

И.И. Крохмаль

ФОРМИРОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР СЕЯНЦЕВ *HEMEROCALLIS HYBRIDA* HORT. '*RADIANT GREETINGS*' В ПРОЦЕССЕ ОНТОГЕНЕЗА В ДОНБАССЕ

интродукция, корневищный розеточный геофит, онтогенез, придаточные корни, клубневидные утолщения

В последнее время особенно актуальна проблема расширения ассортимента цветочно-декоративных растений за счет использования новых высокодекоративных и одновременно неприхотливых видов и сортов цветочных культур. Особый интерес вызывают мало-распространенные представители рода *Hemerocallis* L. (красоднев, или лилейник), относящегося к семейству *Hemerocallidaceae* R. Br. [7, 12, 16]. Виды и сорта рода *Hemerocallis* являются одними из малоизученных в онтогенетическом аспекте растений. Литературные сведения по этому вопросу носят фрагментарный характер [2, 13, 14].

Цель настоящей работы – изучение особенностей формирования морфологических структур у *H. hybrida* Hort. '*Radiant Greetings*' в процессе онтогенеза.

Метод исследований – сравнительный морфологический анализ. Наблюдения проводили по методике И.П. Игнатъевой [4]. При наблюдении за ростом и развитием использовали классификацию возрастных состояний, предложенную Т.А. Работновым [5] с дополнениями [3, 8]. Терминология периодов онтогенеза и возрастных состояний особей приводится по монографии «Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)» [11], морфологическая терминология – в соответствии с атласами по описательной морфологии высших растений [9, 10]. Стратифицированные семена высевали в ящики в условиях защищенного грунта, в открытый грунт растения переносили в ювенильном возрастном состоянии.

Представители рода *Hemerocallis* L. имеют жизненную форму корневищного розеточного геофита [1, 15]. И.Г. Серебряков [6] относит их к классу травянистых поликарпиков с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, к группе короткорневищных травянистых многолетников.

Латентный период. Семена *H. hybrida* '*Radiant Greetings*' яйцевидные, угловатые, черные, блестящие. Длина их $6,3 \pm 0,2$ мм, ширина – $5,0 \pm 0,41$ мм. Энергия прорастания семян – 55,7 %, всхожесть – 78,9 %. Ко времени осыпания семян зародыш в них хорошо дифференцирован.

Виргинильный период. Проросток. Термин «проросток» нами понимается по [5]. Состояние проростка определяется длительностью жизни зародышевых структур – семядоли, первичного корня и побега.

При весеннем посеве стратифицированных семян в условиях закрытого грунта их прорастание начинается через 19–23–е сутки. Тип прорастания семян подземный.

При прорастании семени из его микропиллярного конца появляются первичный корень, густо покрытый корневыми волосками, короткий гипокотиль и вслед за ними семядоля, в основании которой находится зародышевая почка. Семядоля состоит из гаустория и черешка, который связывает гаусториальную часть с влагалищем. Гаустория остается в семени и выполняет функцию сосущего органа, перенося питательные вещества из эндосперма к зародышевой почке. Функционирование гаустории прекращается после полного использования запасных питательных веществ эндосперма семени. Нижняя часть семядоли – влагалище – имеет незамкнутые края. Разрастание влагалища семядоли сопровождается увеличением объема

