

УДК 582.57:581.14

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МОРФОГЕНЕЗ ЛИЛИИ ЛАНЦЕТОЛИСТНОЙ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ РАСТЕНИЙ ИЗ БУЛЬБИЛЛ (3—9-й ГОДЫ)

И.П. ИГНАТЬЕВА

(Кафедра ботаники)

В статье приводятся материалы, относящиеся к репродуктивному и сенильному периодам в жизни растений (3—9-й годы). Подробно освещены данные по годам, в которые происходили наиболее значимые изменения в развитии растений (3—6-й и 9-й), для 7-го и 8-го годов детальные описания не приводятся. Впервые в литературе освещен онтогенетический морфогенез представителей однодольных, относящихся к жизненной форме луковичных травянистых поликарпиков, на примере триплоидной полустерильной формы лилии ланцетолистной (Л. тигровой).

### Третий год жизни растений

В течение 2 первых лет жизни растения, выращенные из генетически однородных бульбилл (собранных с одного побега), тем не менее развивались неодинаково в зависимости от дислокации последних (I и II зоны побега). Изучение морфогенеза вегетативных органов этих растений показало наличие в популяции 2 групп (А и Б), представители которых обладали специфическими морфофизиологическими признаками (Изв. ТСХА, вып. 2, 1988). Было выявлено, что из бульбилл I зоны побега на 2-й год развивались только вегетативные растения

(группа А), из бульбилл II зоны — все репродуктивные (группа Б) и незначительное число вегетативных (группа А).

В течение периода вегетации текущего года было сделано 2 описания растений (табл. 1, рис. 1, 2).

Первое описание проведено в начале мая на растениях, выращенных из бульбилл (порядковые номера — 1—10) семьи № 14.

У растений группы А, главный побег которых в предыдущем году находился в состоянии прикорневой розетки, возобновление моноподиальное — в начале мая трогалась в рост вер-

хушечная почка розетки (рис. 1). Луковица главного побега (*а*) имеет следующее строение. Чешуи исходной бульбиллы разрушились полностью (рубцы от них еще заметны). Из 5 чешуевидных оснований срединных листьев розетки у 4 первых запасные вещества уже использованы — они тонкие, сморщенные; 5-я чешуя (*б*) — мясистая, белая. На верхушке этих чешуй видны остатки сосудисто-волокнистых пучков отмершего черешка. Далее следуют 5 типичных запасующих чешуй (*в*). В пазухе последней или, что реже, предпоследней чешуи сформирована почка (0,2 см в длину) с 5 зачатками чешуй (в течение текущего периода вегетации эта почка развивается в луковицу 2-го порядка). Стебель вегетативной части главного побега (донце луковицы) 0,5 см в длину и 0,3—0,4 см в диаметре; ткани его нижней зоны отмирают.

Верхушечная почка луковицы главного побега развивается в репродуктивную часть (ее зачаток был сформирован в октябре предыдущего года). Первое междоузлие репродуктивной части имеет длину 4,5 см (*г*), при этом диаметр его в акропегальном направлении увеличивается вдвое — от 0,15 до 0,3 см. Пластинки 5 первых листьев раскрылись, 14 листьев, следующих за ними, находятся в состоянии зачатков (общее число листьев репродуктивной части 19—20).

На верхнем участке 1-го междоузлия, вблизи от основания 1-го срединного листа, имеется 2 кольца зачатков придаточных корней (*д*), представленных бу-

горками еще не прорвавшими эпидерму. Кольца расположены косо на расстоянии 0,4 см друг от друга.

Корневая система луковицы растений *А* состоит из разновозрастных придаточных корней. Более старые из прошлогодних корней в течение зимы отмерли и разрушились, сохранились лишь гниющие остатки 1—3 из них (*е*). Корни, развившиеся в конце лета предыдущего года (14—18 см в длину), с хорошо выраженной контрактильной зоной (3—3,5 см в длину), успешно перезимовали (*ж*); характерно, что кончик большинства из них отмер, но не вследствие подмерзания, а естественным путем. В течение апреля у перезимовавших корней сформировались корни 2-го порядка — короткие, белые, с хорошо выраженным чехликом, осуществляющие всасывание почвенных растворов. Одновременно продолжалось заложение и развитие новых придаточных корней (*з*). Донце луковицы находилось в почве на глубине 5,5—7,3 см.

Растения группы *Б*. В предыдущем (2-м) году жизни у растений этой группы была развита репродуктивная часть главного побега с неполным циклом развития. К ноябрю она отмерла и в течение зимы разрушилась. К началу мая сохранился лишь сухой пенек, сдвинутый вбок развивающимся побегом 2-го порядка. Отмерла и вегетативная часть главного побега, в пазухе последней чешуи которой сформирован побег 2-го порядка. Вегетативная часть побега 2-го порядка — лу-

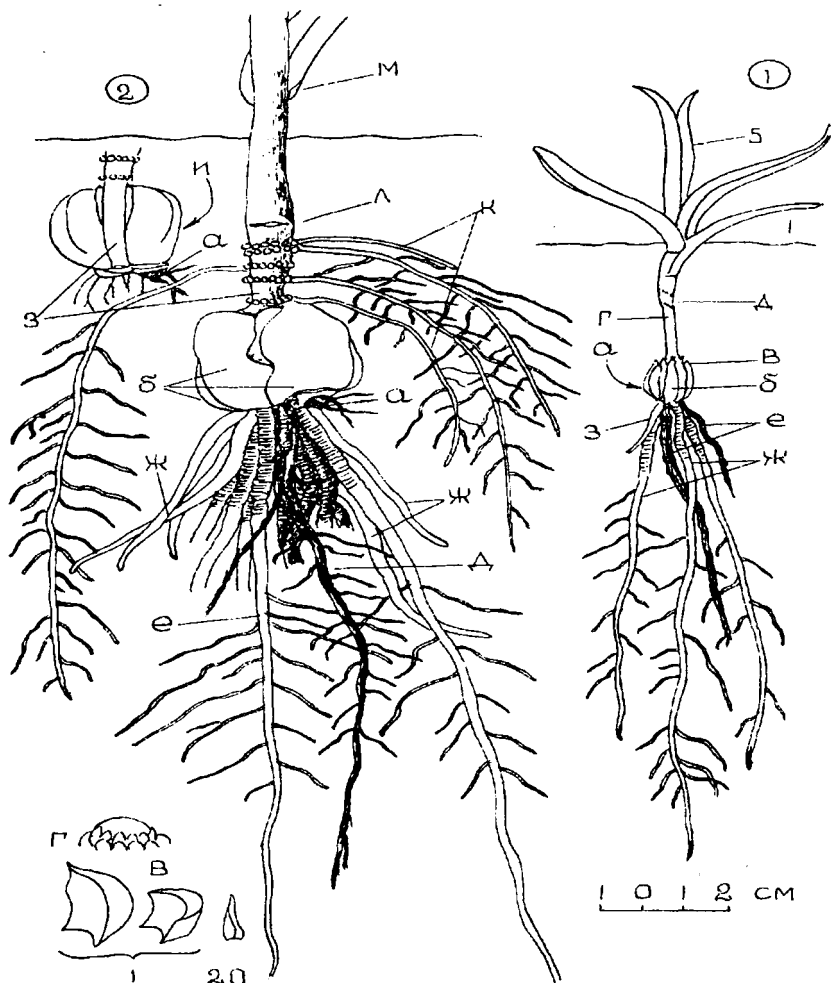


Табл. 1. Третий год жизни растений.

Рис. 1. Строение растений группы А в начале мая: *a* — вегетативная часть (луковица) главного побега; *b* — последнее чешуевидное основание срединного листа; *в* — 5 типичных мясистых чешуй; *г* — 1-е междоузлие репродуктивной части; *д* — 2 кольца зачатков придаточных корней; *е* — остатки отмерших корней; *ж* — корни, развившиеся в конце лета предыдущего года; *з* — молодой отмерший корень; 1—5 — порядковые номера листьев.

Рис. 2. Строение растения группы В в конце августа: *a* — отмершие донце и остатки корней луковицы главного побега; *b* — чешуй луковицы 2-го порядка; *в* — 1-я чешуя луковицы 3-го порядка (внешний вид и поперечный разрез) и 20-я чешуя; *г* — зачатки срединных листьев и конус нарастания (увеличено); *д* — отмерший корень; *е* — жизнедеятельный ветвящийся корень; *ж* — молодые формирующиеся корни; *з* — 1-е междоузлие репродуктивной части побега 2-го порядка; *и* — луковица 3-го порядка; *к* — надлуковичные придаточные корни (в каждом ярусе показано строение одного корня, остальные срезаются); *л* — рубец от 1-го редуцированного срединного листа; *м* — 2-й срединный лист.

ковица — имеет 6–7 мясистых белых чешуй. В пазухе последней чешуи сформирована почка возобновления (0,15 см в длину с 6 зачатками чешуй), которая к осени разовьется в луковицу побега 3-го порядка.

Развернуты пластинки 3–5 первых листьев репродуктивной части побега 2-го порядка, за которыми следуют зачатки еще 17–20 листьев (общее число листьев репродуктивной части — 20–23).

У 1-го междоузлия репродуктивной части (4,7 см в длину при диаметре основания 0,25 см и верхнего участка — 0,5 см) на высоте 3,3 см расположено первое кольцо зачатков придаточных корней, на 0,7 см выше его — второе.

Второе описание проведено в конце августа. Для морфологического анализа были взяты растения, выращенные из бульбилл (порядковые номера 1–27) семьи № 1. Одно из этих растений находилось в состоянии прикорневой розетки, у 3 была развита репродуктивная часть с неполным циклом развития, остальные 23 вступили в фазу массового цветения (начало фазы 14–VIII). Это первое цветение растений, выращенных из бульбилл.

Все 27 растений в предыдущем году относились к группе Б. Их главный побег, образовавший репродуктивную часть с неполным циклом развития, к началу периода вегетации 3-го года полностью отмер, включая вегетативную часть, отмерли и его придаточные корни. Ниже приводится описание строения 27 растений по группам (табл. 1).

