У *A. einseleana* и *A. alpina* придаточные корни ветвятся до 5-го порядка, у остальных исследованных видов – до 3-го порядка. Длина придаточных корней меньше у *A. pyrenaica* и *A. chrysantha* – 5,5–9,5 см по сравнению с другими исследованными видами – 10,5–20,0 см. В виргинильном возрастном состоянии растения заканчивают вегетационный период.

Генеративный период. Весной следующего года все исследованные виды, разновидности и сорта рода *Aquilegia* вступают в генеративный период: 87 % растений *A. alpina*; 80 % *A. buergeriana* var. *oxycephala*, *A. olympica*, *A. einseleana*, *A. vulgaris*, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda`, *A. vulgaris* `Nora Barlow`; 70 % *A. saximontana*; 55–60 % *A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. buergeriana*. В фазу бутонизации виды и сорта рода *Aquilegia* вступают в третьей декаде апреля – первой декаде мая, в фазу цветения – в первой – второй декадах мая. В розетке насчитывается от 5–6 (*A. alpina*) до 16 листьев (*A. saximontana*). Высота розетки колеблется от 6,0 см (*A. saximontana*) до 16,0–17,0 см (*A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. buergeriana*). В отличие от других исследованных видов у *A. chrysantha* отмечено боковое ветвление. На каудексе формируется дочерняя розетка с генеративным побегом. У сортов *A. hybrida* `Agnenata Zvezda` и *A. vulgaris* `Nora Barlow` также наблюдается боковое ветвление, на каудексе формируется по 2–3 дочерних розетки, каждая из которых состоит из 3–5 листьев. На гипокотиле дочерних розеток формируются придаточные корни и почки возобновления. Весной на второй год жизни у *A. pyrenaica*, *A. olympica*, *A. chrysantha* и *A. buergeriana* var. *oxycephala* отмирает главный корень. У остальных исследованных видов стержневой корень отмирает в виргинильном возрастном состоянии осенью первого года жизни, о чем приведено выше. У видов, разновидностей, сортов рода *Aquilegia* насчитывается от 1 (*A. alpina*, *A. pyrenaica*, *A. buergeriana*, *A. saximontana*, *A. buergeriana* var. *oxycephala*, *A. olympica*) до 2 (*A. chrysantha*, *A. vulgaris*, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda`) и 3 генеративных побегов (*A. einseleana*, *A. vulgaris* `Nora Barlow`) на растении. Высота генеративных побегов колеблется от 26,5 см (*A. hybrida* `Agnenata Zvezda`) до 50,0 (*A. pyrenaica*) – 55,0 см (*A. buergeriana* var. *oxycephala*, *A. olympica*). На генеративном побеге формируется 2–3 (*A. vulgaris*), 3–5 (*A. chrysantha*), 14–16 цветков (*A. alpina*, *A. pyrenaica*, *A. saximontana*, *A. buergeriana* var. *oxycephala*, *A. olympica*). Насчитывается 7–8 (*A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. buergeriana*, *A. olympica*, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda`, *A. vulgaris* `Nora Barlow`), 10–12 (*A. einseleana*, *A. alpina*, *A. vulgaris*, *A. buergeriana* var. *oxycephala*, *A. vulgaris* `Nora Barlow`), 13–14 (*A. saximontana*) придаточных корней, которые у *A. einseleana*, *A. alpina*, *A. chrysantha*, *A. buergeriana* ветвятся до 3-го порядка, у *A. buergeriana* var. *oxycephala*, *A. olympica* – до 5-го порядка, у остальных исследованных видов – до 4-го порядка. Длина придаточных корней составляет 7,0–10,0 (*A. pyrenaica*, *A. olympica*), 8,0–13,0 (*A. einseleana*, *A. alpina*, *A. buergeriana*), 13,0–18,0 см (*A. vulgaris*, *A. buergeriana* var. *oxycephala*). Длина каудекса колеблется от 0,9–1,0 (*A. chrysantha*, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda`, *A. vulgaris* `Nora Barlow`) до 3,5 см (*A. alpina*); толщина – от 0,8–0,9 (*A. einseleana*, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda`) до 1,3–1,5 см (*A. chrysantha*, *A. buergeriana*).