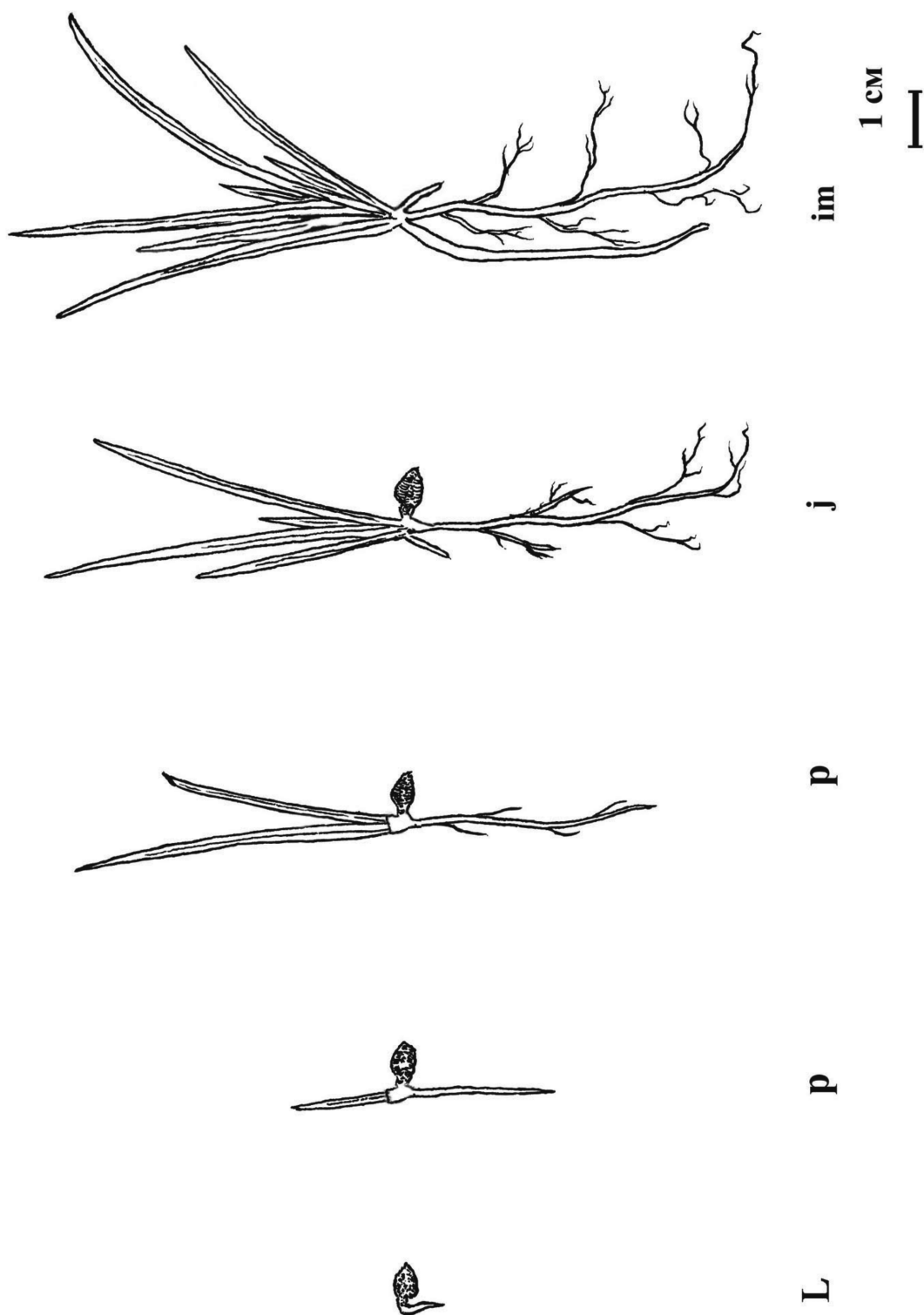


Рис. 1. Онтогенетическое развитие *Nemerocallis hybrida* Hort. 'Radiant Greetings':

L - латентный период, r - проросток, j - ювенильное возрастное состояние, im - имматурное возрастное состояние

верхушечной меристемы почки, в результате чего на конусе нарастания закладывается первый листовой зачаток, позднее дифференцирующийся в ассимилирующий лист побега. Проростки имеют четко выраженные зародышевые структуры – семядольный лист, зачаток корневища и зародышевый корешок, 1-2 зеленых листа, у которых хорошо выражена центральная жилка. Корневая система состоит из зародышевого корешка 34 – 49 мм длиной с боковыми корнями второго порядка. Почка уже в первые дни прорастания оказывается под землей в результате активной контрактильной деятельности зародышевого корешка. Связь с семенем сохраняется.

Питание осуществляется за счет запасных веществ эндосперма семени, а также за счет ассимиляционной деятельности первых листьев. Продолжительность возрастного состояния 10–12 дней.

