

## МОРФОГЕНЕЗ ПОБЕГА ВОЗОБНОВЛЕНИЯ В ПРЕДЗИМНИЙ ПЕРИОД У ЛУКОВИЧНЫХ И КЛУБНЕЛУКОВИЧНЫХ ЭФЕМЕРОИДОВ\*

L.L. Sedelnikova

### MORPHOGENESIS OF SHOOT RENEWAL IN PRE-WINTER PERIOD IN BULBOUS AND CORMS EPHEMEROIDS

**Седельникова Л.Л.** – д-р биол. наук, ст. науч. сотр. лаб. интродукции декоративных растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск.  
E-mail: lusedelnikova@yandex.ru

**Sedelnikova L.L.** – Dr. Biol. Sci., Senior Staff Scientist, Lab. of Ornamental Plants Introduction, Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk.  
E-mail: lusedelnikova@yandex.ru

Цель работы – сравнительный анализ морфогенеза луковичных и клубнелуковичных эфемероидов для выявления состояния побега возобновления в предзимье в условиях лесостепной зоны Новосибирской области. Проанализированы особенности органогенеза побега возобновления у раннецветущих луковичных и клубнелуковичных геофитов. Представлено описание апекса генеративного побега у семи видов: *Erythronium sibiricum*, *Chionodoxa gigantea*, *Muscari armeniacum*, *M. aucheri*, *Puschkinia scilloides*, *Scilla sibirica*, *Crocus hybridus*. Установлено, что для этих видов свойственно короткое ранневесеннее надземное развитие побега в течение 1,5 месяцев, чему предшествует продолжительное подземное развитие в течение 22–23 месяцев. Сделано заключение, что в генеративный период онтогенеза у изученных растений в предзимье проявляется приуроченность дифференциации конуса нарастания побега возобновления к определенным этапам органогенеза. У видов, цветущих ранней весной, – *Muscari aucheri*, *Crocus hybridus*, *Chionodoxa gigantea*, *Scilla sibirica*, *Erythronium sibiricum* перед вынужденным зимним покоем луковиц и клубнелуковиц в побеге возобновления сформированы органы цветка и соцветия, что определяет их состояние VI–VIII этапами органогенеза. У поздноцветущего вида *Puschkinia scilloides* и *Muscari armeniacum* сорт Blue Spike конус нарастания побега возобновления в предзимье

соответствует IV–V этапам органогенеза. Число сформированных зачаточных генеративных побегов у луковиц и клубнелуковиц от 1 до 3 носит индивидуальный характер в зависимости от возраста растений и их видовой принадлежности. Адаптация к условиям среды исследованных видов проявляется на организмообразовательном уровне. Полученные результаты могут быть использованы в осуществлении биологического контроля при разных способах возделывания.

**Ключевые слова:** морфогенез, луковица, клубнелуковица, эфемероиды, побег возобновления, предзимье, Западная Сибирь.

The aim of the study was comparative analysis of the morphogenesis of bulbous and tuberous ephemerooids to identify the state of shoot renewal in pre-winter in the forest-steppe zone of Novosibirsk Region. The features of organogenesis of shoot renewal from early-flowering bulbous and bulbotuberiferous geoview were analyzed. The description of generative apex of root from seven species: *Erythronium sibiricum*, *Chionodoxa gigantea*, *Muscari armeniacum*, *M. aucheri*, *Puschkinia scilloides*, *Scilla sibirica*, *Crocus hybridus* was presented. It was established that these species were characterized by a short early spring aboveground development of shoot renewal within 1.5 months preceded by a long underground development for 22–23 months. The conclusion was made that in generative period of ontogenesis

\*Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проекту № АААА-А17-1170126100053-9 «Выявление путей адаптации растений к контрастным условиям обитания на популяционном и организменном уровнях». При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», УНУ № USU 440534.

in studied plants in pre-winter period there was the correlation of differentiation of the cone of growth of the shoot of renewal to certain stages of organogenesis. The species flowering in early spring *Muscari aucheri*, *hybridus*, *Crocus*, *Chionodoxa gigantea*, *Scilla sibirica*, *Erythronium sibiricum* before winter forced the rest of the bulbs and corms to have the shoot of a resume-formed organs of the flower and inflorescence, which determined their state of VI–VIII stages of organogenesis. In late-flowering species *Puschkinia scilloides* and *Muscari armeniacum* variety 'Blue Spike', the cone of growth of shoot renewal in pre-winter corresponded to IV–V stages of organogenesis. The number of formed embryonic generative shoots in bulbs and corms from 1 to 3 was individual depending on the age of the plants and their specific accessory. Adaptation to environmental conditions of studied species was manifested at formation level. Obtained results can be used in the implementation of biological control in different ways of cultivation.

