

УДК 635.965.283.8:581.4

Л.Л. Седельникова

L.L. Sedelnikova

ОСОБЕННОСТИ БИОМОРФЫ *ERYTHRONIUM SIBIRICUM* (FISCH. ET C.F. MEY.) KRYL.

PECULIARITY BIOMORPH OF THE *ERYTHRONIUM SIBIRICUM* (FISCH. ET C.F. MEY.) KRYL.

Представлены результаты изучения морфогенеза у *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryn. монголо-сибирского ареала. Определена биоморфа и тип нарастания побега в условиях природных местонахождений и интродукции. Проанализированы особенности жизненного цикла развития побега.

Кандык сибирский – *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryn., семейство *Liliaceae* Juss. – ранневесенний эфемероид, имеющий пищевое и медоносное значение, рекомендуемый как декоративное растение (Зубкус, 1956, 1965; Шорина, Куклина, 1976). Этот вид обитает в основном в лесной зоне Западной и Восточной Сибири, Горного Алтая. Многими авторами *E. sibiricum* описан как луковичное растение. Луковица многолетняя, относится к типу ежегодно возобновляемых, от яйцевидно–продолговатой до конической формы. Ее апикальная часть всегда имеет остроконечную верхушку, с верхним и нижним зубчиком запасающей чешуи и засохшим остатком генеративного побега. Базальная часть несимметрично утолщена и образует донце. Луковица туникатного типа.

Цель работы – выявить биоморфологические особенности вегетативных органов *Erythronium sibiricum* в природе и культуре. Задача состояла в исследовании структуры побеговой системы и размножения данного вида. Работа проведена в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (г. Новосибирск) в 2009–2012 гг. Материал собран во время экспедиций в природных ценопопуляциях Кемеровской, Томской, Новосибирской областей и Республики Алтай и на интродукционном участке лаборатории декоративных растений ЦСБС из числа экспериментальных образцов.

В середине 70-х годов прошлого века биоморфа *E. sibiricum* описана В.Г. Скакуновым (1974) как корневищно-луковичное растение, на что многие ботаники ранее не обратили внимание. Позднее было установлено, что у *E. sibiricum* корневище закладывается путем вычленения из годичной замещающейся луковицы нижней ее части – донца, которое не отмирает, а функционирует с новой луковицей (Седельникова, 1995, 2002). Корневище состоит из 3–6 разновозрастных члеников междоузлий, или донца луковицы, которые особенно выражены у особей генеративного периода. У взрослой особи происходит ежегодное нарастание одного членника междоузлия с нижней стороны замещающейся луковицы и отмирание с противоположной. Годичный членник корневища – это укороченная часть побега. В базальной части луковицы образуется короткий членник корневища, остаток донца луковицы предыдущей генерации. Таким образом, формируется укороченное корневище. На членнике корневища закладывается спящая (пазушная) почка, которая продолжительный период может находиться в состоянии относительного покоя, при благоприятных экологических условиях из нее развивается виргинильная особь.

E. sibiricum имеет первичное мезофитное происхождение, для которого ксерофитность представляет вторичное явление. Признак многолетней, ежегодно замещающейся луковицы, которая одновременно служит как запасающий и вегетативный орган, с сочетанием укороченного корневища в эволюционном плане является молодым по происхождению. Жизненная форма *E. sibiricum* как короткорневищного луковичного геофита достаточно редкая и молодая в филогенетическом отношении среди луковичных растений. Такие геофиты, на наш взгляд, имеют высокую адаптационную способность и выживаемость не только во влажных, но и аридных условиях местообитания.

Для *E. sibiricum* характерно вегетативное и семенное размножение. Плод у *E. sibiricum* – локулицидная коробочка. Морфофизиологический покой семян – глубокий эпикотильный, составляет 12–13 мес. Он связан с недоразвитым зародышем семян и вследствие этого с сильным физиологическим механизмом торможения развития эпикотилия, что обуславливает двухэтапную стратификацию. Для прорастания корня необходимо держать семена во влажном песке в тепле в течение 4,5–5 мес., при температуре от +18 до +20 °C. Для появления способности к росту побега далее нужна длительная холодная стратификация в течение 7,5–8 мес., при температуре от 0 до +5 °C. Тип прорастания семян – надземный. Семядоли примитивного типа, т. к. задерживают свой кончик в семенной коже. Отмечены начальные стадии превращения кончика семя-