Ювенильное возрастное состояние. Проростки семян *H. hybrida* 'Radiant Greetings' после отмирания семядоли и прекращения интенсивного роста первичного корня вступают в новое возрастное состояние – ювенильное. За условный переход от проростков к ювенильным растениям мы принимаем фазу 3–4-го листа с 3–4 жилками, начало ветвления главного корня и закладку первого придаточного корня. Главный побег розеточный, на нем формируется 3–5 листьев со стеблеобъемлющими основаниями. На 30–35 день высота растений составляет 75–120 ($99,25 \pm 3,47$) мм. Длина главного корня – 70–85 ($78,90 \pm 1,22$) мм. Главный корень ветвится, количество на нем боковых корней второго порядка достигает 4–10 ($6,75 \pm 0,49$) шт., длиной 5–48 ($21,95 \pm 2,75$) мм (рис. 1). Ювенильные особи переходят к самостоятельному питанию; семенная кожура не разрушается и может сохраняться в почве до виргинильного возрастного состояния. Продолжительность ювенильного возрастного состояния 15–20 дней.

Имматурное возрастное состояние. Имматурное возрастное состояние наступает у растений с момента формирования листьев с 4–5 жилками и более (5–7 лист) и с развитием придаточных корней. На 60–70 день у большинства экземпляров семян *H. hybrida* 'Radiant Greetings' зафиксировано наличие одного придаточного корня, закладка следующих придаточных корней (рис. 1). Высота растений составляет 100–182 ($132,40 \pm 5,61$) мм. Длина главного корня достигает 80–115 ($89,0 \pm 5,05$) мм, количество на нем боковых корней несколько увеличивается и составляет 5–15 ($8,64 \pm 1,34$) шт. Система главного корня ветвится до третьего порядка, количество их достигает 1–4 ($1,50 \pm 0,34$) шт. на каждом боковом корне второго порядка, длина их 2–30 ($10,10 \pm 2,17$) мм. Количество придаточных корней 1–2 ($0,95 \pm 0,11$) шт. Длина их варьирует от 4 до 125 ($64,30 \pm 9,16$) мм. Диаметр придаточного корня несколько больший, чем диаметр главного корня. Диаметр придаточного корня составляет 1,4–3 ($2,14 \pm 0,12$) мм, а диаметр главного корня – 1,2–2,5 ($1,86 \pm 0,09$) мм. Продолжительность имматурного возрастного состояния 60 дней.

Виргинильное возрастное состояние. В основании побега формируется небольшое гипогеогенное ортотропное корневище (до 5 мм длины и 2 мм ширины). Первым звеном корневища становится гипокотиль. Вокруг молодого корневища в радиальном направлении формируется мощная кистекорневая система. Розеточный побег имеет 8–11 линейных листьев. Придаточные корни превышают длину зародышевого корня, поэтому последний слабо выделяется в корневой системе. Наряду с многочисленными питающими придаточными корнями появляются и запасающие корни с утолщенными базальной, срединной или верхушечной частями. Виргинильное возрастное состояние наступает на 120–130 день и продолжается до конца третьего года развития.

Молодые вегетативные особи. Высота растений достигает 165–247 ($172,5 \pm 9,81$) мм, ширина листа составляет от 2,8 до 5,5 ($3,61 \pm 0,16$) мм. Формируются придаточные корни двух типов: с клубневидными утолщениями и без них. Корневые клубни (корнеклубни) или клубневидные утолщения могут формироваться из разных частей корня: базальной, срединной или верхней. Количество придаточных корней без клубневидных утолщений составляет 1–3 ($1,80 \pm 0,19$) шт., их длина 50–145 ($99,55 \pm 5,55$) мм, количество на них боковых корней второго порядка – 3–15 ($8,9 \pm 0,75$) шт., длиной 16–51 ($30,05 \pm 2,45$) мм. Придаточные корни без клубневидных утолщений ветвятся до третьего порядка. Насчитывается 1–5 боковых корней третьего порядка на каждом

