

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ *CARDAMINE GRAECA* L. (сем. BRASSICACEAE) В КРЫМУ Т.Н. КУЗЬМИНА

Введение

Репродуктивная стратегия вида, закономерности развития генеративных структур, а также показатели плодоношения позволяют охарактеризовать потенциальные и реальные возможности вида к естественному возобновлению. Поэтому для оценки жизнеспособности вида необходимо всестороннее изучение системы репродукции, что особенно важно для однолетних редких и исчезающих видов, поскольку семенное размножение является для них единственным способом возобновления. В то же время показатели семенного возобновления свидетельствуют о результативности всех репродуктивных процессов, предшествующих семенному размножению [9].

Во флоре Крыма одним из таких видов является *Cardamine graeca* L., или сердечник греческий, представитель сем. Brassicaceae. Вид с восточно-средиземноморским ареалом, в европейской части бывшего Советского Союза встречается только на Южном берегу Крыма (от Байдарских ворот до пгт Оползневое). На территории от пгт Форос до пгт Оползневое ранее было выделено 4 популяции с различной численностью и общей площадью около 33 га [6, 7]. Растение произрастает, как правило, на затененных скалах в сообществах *Quercus puberces*, *Capinus orientalis* и, согласно классификации В.Г. Ена [4], приурочено к Сарыч-Кекенеизскому крутосклонному оползне-террасовому, лесному ландшафту. В Красной книге Украины [19] *C. graeca* числится исчезающим видом (I категория). Поскольку в литературных источниках приводится лишь ботаническое описание вида [2, 3, 14], то изучение особенностей семенного размножения данного исчезающего вида является необходимым шагом для определения потенциала его возобновления в естественных условиях.

Целью данного исследования было выявление закономерностей динамики цветения и плодоношения *C. graeca* в природе в связи с определением особенностей его естественного возобновления.

Объекты и методы исследований

Наблюдения проводили на ценопопуляции *C. graeca* в районе пгт Санаторное (Мелас) в 2005-2007 гг. Изучение динамики цветения, образования генеративных побегов осуществляли на 15-20 контрольных особях с использованием метода «паспортизации», предложенного В.В. Стариковой [15]. Антэкологические исследования и описание морфологии репродуктивных структур проводили с учетом «Методических рекомендаций к изучению антэкологических особенностей цветковых растений» [11, 12] и использованием морфологической терминологии по

Ал.А. Федорову, З.Т. Артюшенко [16, 17]. Семенную продуктивность и основные показатели плодоношения изучали согласно методике Е.А. Ходачек [18]. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica 6.0.