**Keywords:** morphogenesis, bulb, bulbous tuber, ephemeroids, shoot renewal, pre-winter, Western Siberia.

**Введение.** Луковичные и клубнелуковичные эфемероиды представляют одну из групп растений, скелетная основа жизненной формы которых сведена до минимума. Их морфогенез достаточно хорошо выражен в адаптации формообразования органов к условиям обитания. Это позволило довольно широко исследовать данные геофиты в 60–80-х годах прошлого столетия [1–5] в местах обитания, не свойственных их естественным эколого-географическим условиям существования. Многофункциональность структурных органов побега формировалась в процессе эволюции и выполняла приспособительную роль у растений с эфемероидным типом развития. В связи с этим наличие двух типов вынужденного покоя, летнего и зимнего, связано с адаптацией органов к самосохранению и выживанию. Жизнедеятельность апекса побега при этом претерпевает короткое надземное и длительное подземное развитие. Последнее обеспечивает побегу поэтапное развитие вегетативных и генеративных органов, исследование которых актуально для осуществления биологического контроля за процессами морфогенеза у луковичных и клубнелуковичных растений в течение сезонного развития. Использо-

вание новейшего оборудования дает точную информацию внутривидового формирования вегетативных и генеративных зачаточных органов побега, что послужило основанием для выполнения работы.

**Цель работы.** Сравнительный анализ морфогенеза у луковичных и клубнелуковичных эфемероидов для выявления состояния побега возобновления в предзимье в условиях лесостепной зоны Новосибирской области.

**Объекты и методы исследований.** Работа выполнена в Центральном сибирском ботаническом саду (ЦСБС СО РАН) г. Новосибирска. Объектами служили луковичные растения семейства Liliaceae Juss. – *Erythronium sibiricum* (Fischer et Meyer) Krylov – кандык сибирский; Hyacinthaceae Batsch *Chionodoxa gigantea* Witt – хионодокса гигантская, *Muscari armeniacum* Leichtl. ex Baker 'Blue Spike' – мускари (мышинный гиацинт) армянский, сорт *Блу Снайк*, отборная бело-розовая форма, *M. aucheri* Boiss. – мускари ауши, *Puschkinia scilloides* Adams – пушкиния пролесковидная, *Scilla sibirica* Haw. – сцилла (пролеска) сибирская; клубнелуковичные из Iridaceae Juss. *Crocus hybridus* hort. 'Flower Record' – крокус гибридный, сорт *Флауэр Рекорд*. Растения выращивали на участке лаборатории декоративных растений, расположенном в юго-восточном районе лесостепной Приобской агроклиматической провинции. Изучали растения генеративного возрастного состояния. Пробы для морфоанализа взяты 15.10.2018 г. Описание состояния конуса нарастания побега и определение этапов его органогенеза проводили по методике [4, 6]. Апикальная зона побега возобновления проанализирована с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Sterio Discovery V 12 с использованием микрофотографий, полученных в центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН. Морфологическое описание побеговой системы сделано согласно работам [7, 8].

**Результаты исследований и их обсуждение.** В условиях лесостепной зоны Западной Сибири эфемероидные геофиты цветут сразу после схода снежного покрова – с последней декады апреля по третью декаду мая. Вегетационный период короткий и продолжается 30–46 дней, во второй – третьей декаде июня надземная часть отмирает, а подземная вступает в вынужденный летний покой. Продолжитель-

ность жизни побега возобновления от его формирования в почке до вегетации и цветения составляет около двух лет [9]. По феноритмотипу это коротковегетирующие весеннецветущие луковичные и клубнелуковичные многолетники, зимующие в грунте. Апекс побега возобновления ранневесенних луковичных и клубнелуковичных растений переходит из вегетативного в генеративное состояние в период летнего покоя и к осени уходит в зимний покой.