1 группа представлена одним растением, выращенным из бульбилла № 15, находящимся в состоянии прикорневой розетки. Эта розетка сформирована у побега 2-го порядка, развившегося в пазухе верхней чешуи луковицы главного побега. От донца луковицы побега 2-го порядка в акропетальной очередности отходят 3 типичных чешуи, 3 срединных листа с чешуевидным основанием, образующих розетку, и 15 типичных чешуй (всего 21). У донца луковицы развито 10 корней, из которых 6 более старых отмирают. Глубина расположения донца 5,7 см.

2 группа состояла из 3 растений, выращенных из бульбилл с порядковыми номерами 3, 6 и 27. У них сформирована репродуктивная часть побега 2-го порядка с неполным циклом развития. Вегетативная часть этого побега — луковица (2,7 см в длину и 2 см в диаметре) имеет 5 живых чешуй, в пазухе верхней из которых развилась луковица побега 3-го порядка с 17 чешуями. У луковицы побега 2-го порядка 9 корней, из них 3 отмирающих. Донце луковицы расположено в почве на глубине 5,5 см.

Репродуктивная часть побега 2-го порядка с неполным циклом развития (длина стебля 45 см при диаметре 0,3 см) имеет 20 срединных листьев (длина наибольшего из них 8,0 см). В пазухах верхних листьев сформировано 11 бульбилл.

Характерно, что стебель репродуктивной части растений этой группы дугообразно изгибается в области 1-го междоузлия и верх-

Т а б л и ц а 1

Строение растений 3-го года жизни, находящихся в состоянии прикорневой розетки - 1 группа, с репродуктивной частью, имеющей неполный цикл развития — 2 группа и в фазе цветения — 3 группа (конец августа)

Показатель	Группа		
	1	2	3
Число растений	1	3	23
<b>Побег 2-го порядка</b>			
Вегетативная часть — луковница:			
длина, см	3	2,7	3,0
диаметр, см	2	2	2,6
число чешуй (наружных)	3	Отмерли	Отмерли
число чешуй срединных листьев	3	»	»
число чешуй (внутренних)	15	5	6,3
всего листьев	21	5	6,3
Число корней луковницы	10	9	14
Из них: отмирающих	6	3	6
функционирующих	4	6	8
Глубина расположения донца в почве, см	5,7	5,5	9,5
Репродуктивная часть:			
длина стебля до соцветия, см	—	45	90—120
длина 1-го междоузлия, см	—	4,7	6,5
диаметр стебля, см	—	0,3	0,6—0,8
число срединных листьев	—	20	40—58
длина наибольшего листа, см	—	8,0	16—22
длина оси соцветия, см	—	—	17,5
число листьев на оси соцветия	—	—	7—10
число боковых осей соцветия	—	—	3—4
число цветков	—	—	4—8
число ярусов надлуковичных корней	—	2	3—4
число надлуковичных корней	—	20	95
число бульбил	—	11	56
Побеги возобновления 3-го порядка			
Вегетативная часть — луковница:			
длина луковницы, см	—	2,5	2,7
диаметр » »	—	3,0	3,2
число чешуй	—	17—20	20—24

няя часть побега, несущая бульбиллы, ложится на поверхность почвы. Таким образом, эта особенность, описанная ранее для репродуктивной части главного побега с неполным циклом развития у 2-летних растений, присуща также побегу 2-го порядка анало-

гичного строения у 3-летних растений.

3 группа объединила 23 растения, находящихся в фазе цветения (порядковые номера бульбилл, из которых они выращены — 1, 2, 4—14, 16—26). Ниже дано описание типичного хоро-

шо развитого растения, взятого в качестве модельного (табл. 1, рис. 2).

В предыдущем (2-м году жизни) у него был сформирован главный побег с неполным циклом развития. В течение зимы он отмер полностью — от него сохранилось лишь отмершее донце луковицы (а), расположенное сбоку луковицы побега 2-го порядка. Ткани донца сухие, твердые, темно-коричневые; от него отходят остатки нескольких отмерших придаточных корней.

К осени 2-го года в пазухе верхней чешуи луковицы главного побега — у основания стебля его репродуктивной части — началось формирование луковицы возобновления — вегетативной части побега 2-го порядка. В конце августа 3-го года эта луковица достигла 3,3 см в длину при диаметре 3,8 см и заняла вертикальное положение. От 18 чешуй, входивших в ее состав в предыдущем году, остались лишь 3 верхние (б), остальные, расположенные на донце ниже, к этому времени отмерли и разрушились. Три оставшиеся чешуи — крупные, белые, слабовыпуклые, с неровным краем. Создавая внешний облик луковицы 2-го порядка, они лишь прикрывают развивающуюся луковицу возобновления 3-го порядка (2,7 см в длину и 3,2 см в диаметре), у которой образовано 57 листовых зачатков. Из них первые 20 (в) — это мясистые чешуи луковицы, величина которых уменьшается в центростремительном направлении, остальные 37 — зачатки срединных листьев репродуктивной части. Самые

верхние из них, микроскопически малых размеров, расположены в виде «венка» вокруг гладкого конуса нарастания (г). На этом этапе развития репродуктивной части удлинение ее междоузлий еще не началось.

От донца луковицы побега 2-го порядка отходят 19 придаточных корней, представленных тремя генерациями, каждая из которых состоит из 6—7 корней. Из них 7, развившихся осенью предыдущего года, расположены в центре донца. Это крупные ветвящиеся корни (17—19 см в длину и 0,4 см в диаметре), которые весной текущего года обеспечивали развитие луковицы. К концу августа 4 из них отмерли и полностью разрушились. Остатки 3 отмерших корней еще сохранились (д).

Следующие за ними 6 корней (е) — функционирующие, образуются весной и в течение летних месяцев (23—25 см в длину и 0,4 см в диаметре). Они ветвятся в средней части. Число корней 2-го порядка у каждого из них невелико (12—15). Это короткие (2—3 см в длину), относительно толстые, хрупкие всасывающие корни.

Далее следуют 6 молодых растущих неветвящихся корней (ж). к осени они достигнут предельных длины и диаметра, а ранней весной следующего года у них разовьются всасывающие корни 2-го порядка. Эти 6 корней предназначены для снабжения почвенными растворами растений весной, когда после окончания зимнего периода возобновляется развитие луковицы и репродуктивной части побега 3-го порядка. Все лукович-

ные корни имеют контрактильную зону. В сентябре начинается формирование первых корней у луковицы побега 3-го порядка.

В начале мая 3-го года жизни закладываются и развиваются в акропетальной последовательности придаточные корни у 1-го междоузлия репродуктивной части побега 2-го порядка. В конце августа 1-е междоузлие имеет 6,5 см в длину (*a*). Нижний участок его (3 см в длину), проходящий в центре луковицы, — голый. На верхнем участке, возвышающемся над луковицей на 3,5 см, сформированы «надлуковичные» корни (*к*). К концу августа образовалось 4 яруса надлуковичных корней, расположенных в виде колец, из которых 3 первые — однорядные (1-й ярус — 17 корней, 2-й — 19 и 3-й — 21) и одно кольцо двухрядное (4-й ярус — 38 корней в двух сближенных рядах). В пределах колец корни расположены вплотную друг к другу. Общее число надлуковичных корней — около 100.

Корни 1-го яруса, которые образуются в первую очередь и расположены непосредственно над луковицей, самые короткие (около 8 см в длину); наиболее мощно развиты корни 3-го яруса (18—20 см в длину); корни 4-го яруса еще не достигли предельных размеров (длина корней нижнего кольца — 8—10 см, верхнего — 4-6). Корни всех ярусов, кроме образующих верхнее кольцо 4-го яруса, ветвятся по всей длине до 2-го порядка.

Надлуковичные корни — специализированные всасывающие (контрактильная зона у них не

образуется). Многочисленные и обильно ветвящиеся они образуют огромную всасывающую поверхность, которая обеспечивает снабжение почвенными растворами развивающуюся репродуктивную часть побега.

Образование луковичных и надлуковичных корней дает возможность растениям рационально использовать сравнительно небольшой объем почвы. Это связано с особенностями их размещения в почве.

Корни луковицы, в числе 19, отходят от донца, имеющего очень небольшие размеры (0,5 см в длину и 0,7 см в диаметре). Вследствие этого образуется пучок корней, тесно сближенных у основания и расходящихся по мере продвижения их в глубь почвы. Длина корневой системы луковицы около 25 см, диаметр — 15—17 см. Все корни контрактильные и поэтому наряду с функцией всасывания они стягивают луковицу в почву на оптимальную глубину и, закрепляясь, фиксируют ее положение в почве.

Надлуковичные корни отходят от 1-го междоузлия почти под прямым углом, но затем дугообразно изгибаются и проникают в глубь почвы, освободив ее слои, свободные от луковичных корней.

Репродуктивная часть побега 2-го порядка, образовавшая соцветие, имеет твердый прочный стебель начиная с 1-го междоузлия. Благодаря этому и особенностям корневой системы, описанным выше, репродуктивная часть занимает строго вертикальное положение в воздушном простран-

ве несмотря на массивность (длина стебля до соцветия 120 см, диаметр 0,8 см, число листьев 58; длина оси соцветия 18 см; в пазухах 3 первых прицветных листьев, сближенных в мутовку, развиты 3 боковых цветоноса; в соцветии формируется 8 крупных цветков). Стебель репродуктивной части побегов прекрасно выдерживает воздействие сильных дождей и ветра.

Листорасположение очередное — 2/5. Листья сидячие. Первый лист находится в почве и редуцирован до небольшой тонкой чешуи, после разрушения которой остается хорошо заметный рубец (л). Форма остальных листьев, начиная со 2-го (*м*) и до соцветия, изменяется от узколанцетных до линейно-ланцетных; в области соцветия — первые листья широколанцетные, последующие — узколанцетные. Наибольшие размеры имеют 20—22-й листья — 22 см в длину при ширине пластинки около 2 см.