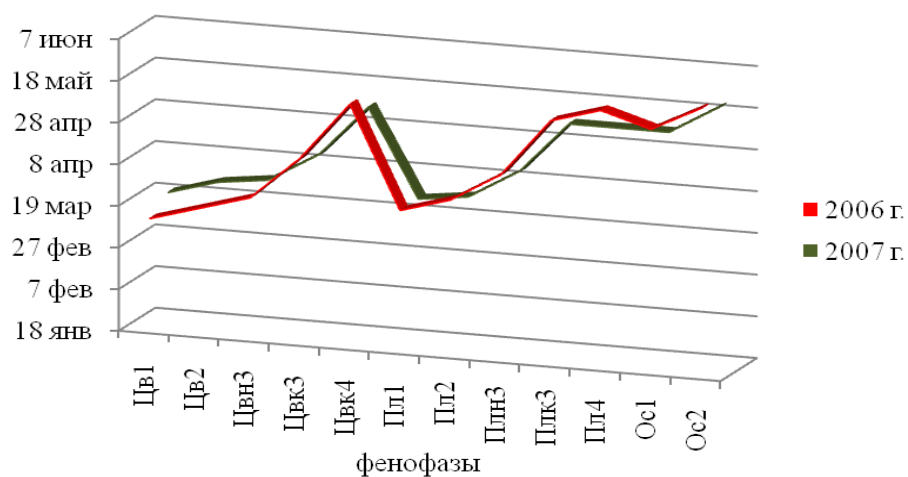
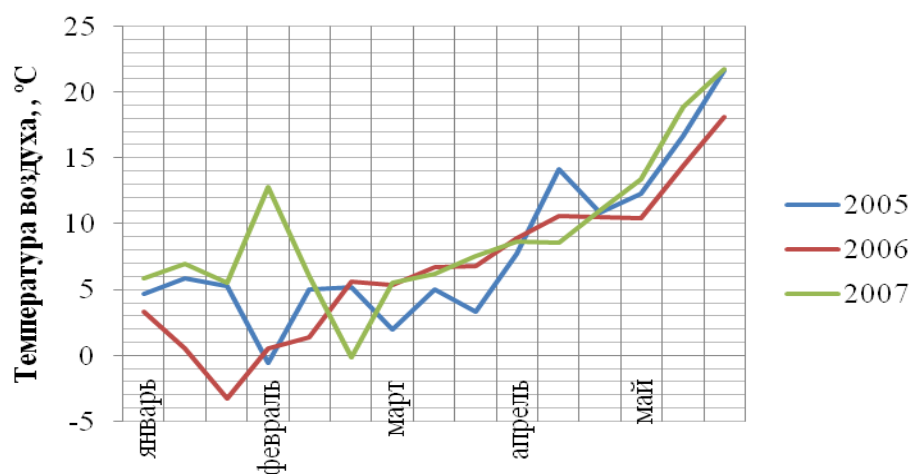
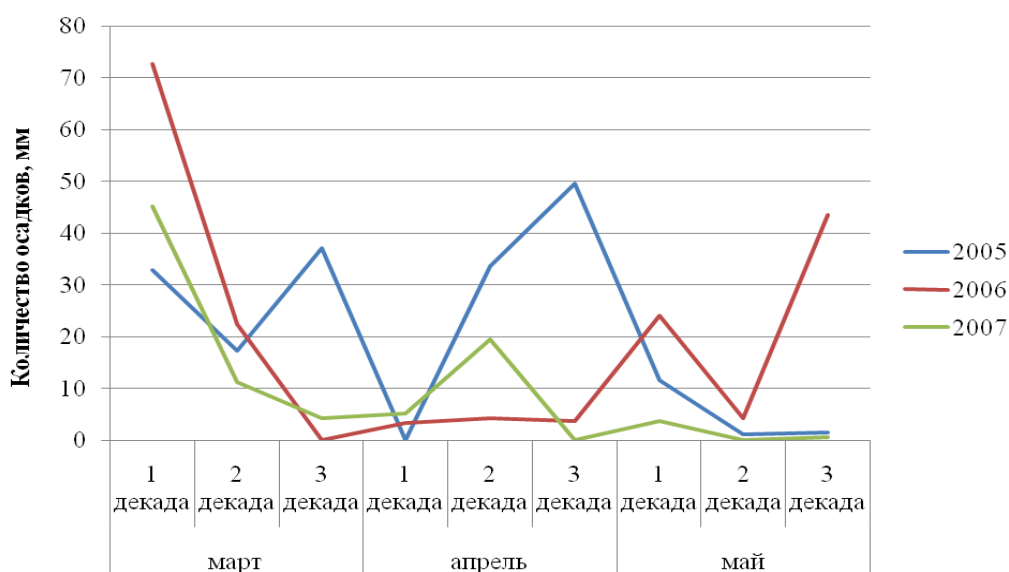
Результаты и обсуждение

Cardamine graeca – озимый эфемер, имеющий полурозеточную форму, репродуктивная структура которого представлена системой главного и пазушных соцветий, имеющих вид обоеполой кисти. Растения данного вида образуют гермафродитные популяции (рис. 1).

