



## РАСТЕНИЕВОДСТВО

УДК 582.573.81:581.14

Л.Л. Седельникова

### ОНТОГЕНЕЗ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА CHIONODOXA (HYACINTHACEAE) ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

Представлены результаты изучения онтогенеза у пяти видов и форм хинодоксы. Определен тип нарастания побега. Проанализированы особенности органогенеза, ритм роста и развития.

**Ключевые слова:** хинодокса, луковица, онтогенез, органогенез, интродукция, Западная Сибирь.

L.L. Sedelnikova

### THE ONTOGENESIS OF THE CHIONODOXA (HYACINTHACEAE) GENUS REPRESENTATIVES IN THE INTRODUCTION

The research results on the ontogenesis of five species and forms of the chionodoxa are given in the article. The type of shoot growth is determined. The peculiarities of organogenesis, growth rhythm and development are analyzed.

**Key words:** chionodoxa, bulb, ontogenesis, organogenesis, introduction, West Siberia.

**Введение.** Луковичные эфемероиды представляют одну из жизненных форм растений, скелетная основа которых сведена до минимума. Для скелетной системы луковичных геофитов свойственна способность для выживания побега в неблагоприятные периоды покоя. Это результат адаптации и приспособления метаморфизированного побега к условиям сезонного климата, при котором сокращение и соматическая редукция его междоузлий привели к формированию биоморф с розеточным и полурозеточным типом нарастания. Среди луковичных растений по ритму развития широко известны ранневесенние эфемероиды [Декоративные ..., 1977]. Исследование их онтоморфогенеза позволяет установить индивидуальную изменчивость при интродукции [Седельникова, 2002]. Однако некоторые из них еще мало распространены и изучены в условиях лесостепной зоны Западной Сибири. Типичными луковичными эфемероидами являются представители из рода *Chionodoxa* Boiss., семейства *Hyacinthaceae* Batsch. В роде 5 видов (*Ch. eretica* Boiss. Et Heldr. – Хинодокса критская, *Ch. gigantea* Witt. – Х. гигантская, *Ch. lucilliae* Boiss. – Х. Люцилии, *Ch. sardensis* Barr. Et Sugden – Х. сардская, *Ch. tmolusii* Witt. – Х. тмолюсская), которые произрастают в горах Малой Азии и на о. Крит. Они имеют значение как декоративные и медоносные растения [Полетико, Мишенкова, 1967]. В декоративном садоводстве хинодоксы используются в европейской части России и странах Европы, в Сибири очень редко.

**Цель работы.** Исследование большого и малого циклов развития у интродуцируемых видов хинодокс для выявления продолжительности периодов онтогенеза при адаптации в лесостепной зоне Западной Сибири.

**Объекты и методы исследования.** Работа выполнена в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (г. Новосибирск), где интродуцировано 5 видов и форм хинодокс: *Ch. lucilliae* – Х. Люцилии, *Ch. lucilliae* f. *coerulea* hort. – Х. Люцилии форма голубая, *Ch. lucilliae* f. *rosea* Witte – Х. Люцилии форма розовая, *Ch. gigantea* – Х. гигантская, *Ch. gigantea* f. *alba* hort. – Х. гигантская форма белая. Виды получены луковицами из Всесоюзного института растениеводства (ВИР, Санкт-Петербург) и культивируются с 1989 г. на

коллекционном участке лаборатории декоративных растений. Большой жизненный цикл развития (полный онтогенез) исследовали у особей, выращенных из семян местной репродукции. За малый жизненный цикл развития нами принят полный онтогенез побега возобновления от его зачаточного формирования до естественного отмирания. В качестве модельного объекта взят вид *Ch. lucilliae* – Хионодокса Люцилии. Онтогенетические состояния изучали в соответствии с концепцией дискретного описания индивидуального развития, разработанной Т.А. Работновым (1975), шкалой периодизации онтогенеза [Уранов, 1975] и его последователями [Ценопопуляции ..., 1976]. За главный (Г) побег луковицы принят материнский побег, сформированный из семени. За побег возобновления (ПВ) принят первый и последующие побеги (ПВ=1,2,3,4 ...n), сформированные у луковиц генеративного состояния. Этапы органогенеза определяли по Ф.М. Куперман (1977). Морфологическое описание большого и малого циклов развития, строения луковиц сделано согласно общепринятой терминологии [Федоров и др., 1962, Серебренникова, 1971; Жмылев и др., 1993]. Статистическая обработка проведена с помощью компьютерной программы Excel.