В пазухах листьев репродуктивной части побега сформировано 56 бульбилл, при этом в пазухах листьев с 11-го по 23-й расположено по одной бульбилле, в пазухах листьев с 24-го по 58-й — по 2, реже 3; в пазухах 3—4 первых прицветных листьев — по 2—3, а выше — по одной.

Таким образом, у 3-летних растений, выращенных из бульбилл, собранных с одного побега, проявление полиморфизма по сравнению с 2-летними усиливается. Это выражается в увеличении различий в темпе развития (скорости прохождения фаз) и связанными с ним морфологическими призна-

ками. Выявлено 3 группы растений, различающихся по темпу развития побегов 2-го порядка — это побеги, находящиеся в состоянии прикорневой розетки (1 группа), побеги, образовавшие репродуктивную часть с неполным циклом развития (2 группа) и побеги с репродуктивной частью, завершающейся соцветием (3 группа).

Сравнение строения растений 2-й и 3-й групп дает представление о различиях между растениями с неполным и полным циклами развития репродуктивной части.

Из данных табл. 1 следует, что у растений с полным циклом развития длина луковицы больше на 0,3 см, диаметр — на 0,6 см, число чешуй — на 1, длина донца — на 0,1 см, длина стебля репродуктивной части — на 45—75 см, диаметр — на 0,38—0,5 см, число срединных листьев — на 20—38, длина наибольшего листа — на 8—14 см, число корневых луковицы — на 5, число надлуковичных корней — на 75. Следовательно, у растений 2-й и 3-й групп размеры и структура луковицы — вегетативной части побегов 2-го порядка, очень близки, но показатели, характеризующие репродуктивную часть этих побегов и корневую систему, различаются очень значительно.

Таким образом, в течение одного и того же отрезка времени (с первых чисел мая по конец августа), темп развития растений, образовавших соцветие, судя по размерам репродуктивной части, размерам корневой системы, числу бульбилл и другим показате-



лям был несоизмеримо выше, чем у растений того же возраста, но с неполным циклом развития. На этом основании можно сделать лишь один вывод: бульбицлы — специализированные органы вегетативного размножения, собранные из пазух листьев нижней зоны одного побега (порядковые номера 1—27) несут неодинаковую генетическую информацию. При этом, поскольку растения 1-й и 2-й групп развивались из бульбицл, расположенных между бульбицлами 3-й группы, связь между их дислокацией и развивающимися из них растениями в данном случае отсутствовала.

#### Четвертый год жизни растений

В течение периода вегетации этого года было сделано 2 описания (табл. II, рис. 1—3).

Первое описание проведено в начале мая на растениях, выращенных из бульбицл I зоны побега (семьи № 13, 14, 15).

В предыдущем — 3-м — году жизни надземная часть растений была представлена репродуктивной частью побега 2-го порядка, которая у преобладающего большинства растений завершалась соцветием. Естественное отмирание репродуктивной части этих растений, идущее в базипетальном направлении, начиналось в I декаде октября и к середине ноября заканчивалось (у побегов очередных порядков, образующихся в последующие годы, отмирание репродуктивной части происходит в этот же период). К началу мая 4-го года в жизнедеятельном состоянии оставалось основание

стебля репродуктивной части лишь 0,3—0,5 см в длину (табл. II, рис. 1, а) и стебель вегетативной части — донце луковицы (б), у которого, однако, появились первые признаки отмирания — началось разрыхление сердцевины.

В течение I декады мая продолжалось увеличение размеров чешуй луковицы побега 3-го порядка (в) и происходило быстрое развитие метамеров репродуктивной части (г), зачатки которых были заложены в конце августа предыдущего года (табл. I, рис. 2, в, г).

Луковица побега 3-го порядка почти шаровидная (длина и диаметр 3,0—3,5 см); число чешуй — 15—17 (реже до 20). Из них 13—14 первых — широкие, выпуклые, толстые, мясистые, 2—3 последних — плоские, узкие и значительно более тонкие. В пазухе последней или предпоследней чешуи сформирована почка возобновления 4-го порядка 0,1—0,2 см в длину (к осени она разовьется в луковицу).

Первое междоузлие репродуктивной части (д) 6,5 см в длину; его диаметр изменяется от 0,5 см у основания до 1,0 см вблизи 1-го срединного листа (к фазе цветения его длина увеличится до 7,5 см, диаметр — соответственно до 1,0 см и 2,4—2,8 см). На верхнем участке этого междоузлия, возвышающемся над луковицей, заметны кольца из бугорков надлуковичных корней, образующих 4—5 ярусов. Формирование колец корней происходит в акропетальной последовательности по мере роста междоузлия в длину и его утолщения.

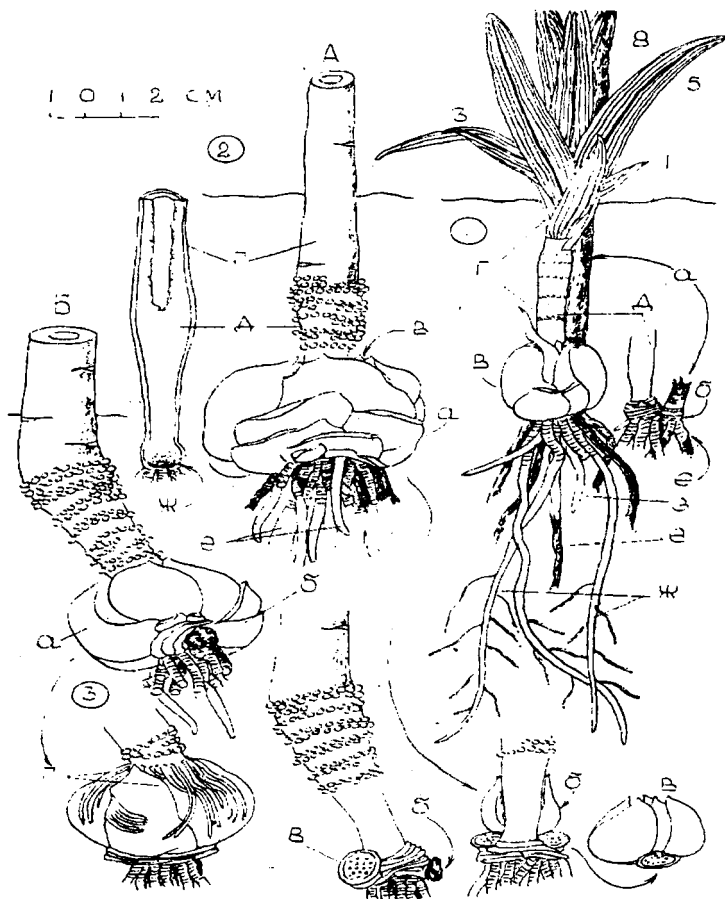


Табл. II. Четвертый год жизни растений.

Рис. 1. Строение растений в I декаде мая: *a, б* — соответственно отмерший и живой участки стебля репродуктивной части и донце луковичи побега 2-го порядка; *в, г* — соответственно вегетативная и репродуктивная части побега 3-го порядка; *д* — 1-е междуузлье репродуктивной части с однорядными кольцами бугорков надлуковичных корней; *е* — отмершие и отмирающие корни луковичи побега 2-го порядка; *ж* — корни луковичи 3-го порядка, образовавшиеся осенью предыдущего года; 1—8 — порядковые номера листьев репродуктивной части.

Рис. 2. Строение растений в конце I декады октября: *a* — чешуй луковичи 3-го порядка; *б* — последняя верхняя чешуя луковичи побега 3-го порядка; *в* — луковича возобновления 4-го порядка (2-я луковича, расположенная супротивно, не показана); *г* — стебель репродуктивной части побега 3-го порядка; *д* — 1-е междуузлье репродуктивной части (справа — внешний вид, слева — продольный разрез); *е* — корни луковичи побега 3-го порядка; *ж* — отмирающие ткани донца луковичи 3-го порядка.

Рис. 3. Строение растения с аномальным направлением роста надлуковичных корней: *a* — луковича 3-го порядка; *б* — остатки отмершего донца луковичи побега 2-го порядка; *в* — основание от срезанной луковичи возобновления 4-го порядка; *г* — надлуковичные корни 1-го яруса, внедрившиеся между чешуями луковичи.

**Строение растений 5-го года жизни с одним (1-я группа)  
и двумя (2-я группа) побегами 4-го порядка (III декада октября)**

Показатель	Группа	
	1	2
<b>Побег 4-го порядка</b>		
Вегетативная часть — луковница:		
длина, см	3,1 (3,0—3,2)	2,7 (2,5—2,7)
диаметр, см	4,0	4,0
длина донца, см	0,8	0,5
диаметр » »	0,6	0,7
число чешуй	21 (18—24)	19 (18—21)
Число корней луковницы	17 (15—21)	17 (14—21)
Из них: отмирающих	10 (6—17)	11 (9—14)
функционирующих	7 (4—9)	6 (4—7)
Репродуктивная часть:		
длина стебля до соцветия, см	92 (89—102)	86 (82—91)
длина 1-го междоузлия, см	8,1 (7,0—9,5)	7,3 (5,0—9,5)
диаметр стебля, см	1,1 (0,9—1,4)	0,9 (0,8—1,0)
число срединных листьев	61 (59—64)	65 (57—74)
длина оси соцветия, см	24 (18—40)	16 (12—22)
число листьев на оси соцветия	10 (7—13)	7 (6—8)
Число ярусов надлуковичных корней	7 (5—10)	5—6
<b>Побег возобновления 5-го порядка</b>		
Вегетативная часть — луковница:		
длина, см	2,1 (1,8—2,5)	1,9 (1,8—2,0)
диаметр, см	2,3 (1,8—2,9)	2,2 (1,8—2,8)
число чешуй	19,6 (18—21)	17,2 (16—20)
длина донца, см	0,4	0,3
диаметр » »	0,5	0,4
Репродуктивная часть — зачаток:		
длина стебля до конуса нарастания, см	1,4 (0,9—1,8)	1,3 (0,9—1,7)
длина 1-го междоузлия, см	0,46 (0,4—0,5)	0,5
диаметр » » »	0,36 (0,3—0,5)	0,37 (0,3—0,5)
число зачатков срединных листьев	33 (26—39)	32 (25—37)

Первый срединный лист репродуктивной части у данного растения развит нормально — он зеленый и имеет 4 см в длину. Его нижняя часть находится в почве так же, как и у нескольких листьев, следующих за ним. Число листьев с развернувшейся пластинкой — 10—11 (в 3 раза больше, чем у побега 2-го порядка на эту дату в предыдущем году). Общее

число листьев репродуктивной части (включая зачатки) до конуса нарастания — 58—68 при этом имеется прямая зависимость между размером луковницы и их числом.