Взрослые луковицы и клубнелуковицы имели индивидуальные морфометрические показания у видов в осенний период 2018 г. (табл.). У них

хорошо сформирована корневая система мочковатого типа. Длина корней у видов составляла от 1,0 до 6,5 см. К осеннему укоренению приурочен VI этап органогенеза. На период первой декады октября у *Chionodoxa gigantea*, *Crocus hybridus*, *Erythronium sibiricum* *Muscari armeniacum* сорт 'Blue Spike' сформирован один генеративный побег, у *Scilla sibirica* 1–2, у *M. aucheri* 2–3 побега. У луковиц 1–2 покровные чешуи и 1–15 запасующих чешуй. Одну запасующую чешую имели ежегодно заменяющиеся луковицы туникатного типа кандыка сибирского и клубнелуковицы крокуса гибридного.

### Морфометрические показатели (min-max) состояния луковичных и клубнелуковичных геофитов в предзимний период (10.10.2018 г.)

Вид	Луковица, см		Число, шт.		Длина корней, см
	длина	ширина	листьев	чешуй*	
<i>Chionodoxa gigantea</i>	2,0±0,2	1,0±0,1	2	15	1,5–3,0
<i>Crocus hybridus</i> **	0,5±0,01	1,2±0,1	3-4	1	3,0–6,3
<i>Erythronium sibiricum</i>	4,5±0,2	1,0±0,1	2	1	1,0–1,5
<i>Muscari armeniacum</i>	1,5±0,1	0,6±0,1	3	9-10	1,5–2,0
<i>M. aucheri</i>	3,5±0,2	2,0±0,2	4	15	2,5–6,5
<i>Puschkinia scilloides</i>	2,0±0,3	1,7±0,2	2	8-10	1,0–1,5
<i>Scilla sibirica</i>	2,5±0,3	2,0±0,3	2	10-11	1,5–2,0

\* – зачаточные чешуи; \*\* – клубнелуковичный геофит.

Зимнезеленые листья наблюдали только у *M. aucheri* и бело-розовой формы от *M. armeniacum*. Вегетативный апекс побега экзогенно формирует на поверхности так называемые валики или зачатки листьев – листовые примордии, появляющиеся в акропетальном направлении. Число зачаточных листьев от 2 до 4 (см. табл.). Органы цветка также изначально появляются в виде экзогенных выростов на апексе акропетально. Это хорошо выражено у представителей рода *Muscari* Mill., у которых в предзимье сформировано зачаточное соцветие из 20–25 цветков, нижние из которых имели зачатки пыльников и завязи, что характерно для VII–VIII этапов органогенеза (рис. 1 а, в). Под первой чешуей заложены зачаточные луковички, так называемые детки (рис. 1, г). У *M. aucheri* отчетливо выражено на многолетнем побеге-луковице два сохранившихся остатка соцветий прошедшего года вегетации (2018 г.) и два зачаточных соцветия (2019 г.) (рис. 1, а). У сорта мускари Блу Спайк (рис. 1, б) позднего срока

цветения сформировано одно соцветие, только с элементами лепестков цветка (VI этап органогенеза).

Морфоанализ луковиц *Erythronium sibiricum* показал, что развитие побега возобновления на генеративные органы цветка ускорено и соответствует VIII этапу органогенеза. У побега сформировано два зачаточных листа, лепестки околоцветника и андроцея, в котором наблюдали формирование пыльцевых зерен – микроспорогенез (рис. 2 а, б). Причем явление протандрии четко прослеживается уже на ранних этапах органогенеза внутрипочечного состояния побега, где наблюдали отставание развития гинецея. Формируется одиночный цветок. В базальной части луковицы заложена новая почка возобновления 2020 г. вегетации, которая в течение двух лет развивается подземно и ее конус нарастания на период от 10.10. 18 г. первого года соответствует II этапу органогенеза (рис. 2, в, г). Следует отметить, что такая почка заложена у всех исследованных видов.