**Результаты исследований и их обсуждение.** На основании типизации онтогенеза [Уранов, 1975; Ценопопуляции ..., 1993] у особей *Ch. lucilliae* нами выделено четыре периода: латентный, прегенеративный, генеративный, сенильный, последний наступает через 20–25 лет. Определены диагнозы и описаны десять возрастных состояний: 1) проростка (р); 2) ювенильное (j); 3) имматурное (im); 4) молодое виргинильное ( $V_1$ ); 5) среднее виргинильное ( $V_2$ ); 6) взрослое виргинильное ( $V_3$ ); 7) молодое скрытогенеративное ( $Vg$ ); 8) явное скрытогенеративное ( $g_0$ ); 9) молодое генеративное ( $g_1$ ); 10) взрослое генеративное ( $g_2$ ).

**Латентный период.** Семена (*sm*). Плод у *Ch. lucilliae*, как и у всех видов рода, *Chionodoxa* трехгнездная коробочка. Семена мелкие, светло-коричневые, округлой формы, обусловлены глубоким физиологическим покоем. По Ф.М. Куперман (1976), соответствуют I этапу органогенеза. Для их прорастания необходима холодная стратификация (0 – +5°С). При посеве в сентябре семена прорастают в мае. Период первичного покоя – 9–10 мес. В условиях интродукции характерна естественная диссеминация семян (диаспор) у всех видов и форм.

**Прегенеративный период.** Проростки (р). Семена прорастают в третьей декаде мая, тип прорастания надземный. Сначала у семян появляется главный корень, затем развивается семядоля. Длина десятидневного проростка в среднем составляла 3,2 см, а главного корня – 1,6 см. За счет контрактильной деятельности главного корня происходит заглубление почки побега в почву, где формируется молодая луковица, ее размер 0,2–0,3 см. Продолжительность этого состояния 5–8 дней. Ювенильное состояние (j) у особей продолжается около 15–20 дней (май–июнь). Имматурное состояние (im) у особей четко не выражено и связано с началом образования придаточной корневой системы длиной от 1,5 до 2,0 см. По наблюдению на 1 июня, у растений один трубчатый ассимилирующий лист (10,25 см), округлый в сечении, и один низовой не ассимилирующий (2,88 см). Длина контрактильного корня к концу вегетации особей первого года жизни (последняя декада июня) сильно увеличивается в размере и составляет в среднем 6,75–10,5 см, в последующие годы их может быть от 3 до 5 шт. Сформирована молодая луковица 0,3–0,4 см в диаметре и высотой 0,8–1,0 см. В июле она вступает в летний покой. В сентябре луковица состоит из двух – трех чешуй – влагалищ низового и ассимилирующего листьев годичного побега первого года вегетации и зачаточной терминальной почки главного побега следующего года вегетации, конус нарастания которой находится на II этапе органогенеза с одним зачатком листа (рис.1).

Побеги молодых виргинильных ( $V_1$ ) особей второго года вегетации х. Люцилии одноосные и имеют один ассимилирующий лист линейный по форме с узкой по ширине листовой пластинкой 0,3–0,4 см и один низовой неассимилирующий. Продолжительность этого состояния в условиях культуры 30–40 дней. К средним виргинильным ( $V_2$ ) и взрослым виргинильным ( $V_3$ ) особям принадлежат растения соответственно третьего, четвертого годов жизни. Весной у них развивается два листа: линейной и широколинейной формы, максимальная длина которых не превышает 7,5–12,5 см, придаточные корни 2,0–3,5 см. Луковица состоит из одной кроющей и трех–пяти запасающих чешуй. Конус нарастания главного побега (сентябрь) к зимнему периоду покоя находится на II этапе органогенеза в период формирования третьего зачаточного листа с размером 0,05–0,06 мм. Отмечено, что ежегодно к осени луковица увеличивается в размерах за счет числа питательных чешуй.