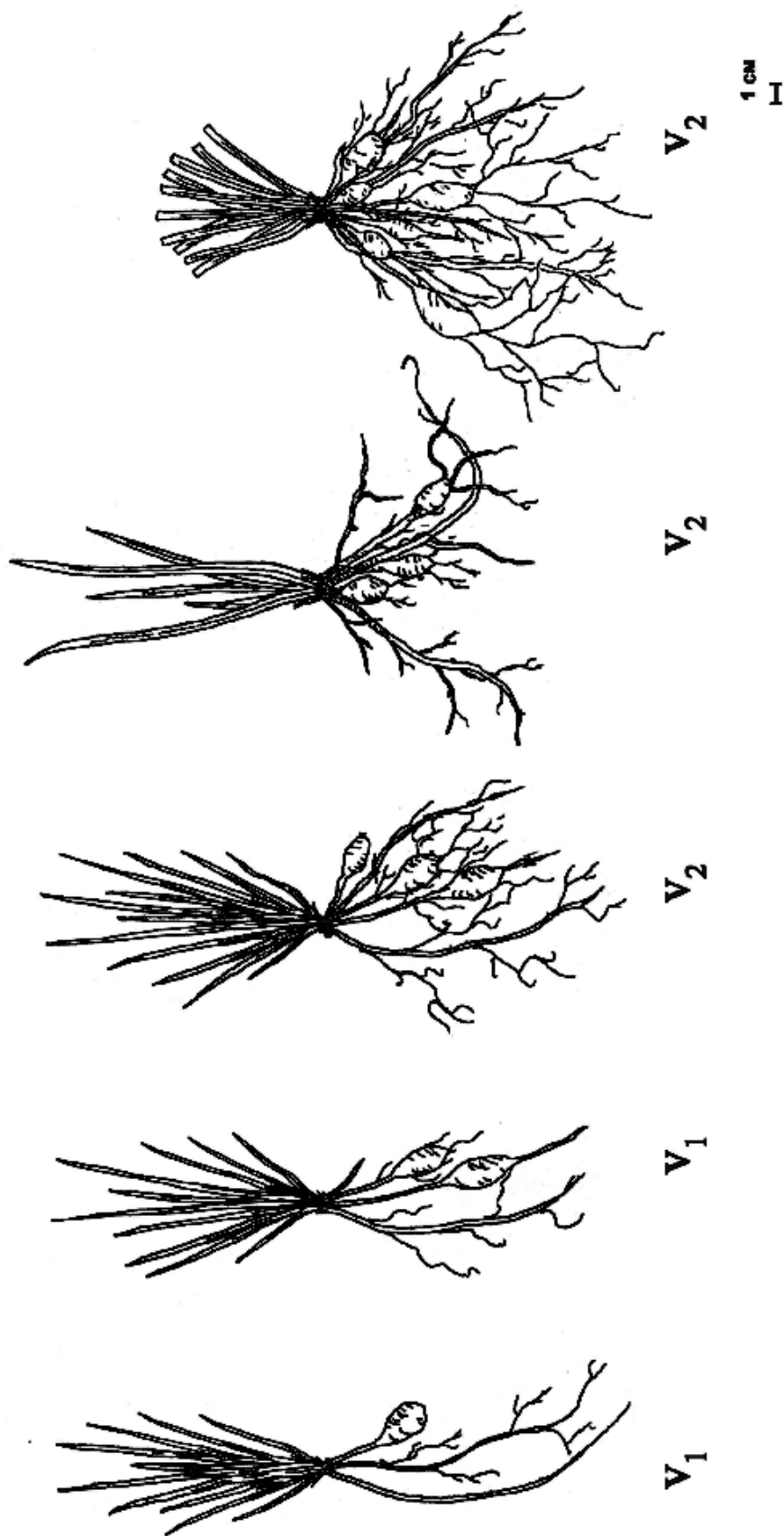


Рис. 2. Онтогенетическое развитие *Hemerocallis hybrida Hort. 'Radiant Greetings'*:
 V₁ – виргинильное возрастное состояние (молодые вегетативные растения), V₂ – виргинильное возрастное состояние (взрослые вегетативные растения)

боковом корне второго порядка. Длина их составляет 3–10 ($7,0 \pm 0,49$) мм. Количество запасующих придаточных корней с клубневидными утолщениями (корнеклубнями) достигает 1–2 ($1,55 \pm 0,17$) шт., их длина 75–166 ($117,4 \pm 6,24$) мм. Число боковых корней второго порядка на них 4–15 ($8,8 \pm 0,75$) шт., длиной 5–55 ($27,3 \pm 3,15$) мм. Длина клубневидных утолщений составляет 10–12,5 ($10,84 \pm 0,19$) мм, толщина – 3,3–4,2 ($3,86 \pm 0,06$) мм. Запасующие придаточные корни ветвятся до второго порядка. Продолжается процесс образования запасующих придаточных корней с утолщениями, они белого цвета, не ветвятся, но длина и толщина клубневидных утолщений больше, чем размеры корнеклубней ранее образовавшихся придаточных корней. Длина их составляет 11–15 ($12,53 \pm 0,62$) мм, толщина 3,5–6,7 ($4,77 \pm 0,24$) мм (рис. 2).