Второе описание проведено осенью — в I декаде октября на растениях, выращенных из бульбилл I зоны побега (семья № 6). Детали строения

2 растений, взятых в качестве модельных, изображены на табл. II, рис. 2 и 3.

У всех растений началось отмирание репродуктивной части побега 3-го порядка (рис. 2, з).

Луковица побега 3-го порядка обычно занимает вертикальное положение (рис. 2, а), реже она расположена под углом к ортотропной части побега (рис. 3, а).

Форма луковицы изменяется от почти шаровидной, которая была свойственна ей весной, до сплюснуто-шаровидной (табл. II, рис. 1 и 2); размеры ее увеличиваются до 3,5—4,0 см в длину и 5,3—6,3 см в диаметре (луковица побега 2-го порядка, развившаяся в предыдущем году, была цилиндрической и имела 3,3 см в длину при диаметре 3,8 см).

В состав луковицы 3-го порядка (рис. 2, а) входит 16 толстых, мясистых чешуй, черепитчато налегающих друг на друга. У большинства из них отмерли и разрушились ткани верхнего участка. Возникает впечатление, что этот участок чешуй «срезан». Поверхность «среза» защищена коричневатыми опробковевшими клетками. Несколько верхних чешуй сохранились полностью, включая заостренную верхушку. У ряда растений это явление выражено в меньшей степени (рис. 3, а).

Побеги возобновления у растений 4-го года жизни представлены одной или двумя луковицами 4-го порядка, которые формируются под защитой чешуй луковицы 3-го порядка. У большинства особей луковица возобновления образуется в пазухе последней — верхней чешуй, но у некоторых —

в пазухе предпоследней, т.е. этот признак не является постоянным.

У растения, изображенного на рис. 2 (б) в пазухе последней — 16-й чешуй луковицы 3-го порядка, почка спящая, в пазухе 15-й и 14-й чешуй — 2 луковицы 4-го порядка, расположенные супротивно (в). У обеих луковиц сформированы вегетативная часть побега — собственно луковица — и зачаток репродуктивной части, развившийся из ее верхушечной почки. Луковицы имеют сходные размеры и строение. На этом этапе развития они почти шаровидные (3,0 см в длину и до 3,5 см в диаметре). Число чешуй — 19 и 20. Их форма изменяется от широкой, выпуклой до узкой листовидной. Под покровом чешуй находится зачаток репродуктивной части, размеры которого очень малы — удлинено только 1-е междоузлие (1,0 см в длину и 0,6 см в диаметре), выше которого скученно расположено 69 и 77 крошечных зачатков срединных листьев. Конус нарастания голый, куполообразный (0,08 см в диаметре) — соцветие не заложено.

На рис. 3 показано растение, у которого в пазухе последней (верхней) чешуй луковицы 3-го порядка развита одна луковица возобновления 4-го порядка (в). Последняя имеет 28 чешуй и зачаток репродуктивной части, у которого сформировано 64 зачатка срединных листьев (конус нарастания голый).

Репродуктивная часть побега 3-го порядка — 118—120 см в длину. Длина 1-го междоузлия (рис. 2, д) — 6,5—7,5 см; диаметр его у основания — 1,0—1,1 см, вблизи

от рубца 1-го листа — 2,4—2,8 см. У наддуковичного участка этого междоузлия (3,0—4,5 см в длину) сформировано 6—8 ярусов придаточных корней (в предыдущем году у побега 2-го порядка их было 4). Каждый ярус представлен слабо изгибающимся однорядным или двухрядным кольцом, в пределах которого корни расположены вплотную друг к другу. Кроме того имеются небольшие группы корней между кольцами.

Первое междоузлие репродуктивной части выполненное (рис. 2, *д* — продольный разрез), все расположенные выше междоузлия — полые (*з*). В связи с тем, что стенки клеток наружных тканей 1-го междоузлия одревесневают, ко времени цветения оно становится настолько твердым, что при срезке секатором требуется прилагать значительное усилие. Эта особенность строения стебля в значительной мере способствует поддержанию репродуктивной части побега в вертикальном положении.

Общее число наддуковичных корней, образовавшихся у 1-го междоузлия репродуктивной части, весьма значительное — 248 (1-й ярус — 28 корней, 2-й — 34, 3-й — 36 и т.д.).

Число срединных листьев до соцветия 81 (72—92), т.е. на 32—40 листьев больше, чем у цветущих побегов 2-го порядка, развившихся в предыдущем году (табл. 1). Наиболее крупные листья — 36-й и несколько последующих — имеют 19—20 см в длину при ширине 1,4—1,7 см, т.е. их размеры остаются близкими к таковым у аналогичных листьев

побегов 2-го порядка, но порядковый номер возрастает.

Соцветие побега 3-го порядка — сложная фрондозная кисть 47—55 см в длину. От оси соцветия отходят 11 (9—12) листьев, расположенных в очередном порядке, но 2 последних обычно сближены в ложную мутовку. Первая боковая ось образована в пазухе 1-го листа соцветия. У 5—7 нижних осей 2-го порядка образуются оси 3-го порядка, расположенные выше оси имеют 2-й порядок. Общее число боковых осей 13—17 и число цветков в соцветии — 14—18.

Число бульбилл, которые образуются в пазухах листьев репродуктивной части побегов 3-го порядка, варьирует в широких пределах (45—90) и зависит от числа листьев и особенностей заложения бульбилл в их пазухах (одиночные, коллатеральные).

Сравнительно редко встречались растения с хорошо развитыми побегами 3-го порядка, у которых в пазухе каждого из листьев репродуктивной части и соцветия развивалось лишь по одной бульбилле. В этом случае общее их число равнялось 45—57.

Для преобладающего большинства растений характерно образование в пределах побега бульбилл обоих типов, число которых в этом случае возрастает до 85—90. У модельного растения, изображенного на рис. 2, в пазухах листьев, начиная с 35—37-го (это наиболее крупные листья) по 73-й, расположено по одной бульбилле, затем в пазухе каждого из следующих 8 листьев — по 2—3. В пазухах 3—5 первых листьев

соцветия сформировано по 3, реже 2 бульбицлы, у 3 следующих за ними — по 2, а затем — по одной. Таким образом, у побегов 3-го порядка коллатеральные почки образуются в пазухах листьев, расположенных вблизи соцветия и в нижней части соцветия.

Длина бульбицлы в I и II зонах побега варьирует от 1,2 см (первые бульбицлы) до 1,5 см (начиная с 32-й и у последующих), однако и среди крупных бульбицл около 30% имеют длину 1,3—1,4 см, т.е. хотя и наблюдается тенденция к небольшому увеличению длины в акропетальном очерденности, но четкой закономерности нет. В области соцветия, однако, длина бульбицл отчетливо возрастает — она колеблется от 1,4 до 1,7 см. Диаметр бульбицл изменяется от 1,1 до 1,4 см, но связи этого показателя с их местоположением нет.

Число чешуй у бульбицл, расположенных в пазухах листьев до 62 — 7, начиная с 62-го и выше — 6, у последних 5—7 бульбицл перед соцветием — 5. В области соцветия число чешуй обычно 5, а в пазухах 2 верхних листьев оси соцветия — даже 4.

Подсчет числа чешуй у бульбицл вполне достоверен, так как оно фиксируется образованием вслед за чешуями 2—3-х зачатков срединных листьев прикорневой розетки, имеющих иные форму, консистенцию и др. Таким образом можно утверждать, что имеется тенденция к уменьшению числа чешуй у бульбицл в связи с увеличением их порядкового номера в акропетальном направлении.

От донца луковицы побега 3-го

порядка отходят 32 корня. Из них 5 отмерших, 6 отмирающих, 17 функционирующих (до 25 см в длину, слабо ветвящихся, с хорошо выраженной контрактильной зоной) и 4 молодых, формирование которых началось недавно (рис. 2, е).

У некоторых растений наблюдается аномальное развитие надлуковичных корней. На рис. 3 (внизу) показана луковица, у которой удалены 9 верхних чешуй и видны корни 1-го яруса, расплывающиеся по поверхности 10-й чешуи. Вследствие внедрения между тесно сомкнутыми мясистыми и твердыми чешуями они имеют плоскую форму. Коричневая окраска корней указывает на начавшееся отмирание. Смысл описанного неясен.

В течение периода вегетации у растений 4-го года жизни продолжается геофиллизация — основные луковицы побега 3-го порядка втянуто в почву на глубину 9—10,5 см.

Следует отметить, что к октябрю отмершее донце луковицы побега 2-го порядка разрушается; лишь у некоторых растений оно сохраняется в виде темно-коричневого твердого бугорка, расположенного сбоку донца луковицы побега 3-го порядка (рис. 3, б).

У всех просмотренных растений в нижней части донца луковицы побега 3-го порядка продолжался начавшийся в мае процесс отмирания тканей — они приобрели темно-коричневую окраску (рис. 2, ж). Следовательно, после окончания цветения отмирание побега идет в двух направлениях — от соцветия в базипеталь-

ном и от донца луковицы — в акропетальном.

I зоны побега семьи № 6 (табл. III, рис. 1, 2).