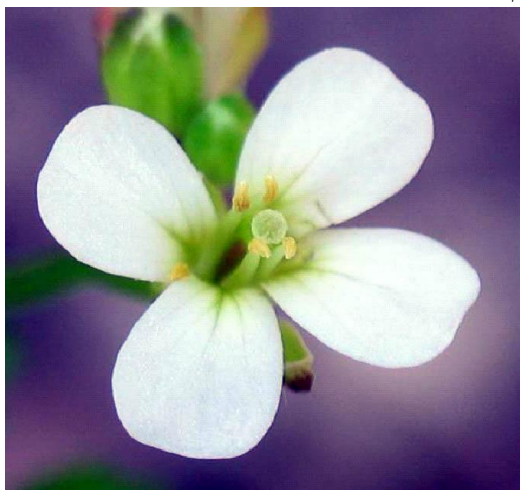


Рис. 1. Общий вид *Cardamine graeca* L. во время цветения (а) и плодоношения (б)

Исследование сезонных ритмов развития репродуктивных структур *C. graeca* показало, что закладка бутонов начинается на главном соцветии в первой декаде марта, когда среднесуточная температура воздуха стабилизируется в диапазоне +5-7 °С. К концу марта - началу апреля число бутонов на одном растении становится максимальным. В дальнейшем наблюдается снижение образования бутонов, однако их закладка происходит вплоть до второй декады мая, когда, в целом, растение находится уже на стадии созревания плодов. Стадия массовой бутонизации совпадает с началом цветения. Массовое цветение *C. graeca* происходит в первых числах апреля и ко второй декаде месяца завершается, в этот период температура воздуха составляет +7-10 °С (рис. 2).

Рис. 2. Динамика развития репродуктивной сферы *C. graeca*Рис. 3. Среднедекадные температуры воздуха в период формирования и развития репродуктивной сферы *C. graeca* в 2005-2007 годах (данные метеостанции НБС)Рис. 4. Количество осадков в период цветения и плодоношения *C. graeca* в 2005-2007 годах (данные метеостанции НБС)

Цветок *C. graeca* полный, обоеполый с пентациклическим расположением элементов (рис. 5). Все части цветка свободные, несросшиеся. Чашечка и венчик четырехчленные. Чашелистики несколько короче лепестков (3-4 мм), зеленые, двух типов: шлемовидные и продолговатые. Белые лепестки венчика обратно-яйцевидной или обратно-овальной формы с желобчатым ноготком, который в раскрытом цветке ярко-желтого цвета с четко выраженной зеленой жилкой. При увядании цветка ноготок бледнеет. Длина лепестка 4-6 мм. Андроцей



четырехсильный. Тычинки формируют два круга: во внешнем круге – 2 латеральные тычинки, которые находятся напротив чашелистиков продолговатой формы, во внутреннем – 4 медиальные тычинки, расположенные супротивно шлемовидным чашелистикам. На стадии рыхлого бутона тычинки по высоте равны завязи, пыльники соприкасаются с рыльцем. По мере вскрытия пыльников медиальные тычинки разворачиваются друг к другу

Рис. 5. Цветок *Cardamine graeca* дорсальной стороной, располагаясь при этом перпендикулярно завязи.

Характерно, что латеральные тычинки в ходе цветения не изменяют своего положения. В открытом цветке медиальные тычинки высотой около 4-5 мм, латеральные – 2-3 мм, пыльники у всех тычинок равные как по длине (0,5 мм), так и по форме. Пыльники вскрываются щелями в базипетальном направлении одновременно на всех тычинках. Гинецей у *C. graeca* типичный для крестоцветных, образован двумя сросшимися плодолистиками, на границе срастания которых сформирована ложная перегородка, или рамка. Завязь зеленого цвета, уплощенная, заостренная по краям, в высоту достигает около 4 мм. Рыльце завязи верхушечное, приплюснутое, с папиллами. В основании тычинок расположены 6 нектарных железок двух типов: между медиальными тычинками железки более крупные треугольной формы, между латеральными и медиальными тычинками находятся железки, имеющие форму сосочков.