Таким образом, в условиях интродукции в степной зоне Украины появление всходов видов, разновидностей, сортов рода *Aquilegia* отмечено на 20–40-й день после высева семян, появление настоящего листа – через 5–14 дней после появления всходов, ювенильное возрастное состояние наступает через 3, имматурное – 4,5, виргинильное – 5–6 месяцев, генеративный период – весной второго года жизни. Общие диагностические признаки возрастных состояний видов рода *Aquilegia*: проростки – наличие семядолей и первого листа, укороченный эпикотиль; ювенильное – ветвление главного корня; имматурное – утолщение гипокотыля, отмирание семядолей, формирование и ветвление придаточных корней; виргинильное – втягивание базальной части главной оси стебля в почву, формирование почек возобновления; генеративный период – развитие генеративного побега. В виргинильном возрастном состоянии у *A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. buergeriana* var. *oxysepala*, *A. olympica* корневая система смешанная, у остальных исследованных видов и сортов: *A. einseleana*, *A. alpina*, *A. saximontana*, *A. vulgaris*, *A. vulgaris* `Nora Barlow`, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda` главный корень отмирает, корневая система кистекорневая. В молодом генеративном состоянии отмечено боковое ветвление у *A. chrysantha*, *A. hybrida* `Agnenata Zvezda`, *A. vulgaris* `Nora Barlow`, отмирание главного корня у *A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. olympica*, *A. buergeriana* var. *oxysepala*, их корневая система становится кистекорневой.

Изучена семенная продуктивность видов рода *Aquilegia* в регионе интродукции. Наибольшее количество плодов на генеративном побеге образуется у субальпийских видов *A. alpina*, *A. olympica*, *A. saximontana* и лесного *A. oxysepala* var. *kansuensis*, наименьшее – у высокогорного *A. skinneri* (табл. 1). Больше количество цветков на генеративном побеге формируется у *A. alpina*, *A. nigricans*, *A. oxysepala* var. *kansuensis*, *A. olympica*, *A. vulgaris*, меньше – у *A. sibirica*; большее количество генеративных побегов у *A. alpina*, *A. oxysepala* var. *kansuensis*, *A. aurea*, меньше – у высокогорного *A. chrysantha*.

Наибольший процент плодоцветения в регионе интродукции отмечен у лесного *A. oxysepala* var. *kansuensis*, субальпийских видов *A. saximontana*, *A. alpina*, *A. olympica*, а также петрофита Балкан *A. aurea*. Низкие значения процента плодоцветения характерны для *A. nigricans*, *A. skinneri*, *A. chrysantha*, *A. atrata* (см. табл. 1). Высокая потенциальная семенная продуктивность в условиях региона интродукции характерна для *A. aurea* и *A. oxysepala* var. *kansuensis*, большие значения данного параметра – для *A. alpina*, *A. einseleana*, *A. olympica*, *A. vulgaris*. Низкие значения потенциальной семенной продуктивности характерны для *A. skinneri*, *A. atrata*, *A. saximontana*, *A. nigricans*. В регионе интродукции высокая реальная семенная продуктивность на плод отмечена у лесных и субальпийских видов: *A. einseleana*, *A. oxysepala* var. *kansuensis*, *A. alpina*, *A. olympica*, *A. buergeriana*, *A. vulgaris*, низкая – у высокогорных лесных видов: *A. flabellata*, *A. canadensis*, *A. chrysantha*. Субальпийские и лесные виды рода *Aquilegia*, петрофиты Балкан (*A. nigricans*) и Пиреней (*A. pyrenaica*) отличаются наибольшими значениями коэффициента семенификации, что свидетельствует о высокой степени их адаптации к новым условиям произрастания.

Таблица 1.
Семенная продуктивность видов рода *Aquilegia* L. в условиях степной зоны Украины