### Пятый год жизни растений

Первое описание проведено в конце апреля на растениях, выращенных из бульби

Система побегов растений состояла из одного побега 3-го порядка, цветшего в предыдущем году, и одного побега возобновления 4-го порядка, находящегося

Таблица 3

Строение растений 6-го года жизни с одним побегом 5-го порядка в начале августа (1 группа) и в конце октября (2 группа)

Показатель	Группа	
	1	2
<b>Побег 5-го порядка</b>		
Вегетативная часть — луковица:		
длина, см	2,5	3,5—3,8
диаметр, см	2,7—3,4	3,7—4,4
длина донца, см	0,4—0,5	1,1
диаметр » »	0,5—0,8	1,6
число чешуй	18—25	18—25
Число корней луковицы	20—28	20—32
Из них: отмирающих	13—15	12—15
функциональных	7—13	8—17
Глубина расположения донца в почве, см	12,0—12,5	12,0—12,5
Репродуктивная часть:		
длина стебля до соцветия, см	71—86	90—93
длина 1-го междоузлия, см	9,5—10,5	9,5—10,5
диаметр стебля, см	0,9—1,2	1,2—1,4
число листьев до соцветия	65—82	70—84
число цветков	6—8	6—8
число бульбилл	30—36	32—40
число ярусов надлуковичных корней	7—8	7—8
<b>Побег возобновления 6-го порядка</b>		
Вегетативная часть — луковица:		
длина, см	1,6—1,9	2,5—2,7
диаметр, см	1,6—1,9	3,0—3,1
длина донца, см	0,3—0,4	0,5—0,6
диаметр » »	0,3—0,4	0,7—0,9
число чешуй	16—20	21—26
число зачатков чешуй	5—6	—
Зачаток репродуктивной части:		
длина стебля до конуса нарастания, см	—	0,9—1,2
длина 1-го междоузлия, см	—	0,3—0,6
диаметр 1-го междоузлия, см	—	0,5—0,7
число зачатков срединных листьев	—	57—62

ся на ранних этапах развития (рис. 1, А, Б).

Репродуктивная часть побега

3-го порядка отмерла почти полностью. В жизнедеятельном состоянии находился лишь базаль-

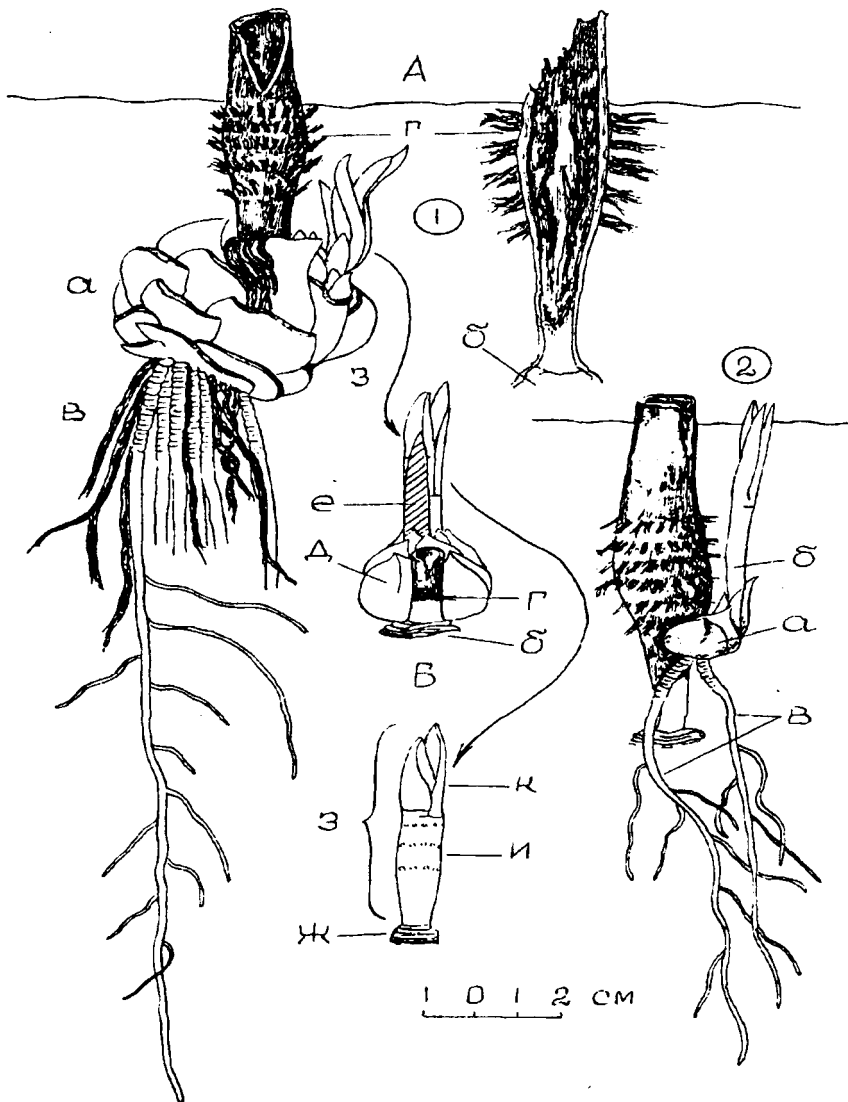


Табл. III. Пятый год жизни. Строение растений в конце апреля.

Рис. 1. А — побег 3-го порядка (слева — внешний вид, справа — продольный разрез); а — луковица; б — донце луковицы; в — придаточные корни луковицы (отмершие и функционирующие); г — отмершее 1-е междоузлие репродуктивной части с остатками надлуковичных корней; Б — побег возобновления 4-го порядка; д — луковица; е — верхняя ланцетовидная чешуя луковицы; ж — донце луковицы; з — зачаток репродуктивной части; и — 1-е междоузлие с бугорками надлуковичных корней; к — зачатки срединных листьев.

Рис. 2. Аномальное образование побега возобновления 4-го порядка; а, б — соответственно бульбила и зачаток репродуктивной части; в — придаточные корни бульбиллы.



ный участок 1-го междоузлия — около 1 см в длину (рис. 1, А — продольный разрез), однако к концу 1 декады мая отмер и он. Отмерли также все надлуковичные корни, образовавшиеся у 1-го междоузлия.

Продолжалась жизнедеятельность перезимовавшей луковичы 3-го порядка и ее придаточных корней. Эта луковича (а), которая осенью предыдущего года имела сплюснуто-шаровидную форму, приобрела неправильные очертания вследствие локального выпячивания развивающихся в пазухах ее чешуй 1—3 лукович побегов возобновления 4-го порядка.

Число чешуй у луковичы 3-го порядка 15—17 (20). В течение зимы 1—3 нижних из них, как правило, отмирают и полностью разрушаются. У чешуй, расположенных выше, верхний участок подсох и отпал или постепенно разрушился к началу осени предыдущего года. В течение зимы этот процесс продолжался, но шел замедленно, поскольку место отпада защищено клетками с опробковевшими стенками. Сохранившаяся по той или иной длине базальная часть чешуй оставалась вполне здоровой — белой и мясистой. У самых верхних чешуй (от 2 до 6) отмирание верхушки обычно не происходило.

Число корней, развившихся в предыдущем году у луковичы побега 3-го порядка, — 19–29 (рис. 1, А, в). Из них 7—14 более старых корней отмерли (показаны черным); остальные 9—17 — функционирующие (13—24 см в длину).

У более молодых из них, образовавшихся осенью предыдущего года, число которых варьирует от 3 до 13, в течение апреля сформировались всасывающие корни 2-го порядка. Основание луковичы побега 3-го порядка втянуто в почву на глубину около 9 см.

У большинства растений сформировался один побег возобновления 4-го порядка, но у некоторых — 2—3. Если побег один, он развивался в пазухе последней (верхней) чешуй луковичы или предпоследней; если их 2—3 — в пазухах 2—3 последних верхних чешуй.

При образовании у луковичы 3-го порядка более одного побега возобновления структура вегетативной части (луковичы) последних зависит от того, в пазухе какой из верхних чешуй они сформировались, несмотря на то, что эти чешуи расположены очень близко друг от друга (длина междоузлий — 0,1—0,15 см).

Так, у растения с 3 побегами возобновления 4-го порядка число чешуй у луковичы этих побегов в акропетальной последовательности заметно сокращалось от 24 у нижней, до 19 — у средней и 12 — у верхней.

Число зачатков срединных листьев репродуктивной части побегов возобновления 4-го порядка, следующих за чешуями луковичы, сокращалось в той же последовательности и равнялось соответственно 74, 65 и 31. Таким образом, между числом чешуй лукович 4-го порядка и числом зачатков срединных листьев репродуктивной части имеется четко выраженная прямая зависимость.

Эти данные имеют важное теоретическое значение, поскольку аналогичное изменение структуры вегетативной и репродуктивной частей пазушных побегов в зависимости от их дислокации характерно для представителей ряда жизненных форм двудольных травянистых поликарпиков — стержнекорневых, кисте-корневых и др. (6; см перечень статей).

У модельного растения развился один побег возобновления 4-го порядка (рис. 1, Б), состоящий из полностью сформированной луковичи (имеется в виду число чешуй), чешуи которой еще не достигли предельных размеров (д), и зачатка репродуктивной части (з), у которой продолжается развитие метамеров, сформированных ранее, и идет заложение новых.

От донца луковичи побега 4-го порядка (ж) отходит 21 чешуя. В отличие от типичных чешуй луковичи (широких, округлых, выпуклых и мясистых — д) верхняя чешуя (у других растений их 2—3) — узкая, ланцетовидная, плоская и тонкая (е).

Зачаток репродуктивной части побега 4-го порядка (з) пока еще находится в почве, так как 1-е междоузлие (и) достигло только 3,5 см в длину, остальные же — крайне малы. Началось образование надлуковичных корней: на поверхности междоузлия видны бугорки, еще не прорвавшие эпидерму, расположенные в виде 3 однорядных колец. В результате дальнейшего интенсивного роста в длину 1-го междоузлия и зачатков листьев в начале мая красно-

вато-зеленые кончики последних показываются на поверхности почвы.