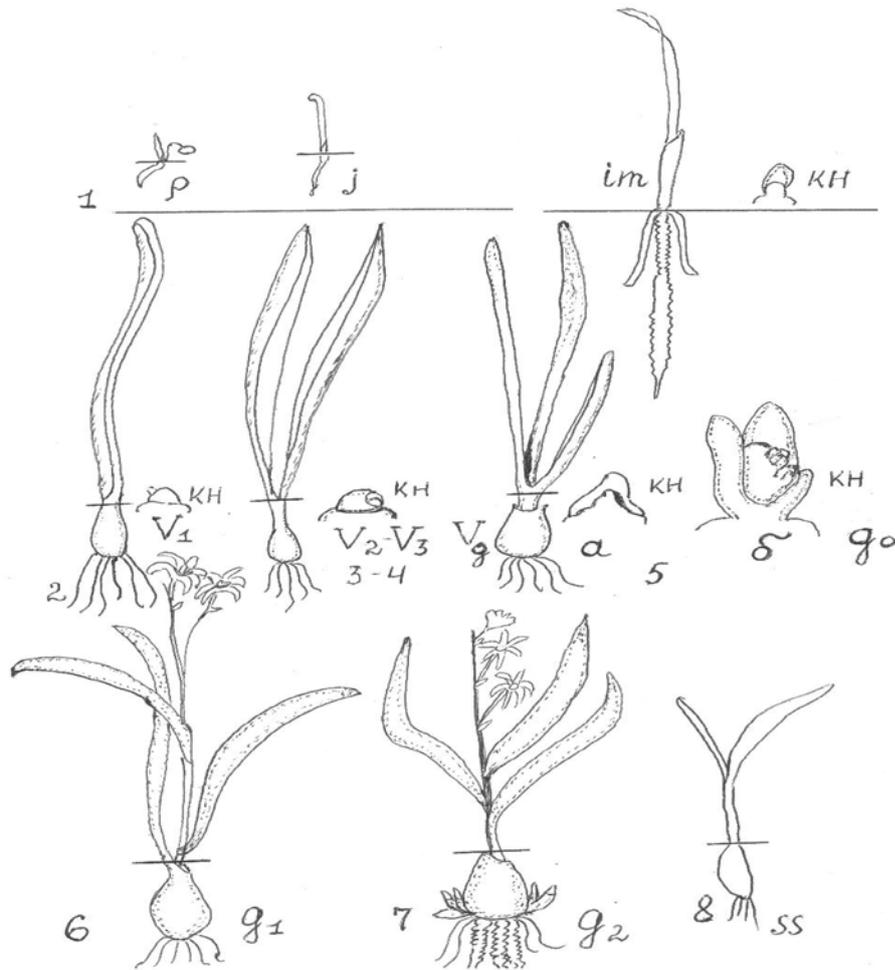


Рис.1. Онтогенез *Chionodoxa lucilliae*, состояния: р – проросток; j – ювенильное; im – имматурное; V<sub>1</sub> – молодое виргинильное; V<sub>2</sub> – среднее виргинильное; V<sub>3</sub> – взрослое виргинильное; V<sub>g</sub> – молодое скрытогенеративное; g<sub>0</sub> – явное скрытогенеративное; g<sub>1</sub> – молодое генеративное; g<sub>2</sub> – взрослое генеративное; ss – субсенильное; 1, 2, 3, 4, 5, 6 – годы жизни соответственно; 7 – продолжительность 7–19 лет; 8 – ss; кн – состояние конуса нарастания; а – III этап органогенеза; б – VII–VIII этапы органогенеза

Особи *X.Люцилии* пятого года жизни. Морфометрически это виргинильные растения (рис.1), однако в середине второй декады июня в главном побеге происходят фундаментальные изменения. Основание конуса нарастания материнского побега луковицы дифференцируется на генеративные органы и переходит на III этап органогенеза. Это молодое скрытогенеративное состояние нами выделено как V<sub>g</sub>. В течение летнего относительного покоя (июль-август) наблюдали постепенное развитие генеративного зачаточного соцветия (IV этап органогенеза) и зачаточных цветков (V этап органогенеза). В сентябре (первая декада) в материнском побеге луковицы идет интенсивное формирование соцветия и цветков (VI этап органогенеза), а далее (вторая-третья декада) формируются мужской и женский гаметофиты и завершаются процессы формирования всех органов соцветия и цветка (VII–VIII этапы органогенеза). Таким образом, в луковице перед зимним

покоем зачаточный главный побег имеет явное скрытогенеративное состояние (G<sub>0</sub>). В его основании еще в июне месяце сформирована почка возобновления, конус нарастания которой находится в вегетативном состоянии – на II этапе органогенеза и переходит на III этап в мае–июне следующего года, т.е. в период цветения главного монокарпического побега (рис.1).