Вид	Эколого-ценотическая приуроченность	Количество плодов, шт.		Размер плода, см		Процент плодотворения, %	Семенная продуктивность на плод, шт.		Коэффициент семенификации, %
		на генеративном побеге	на растении	высота	толщина		потенциальная	реальная	
<i>A. oxysepala</i> var. <i>kansuensis</i>	леса	16,1±2,06	226,0±20,0	2,8±0,08	1,0±0,04	84,96	138,3±6,60	115,3±6,71	83,7±3,07
<i>A. buergeriana</i>	-	4,7±0,98	9,4±1,31	2,1±0,07	0,8±0,02	41,35	101,8±9,39	92,8±8,6	90,5±3,28
<i>A. aurea</i>	каменистые местообитания	7,7±1,20	126,5±15,0	3,7±0,13	0,9±0,03	59,90	154,3±6,05	45,4±9,85	29,4±3,66
<i>A. nigricans</i>	-	4,6±0,27	46,0±7,50	2,9±0,07	1,1±0,04	20,63	103,2±11,01	78,5±7,39	72,9±6,7
<i>A. pyrenaica</i>	-	7,0±1,35	15,8±2,50	2,6±0,08	1,0±0,04	70,00	84,1±7,75	48,7±5,92	58,4±7,84
<i>A. flabellata</i>	высокогорные леса	4,4±1,23	32,3±5,00	2,9±0,12	0,8±0,04	54,32	76,8±5,31	21,8±6,71	28,1±5,0
<i>A. canadensis</i>	-	8,1±0,98	27,8±5,30	1,9±0,09	0,6±0,03	54,00	79,8±7,53	21,5±6,46	25,4±8,56
<i>A. skinneri</i>	-	2,9±0,18	18,5±5,21	2,5±0,15	0,7±0,03	35,75	105,5±7,61	48,8±7,88	45,5±5,83
<i>A. chrysantha</i>	-	4,3±0,47	4,7±0,76	2,3±0,07	0,9±0,03	35,71	76,3±2,47	25,1±6,48	34,3±3,33
<i>A. atrata</i>	субальпийские, альпийские луга	5,3±0,88	14,0±3,49	2,8±0,12	1,1±0,06	34,78	102,8±12,31	58,2±12,36	54,3±4,85
<i>A. saximontana</i>	-	10,2±2,38	47,7±5,52	2,6±0,09	0,9±0,05	78,57	104,6±8,55	76,1±6,64	72,1±4,92
<i>A. alpina</i>	-	23,0±1,66	306,0±27,0	2,5±0,07	0,9±0,05	77,18	135,8±9,20	102,8±7,53	74,7±3,45
<i>A. einseleana</i>	-	8,1±1,66	19,1±5,38	3,2±0,06	1,1±0,04	55,90	131,0±5,3	115,4±5,86	88,1±1,12
<i>A. sibirica</i>	-	3,1±0,36	14,0±3,03	2,6±0,07	1,1±0,02	51,67	91,7±12,55	74,4±10,76	79,1±6,81
<i>A. olympica</i>	-	10,7±2,74	32,6±4,52	2,7±0,12	1,1±0,03	65,46	118,1±8,18	97,5±7,48	81,6±3,15
<i>A. vulgaris</i>	леса, луга, равнины, горы	9,0±1,02	72,3±8,3	2,3±0,08	0,8±0,03	56,86	109,1±5,38	92,2±4,92	84,3±2,66

У субальпийских видов рода *Aquilegia* потенциальная семенная продуктивность на плод зависит от агроклиматических характеристик мест их естественного произрастания: она увеличивается при возрастании количества годовых осадков и разницы годовых осадков и испарения, уменьшении солнечной радиации в июне, снижении температуры самого теплого месяца. Выявлено, что коэффициент семенификации субальпийских видов, который является косвенным показателем успешности их интродукции, выше у видов, произрастающих в местах с меньшей солнечной радиацией в июне (рис. 5).

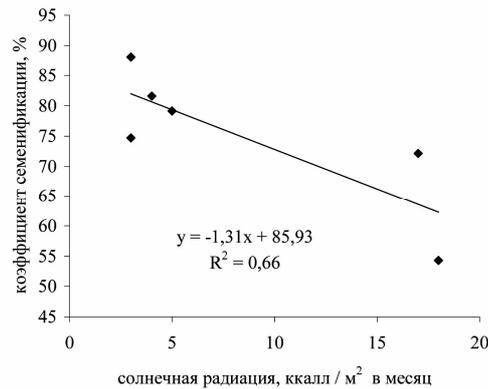


Рис. 5. Зависимость коэффициента семенификации субальпийских видов рода *Aquilegia* L. в условиях региона интродукции (степная зона Украины) от солнечной радиации в июне в местах их естественного произрастания

У высокогорных лесных видов рода *Aquilegia* в условиях региона интродукции выявлена прямая зависимость процента плодоцветения и обратная коэффициента семенификации от разности осадков и испарения, а также суммы температур выше 10 С° в местах естественного произрастания видов (рис. 6 А, Б). Реальная и потенциальная семенная продуктивность на плод высокогорных лесных видов выше в регионе интродукции при возрастании длительности периода с температурой выше 5, 10, 15 С° и суммы температур выше 10 С°, а также увеличении осадков в местах природного произрастания видов.