В течение апреля и I декады мая побеги 4-го порядка развиваются исключительно за счет использования запасных веществ, накопленных в чешуях луковичи 3-го порядка, так как процесс фотосинтеза у растений еще не начался. По мере потребления этих веществ чешуи истощаются, утоншаются, сморщиваются и отмирают в акропетальной последовательности. В конце апреля число отмерших чешуй варьирует от 1 до 3, к концу I декады мая оно возрастает до 5—6 и т.д.

В весенний период почвенные растворы растению доставляют корни, образовавшиеся осенью предыдущего года у луковичи 3-го порядка, о которых уже упоминалось выше (рис. 1, А, в). У лукович побегов возобновления 4-го порядка первые зачатки придаточных корней появились только в конце апреля (у лукович 3-го порядка — в октябре предыдущего года).

У одиночных растений наряду с обычными побегами возобновления, представленными одной или двумя луковичами 4-го порядка, формирующимися в пазухах чешуй луковичи 3-го порядка, осенью предыдущего года образовался также побег возобновления в зоне надлуковичных корней 1-го междоузлия репродуктивной части (табл. III, рис. 2). В описываемое время такой побег представляет собой вполне самостоятельное растение, состоящее из бульбиллы (а) с зачатками репродуктивной части (б) и двух, хоро-

шо развитых, здоровых придаточных корней с контрактильной зоной (6). Связь его с отмершим междоузлем сохраняется, но является чисто механической.

Второе описание проведено осенью — в III декаде октября на растениях, выращенных из бульбила I зоны побега семьи № 7. У одних из них было развито по одному побегу 4-го порядка (1-я группа), у других — по 2 (2-я группа). Все побеги цвели и ко времени описания их репродуктивная часть почти полностью отмерла, но разрушение еще не началось.

У побегов 4-го порядка исследуемых растений в пазухах чешуй луковиц сформировано 1 или 2 зачатка побегов 5-го порядка. Образование одного или двух побегов у луковицы не является закономерностью, которая свойственна данному растению, т.е., если у побега 3-го порядка (на 4-й год жизни) образовалось 2 побега 4-го порядка, это не означает, что у этих побегов также разовьются по 2 побега 5-го порядка. Иногда это происходит, но чаще образуется 1 побег 5-го порядка. И, наоборот, у побега 4-го порядка, который был у растения единственным, может развиваться 2 побега 5-го порядка. При этом не выявлено связи между числом закладывающихся побегов и размерами луковицы, числом чешуй и др.

Сравнение особенностей строения растений 1-й и 2-й групп (табл. 2) показало, что при образовании у растений одного побега 4-го порядка размеры его луковицы и число ее чешуй, разме-

ры репродуктивной части, число ярусов надлуковичных корней, а также подобные показатели у формирующихся зачатков побегов 5-го порядка всегда больше, чем при развитии у растения двух побегов.

В отличие от предыдущих 4 лет, когда побег возобновления развивался в пазухе последней (верхней) или предпоследней чешуи луковицы, на 5-й год эта закономерность нарушается. Зачаток или 2 зачатка побегов возобновления могут формироваться не только в пазухе последней или предпоследней чешуи, но также в пазухах следующих за ними в базипетальном направлении 3-й, 4-й и даже 7-й.

### Шестой год жизни растений

В течение периода вегетации было сделано 4 описания растений — в начале и в середине мая, в начале августа и в конце октября.

Первое описание, проведенное в начале мая (табл. IV, рис. 1, 2) показало, что отмершая в ноябре репродуктивная часть побегов 4-го порядка обычно обламывается до уровня почвы, однако ее участок, находящийся в почве, сохраняет вертикальное положение (рис. 1, а). При выкапывании растения он отваливается, но не полностью, так как базальная часть 1-го междоузлия по длине 0,5—0,8 см отмирает лишь в конце мая (рис. 2, а). У некоторых растений, отмершие ткани базальной части 1-го междоузлия становятся очень твердыми и разрушаются только к осени. Многочисленные надлуковичные корни, развившиеся в пред-

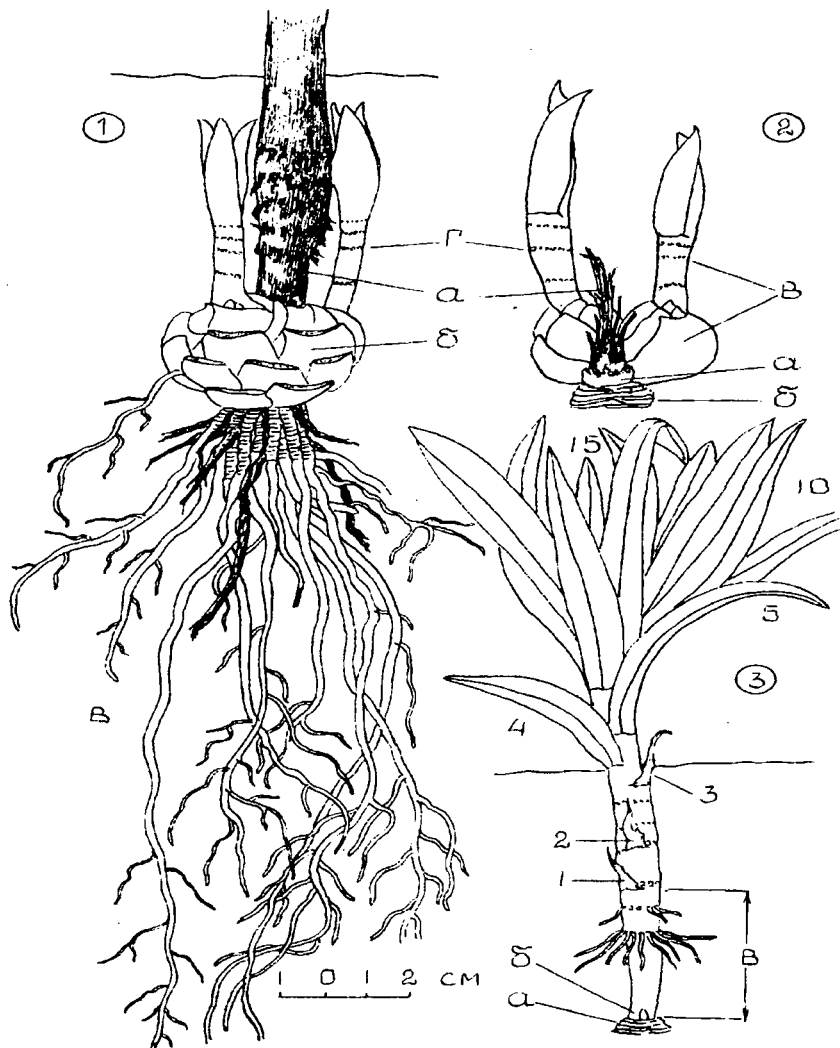


Табл. IV. Шестой год жизни растений.

Рис. 1. Строение побега 4-го порядка в начале мая: *a* — отмершее 1-е междоузлие репродуктивной части с остатками надлуковичных корней; *б* — перезимовавшая вегетативная часть (луковница); *в* — придаточные корни луковницы (отмершие и функционирующие).

Рис. 2. То же, что на рис. 1, но чешуй луковницы 4-го порядка срезаны; *a* — отмерший и живой участки стебля репродуктивной части; *б* — донце луковницы побега 4-го порядка с основаниями срезанных чешуй; *в* — побег возобновления 5-го порядка (луковница и зачаток репродуктивной части); *г* — бугорки надлуковичных корней.

Рис. 3. Строение побега возобновления 5-го порядка в конце мая; *a* — донце луковницы (чешуй срезаны); *б* — почка возобновления 6-го порядка; *в* — 1-е междоузлие; 1—3 — чешуевидные листья, 4—15 — фотосинтезирующие листья репродуктивной части.

будущем году у 1-го междоузлия, отмирают вместе с ним и разрушаются, но не по всей длине — остаются их короткие разлохмачен-

ные основания, расположенные ярусами (рис. 1, а).

Донце луковицы побега 4-го порядка находится в почве на глу-

Таблица 4

**Изменение строения вегетативной и репродуктивной частей побегов очередных порядков в течение жизненного цикла растений (приводятся данные для растений с одним побегом на конец лета — начало осени)**

Показатель	Возраст растений (число лет)					
	2	3	4	5	6	9
<b>Порядок побегов</b>	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	8-й
<b>Вегетативная часть</b>						
луковица:						
длина, см	2,7	3,3	3,5—4,0	3,0—3,5	3,5—3,8	1,2—2,0
диаметр, см	2,4	3,8	5,3—6,3	4,5	3,7—4,4	1,8—2,6
число чешуй	6—7	15—18	15—20	21—24	18—25	16—19
<b>Глубина расположения</b>						
донца в почве, см	5,5—7,0	7,0—9,5	9,0—10,5	8,5—9,0	10—12,5	8,5—13
<b>Репродуктивная часть:</b>						
длина стебля до соцветия, см	31—46	90—120	118—120	89—102	71—93	59—74
длина 1-го междоузлия, см	3,5	4,5—6,5	6,5—7,5	7,5—9,5	8,5—10	3,0—7,5
диаметр стебля, см	0,2—0,3	0,6—0,8	2,4—2,8	0,9—1,4	0,9—1,2	0,4—0,6
число листьев до соцветия	13—17	40—58	72—92	59—88	70—84	36—49
длина наибольшего листа, см	9—12	16—22	19—20	15—18	10—15	4,5—6,0
длина оси соцветия, см	—	17,5	47—55	27—30	18—25	4,5—8,5
число листьев на оси соцветия	—	5	9—12	7—9	7—8	5
число боковых осей соцветия	—	3—7	13—17	5—7	5—7	1—2
число цветков	—	4—8	14—18	6—8	6—8	2—3
число бульбилл	7—12	33—56	45—90	40—72	32—40	11—23
число ярусов надлуковичных корней	4	4—7	6—8	5—10	7—8	4—6
число надлуковичных корней	12	80—100	200—250	160—180	75—90	40—50

бине 11—12 см (рис. 1, б). Число чешуй, отходящих от него — 21—24, при этом отмерших полностью среди них, как правило, нет. У самых верхних чешуй, которые осенью предыдущего года были

цельми, верхушка в течение зимы подсыхает и отваливается.

