

типольных кормовых севооборотов увеличивает урожайность возделываемых кормовых культур. Выход условных кормопротеиновых единиц в севооборотах увеличился с 1,58 т/га до 1,82 и 2,06 т/га, соответственно при одно- и двукратном насыщении схем чередования клевером луговым.

2. Севообороты, в схемы чередования которых введены посеы клевера лугового, обеспечивают получение кормов с высоким содержанием переваримого протеина. В контрольном варианте выход переваримого протеина составил 0,15 т/га в расчетах на 1 га севооборотной площади, а в экспериментальных – 0,18 и 0,24 т/га.

3. Введение в схемы чередования клевера лугового способствует улучшению экономических показателей произ-

водства кормов, снижению себестоимости 1 ц к. ед. и повышению рентабельности их производства.

Библиографический список

1. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. – 5 изд., М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
2. Кузнецова А.И. Многолетние травы полевых севооборотов Иркутской области / А.И. Кузнецова – Иркутск, 1951. – 188 с.
3. Полномочнов А.В. Справочник по кормлению сельскохозяйственных животных в Иркутской области / А.В. Полномочнов, В.Е. Решетский, А.И. Тесля, М.В. Бутырин, Л.А. Бурмакина, В.Д. Чепинога. – Иркутск, 2005. – 544 с.
4. Хуснидинов Ш.К. Растениеводство Предбайкалья: учебное пособие / Ш.К. Хуснидинов, А.А. Долгополов – Иркутск: ИрГСХА, 2000. – 462 с.

УДК 582.886:631.531.04

Ю.С. Черятова

ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева», Москва

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ *OENOTHERA FRUTICOSA* L. НА РАЗНЫХ ПЛОЩАДЯХ ПИТАНИЯ

Ключевые слова: энотера кустарниковая (*Oenothera fruticosa* L.), морфология, морфогенез, площадь питания, вегетативное размножение.

*В работе приведены результаты исследований по влиянию площади питания на морфогенез многолетнего столонообразующего растения *Oenothera fruticosa* L. Установлена оптимальная площадь питания для успешного вегетативного размножения *Oenothera fruticosa* L. в условиях культуры.*

Yu. Cheryatova

FSBEI HT «Russian State Agrarian University – MSAU named after K.A. Timiryazev», Moscow

FEATURES OF DEVELOPMENT OF *OENOTHERA FRUTICOSA* L. AT THE DIFFERENT GROWING AREAS

Key words: *Oenothera fruticosa* L., morphology, morphogenesis, growing area, vegetative reproduction.

*The results of studies of the growing area influence on the morphogenesis in a perennial stoloniferous plant *Oenothera fruticosa* L. are shown. Growing area optimal for successful vegetative reproduction of *Oenothera fruticosa* L. in cultivation is defined.*

Введение. Конкуренция является активной формой жизненного состояния растений. Критерием влияния одних особей на другие при совместном произрастании может быть процент выживаемости растений, мощность особей, общая масса органов растения [4]. Литература, посвященная площадям питания растений, обширна и разнообразна. Одним из основных направлений в исследованиях служит изучение реакции растений на изменение площадей питания и установлении оптимальных для различных культур норм посева или посадки, которые бы обеспечивали наибольший и наилучший урожай с единицы площади [5]. Следует отметить, что для полной характеристики агропопуляции при изучении нормы реакции растений на загущение, необходимо знание особенностей морфогенеза вегетативных органов в течение всего жизненного цикла растений, так как их полиморфность может проявляться не одновременно, а на определенных этапах морфогенеза.

Энотера кустарниковая (*Oenothera fruticosa* L.) – многолетнее травянистое растение семейства кипрейные (*Onagraceae* Juss.), родом из северо-восточных районов США. Растение *O. fruticosa* является широко известной декоративной культурой [6, 9, 10]. Проведенными ранее исследованиями было установлено, что *O. fruticosa* размножается исключительно вегетативно. Основной структурной единицей побеговой системы столонообразующего растения *O. fruticosa* является дициклический специализированный побег вегетативного размножения (ПВР). Онтогенез ПВР *O. fruticosa* длится два вегетационных периода и состоит из трех этапов: формирование столона, надземной фотосинтезирующей части, зимующей в виде прикорневой розетки, и флоральной части. Полный онтогенез *O. fruticosa* представлен онтогенезом клона, который образуется в результате быстрой перманентной изоляции ПВР, и состоит из монокарпических двулетних особей, представляющих собой обособленные дицикли-

ческие ПВР возрастающего порядка. Малый жизненный цикл растений *O. fruticosa* – это онтогенез ПВР, представляющих собой основную структурную единицу побеговой системы клона [3, 7, 8].