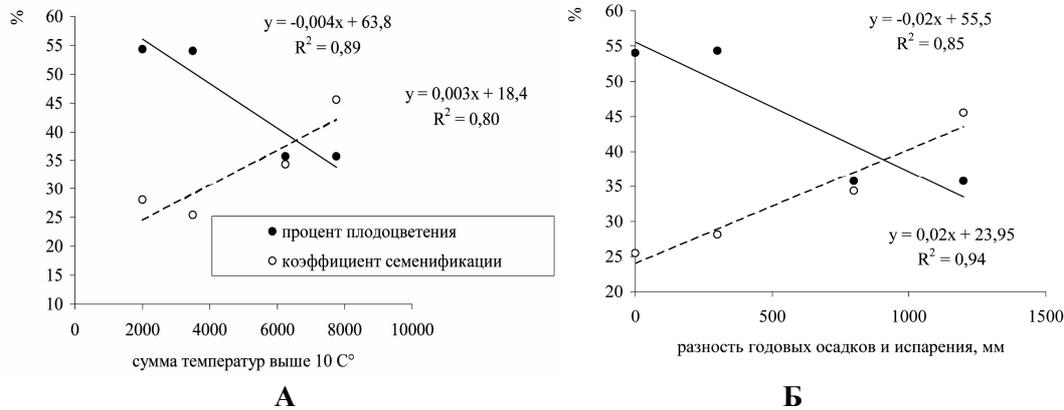


Рис. 6. Зависимость процента плодоцветения и коэффициента семенификации высокогорных лесных видов рода *Aquilegia* L. в условиях региона интродукции (степная зона Украины) от разности годовых осадков и испарения (А) и суммы температур выше 10 С° (Б) в местах их естественного произрастания

В регионе интродукции у лесных, субальпийских и видов с широкой экологической амплитудой коэффициент семенификации и реальная семенная продуктивность на плод больше по сравнению с видами высокогорных лесов и

петрофитов Балкан и Пиреней. Самый низкий процент плодоцветения и потенциальная семенная продуктивность на плод отмечены у высокогорных лесных видов (рис. 7).

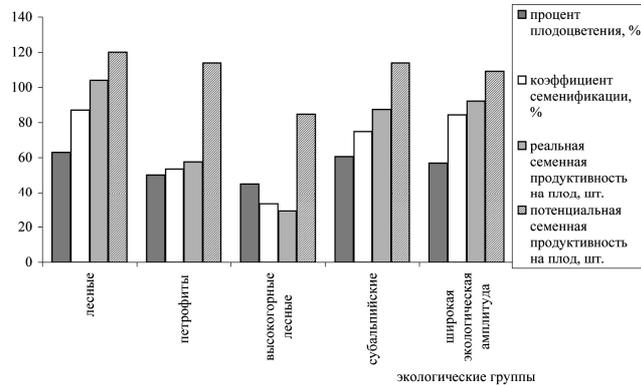


Рис. 7. Семенная продуктивность видов рода *Aquilegia* L. в условиях степной зоны Украины

Сравнение показателей семенной продуктивности видов разных экологических групп видов рода *Aquilegia* в регионе интродукции с агроклиматическими характеристиками мест их природного произрастания показало, что потенциальная и реальная семенная продуктивность на плод и генеративный побег, процент плодоцветения, коэффициент семенификации в условиях региона интродукции возрастают при уменьшении суммы температур выше 10 C° и длительности периода выше 15 C° (рис. 8 А, Б). Процент плодоцветения и коэффициент семенификации видов возрастают также при уменьшении испарения годовых осадков (рис. 9).