Взрослые вегетативные особи. В продолжение следующих двух месяцев корневая система кистекорневая и составлена придаточными корнями двух типов: без клубневидных утолщений и с клубневидными утолщениями. Система придаточных корней ветвится до третьего порядка. Процесс образования придаточных корней продолжается, особенно большого количества запасующих придаточных корней с утолщениями. Вначале они белого цвета, затем становятся светло-буро-коричневыми. Придаточные корни, ветвящиеся до третьего порядка, имеют ультра-буро-коричневый цвет. В этот период особенно возрастает количество придаточных корней с клубневидными утолщениями – 2–5 ($3,45 \pm 0,27$) шт., увеличивается их длина 87–200 ($148,5 \pm 3,03$) мм, а также количество на них боковых корней второго порядка – 6–24 ($15,94 \pm 0,94$) шт.

Следовательно, у сеянцев *H. hybrida* 'Radiant Greetings' корневая система в первый год развития кистекорневая с хорошо развитыми придаточными и боковыми корнями. Растения уходят под зиму в виргинильном возрастном состоянии.

Весной начинается новый ростовой период, старые корнеклубни истощены после зимнего покоя, в марте–апреле растения формируют розетку листьев у верхушки короткого вертикального побега. Образуется новый цикл контрактильных питающих и запасующих придаточных корней, располагающийся немного выше старого, который играет большую роль в устойчивости растений. Главный корень отмирает. Таким образом корневище сеянцев *H. hybrida* 'Radiant Greetings' в течение вегетационного периода нарастает вверх, контрактильные корни к концу лета, осенью активизируются и постепенно втягивают корневую шейку вглубь, это очень важно для защиты почек возобновления от неблагоприятных условий. Вновь формирующиеся корнеклубни функционируют в нескольких направлениях: обеспечивают подземное движение, обладая способностью сокращаться, и запасают питательные вещества (крахмал) и воду, что важно для роста в следующем году.

В конце марта–начале апреля сеянцы *H. hybrida* 'Radiant Greetings' трогаются в рост, появляется розетка листьев в количестве 2–4 ($2,70 \pm 0,26$) шт. Высота растений составляет 14–110 ($60,40 \pm 9,76$) мм. Корневая шейка втянута в землю на 7–17 ($10,70 \pm 1,0$) мм. Начинается формирование нового цикла придаточных корней, располагающегося выше старого; их насчитывается от 1 до 2 ($1,90 \pm 0,18$) шт., длиной 50–110 ($73,70 \pm 7,44$) мм. Некоторые из новых придаточных корней еще не ветвятся, другие образуют 1–8 боковых корней второго порядка ($4,30 \pm 0,78$) шт., длиной 3–22 ($11,5 \pm 1,8$) мм. Количество старых питающих придаточных корней, не имеющих клубневидных утолщений, составляет 1–2 ($1,2 \pm 0,6$) шт., длина их достигает 32–70 ($53,40 \pm 5,46$) мм, количество на них боковых корней второго порядка 2–18 ($9,80 \pm 1,93$) шт., длиной 10–50 ($23,3 \pm 3,7$) мм. Они ветвятся до третьего порядка, количество корней третьего порядка на каждом из боковых корней второго порядка составляет 1–3 ($1,2 \pm 0,29$) шт., длина их – 4–14 ($9,0 \pm 1,3$) мм. Сеянцы *H. hybrida* 'Radiant Greetings' характеризуются несколько большим количеством прошлогодних запасующих придаточных корней с клубневидными утолщениями – 1–3 ($2,3 \pm 0,21$) шт., длина их – 18–55 ($29,8 \pm 2,86$) мм. Количество на них боковых корней второго порядка составляет 1–10 ($4,44 \pm 0,12$) шт., длиной 10–70 ($42,75 \pm 3,77$) мм. Они также ветвятся до третьего порядка, количество боковых корней третьего порядка на каждом боковом корне второго порядка составляет 1–5 ($2,45 \pm 0,9$) шт., длина их – 6–19 мм ($11,10 \pm 1,89$) мм (рис. 2).