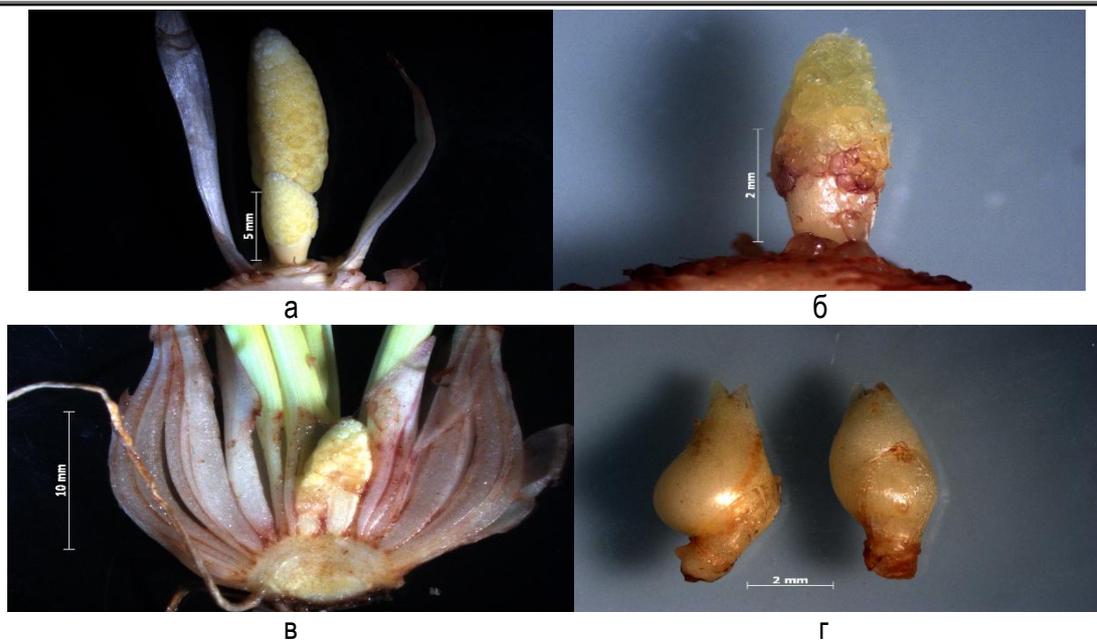


Рис. 1. Состояние побега возобновления у *Muscari aucheri* (а), *M. armeniacum* сорт *Blue Spike* (б), отборная форма бело-розовая (в), зачатки луковичек-деток (г)

Состояние побега возобновления у *Scilla sibirica* соответствует VII–VIII этапам органогенеза. У побега два супротивных листа, верхняя часть которых ассимилирована и выступает из луковицы (рис. 3, а). В них как бы вложено соцветие, которое, несмотря на зачаточное состояние, отчетливо просматривается и имеет четыре цветка (рис. 3, в, г). У цветка отчетливо

видны примордии чашелистиков, частично окрашенные лепестки околоцветника (рис. 3, д). Сформированы зачатки гинецея и андроцея. В базальной части побег плотно окружен двумя молодыми запасными чешуями (рис. 3, б). Луковица нарастающего типа, состоит из запасных чешуй, которые с возрастом наружно отмирают.

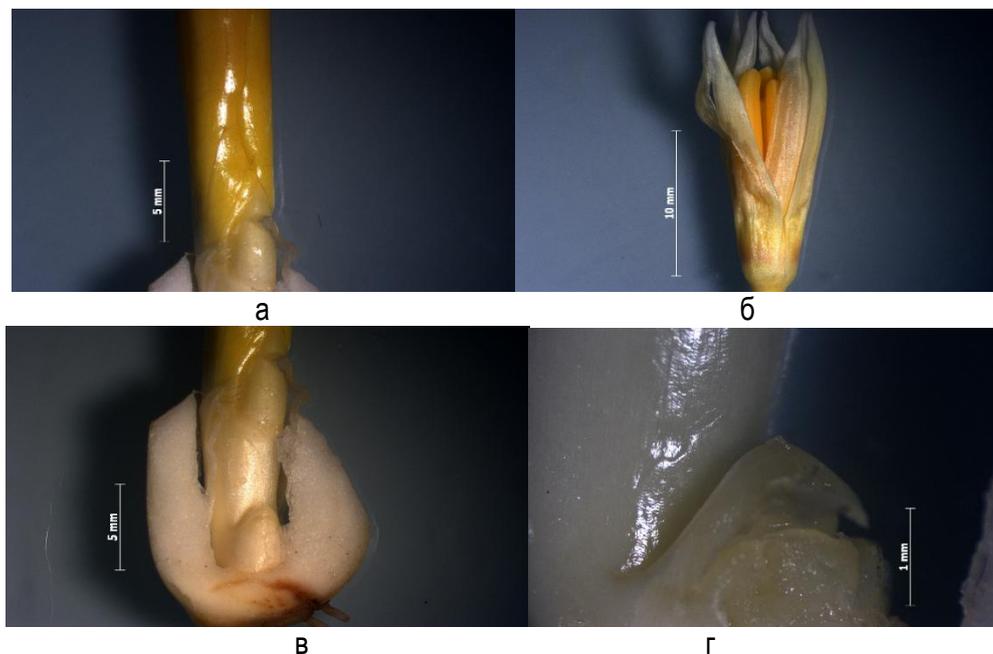


Рис. 2. Состояние побега возобновления *Erythronium sibiricum*: а – два зачаточных листа; б – зачаточный цветок; в, г – почка возобновления