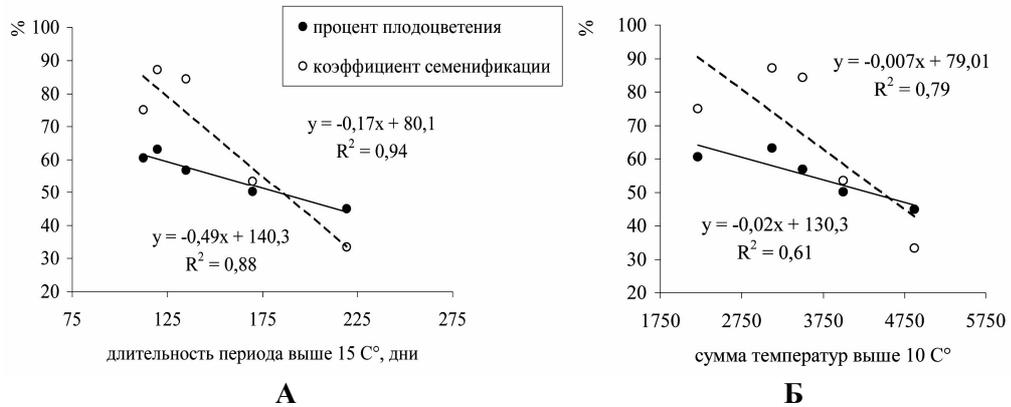


Рис. 8. Зависимость процента плодоцветения и коэффициента семенификации видов рода *Aquilegia* L. в условиях региона интродукции (степная зона Украины) от суммы температур выше 10 C° (А) и длительности периода выше 15 C° (Б) в местах их естественного произрастания.

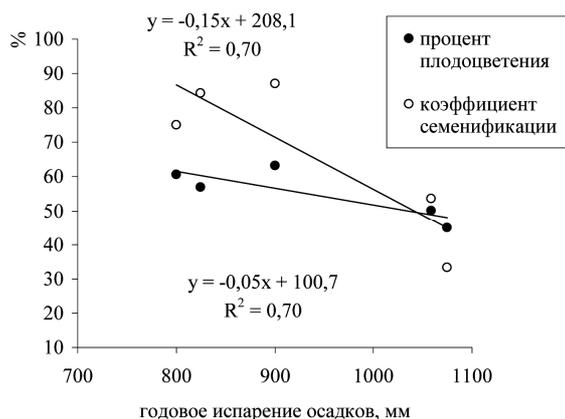


Рис. 9. Зависимость процента плодoцветения и коэффициента семенификации видов рода *Aquilegia* L. в условиях региона интродукции (степная зона Украины) от годового испарения осадков в местах их естественного произрастания

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в степной зоне Украины высокие значения процента плодoцветения, коэффициента семенификации и реальной семенной продуктивности отмечены у лесных, субальпийских видов рода *Aquilegia* и у видов с широкой экологической амплитудой, которые наиболее адаптированы к условиям региона интродукции. Выявлено, что в условиях региона интродукции показатели семенной продуктивности выше у видов из более холодных мест произрастания.

Список литературы

1. Bastida J.M., Alcantara J.M., Rey P.J., Vargas P., Herrera C.M. Extended phylogeny of *Aquilegia*: the biogeographical and ecological patterns of two simultaneous but contrasting radiations // *Plant Systematics and Evolution* – 284. – 2010. – P. 171–185.
2. Fulton M., Hodges S.A. Floral isolation between *Aquilegia formosa* and *A. pubescens* // *The Royal Society*. – 1999. – P. 2247 – 2252.
3. Medrano M., Castellanos M.C., Herrera C.M. Comparative floral and vegetative differentiation between two European *Aquilegia* taxa along a narrow contact zone // *Plant Systematics and Evolution*. – 2006. – P. 209 – 224.
4. Zhu R.R., Gao Y.K., Xu L.J., Zhang Q.X. Genetic diversity of *Aquilegia* (Ranunculaceae) species and cultivars assessed by AFLPs // *Genetics and Molecular Research*. – 2011. – 10 (2). – P. 817–827.
5. Tucker S.C., Hodges S.A. Floral ontogeny of *Aquilegia*, *Semiaquilegia*, and *Enemion* (Ranunculaceae) // *Int. J. Plant Sci.* – 166 (4). – 2005. – P. 557–574.
6. Merritt R.H., Gianfagna T., Perkins R.T., Trout J.R. Growth and development of *Aquilegia* in relation to temperature, photoperiod and dry seed vernalization // *Scientia Horticulturae*. – 69. – 1997. – P. 99–106.
7. Игнатъева И.П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. – М., 1983. – 55 с.
8. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. – Тр. БИН АН СССР. – Сер. 3. Геоботаника. – М.; Л.: АН СССР. – 1950. – Вып. 6. – С. 77–204.
9. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических процессов // *Биол. науки*. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
10. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.