Целью настоящего исследования являлось изучение влияния площадей питания, взятых в широком диапазоне, на морфогенез и структуру вегетативных органов растений *O. fruticosa*.

Поскольку *O. fruticosa* является ценной декоративной культурой, результаты исследований будут служить биологической основой для усовершенствования методов ее возделывания.

Условия и методы исследования. Экспериментальную работу проводили в Ботаническом саду имени С.И. Ростовцева и Дендрологическом саду имени Р.И. Шредера РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева. Основным методом работы был сравнительный морфологический анализ системы побегов и корневой системы по фазам развития растений. При проведении исследований использовали методические разработки И.П. Игнатьевой [2]. Выбор вариантов площадей питания был определен данной методикой исследований для однолетних, двулетних и многолетних растений. Специализированные побеги вегетативного размножения (ПВР) *O. fruticosa* высаживали в виде прикорневых розеток с остатками столонной части в конце сентября на гряды открытого грунта. Прикорневые розетки высаживали на ту же глубину, при которой они росли в Ботаническом саду. Изучали влияние 3 площадей питания: 30х30 см; 10х10 см; 1х1 см. Число растений опыта, соответственно, 60, 150 и 250. Контролем в опыте служили растения первого варианта, которые выращивали в условиях отсутствия конкуренции. Первое морфологическое описание растений *O. fruticosa* проводили при первом проявлении признаков угнетения у растений III варианта, второе – при проявлении признаков угнетения у растений II варианта, третье – в начале формирования дочерних ПВР, четвертое – в конце периода вегетации растений.

Опыт проводили на дерново-подзолистой почве с глубиной пахотного слоя 18-22 см, при рН солевой вытяжки 5,4-6,0. Технология выращивания была общепринятой в практике декоративного растениеводства. Обработку данных проводили общепринятыми математико-статистическими методами по Б.А. Доспехову [1].

Результаты исследований и их обсуждение. Первое сравнительное описание, проведенное через 20 дней после начала видимого роста растений, (середина мая) показало, что у всех растений I и II вариантов развитие ПВР n-го порядка было одинаковым. Растения III варианта по темпу и ритму развития были менее выровненными. Число метамеров флоральной части ПВР n-го порядка уменьшалось от I варианта к III в 1,3 раза; длина – в 1,5 раза; по диаметру различия были незначительными (табл. 1). Процент отмерших листьев увеличивался от I варианта к III более чем в 2 раза. Количество боковых побе-

гов у растений I – II варианта было в 6 раз больше, чем у растений III варианта. Число метамеров у боковых побегов флоральной части ПВР n-го порядка уменьшалось от I варианта к III в 2,6 раз; их длина – в 3,6 раз. По мере увеличения конкуренции процесс геофилии значительно ослаблялся: число метамеров, погруженных в почву, у растений I варианта было в 1,7 раз больше, чем у растений III варианта. Таким образом, уже при первом описании можно было спрогнозировать дальнейшую потенциальную способность растений вариантов к вегетативному размножению, поскольку обозначившаяся зона вегетативного размножения (число метамеров розеточной части ПВР) у них была различной. Процент отмерших листьев розеточной части ПВР n-го порядка у растений всех вариантов составлял 100%, поскольку она была полностью погружена в почву. Длина придаточных корней ПВР n-го порядка уменьшалась от I варианта к III в 1,6 раз; их число – в 1,3 раза.

Таблица 1 – Морфологическая характеристика *O. fruticosa* при проявлении признаков угнетения растений III варианта

Показатели	Варианты опыта		
	I	II	III
Флоральная часть ПВР n-го порядка:			
число метамеров	22,0±1,12	21,0±1,32	17,0±1,41
длина, см	15,0±1,26	13,0±1,43	10,0±1,50
диаметр, см	0,4±0,05	0,4±0,07	0,3±0,08
Отмершие листья: штук/процент	2,0/9,1±0,4	2,5/11,9±0,4	3,5/20,6±0,5
Боковые побеги:			
количество	6,0±0,70	6,0±0,86	1,0±0,25
число метамеров	5,5±0,25	5,0±0,50	2,0±0,50
длина, см	1,8±0,73	1,5±0,96	0,5±0,38
Розеточная часть ПВР n-го порядка:			
число метамеров	10,0±0,7	9,0±0,85	6,0±1,12
длина, см	1,3±0,14	1,3±0,17	0,8±0,15
диаметр, см	0,6±0,07	0,6±0,08	0,5±0,08
отмершие листья: штук/процент	10/100±0	9/100±0	6/100±0
Придаточные корни:			
число	20,0±1,22	18,5±1,03	15,0±1,54
длина, см	6,7±0,65	6,1±0,72	4,2±0,89
Порядок ветвления	3±0	3±0	2±0