доли в гаусторию. При семенном размножении особь впервые зацветает только на шестой год. Зародыш семени недифференцированный, осевой. Эндосперм гелобиаальный, сохраняется в зрелом семени, в котором обнаружены запасные вещества, в основном крахмал, белки и жиры. Наличие недифференцированного зародыша у *E. sibiricum* – один из адаптивных признаков семян этого вида к летнему вынужденному периоду покоя, после которого возможно дальнейшее их развитие. Для прорастания недифференцированного зародыша необходимо длительное воздействие на семена как низких положительных температур, так и микроусловий, таких, как наличие микоризы. Такой симбиоз наблюдали в сырых и влажных местообитаниях вида в Кемеровской области. Число семязачатков от 10 до 45 шт. В условиях интродукции семена завязываются во все вегетационные периоды, но в сухие (2012 г.) их формируется в 2 раза меньше. Коэффициент биологической продуктивности 0,70–0,95. Отмечено, что в природных популяциях Кемеровской области, где *E. sibiricum* ведет себя как ранневесенний эдификатор, семенная продуктивность в 2–3 раза выше.

Вегетативное размножение у вида слабое. Коэффициент вегетативного размножения очень низкий, т. к. в ежегодно возобновляемой луковице практически не закладывается придаточная почка, а если и закладывается, то продолжительный период находится в спящем состоянии. Дочерние луковицы чаще формируются путем развития адвентивных почек на члениках корневищ. С возрастом развивается вегетативный клон из 3–5 луковиц и корневищ, что наблюдали в природных популяциях в Кемеровской области в районе посёлков Каз и Шерегеш. То есть репродуктивная способность вида сильнее выражена в лесных мезофитных условиях, чем высокогорных, где обилие плотности вида незначительное.

По-видимому, исторически сложившийся коротковегетирующий феноритмотип у мезофита *E. sibiricum*, в процессе эволюции сформировал адаптивные признаки уже с ранних этапов: короткого периода от цветения до плодоношения, развития недифференцированного зародыша, усиленного семенного возобновления, летнего периода покоя вегетативных органов. Биологический потенциал приспособления *E. sibiricum* к крайне специфическим условиям практически выражен в течение всего жизненного цикла развития. Это признак однолетности луковицы *E. sibiricum* как ежегоднотамещающей, но с многолетним формированием побега, зимующего в вегетативно-генеративном состоянии, мезофитность происхождения, где более мезоксерофитные и ксерофитные условия представляют для нее вторичное приспособление. В местообитаниях таежной зоны у *E. sibiricum* формируются короткокорневищно-луковичные клоны, что менее выражено в условиях лесостепной зоны (рис. 1 а, б).



А

Б

Рис. 1. *Erythronium sibiricum*. Короткокорневищно-луковичная биоморфа (Кемеровская область а - Шерегеш, б - Листвяги)

Нами отмечено, что генеративный период наступает на шестой год. У материнской особи впервые