**Генеративный период.** На шестой год отмечено первое цветение и переход особей в молодое генеративное состояние (g<sub>1</sub>). Взрослая луковица состоит из 1–2 кроющих чешуй, 7–9 запасующих, первого монокарпического (главного) побега, состоящего из двух ассимилирующих листьев срединной формации с соцветием, и замещающей почки возобновления (монокарпического побега I порядка, будущего года вегетации). В ней формируются зачаточные листья (май). Морфометрическое состояние особей в период цветения для видов и форм представлено в таблице.

В конце июня в конусе нарастания побега возобновления начинается дифференциация на генеративные органы, а в начале июля побег переходит с III на IV этап органогенеза. К осени конус нарастания побега возобновления дифференцируется на генеративные органы и постепенно формирует соцветие и органы цветка (VI–VIII этапы органогенеза) (рис.1, 5, б).

**Сравнительные морфометрические показания (min-max) у хионодокс (на 21 апреля 2010 г.)  
в условиях Новосибирска**

Хиононокса	1	2	3	4	5
Х.Люцилии ф. розовая 21.04	15,5	13,0–13,5	6,5–8,5	2,0–2,5	10
Х.гигантская ф. белая 19.04	9,5-13,5	10,0–13,5	7,2–8,0	2,0–2,5	7
Х.Люцилии	15,5	10,0–13,0	8,0 – 10,5	1,5–2,0	6
Х.гигантская	11,5	11,0	11,5	1,5–1,7	6
Х. Люцилии ф. голубая	6,5	1,5–2,5	8,5–10,5	2,0–2,3	8

Примечание: 1 – длина первого листа, см; 2 – длина второго листа, см; 3 – длина генеративного побега, см; 4 – высота луковицы, см; 5 – число запасующих чешуй, шт.

Относительно зачаточного соцветия нами обнаружено, что цветки формируются поочередно в акропетальном направлении и верхний (последний) всегда в боковом направлении к оси. Тем самым верхушечная часть соцветия нарастает всегда меристематической тканью, ее терминальная зона открытая. У луковицы сформирована почка возобновления последующего года, конус нарастания которой находится на II этапе органогенеза. Из нее формируется побег возобновления (1-го порядка), который надземно развивается только через 30–31 мес. Далее весь жизненный цикл у хионодокс складывается из малых (годовых) циклов от формирования зачаточного до надземного генеративного побега (рис.2).

Взрослая луковица (g<sub>2</sub>) состояния (9-летнего возраста) перед зимним покоем (20.09–30.09) имеет одну покровную чешую, от 6 до 10 запасующих чешуй, плотно прилегающих друг к другу, полутуникатного типа. У Х.Люцилии покровная чешуя светло-коричневая, пленчатая, под ней имеются одна-три детки (0,2–0,7 см), которые развились ранее в предыдущие два года из почек, сформированных в пазухе запасующих чешуй. В базальной части пятой запасующей чешуи обнаружены адвентивная почка (будущая детка), переходящая с возрастом в молодую детку – луковицу, и след отцветшего первого монокарпического побега. Далее в луковице еще пять запасующих чешуй. Зачаточный монокарпический побег 1-го порядка (осенью) имеет генеративные органы и составляет 1,4–2,0 см в длину и 0,9–1,2 см в ширину. В его основании сформирован следующий побег возобновления. Размер луковицы соответствует 2,0–3,0 см в длину и 1,5–2,0 см в ширину. Корни придаточные, имеются мощные, контрактильные корни 5,0–6,0 см в длину (рис. 3). С потерей возможности формировать генеративные органы материнская луковица вступает в субсенильное состояние (ss).