Наблюдения за суточной ритмикой цветения *C. graeca* показали, что бутон начинает распускаться во второй половине дня накануне цветения. К 7 часам утра следующего дня венчик цветка раскрывается. В этот период интрорзно вскрывающиеся пыльники медиальных тычинок соприкасаются с рыльцем, что способствует автогамии. К полудню венчик полностью раскрывается, а тычинки несколько удлиняются и поворачиваются друг к другу дорсальной стороной, таким образом, что открытые пыльники обращены наружу. Положение тычинок в этот период свидетельствует о

возможности опыления как гейтоногенной, так и ксеногенной пылью. В таком состоянии цветок находится до второй половины следующего дня, после чего лепестки сближаются и увядают. Завязь к этому моменту, как правило, заметно выше тычинок. К вечеру третьего дня от начала цветения околоцветник полностью опадает. Несколько дольше сохраняются тычинки, но их пыльники потемневшие и сморщенные. Таким образом, расположение взаимодействующих репродуктивных элементов в первые часы цветения и синхронность их активизации свидетельствует о свойственной виду контактофилии, благодаря которой осуществляется автогения. Характерно, что в 85,7% изолированных бутонов *C. graeca* наблюдалось образование плодов с выполненными семенами, что также подтверждает способность растения к самоопылению. В то же время, синхронное функционирование генеративных элементов цветка и особенности их расположения означают возможность одновременного опыления как собственной, так и чужеродной пылью, а, следовательно, тип опыления, свойственный данному виду можно определить как идиооксеногению, о предрасположенности к чему свидетельствует и половая структура популяции.

Формирование плодов у *C. graeca* начинается еще в период цветения. Количество формирующихся на растении плодов увеличивается до второй декады мая, в этот же период происходит созревание плодов. К концу мая репродуктивный и жизненный цикл *C. graeca* завершается. Среднедекадная температура воздуха в этот период составляет около +18°C. Процесс созревания плода и семян в среднем протекает в течение месяца.

Созревание плодов *C. graeca* в соцветии происходит в акропетальном порядке. Установлено, что зрелости достигает и содержит выполненные семена только около 20% плодов от общего количества репродуктивных структур, формирующихся на одном растении, что составляет около 30% от числа образующихся на растении цветков (рис. 6). Характерно, что более 50% формирующихся плодов приходится на терминальное соцветие. Учитывая сезонную динамику развития репродуктивных структур данного вида, можно сказать, что вызревают, как правило, плоды, завязавшиеся до середины апреля, однако образование новых плодов происходит до конца мая. Невызревание значительной части плодов, вероятно, обусловлено ограниченным количеством ресурсов материнской особи [8]. В связи с этим можно предположить, что наиболее важным периодом в ходе репродукции *C. graeca*, определяющим успешность семенного размножения, является конец марта - первая половина апреля, поскольку именно в этот период происходит формирование большей части плодов, в последующем достигающих зрелости.

Основные показатели семенной продуктивности плодов *C. graeca* приведены в таблице 1. Показатели коэффициента вариации семенной

продуктивности *C. graeca* характеризуют потенциальную семенную продуктивность (ПСП) и условно-реальную семенную продуктивность (УРСП) плода как признаки, обладающие средней изменчивостью, в то время как реальная семенная продуктивность (РСП) обладает сильной изменчивостью. Поскольку, показатели семенной продуктивности зависят от большого числа факторов, в том числе погодных и экологических условий, то можно предположить, что отмечаемое в период репродукции *C. graeca* в 2007 году незначительное количество осадков и повышение температуры по сравнению с предыдущими годами, вероятно, отразилось на показателях семенной продуктивности, вызвав их снижение. В то же время в условиях подобного сочетания метеорологических факторов показатели реальной семенной продуктивности оказались выше по отношению аналогичными данными предыдущих лет (рис. 3, 4, табл. 1).