Второе описание проводили 20 июня, во время цветения растений всех вари-

антов, а также время столонообразования. Следует отметить, что растения III

варианта зацветали на 3-4 дня позже, чем растения первых двух вариантов. Структура флоральной части ПВР n-го порядка у растений вариантов была разной: число метамеров до соцветия уменьшалось от I варианта (33) к III (20) в 1,7 раза (табл. 2). Все растения формировали терминальное соцветие - закрытый фрондозный колос. Длина флоральной части ПВР n-го порядка у растений I варианта была в 2,1 раз больше чем у растений III варианта, а диаметр

превосходил в 1,7 раз. Процент отмерших листьев флоральной части ПВР n-го порядка увеличивался от I варианта к III почти втрое. Количество фотосинтезирующих боковых побегов по сравнению с предыдущим описанием у растений I – II вариантов увеличилось более чем в 2 раза, а у растений III варианта – в 4,5 раза. Длина стебля боковых побегов в 2,6 раз была больше у растений I варианта (14,0) по сравнению с растениями III варианта (5,3).

Таблица 2 – Морфологическая характеристика *O. fruticosa* при проявлении угнетения растений II варианта

Показатели	Варианты опыта		
	I	II	III
Флоральная часть ПВР n-го порядка:			
число метамеров до соцветия	33,0±1,50	29,5±1,36	20,0±1,73
длина, см	36,5±1,06	35,2±1,42	17,5±1,94
диаметр, см	0,5±0,05	0,4±0,07	0,3±0,08
Отмершие листья: штук/процент	4,0/12,1±0,4	5,5/18,6±0,6	7,0/35,0±1,2
Боковые побеги:			
количество	14,0±1,41	12,5±1,75	4,5±1,38
число метамеров до соцветия	4,0±0	4,0±0	3,0±0,7
длина, см	14,0±0,93	10,5±1,08	5,3±1,41
диаметр, см	0,3±0,04	0,3±0,08	0,2±0,08
Розеточная часть ПВР n-го порядка:			
число столонов n+1-го порядка	10,0±0,70	9,0±0,87	6,0±1,12
длина столонов, см	2,0±0,35	1,3±0,49	0,5±0,54
диаметр, см	0,6±0,07	0,6±0,08	0,5±0,08
Придаточные корни на розеточной части ПВР n-го порядка:			
число	45,0±2,5	37,0±2,12	29,5±2,25
длина, см	9,2±0,56	8,0±1,63	6,3±2,07
порядок ветвления	3±0	3±0	3±0

Вне зависимости от вариантов опыта в столоны n+1-го порядка реализовывались все пазушные почки на розеточной части ПВР n-го порядка. Длина столонов n+1-го порядка уменьшалась от I варианта к III в 4 раза в связи с замедленным темпом их развития. Число и длина придаточных корней уменьшались от I варианта к III в 1,5 раза. Ветвление придаточных корней у растений всех вариантов шло до 3-го порядка.

Третье морфологическое описание, проведенное 10 августа, показало, что мощность развития растений продолжала

постепенно уменьшаться от I варианта к III (табл. 3). Необходимо отметить, что к моменту описания 20% растений III варианта прекращали развиваться и находились в угнетенном состоянии. В результате этого оставшиеся растения продолжали расти и развиваться в более комфортных условиях, что находило выражение в усилении мощности их развития. Длина и диаметр флоральной части ПВР n-го порядка уменьшались от I варианта к III, соответственно, в 2 и 1,7 раза; число метамеров – в 1,7 раз, т.е. различия по мощности и темпу развития

растений продолжали усиливаться. Количество фотосинтезирующих побегов n+1-го порядка у растений всех вариантов оставалось неизменным; их структура со времени последнего описания сохранялась, поскольку эти побеги были закрытыми. Число и процент отмерших листьев был наибольшим в III варианте; а наименьшим – в I. Интенсивность ветвления столонов напрямую зависела от мощности развития растений: число столонов n+2-го порядка уменьшалось от I варианта к III почти втрое. Число столонов n+3-го порядка у растений I вари-

анта было более чем в 2 раза больше, чем у растений II варианта. Характерно, что растения III варианта столоны n+3-го порядка не формировали, т.е. порядок ветвления столонов у них был на порядок ниже по сравнению с растениями I – II варианта. Длина столонов n+1-го порядка у растений I варианта почти втрое превосходила длину столонов n+1-го порядка растений III варианта. Число метамеров у столонов n+1-го порядка уменьшалось от I варианта к III в 3 раза; число метамеров столонов n+2-го порядка – в 2 раза.