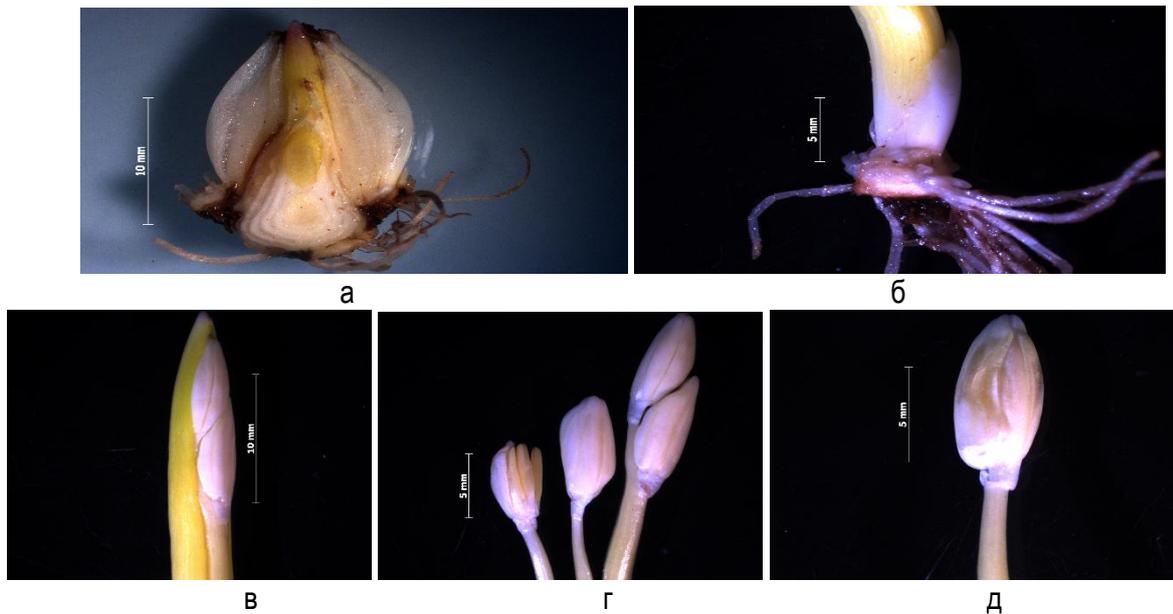


Рис. 3. Побег возобновления *Scilla sibirica* в предзимний период

У побега возобновления *Chionodoxa gigantea* наблюдали наличие двух зачаточных листьев и цветка. Отмечено окрашивание долей около-

цветника и отношение состояния побега к VIII этапу органогенеза (рис. 4). В зачаточном бутоне сформированы пыльники и завязь.



Рис. 4. Побег возобновления *Chionodoxa gigantea* в предзимье

Для луковиц *Puschkinia scilloides* характерно отставание в развитии побега возобновления, и его конус нарастания находится в период дифференциации двух листовых примордиев и на-

чала дифференциации соцветия на IV–V этапах органогенеза (рис. 5). Это соответствует более позднему цветению этого вида весной.



Рис. 5. Продольный срез луковицы *Puschkinia scilloides* в предзимье

Сформированные органы цветка установлены у клубнелуковичного геофита *Crocus hybridus hort.* сорт *Flower Record*. Причем сначала происходит формирование листовых пласти-

нок в числе 4–5 шт., затем органов цветка. Развитие тычинок (протерандрия) опережает рост рыльца и лепестков околоцветника (рис. 6). Формируется одиночный цветок.