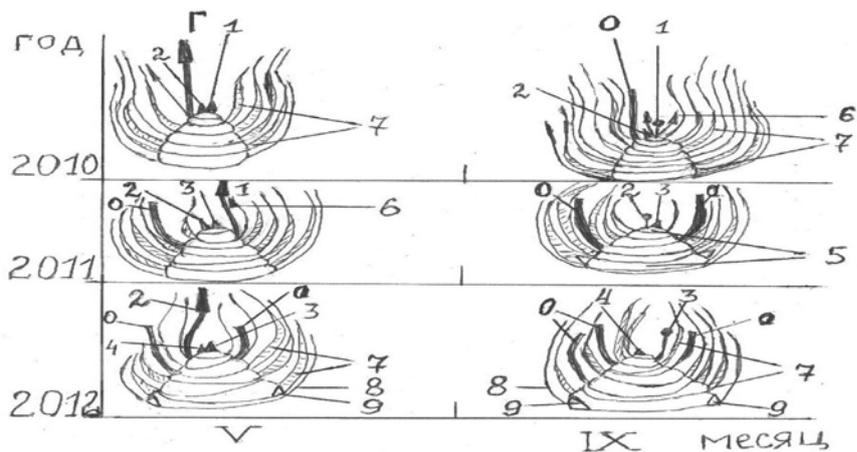


Рис.2. Схема формирования генеративных побегов возобновления *Chionodoxa luciliae*: Г – главный (материнский) побег; 1, 2, 3, 4 – побеги возобновления; О – остатки цветonoсных побегов прошлых лет вегетации; 5 – осевая часть побега (донце); 6 – ассимилирующие листья укороченного побега; 7 – низовые запасяющие листья (чешуи); 8 – покровная чешуя; 9 – адвентивные почки (детки)



Рис.3. Контрактильные корни у разновозрастных особей *Chionodoxa luciliae*

При переходе главного (материнского) побега в генеративное состояние моноподиальное нарастание луковицы меняется на симподиальное. Конус нарастания главного побега пребывает 48–49 мес. на II этапе органогенеза, 14–15 дней – на III, 10–13 дней – на IV, 35–42 дня – на V–VI, 15–18 дней – на VII, 195–200 дней – на VIII этапе. Продолжительность бутонизации и цветения (IX этап органогенеза) составляла 12–16 дней, а созревания семян (X–XII этапы) – 15–18 дней. По многолетним данным, цветение отмечено 20–27 апреля. Цветет 12–16 дней. Что касается терминальной зоны соцветия, то в период цветения она сильно паранхиматизируется, и фактически цветут только те цветки в соцветии, которые были заложены в период летне-осеннего относительного покоя луковицы.

Исследование жизненного цикла при переносе представителей рода *Chionodoxa* в культуру позволило определить длительность прегенеративного периода и продолжительность формирования этапов органогенеза.

неза генеративного побега. Ежегодное формирование побега возобновления за два года до надземного развития – свидетельство высокой специализации сохранения репродуктивной способности хионодокс в холодно-умеренных условиях существования. Сильно укороченные междоузлия побега луковицы – следствие адаптации и сохранения ее от неблагоприятных условий в период летнего покоя.

### Выводы

1. Период вегетации, цветения и плодоношения у видов рода *Chionodoxa* в условиях лесостепной зоны Западной Сибири очень короткий и составляет около 1,5 мес.

2. Прегенеративный период у Хионодоксы Люцилии длится 5 лет. При переходе луковицы в генеративный период онтогенеза у всех видов хионодокс моноподиальное нарастание луковицы сменяется на симподиальное, главный побег розеточный, а побег возобновления полурозеточный. Для изученных видов характерна симподиальная полурозеточная модель побегообразования.

3. Малый жизненный цикл побега возобновления (от закладки до отцветания) составляет два года. Тип развития побегов возобновления дициклический. Дифференциация конуса нарастания у хионодоксы с эфемероидным ритмом развития происходит за год до цветения (июль-август). Для луковиц генеративного периода характерен акросимподиальный тип нарастания.

### Литература

1. Декоративные травянистые растения. – Л.: Наука, 1977. – Т. 2. – 458 с.
2. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А. Основные термины и понятия современной биоморфологии растений. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – 147 с.
3. Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. – СПб.: ФХИ, 1992. – 127 с.
4. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. – М.: Изд-во МГУ, 1976. – 238 с.
5. Полетико О.М., Мишенкова А.П. Декоративные травянистые растения открытого грунта. – М.: Наука, 1967. – 206 с.
6. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр.БИН АН СССР. – М.;Л., 1950. – Сер.3. – Вып.6. – С. 71–111.
7. Седельникова Л.Л. Биоморфология геофитов в Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 2002. – 307 с.
8. Серебренникова Т.И. Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. – 1971. – Т.76. – № 1. – С.105–119.
9. Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 108 с.
10. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 176 с.
11. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.