На протяжении следующих двух-трех месяцев продолжает развиваться цикл новых придаточных корней. Розетка образована 5-7 листьями ($5,60 \pm 0,21$). Увеличивается высота растений - 440-544 ($470,35 \pm 7,96$) мм. Ширина листа составляет 4,5-6 ($5,11 \pm 0,11$) мм. Возрастает число новых придаточных корней без клубневидных утолщений, их количество составляет 1-3 ($1,40 \pm 0,26$) шт., длиной 21-127 ($76,70 \pm 8,38$) мм. Количество на них боковых корней второго порядка составляет 2-10 ($4,30 \pm 0,55$) шт., длиной 10-50 ($23,80 \pm 3,49$) мм.

Образуется большое количество новых запасающих придаточных корней с клубневидными утолщениями - 2-4 ($2,40 \pm 0,26$) шт., длиной 42-145 ($74,85 \pm 6,1$) мм. Количество на них боковых корней второго порядка 2-10 ($4,50 \pm 0,59$) шт., длиной 19-89 ($41,85 \pm 4,79$) мм. Размеры новых клубневидных утолщений несколько больше размеров старых корнеклубней. Так, если длина и толщина старых корнеклубней составляет 8-15 ($12,20 \pm 0,44$) мм и 4,0-7,7 ($5,44 \pm 0,21$) мм соответственно, то размеры новых достигли: длина - 12-25 ($18,55 \pm 0,95$) мм, толщина - 4,3-9 ($7,74 \pm 0,31$) мм. Причем новые запасающие придаточные корни, отличающиеся развитием клубневидных утолщений, ветвятся до третьего порядка: количество боковых корней третьего порядка на каждом боковом корне второго порядка составляет 2-10 ($4,5 \pm 0,73$) шт., длиной 5-45 ($19,35 \pm 1,92$) мм.

В продолжение следующих двух месяцев процесс образования новых придаточных корней продолжается, сначала они белого, затем бледно-буро-коричневого цвета. На большей части этих корней формируются клубневидные утолщения. На начальных этапах развития отдельного придаточного корня формируются единичные отходящие от него боковые корни второго порядка, затем идет процесс возрастания их количества, увеличения их длины. Впоследствии образуются боковые корни третьего порядка. Клубневидные утолщения вновь образовавшихся придаточных корней по размеру превосходят старые корнеклубни. Прошлогодние придаточные корни имеют хорошо выраженные зоны морщинистости на проксимальной части, отличаются темно-буро-коричневым цветом, ветвятся до третьего порядка, но уже истощены, многие из них в этот период отмирают. Осенью второго года развития количество придаточных корней с клубневидными утолщениями составляет 2-5 ($3,10 \pm 0,32$) шт., длина их достигает 26-235 ($140,75 \pm 6,46$) мм. Количество на них боковых корней второго порядка - 4-17 ($6,55 \pm 0,30$) шт., длиной 19-106 ($47,15 \pm 5,6$) мм (рис. 2).

В целом, на второй год жизни у растений формируется новый цикл придаточных корней, расположенный выше старого, корневище нарастает вверх. Прошлогодние корни функционируют, в основном, выполняя всасывающую функцию (хорошо развитая система боковых корней), затем в течение лета постепенно отмирают. Новые придаточные корни запасают в корнеклубнях крахмал и воду, и, обладая контрактильностью, в конце лета - осенью начинают сокращаться, втягивая розетку в землю, готовясь к периоду покоя. На второй год развития растения находятся в виргинильном возрастном состоянии виргинильного периода.

Таким образом, при семенном размножении сеянцы *H. hybrida* 'Radiant Greetings' в первый год успевают пройти 2 периода - латентный, виргинильный и 4 возрастных состояния - проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное. В стадии проростков растения находятся 10-12 дней, ювенильное возрастное состояние наступает на 30-35 день, продолжительность его 15-20 дней, имматурное возрастное состояние наступает на 60-70 день, продолжительность его составляет 60 дней, виргинильное возрастное состояние - на 120-130 день и продолжается до конца третьего года развития. Продолжительность виргинильного периода составляет 3 года. Установлено, что корневая система в конце первого года развития растений равномерно расположена, кистекопная, складывается из 5-10 придаточных корней, развивается большое количество всасывающих корней второго и третьего порядков, на второй год жизни растений формируется новый цикл придаточных корней, расположенный выше старого, корневище нарастает вверх.