Важным показателем успешности семенного размножения является соотношение РСП к ПСП, выраженное в процентах, определяется как коэффициент семенной продуктивности (Кпр) [13]. В 2007 году Кпр плода *C. graeca* составил 84%, что свидетельствует об отсутствии серьезных аномалий в развитии генеративных структур и успешном опылении и оплодотворении (табл. 2). Однако, учитывая, что в данный период на одном растении было сформировано полноценных плодов с выполненными семенами 19,51% от общего числа закладывающихся репродуктивных структур, то в пересчете на особь Кпр составил 16,39%. Низкое значение коэффициента семенной продуктивности у *C. graeca* в 2007 году, вероятно, обусловлено как генетическими и физиологическими причинами, определяющими жизненный цикл и особенности распределения ресурсов, так и погодными условиями в период репродукции.

Зрелый плод *C. graeca* представляет собой плоский, заостренный по краям, узкокрылатый стручок зеленого цвета, длиной около 4 см и шириной 0,4-0,5 см. При диссеминации стручок вскрывается от основания спирально закручивающимися створками, отходящими от рамки. Семена при этом разбрасываются на расстояние до 1 м, а часть их падает непосредственно рядом с самим растением. Такой способ диссеминации, согласно классификации Р.Е. Левиной [10], характеризуется как автомеханохория. Семена на стадии диссеминации светло-зеленые или светло-коричневые длиной $0,40 \pm 0,003$ см и шириной $0,21 \pm 0,01$ см. Вес 1000 семян составляет в среднем 5 г. В течение суток после начала диссеминации семенная оболочка приобретает светло-коричневую окраску.

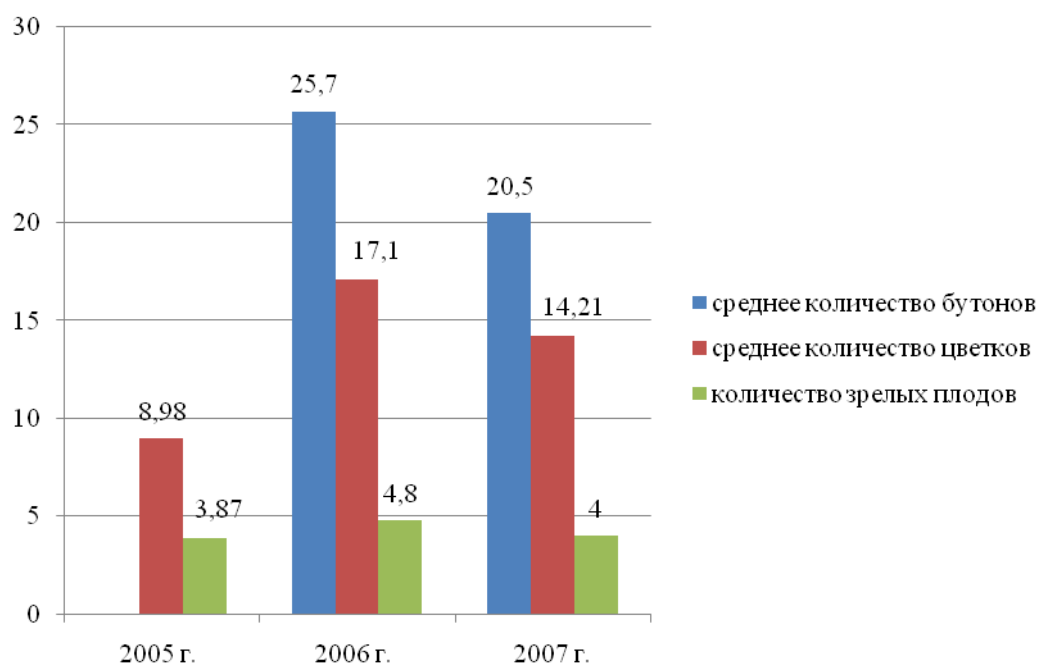


Рис. 6. Соотношение репродуктивных структур на особи *C. graeca* в 2005¹-2007 годах

Таблица 1.
Семенная продуктивность плодов *C. graeca* в 2005-2007 гг.