сформирован надземный удлинённый генеративный побег с двумя листовыми пластинками. Это визуальный диагностический признак для этого возрастного (g_1) молодого генеративного состояния. Моноподиальное нарастание годичного побега, которое продолжалось в течение всего прегенеративного периода, сменяется на симподиальное. Первый и последующие монокарпические побеги возобновления формируются в базальной части луковицы. С возрастом скелетная ось побега нарастает путем перевершинивания и представляет собой уже симподий, состоящий из многолетних частей нескольких побегов замещения. Нарастание акросимподиальное. Междоузлия у многолетних побегов, которые ежегодно возобновляются, очень короткие и представляет собой членики донца – остатки луковицы предыдущих лет генераций, которые с возрастом накапливаются и представляют собой короткое корневище. Генеративный период довольно длительный и в условиях интродукции при хорошем агрофоне может длиться 30–35 лет. При снижении агрофона этот период сокращается на 10–15 лет. Молодое генеративное (g_1) состояние в условиях интродукции, по нашим данным, продолжается 6–10 лет. В этот период происходит медленное нарастание биомассы надземных и подземных органов. Причем на почвах, богатых гумусом, луковица нарастает весом 25–30 г, и ее размер составляет в высоту 5–7 см, ширину 1,5–2,0 см. Среднее генеративное (g_2) состояние длится 15–20 лет. Особи только визуально отличаются от молодых генеративных растений. Листовая пластинка у двух листьев более мощная. Первый лист эллиптический по форме, второй продолговатый. Листья супротивные, сформированы на стебле. Цветок 3–4 см, с толстой цветоножкой. Взрослые особи генеративного (g_3) состояния наблюдали в условиях природных местообитаний *E. sibiricum* в популяциях Кемеровской области в районе КАЗа и Шерегеш. Причем в природных условиях обнаружены особи с тремя листовыми пластинками, что практически не наблюдали в условиях культуры. Луковица у таких особей имела 1–3 детки, плотно прилегающих к материнской, у которой визуально хорошо выражено короткое корневище 2–3 см, с 5–7 члениками и более. Луковица имеет одну запасную чешую несимметричную по строению. У взрослых особей в побеге возобновления в предзимье ежегодно формируются вегетативно-генеративные органы. Таким образом, от его внутривершинного до вневершинного состояния он проходит малый жизненный цикл развития за два года, с I по XII этапы органогенеза. Субсенильное (ss) состояние в условиях природы при массовом проективном покрытии *E. sibiricum* нами не отмечено. Интродукционное испытание показало, что при сильном задернении почвы со слабо выраженной структурой, состояние посадок *E. sibiricum* постепенно становится удовлетворительным. Сенильные особи *E. sibiricum* постепенно вырождаются, происходит доминирование естественного травостоя, луковицы поражаются грызунами, т. к. в них содержится крахмал и сахара. Большой жизненный цикл материнской особи кандыка сибирского в среднем продолжается 35–40 лет. Разновозрастные особи *E. sibiricum* представлены на рисунке 2.



Рис. 2. Разновозрастные особи *Erythronium sibiricum*

Нами выделены фазы морфогенеза: 1 – фаза одноосного первичного моноподиальной системы розеточного побега с замещающей луковицей (pl, j); 2 – фаза одноосного первичного моноподиальной си-

стемы розеточного побега с замещающейся луковицей и члениками корневищ (im, V1-V4); 3 – фаза симподиальной системы полурозеточных генеративных побегов с замещающимися луковицами и члениками корневищ (go-g1-g2-g3); 4 – вторично одиночный вегетативный побег с одиночной луковицей (ss). Нарастание побега в генеративном периоде – акросимподиальное. Монокарпический побег безрозеточный, облиственный, короткий, закрытый. У *E. sibiricum* – симподиальная полурозеточная с безрозеточным генеративным побегом модель побегообразования.

По сезонному ритму *E. sibiricum* относится к весеннецветущим коротковегетирующим эфемероидам. По многолетним данным, в условиях Новосибирска бутонизация наступает в III декаде апреля, цветение в I–II декадах мая. Продолжительность вегетации короткая (1,5–2 мес.) за этот период он проходит все фенологические фазы развития, присущие для цветковых растений, и уходит в летний относительный покой.

Для разновозрастных особей *E. sibiricum* выделено четыре фазы морфогенеза, уточнен тип биоморфы и нарастание побега. Установлено, что в природе семенное размножение и формирование вегетативных клонов выражено сильнее, чем в условиях интродукции, что требует усиления сохранения этого вида в естественных местообитаниях.

ЛИТЕРАТУРА

- Зубкус Л.П. Некоторые особенности роста и развития кандыка сибирского – *Erythronium sibiricum* (Fischer et Mey.) Ktze. в природе // Тр. Бот. сада Западно-Сибирского филиала АН СССР, 1956. – Вып.1. – С. 33–38.
- Зубкус Л.П. Дикорастущие травянистые растения Западной Сибири, пути их изучения и введения в культуру // Растительные ресурсы Сибири, Урала и Дальнего Востока. – Новосибирск: Наука, 1965. – С. 359–364.
- Скакунов Г.В. К познанию запасующих подземных органов кандыка сибирского // Экология, 1974. – № 1. – С. 34–40.
- Седельникова Л.Л. Кандык сибирский в природе и культуре // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. – Томск: ТГУ, 1995. – С. 122–123.
- Седельникова Л.Л. Биоморфология геофитов в Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 2002. – 307 с.
- Шорина Н.И., Куклина А.Г. К биологии кандыка // Бюлл. ГБС, 1976. – Вып. 102. – С. 88–95.

SUMMARY

The results of *Erythronium sibiricum* morphogenesis' study in the Mongolian-Siberian area are given. Biomorphe and type of the shoot growth in conditions of natural location and cultivation were determined. Peculiarities of the shoots life cycles were analyzed.