Изучение онтогенеза семян одного из сортов *Hemerocallis hybrida* Hort. позволило выявить ряд биологических особенностей, которые необходимо учитывать при решении как теоретических вопросов, связанных с эволюцией рода *Hemerocallis* L., так и практических, связанных с селекцией и выращиванием красоднева. Полученные данные могут быть использованы при составлении определителей, справочных пособий, для определения видов и сортов рода *Hemerocallis* L. на разных стадиях онтогенеза, для прогнозирования успешности адаптации растений в природно-климатических условиях района интродукции.

1. Баканова В.В. Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта. - Киев: Наук. думка, 1983. - С.56 - 57.
2. Вяткин А.И. Изучение виргинильного периода онтогенеза у некоторых видов рода *Hemerocallis* (*Hemerocallidaceae*) в условиях Западной Сибири // Проблемы ботаники на рубеже 20 - 21 вв.: Тез. докл., представл. 2 (10) Съезду Рус. ботан. общ-ва. - СПб: Б.и., 1998. - Т. 2. - С.284.
3. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. - Йошкар-Ола: Ланар, 1995. - 224 с.
4. Игнатъева И.П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. - М.: Б.и., 1983. - 55 с.
5. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. - Сер. 3 / Геоботаника. - М.; Л.: АН СССР. - 1950. - Вып. 6. - С. 77 - 204.
6. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. - М.: Высш. шк., 1962. - 378 с.
7. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. - Л.: Наука, 1987. - 439 с.
8. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических процессов // Биол. науки. - 1967. - № 2. - С. 7 - 34.
9. Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. - 301 с.
10. 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. - 352 с.
11. Ценопопуляция растений (Основные понятия и структура). - М.: Наука, 1976. - 216 с.
12. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах СССР). - СПб.: Мир и семья, 1995. - 992 с.
13. Putz N. Development and function of contractile roots // A. Waisel, I. Eshel, Y. Kafkafi, eds. Plant root: the hidden half. - Marcel Dekker, New York, 1996. - P. 859 - 874.
14. Putz N. Underground plant movement. v. contractile root tubers and their importance to the mobility of *Hemerocallis fulva* L. (*Hemerocallidaceae*) // International Journal of Plant science. - 1998. - 195, № 1. - P. 23 - 30.
15. Raunkiaer C. Planteriget Livsformer af deres Betydning for geografien. - Kobenhavn: Nordisk forland, 1907. - 132 s.
16. Takhtajan A.L. Outline of classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. - 1980. - 46, № 3. - P.226 - 359.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 08.04.2004

УДК: 582.4:581.14:582.572.2 (477.62)

ФОРМИРОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР СЕЯНЦЕВ *HEMEROCALLIS HYBRIDA* HORT. 'RADIANT GREETINGS' В ПРОЦЕССЕ ОНТОГЕНЕЗА В ДОНБАССЕ

И.И. Крохмаль

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Изучены особенности формирования морфологических структур сеянцев *Hemerocallis hybrida* Hort. 'Radiant Greetings' в процессе онтогенетического развития. Выделено 2 периода: латентный, виргинильный и 4 возрастных состояния виргинильного периода: проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное, определены их сроки и продолжительность в новых условиях. Установлено, что корневая система в конце первого года развития растений равномерно расположена, кистекорневая, складывается из 5 - 10 придаточных корней, развивается большое количество всасывающих корней второго и третьего порядков. На второй год жизни растений формируется новый цикл придаточных корней, расположенных выше старого, корневище нарастает вверх.

UDC 582.4:581.14:582.572.2 (477.62)

FORMING OF MORPHOLOGIC STRUCTURES OF 'RADIANT GREETINGS' VARIETY SEEDLINGS OF *HEMEROCALLIS HYBRIDA* HORT. IN THE PROCESS OF ONTOGENY IN DONBASS

I.I. Krokmal

Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. Sci. of Ukraine

Peculiarities of forming of morphologic structures of seedlings of 'Radiant Greetings' variety of *Hemerocallis hybrida* Hort. in the process of ontogenetic development have been studied. 2 periods: latental, virginal and 4 age states of virginal period have been distinguished: sprouts, juvenile, immature, virginal. Their terms and duration under the new conditions have been defined. It has been determined that root system is equally allocated at the end of the first year of plant development, it is of fibrillose type, consists of 5 - 10 adventitious roots, with the development of a large number of resorpting roots of the second and third order. In the second year of plants life, a new cycle of adventitious roots located above the old ones is formed; rhizome grows upwards.