Год	Показатель семенной продуктивности	Среднее арифметическое, $M \pm m$	Размах варьирования количества семян в плоде, шт		Среднее квадратичное отклонение, σ	Коэффициент вариации, V (%)
			min	max		
2005	УРСП	7,10 $\pm$ 0,10	3	10	1,46	21
	РСП	4,36 $\pm$ 0,20	0	10	2,93	67
2006	УРСП	7,37 $\pm$ 0,21	2	10	1,43	19
	РСП	5,42 $\pm$ 0,35	0	9	2,35	32
2007	ПСП	7,18 $\pm$ 0,17	4	9	1,42	20
	УРСП	6,93 $\pm$ 0,16	4	9	1,29	19
	РСП	6,03 $\pm$ 0,22	1	9	1,80	30

Известно, что репродуктивные структуры различных видов растений по-разному реагируют на изменение плотности популяции [1, 5]. Было установлено, что за осенне-зимний период 2005-2006 гг. на отдельных участках выжило около 13% всходов *C. graeca*, в целом плотность популяции снизилась на 21,64% по сравнению с количеством всходов. Столь низкий процент выживших особей можно объяснить жесткими погодными условиями осенне-зимнего сезона 2005-2006 года, когда

¹ В 2005 году подсчет количества бутонов не проводился.

образуются всходы. Большое количество осадков привело к обвалам грунта на отдельных участках, занимаемых изучаемой ценопопуляцией, что является одной из причин гибели части проростков и сокращения плотности популяции. Полученные результаты позволяют предположить, что наблюдаемое увеличение количества соцветий на особь, и связанное с этим повышение показателей продуктивности отдельных растений, является реакцией особей вида на уменьшение плотности популяции.

Таблица 2.

Основные показатели семенного возобновления
C. graeca в 2005-2007 гг.

Год	Плотность популяции, кол-во особей/м ²	Количество всходов/м ²	Среднее количество соцветий на одном растении	Плодообразование особи, %
2005 г.	21,60±4,73	52,36±1,17	1,74±1,09	43,10
2006 г.	11,33±0,37	50,40±4,88	3,05±1,00	27,59
2007 г.	31,64±0,82	62,86±4,22	1,92±1,19	28,15

Таким образом, количество репродуктивных структур на особях *C. graeca* обладает определенной изменчивостью и неравнозначно по годам. Погодные условия в период бутонизации, цветения и плодоношения во многом определяют их количество и влияют на значения семенной продуктивности. В то же время, учитывая, что для вида свойственна автогения, прямой зависимости метеорологических условий и плодообразования не отмечается. В течение всего процесса репродукции происходит образование плодов, что свидетельствует об успешном опылении и оплодотворении ($K_{пр}=84\%$). При этом на одном растении только около 20% репродуктивных структур дает полноценные плоды с выполненными семенами, что вероятно, обусловлено генетическими и физиологическими причинами. Колебания плотности ценопопуляции и числа репродуктивных структур позволяет предположить определенную ее пластичность в процессе семенного возобновления при общей тенденции к устойчивости признаков в результате автогамии.

Выводы

1. В процессе цветения и плодоношения *C. graeca*, которые протекают в весенний период, наблюдается наложение и синхронизация фаз развития репродуктивных структур.

2. Опыление в пределах цветка происходит благодаря контактофилии, однако особенности расположения репродуктивных элементов цветка не исключают возможности опыления гейтоногенной и ксеногенной пылью. Таким образом, тип опыления вида может быть определен как идиоуксеногения.