Таблица 3 – Морфологическая характеристика *O. fruticosa* в начале формирования дочерних ПВР

Показатели	Варианты опыта		
	I	II	III
Флоральная часть ПВР n-го порядка:			
число метамеров	33,0±1,50	29,5±1,36	20,0±1,73
длина, см	36,5±1,06	35,2±1,42	17,5±1,94
диаметр, см	0,5±0,05	0,4±0,07	0,3±0,08
Отмершие листья: штук/процент	4,0/12,1±0,4	5,5/18,6±0,6	7,0/35,0±1,2
Боковые побеги:			
количество	14,0±1,41	12,5±1,75	4,5±1,38
число метамеров до соцветия	4,0±0	4,0±0	3,0±0,7
длина, см	14,0±0,93	10,5±1,08	5,3±1,41
диаметр, см	0,3±0,04	0,3±0,08	0,2±0,08
Розеточная часть ПВР n-го порядка:			
число столонов n+1-го порядка	10,0±0,70	9,0±0,87	6,0±1,0
число столонов n+2-го порядка	25,0±1,5	19,5±2,25	8,5±2,50
число столонов n+3-го порядка	8,5±1,55	4,0±1,75	-
число метамеров у столонов n+1-го порядка	10,0±0,5	8,0±1,25	5,0±1,75
число метамеров у столонов n+2-го порядка	6,0±0,70	4,0±1,0	2,0±1,12
число метамеров у столонов n+3-го порядка	2,0±0,15	1,0±0,25	-
длина столонов n+1-го порядка, см	20,0±1,17	18,0±1,32	5,5±1,86
длина столонов n+2-го порядка, см	10,5±0,95	8,2±1,03	3,5±1,27
длина столонов n+3-го порядка, см	2,5±0,24	1,5±0,53	-
Придаточные корни на столонах:			
длина, см	4,0±0,27	3,2±0,43	2,5±0,63
порядок ветвления	1±0	1±0	1±0

К последнему морфологическому описанию, которое было проведено в начале сентября, в III варианте была отмечена гибель 30% растений. Растения I варианта по мощности развития значи-

тельно превосходили растения II и III вариантов (табл. 4). Связь материнского ПВР с дочерними ПВР к моменту последнего описания была нарушена в результате быстрой перманентной изоляции.

Таблица 4 – Морфологическая характеристика *O. fruticosa* в конце периода вегетации растений

Показатели	Варианты опыта		
	I	II	III
Флоральная часть ПВР n-го порядка:	33,0±1,50	29,5±1,36	20,0±1,73
число метамеров			
длина, см	40,0±1,67	36,0±2,06	21,0±2,88
диаметр, см	0,7±0,03	0,6±0,08	0,4±0,07
Отмершие листья: штук/процент	10/30,3±1,0	12/40,7±1,5	15/61,2±1,5
Боковые побеги:	14,0±1,12	12,5±1,22	4,5±0,90
количество			
длина, см	20,0±1,41	15,0±1,50	10,0±1,65
диаметр, см	0,4±0,02	0,3±0,06	0,2±0,04
число столонов n+1-го порядка	10,0±1,22	9,0±1,58	6,0±1,73
число столонов n+2-го порядка	28,0±1,32	20,0±1,50	12,0±2,50
число столонов n+3-го порядка	10,0±0,7	4,0±1,0	-
число метамеров у столонов n+1-го порядка	17,0±1,5	13,5±1,58	8,0±1,65
число метамеров у столонов n+2-го порядка	9,0±1,0	8,0±1,12	2,0±1,50
число метамеров у столонов n+3-го порядка	3,0±0,5	2,0±0,5	-
длина столонов n+1-го порядка, см	23,0±1,26	19,0±1,67	8,5±1,93
длина столонов n+2-го порядка, см	13,5±1,21	9,0±1,44	5,0±1,58
длина столонов n+3-го порядка, см	3,0±0,65	2,0±0,84	-
Придаточные корни на столонах:	9,0±1,43	7,5±1,59	4,2±1,86
длина, см			
порядок ветвления	2±0	2±0	2±0
Число дочерних ПВР со сформировавшейся розеточной частью:	10,0±0,86	7,0±1,0	3,0±2,12
n+1-го порядка			
n+2-го порядка			
n+3-го порядка	5,0±1,0	-	-