Корневая система луковицы 4-го порядка состоит из 5—7 отмерших и отмирающих корней и 11 функционирующих. У более

молодых из последних, образовавшихся осенью, в течение апреля развились немногочисленные всасывающие корни 2-го порядка.

У модельного растения (рис. 1, 2) в пазухах 2 самых верхних, узких и тонких чешуй луковицы развиваются 2 побега 5-го порядка (в). Их вегетативная часть — луковица — находится внутри луковицы 4-го порядка, закрытая ее чешуями; зачаток репродуктивной части вышел за пределы луковицы, но еще не достиг поверхности почвы. Луковицы 5-го порядка шаровидные — их длина и диаметр около 2,5 см. В пазухе верхней чешуи каждой из луковиц сформирована почка возобновления 6-го порядка 0,3 см в длину. Придаточные корни у луковицы 5-го порядка еще не начали образовываться (у луковиц побегов 4-го порядка зачатки корней появлялись в предыдущем году в конце апреля).

Зачатки листьев репродуктивной части образуют плотно сомкнутый пучок, заостренный на верхушке, что облегчает выход его на поверхность почвы. Число зачатков в пучке — 55—58. По сравнению с таковым осенью оно увеличилось в среднем на 20, т.е. заложение зачатков продолжается при низких осенних и ранневесенних температурах. У 1-го междоузлия репродуктивной части заметны 3—4 яруса бугорков надлуковичных корней (з), которые закладываются по мере его развития.

Второе описание растений проведено в конце мая, спустя 25 дней после первого, в фазу 15-го срединного листа (табл. IV, рис. 3).

Репродуктивная часть побега возобновления 5-го порядка достигла 20 см в длину. Ее надзем-

ный участок имеет вид султана из 12—15 фотосинтезирующих листьев, расположенных с очень короткими междоузлиями, удлинение которых только начинается. У преобладающего числа растений участок репродуктивной части, находящийся в почве, представлен одним междоузлем (9,5 см в длину), которое несет все надлуковичные корни.

В текущем году, однако, появилось несколько растений, у которых строение участка, находящегося в почве, существенно отличается от такового у побегов предыдущих порядков. Он состоит из 3 метамеров, каждый из которых несет этиолированный, пленчатый, чешуевидный лист 2,5—3,0 см в длину. Продолжительность жизни этих листьев ограничивается 25—30 днями — к концу мая они отмирают (рис. 3, 1—3). Длина 1-го междоузлия (в) значительно меньше обычной — 4 см, 2-го и 3-го — 1,5 и 2 см. Своеобразным является также и то, что у междоузлия каждого из 3 метамеров образуется по 2 яруса надлуковичных корней, заложение и развитие которых идет в акропетальной последовательности.

В течение мая снабжение развивающихся побегов возобновления 5-го порядка почвенными растворами осуществляют корни луковицы 4-го порядка, образовавшиеся осенью предыдущего года. Однако следует отметить, что чешуи луковицы 4-го порядка довольно быстро отмирают — они становятся серыми, сморщенными, утоньшаются и разрушаются. Одновременно с чешуями отмирают также корни луковицы, число которых заметно сокращается.

Вместе с тем развитие собственной корневой системы у побегов

возобновления по сравнению с таковым у побегов предыдущих порядков запаздывает. У луковиц побегов 5-го порядка, несмотря на то, что наступил конец мая, не образовались даже зачатки корней; надлуковичные корни репродуктивной части растут медленно (рис. 3) и не в состоянии обеспечить потребность развивающихся побегов в почвенных растворах. Таким образом, в жизни 6-летних растений в течение мая возможно наступление критического периода. В связи с этим для предупреждения завядания побегов необходимы регулярный полив и притенение растений, особенно в случае жаркой и сухой погоды.

В табл. 3 дана сравнительная морфологическая характеристика растений 6-го года жизни с одним побегом 5-го порядка и на начало августа и конец октября. Эти данные дают представление о тех изменениях, которые происходят с вегетативной и репродуктивной частями побега 5-го порядка на протяжении периода, равного 3,5 мес. В начале августа растения находятся в фазе зеленых бутонов (табл. V, рис. 1); в конце августа — в фазе цветения и в конце октября — в фазе отмирания репродуктивной части побега.

Вегетативная часть — луковица 5-го порядка. Размеры луковицы (длина 2,5 см, диаметр 2,3—3,4 см) в последующие месяцы продолжают увеличиваться, достигая к концу октября 3,8 см в длину и 4,4 см в диаметре. Форма луковицы изменяется от шаровидной до сплюснуто-шаровидной с локальными выпячиваниями. Длина луковиц возрастает вследствие продолжающегося удлинения чешуй, диа-

метр — за счет увеличения размеров развивающихся в пазухах верхних чешуй 1—3 луковиц 6-го порядка (2). В 2 раза увеличивается длина и диаметр донца (соответственно от 0,5 до 1,1 см и от 0,8 до 1,6 см).

Число функционирующих корней остается относительно стабильным (7—13 и 8—17), но их состав изменяется вследствие отмирания более старых корней и формирования новых.

Репродуктивная часть. К началу августа размеры стебля до соцветия обычно достигают почти предельных размеров (71—86 см в длину и 0,9—1,2 см в диаметре) и к фазе цветения увеличиваются незначительно — длина становится равной 90—93 см, диаметр — 1,2—1,4 см. Число листьев до соцветия варьирует от 65 до 84. Прямая связь между длиной стебля и числом листьев хотя и обычна, но не обязательна, так как иногда определяющую роль играет длина междоузлий. Длина оси соцветия к фазе цветения достигает 18—25 см.

Неизменными в течение периода с начала августа до конца октября остаются: длина 1-го междоузлия, число листьев до соцветия и на оси соцветия, число цветков, бульбилл и ярусов надлуковичных корней у каждой особи.

Побег возобновления 6-го порядка развивается из почки, которая в начале мая текущего года имеет 0,3 см в длину. В начале августа побег 6-го порядка представлен маленькой шаровидной луковицей (1,7 см в длину и в диаметре), у которой имеется 16-20 оформившихся чешуй и 5—6 зачатков. К концу октября форма луковицы почти не изменяется, размеры увеличиваются до 2,7 см

в длину и 3,1 см в диаметре. Число чешуй возрастает за счет увеличения размеров упомянутых 5—6 зачатков и становится равным 21—26.

В середине октября формируются зачаток репродуктивной части, стебель которого имеет 0,9—1,2 см в длину. Удлинение 1-го междоузлия в это время только начинается (0,3—0,6 см); верхушечная почка зачатка несет 57—62 крошечных зачатков срединных листьев.

### Седьмой и восьмой годы жизни растений

В течение этих лет у растений развивались соответственно побеги 6-го и 7-го порядков, у которых последовательно происходило уменьшение величин морфологических показателей, характеризующих вегетативную и репродуктивную части, а также корневую систему. В связи с тем, что принципиально новых изменений в морфогенезе растений не было выявлено, детальные описания не приводятся.

Девятый год жизни является завершающим в жизненном цикле большинства особей л.тигровой.

Описание проведено в начале августа в фазу зеленых бутонів. Ниже дана морфологическая характеристика модельного растения с 2 побегами возобновления 8-го порядка (табл. V, рис. 2).

Вегетативная часть — луковица этих побегов отличается от луковиц побегов предыдущих порядков значительно меньшими размерами (1,5—2,0 см в длину и 1,8—1,1 см в диаметре). Число чешуй 16 и 19. Нижние из них представлены узкой кромкой — их верхушка отмерла и разрушилась;

у вышерасположенных — базальная часть, оставшаяся живой, имеет большие размеры; 3—5 верхних чешуй сохранились полностью.

От донца луковицы отходят 9—10 корней, но только у 1—4 из них сохранился в жизнедеятельном состоянии базальный участок 6—7 см в длину (начальная часть корня отмерла) и лишь один из корней имеет короткие всасывающие корни 2-го порядка; остальные корни отмерли полностью. Таким образом, корневая система луковиц обоих побегов функцию всасывания по существу уже не выполняет. Вследствие этого развитие луковиц побегов возобновления 8-го порядка прекращается и весной отмирания не происходит.

Репродуктивная часть побегов развита слабо (длина стебля до соцветия 50—59 см при диаметре 0,4—0,6 см) и на первый взгляд сходна по размерам с репродуктивной частью главного побега (см. табл. 4). Однако ряд признаков позволяет легко различать эти побеги. Главный побег имеет неполный цикл развития репродуктивной части, побег 8-го порядка завершается соцветием. Для главного побега характерно полегание репродуктивной части в конце августа (см. 2-й год жизни). У побегов 8-го порядка стебель занимает вертикальное положение; его базальный участок по длине 15—20 см, начиная с 1-го междоузлия сильно одревесневший, твердый и жесткий, поверхность стебля коричневая (стенки эпидермы опробковевшие).