11. Федоров А.А., Кирпичников А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 301 с.
12. Федоров А.А., Кирпичников А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 352 с.
13. Мазуренко М.Т. Вегетативное размножение растений в связи с интродукцией / М.Т. Мазуренко, А.П. Хохряков // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1971. – Вып. 79. – С. 26–33.
14. Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения в сообществах // Полевая геоботаника. – М., Л. – Т.2. – 1960. – С.20–40.
15. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журнал. – 1974. – С. 826–831.
16. Некрасов В.И. Роль семенной репродукции в оценке степени акклиматизации растений // Ритм роста и развития интродуцентов. – М.: Би. – 1973. – С. 90–93.
17. Методические указания по семеноведению интродуцентов. – М.: Наука, 1980. – 64 с.
18. Агроклиматический атлас мира. – М., Л.: Гидрометеиздат, 1972. – 115 с.

Крохмаль І.І. Репродуктивні особливості видів роду *Aquilegia* L. в умовах степової зони України. / І.І. Крохмаль // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2013. – Т. 26 (65), № 2. – С. 82-94.

Вивчено репродуктивні особливості видів роду *Aquilegia* L. в умовах степової зони України. Виявлено діагностичні ознаки, терміни і тривалість вікових станів. Генеративний період настає на другий рік життя рослин. У віргінільному віковому стані у *A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. buergeriana* var. *oxysepala*, *A. olympica* коренева система змішана, у решти досліджених видів: *A. einseleana*, *A. alpina*, *A. saximontana*, *A. vulgaris* головний корінь відмирає, коренева система пучкуватокоренева. У молодому генеративному стані у *A. chrysantha* відзначено бічне галузнення, у *A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. olympica*, *A. buergeriana* var. *oxysepala* – відмирання головного кореня, коренева система цих видів пучкуватокоренева. Високі відсоток плодоцвітіння, коефіцієнт семеніфікації і реальна насіннева продуктивність характерні для лісових і субальпійських видів роду *Aquilegia*. У субальпійських видів зростає коефіцієнт семеніфікації при зменшенні сонячної радіації в червні в місцях їх природного зростання. У регіоні інтродукції у високогірних лісових видів з більш теплих і вологих місць зростання насіннева продуктивність і відсоток плодоцвітіння вище, а коефіцієнт семеніфікації – нижче. Виявлено, що в степовій зоні України показники насінневої продуктивності вище у видів з більш холодних місць зростання.

Ключові слова: види роду *Aquilegia* L., інтродукція, степова зона України, онтогенез, насіннева продуктивність.

Krokhmal I.I. The reproductive features of *Aquilegia* L. species under the conditions of the steppe zone of Ukraine / I.I. Krokhmal // Scientific Notes of Taurida V.I. Vernadsky National University. – Series: Biology, chemistry. – 2013. – Vol. 26 (65), No. 2. – P. 82-94.

We studied the reproductive features of the genus *Aquilegia* L. under conditions of the steppe zone of Ukraine. The diagnostic features, terms and duration of age states have been revealed. These plants come into the generative period in their second year of life. At the virginile age the root system of *A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. buergeriana* var. *oxysepala*, *A. olympica* state is mixed. The taproot dies in the rest of the studied species, namely *A. einseleana*, *A. alpina*, *A. saximontana*, *A. vulgaris*, and their the root systems are cluster-rhizomatous. At the young generative state the lateral branching is observed in *A. chrysantha*, whereas in *A. pyrenaica*, *A. chrysantha*, *A. olympica*, *A. buergeriana* var. *oxysepala* the main root dies off, and the root systems of these species are cluster-rhizomatous. A high percentage of fruitage and flowering, semenification coefficient and real seed productivity are characteristic of forest and sub-alpine *Aquilegia* species. The semenification coefficient increases in subalpine species with the decrease of solar radiation in June in their natural habitats. In the region of introduction the seed production and percentage of fruitage and flowering is higher and semenification coefficient is lower in the high-mountain forest species from warmer and more humid habitats. A higher seed production rates in the steppe zone of Ukraine were revealed in the species from colder habitats.

Keywords: *Aquilegia* L. species, introduction, the steppe zone of Ukraine, ontogeny, seed production.

Поступила в редакцію 28.04.2013 г.