Длина и диаметр стебля растений в I варианте были больше, соответственно, в 2 и 1,8 раз по сравнению с растениями III варианта. Интенсивность ветвления столонов n+1-го порядка сокращалась в том же направлении. Число метамеров у столонов n+1-го порядка уменьшалось от I варианта к III в 2 раза, а число метамеров столонов n+2-го порядка – в 2,6 раз. Число метамеров у столонов n+1-го порядка I варианта, по сравнению с предыдущим описанием, увеличивалось в 1,7 раз, а число метамеров у столонов n+2-го порядка – в 1,5 раза. Число метамеров столонов n+1-го и n+2-го порядков у растений II вариан-

та, по сравнению с предыдущим описанием, возросло в 1,6 раз. У растений III варианта число метамеров у столонов n+1-го порядка увеличилось в 1,6 раз, а у столонов n+2-го порядков осталось прежним. Длина столонов n+1-го порядка уменьшалась от I варианта к III в 1,7 раза. Длина столонов n+2-го порядка уменьшалась от I варианта к III в 5 раз. Число дочерних ПВР, сформировавших розеточную часть, уменьшалось от I варианта к III в 3,3 раза.

В конце сентября у растений наблюдалось естественное отмирание надземных боковых фотосинтезирующих побегов, которое шло в бизипетальном на-

правлении. К середине октября материнские растения полностью погибали. Отмирание столонной части ПВР происходило в зимний период и шло в акропетальном направлении.

Заключение и предложения. Результаты исследования показали, что реакция *O. fruticosa* на увеличение густоты стояния проявлялась в замедлении темпа развития растений, возрастания невыравненности их по фазе и мощности развития, уменьшении диаметра и длины стебля, порядка ветвления побегов, отмирании особей до окончания жизненного цикла. Морфогенез вегетативных органов *O. fruticosa* при выбранных вариантах площадей питания с увеличением возраста растений изменялся неодинаково, так как угнетение растениями друг друга наступало при разных возрастных состояниях. Степень воздействия угнетения на развитие органа растения определялась этапом развития, на котором этот орган находился; то же было справедливо и для всего растения в целом. При минимальной площади питания наблюдалось отмирание некоторых слаборазвитых растений III варианта задолго до конца периода вегетации. Темп развития растений уменьшался от I варианта к III. Усиление конкуренции лишь незначительно задерживало переход растений в фазу цветения. При сокращении площади питания подавлялось ветвление надземной и подземной части ПВР n-го порядка. Площадь питания не влияла на начало формирования новых ПВР, однако интенсивность их развития находилась в прямой зависимости от мощности развития материнского растения. С увеличением степени конкуренции значительно сокращалось число дочерних ПВР, сформировавших розеточную часть. В конце вегетационного периода коэффициент естественного вегетативного размножения

O. fruticosa I варианта достигал в среднем 27; II варианта - 17; III варианта - 8. Таким образом, наибольшего коэффициента вегетативного размножения растений *O. fruticosa* можно достигнуть, выращивая эту культуру на оптимальной площади питания - не менее 900 см².

Библиографический список

1. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
2. Игнатъева И.П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений / И.П. Игнатъева – М.: МСХА, 1989. – 61 с.
3. Коровкин О.А. Морфогенез вегетативных органов *Oenothera fruticosa* L. / О.А. Коровкин, Ю.С. Черятова // Доклады ТСХА. – М.: МСХА, 2004. – Вып. 277. – С. 368 – 371.
4. Работнов Т.А. Фитоценология / Т.А. Работнов – М.: Изд-во МГУ, 1978. – С. 74 - 130.
5. Синягин И.И. Площади питания растений / И.И. Синягин – М.: Россельхозиздат, 1975. – 124 с.
6. Справочник цветовода / В.В. Вакуленко, Е.Н. Зайцева, Т.М. Клевенская и др. – 2-е изд. - М.: Колос, 1997. – С. 427.
7. Черятова Ю.С. Сравнительный морфогенез и структура вегетативных органов растений хозяйственно ценных видов рода *Oenothera* L.: автореф. дис.... канд. биол. наук: 03.00.05 – М.: МСХА, 2006. – 20 с.
8. Черятова Ю.С. Биоморфологические особенности некоторых видов рода *Oenothera* L. / Ю.С. Черятова // Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования: мат-лы Всероссийской науч. конф. с международным участием. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 725 – 729.
9. Balf K. The primrose that isn't / K. Balf / Garden West. – 1990. – Vol. 4, № 4. – P. 16 - 17.
10. Mortensen H.D. A plant with wings / H.D. Mortensen // American horticulturist. – 1991. – Vol. 70, № 8. – P. 18 - 21.