Рис. 6. *Crocus hybridus hort.* сорт *Flower Record* в предзимье

Таким образом, апекс растительного побега представленных луковичных и клубнелуковичных геофитов в предзимний период переходит от вегетативного к генеративному состоянию. Наступает фаза флоральной инициации. Это довольно критический период в онтогенезе побега и особи, который предвещает переход растения от скрытого к открытому генеративному состоянию. Однако дальнейшие процессы роста и развития резко затормаживает наступление холодов. Наступает зимний период покоя. Среда, таким образом, играет разрешающую, а не детерминирующую роль в развитии эфемероидных геофитов. Понятия летнего и зимнего покоя у луковичных растений весьма условны, так как в побеге возобновления непрерывно происходят органообразовательные и замещающие процессы [9]. Адаптация формообразования побега возобновления у исследованных видов к условиям среды происходит на структурном уровне. При введении в лесостепную зону Западной Сибири луковичных и клубнелуковичных эфемероидов целесообразно осуществлять биологический контроль за их развитием.

### Выводы

1. В генеративный период онтогенеза проявляется приуроченность дифференциации конуса нарастания побега возобновления IV–VIII

этапам органогенеза в предзимний период подземного развития луковиц и клубнелуковиц.

2. В предзимний период у видов, цветущих ранней весной (III декада апреля – II декада мая), – *M. aucheri*, *Crocus hybridus*, *Chionodoxa gigantea*, *Scilla sibirica*, *Erythronium sibiricum* – у побега возобновления сформированы органы цветка и соцветия, что определяет их состояние VII–VIII этапами органогенеза.

3. У позднецветущего вида (I–III декады мая) *Puschkinia scilloides* и *M. armeniacum* сорт *Blue Spike* конус нарастания побега возобновления в предзимье соответствует IV–VI этапам органогенеза.

### Литература

1. Капинос Г.Е. Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне. – Баку: АН АзССР, 1965. – 240 с.
2. Седова Е.А. Закономерности органогенеза луковичных и клубнелуковичных геофитов. – М.: МГУ, 1976, – 30 с.
3. Скрипчинский В.В., Скрипчинский Вл.В. Морфобиологические основы онтогенеза эфемероидных геофитов и проблема его эволюционного становления // Проблемы экологической морфологии растений: тр. МОИП. – М.: Наука, 1976. – Т.42. – С.167–185.

4. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. – М.: Высш. шк., 1977. – 288 с.
5. Ростовцева З.П. Верхушечная меристема. – М.: МГУ, 1969. – 80 с.
6. Дударь Ю.А. Сезонные ритмы биопроцессоров у растений: адаптация или абаптация? // Общая биология. – 1993. – Т.54, № 3. – С. 229–332.
7. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карлухина Е.А. Основные термины и понятия современной биоморфологии. – М.: МГУ, 1993. – 147 с.
8. Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. [и др.]. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений. – М.: Академкнига, 2006. – 543 с.
9. Седельникова Л.Л. Биоморфология геофитов в Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 2002. – 307 с.
2. Sedova E.A. Zakonomernosti organogeneza lukovichnyh i klubnelukovichnyh geofitov. – М.: MGU, 1976, – 30 s.
3. Skripchinskij V.V., Skripchinskij V.I.V. Morfobiologicheskie osnovy ontogeneza jefemeroidnyh geofitov i problema ego jevoljucionnogo stanovlenija // Problemy jekologicheskoj morfologii rastenij: tr. MOIP. – М.: Nauka, 1976. – Т.42. – С.167–185.
4. Kuperman F.M. Morfofiziologija rastenij. – М.: Vyssh. shk., 1977. – 288 s.
5. Rostovceva Z.P. Verhushechnaja meristema. – М.: MGU, 1969. – 80 s.
6. Dudar' Ju.A. Sezonnnye ritmy bioprocessorov u rastenij: adaptacija ili abaptacija? // Obshhaja biologija. – 1993. – Т.54, № 3. – С. 229–332.
7. Zhmylev P.Ju., Alekseev Ju.E., Karpuhina E.A. Osnovnye terminy i ponjatija sovremennoj biomorfologii. – М.: MGU, 1993. – 147 s.
8. Serebrjakova T.I., Voronin N.S., Elenevskij A.G. [I dr.]. Botanika s osnovami fitocenologii. Anatomija i morfologija rastenij. – М.: Akademkniga, 2006. – 543 s.
9. Sedel'nikova L.L. Biomorfologija geofitov v Zapadnoj Sibiri. – Novosibirsk: Nauka, 2002. – 307 s.

#### Literatura

1. Karpinos G.E. Biologicheskie zakonomernosti razvitija lukovichnyh i klubnelukovichnyh rastenij na Apsherone. – Baku: AN AzSSR, 1965. – 240 s.