3. Основная часть плодов, достигающих зрелости и дающих выполненные семена, завязывается в конце марта – первой декаде апреля, что позволяет характеризовать данный период как определяющий успешность семенного размножения.

4. Семенная продуктивность особи определяется в основном возможностями репродукции терминального соцветия.

5. Количество репродуктивных структур, формирующихся на особи, зависит от температурного режима в первой декаде марта, когда происходит начало бутонизации.

6. Вариабельность плотности популяции *C. graeca* сказывается на интенсивности закладки и развитии соцветий и влияет на показатель семенной продуктивности отдельных особей.

Список литературы

1. Агаев М.Г. Популяционно-онтогенетическая двойственность однолетних растений // Докл. АН СССР. – 1980 – Т. 250, № 6. – С. 1508–1512.
2. Буш Н.А. Род 571. Сердечник - *Cardamine* L. - В кн.: Флора СССР. – М.; Л, 1939 – Т. 8. – С.153–170.
3. Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: ГНБС, 1984. – 218 с.
4. Ена В.Г., Ена Ал.В., Ена Ан.В. Заповедные ландшафты Тавриды – Симферополь: Бизнес-Информ, 2004. – 424 с.
5. Злобин Ю.А. Популяционное и ценотическое регулирование репродукции цветковых растений // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений / под ред. Терехина Э.С. – СПб, 1993. – Вып. 8. – С. 8–15.
6. Косых В.М., Голубев В.Н. Современное состояние популяций редких, исчезающих и эндемичных растений горного Крыма. – Ялта: ГНБС, 1983. – 118 с.
7. Косых В.М. Итоги изучения популяционно-количественного состава редких и исчезающих растений горного Крыма // Эколого-биологическая и фитоценотическая структура. Сборник научных трудов. – Ялта, 1986. – Т. 98. — С. 77–89.
8. Кузьмина Т.Н., Шевченко С.В. Особенности естественного возобновления *Cardamine graeca* L. (Brassicaceae) в Крыму // Вісник Київського національного університету ім. Тараса Шевченка «Інтродукція та збереження рослинного різноманіття». – 2007. – Вип. 12–14. – С. 137–143.
8. Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. – 1981. – 96 с.
9. Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. – Л.: Наука, 1987. – 160 с.

10. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Морфологическое описание репродуктивной структуры / Сост. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. – Ялта: ГНБС, 1986а. – 43 с.

11. Методические рекомендации к изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры / Сост. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. – Ялта: ГНБС, 1986б. – 37 с.

12. Сацыперова И.Ф. Основные аспекты и методы изучения репродуктивной биологии травянистых растений при их интродукции // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. – СПб, 1993. – С. 25–35.

13. Спасская Н.А. Конспект системы рода *Cardamine* L. для Европейской части Советского Союза // Вестн. Ленингр. ун-та. – 1978. – № 15. – С. 59–67.

14. Старикова В.В. Методика изучения семенной продуктивности растений на примере эспарцета *Onobrychis arenaria* // Ботан. журн. – 1963. Т.48, № 5. – С. 696–699.

15. Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. – Л.: Наука, 1975. – 352 с.

16. Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. – Л.: Наука, 1979. – 296 с.

17. Ходачек Е. А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра // Ботан. журн. – 1970. – Т. 55, №7. – С. 955–1010.

18. Червона книга України. Рослинний світ / Ред.кол.: Ю.Р.Шеляг-Сосонко (відп.ред.) та ін. – К.: Українська енциклопедія, 1996. – 608 с.

Some aspects of flowering and fruiting of *Cardamine graeca* L. (fam. Brassicaceae) in the Crimea

Kuzmina T.N.

The seasonal and day dynamic's peculiarities of reproductive structures forming in *Cardamine graeca* L. endangered species of the Crimean flora have been described. Pollination type of this species has been determined. The critical period of reproductive structures development is exposed. The dependence between inflorescences forming and population density has been studied.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Автономной республики Крым