Число листьев репродуктивной части до соцветия 36—41 (из них 7 первых отмерло, что не наблюдалось у побегов предыдущих порядков). Размеры листьев малы — 4,5—5,0 см в длину и 0,5—1,2 см



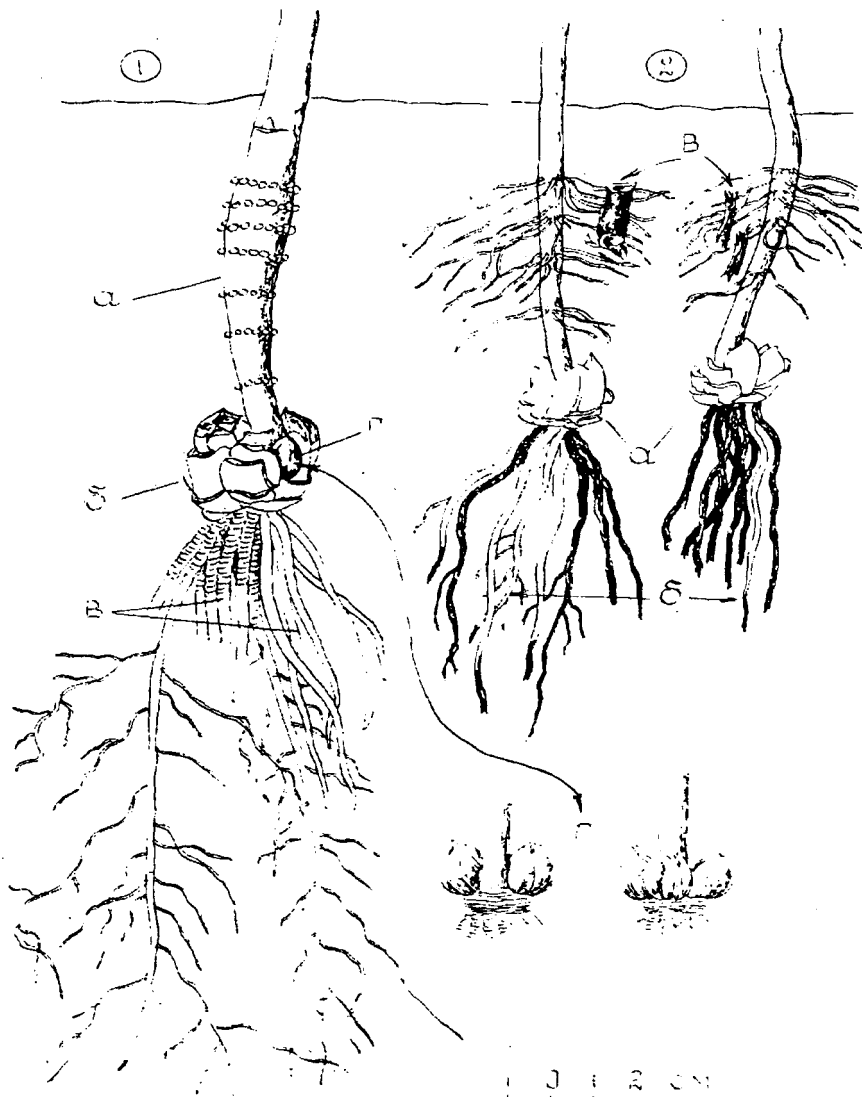


Табл. V. Шестой и девятый годы жизни растений.

Рис. 1. Шестой год жизни растений. Строение побега 5-го порядка в начале августа; *a* — 1-е междуузлье репродуктивной части с 7 ярусами надлуковичных корней; *b* — чешуй луковицы с отмершими верхушками; *c* — корневая система луковицы (контрактильные ветвящиеся корни и новообразующиеся); *d* — зачатки 2 и 3 луковиц возобновления 6-го порядка.

Рис. 2. Девятый год жизни растений: *a* — луковицы 2 побегов 8-го порядка одного растения; *b* — живые базальные участки корней луковицы; *c* — отмершие остатки стебля репродуктивной части побегов 7-го порядка.

в ширину. Длина оси соцветия 4,5—8,5 см; число листьев — 5, боковых осей — 1—2, цветков — 2—3.

Бульбицлы, число которых варьирует от 19 до 23, сформировались в пазухах листьев репродуктивной части начиная с 17—18-го и выше. Они одиночные и размеры их для начала августа очень малы — 0,3 см в длину при диаметре 0,1 см.

Длина 1-го междоузлия репродуктивной части 7,5 см. Система надлуковичных корней состоит из 40—50 коротких (2—5 см), тонких, неветвящихся корней, функциональные возможности которых невелики. Это в значительной мере определяет небольшие размеры репродуктивной части побегов в текущем году. Цветение наступает в конце августа, отмирание репродуктивной части — в конце сентября; отмирание луковичи — в октябре—ноябре или при наступлении морозов.

### Заключение

Бульбицлы л.тигровой — специализированные органы вегетативного размножения — являются метаморфизированными пазушными побегами. Это луковички с зачатками придаточных корней, которые по достижении зрелости (в конце августа—сентябре) обособляются от материнского побега, опадают и, укореняясь в почве, развиваются в новые растения. Структура бульбицлы различна и зависит от их дислокации в пределах материнского побега. Имеется тенденция к уменьшению числа чешуй у бульбицлы в связи с увеличением их порядкового номера в акропетальном направлении.

Совокупность особей л.тигровой, выращенных из бульбицлы,

собранных с одного растения, представляет собой клон II типа — потомство материнского растения, развившегося из специализированных органов вегетативного размножения. Каждая особь клона II типа является клоном I типа. Она состоит из ежегодного сменяющих друг друга партикул, представленных побегами возрастающих порядков [6, с.37—39]. У побегов 5—6-го порядков начинается процесс старения. Продолжительность жизни клона I типа ограничивается 9 годами.

Согласно общепринятым воззрениям при вегетативном размножении потомки несут генетическую информацию материнского растения и, следовательно, подобны друг другу. Однако изучение морфогенеза растений, выращенных из бульбицлы, собранных с одного побега, не подтверждает эту концепцию. Исследование показало, что такие растения полиморфны по ритму, темпу развития и морфологическим признакам.

Каждый побег, входящий в состав особи, выращенной из бульбицлы, т.е. клона I типа, состоит из двух частей — вегетативной (луковичи) и репродуктивной, строение и функции которых различны. Изменение строения вегетативной и репродуктивной частей побегов очередных порядков в течение жизненного цикла растений и диапазон варьирования морфологических признаков в пределах каждого года показаны в сводной таблице 4.

Наибольшей величины достигают показатели морфологических признаков, характеризующие побег 3-го и 4-го порядков (соответственно 4-й и 5-й годы жизни

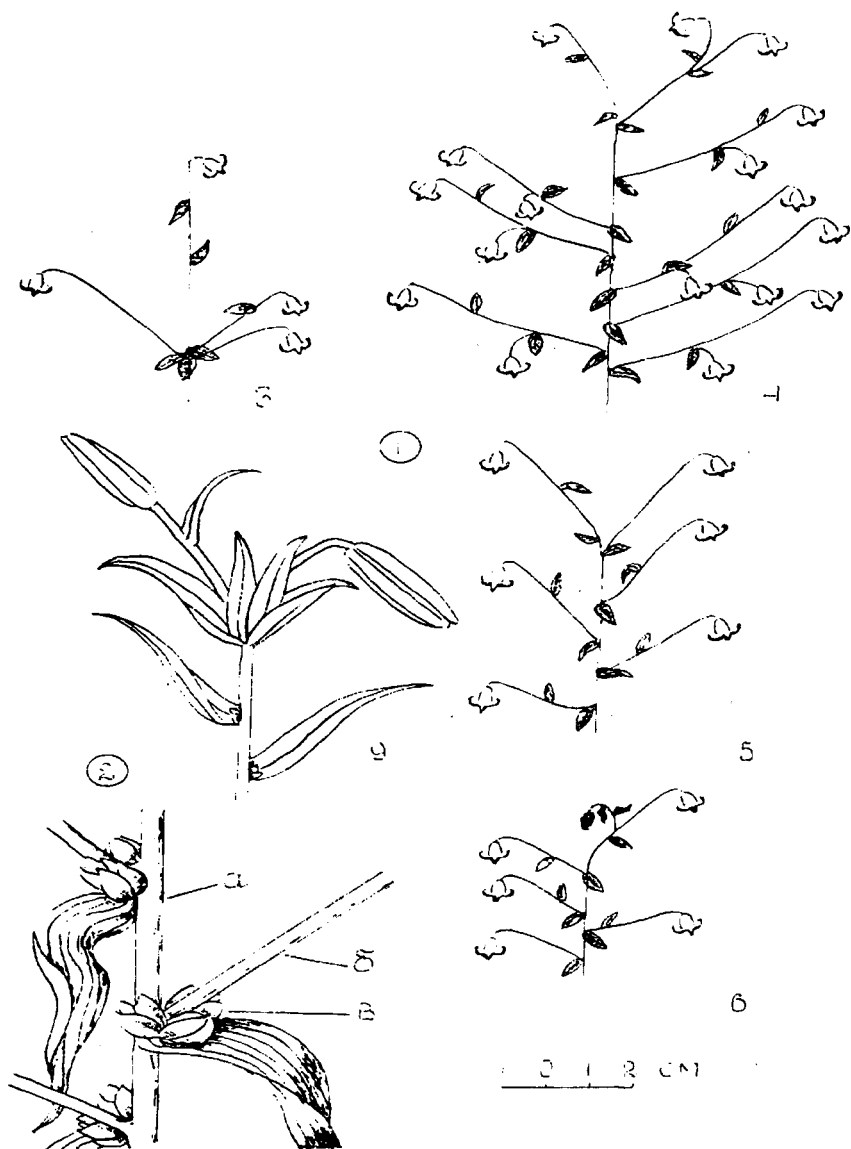


Табл. VI. Строение соцветий.

Рис. 1. Строение соцветий в зависимости от возраста растений: 3—6 и 9 — годы жизни растений (схемы соцветий для 3, 5 и 6-го года жизни уменьшены в 3 раза, для 4-го — в 5 раз, для 9-го — приводится рисунок соцветия в натуральную величину).

Рис. 2. Расположение бульбилл в пазухах листьев соцветия у побега 3-го порядка; *a* — главная ось соцветия; *b* — ось 2-го порядка; *v* — бульбиллы в пазухе листа под осью 2-го порядка.

растений). Начиная с побегов 5-го порядка (6-й год жизни) величина этих показателей начинает уменьшаться и у побегов 8-го порядка (9-й год жизни) сокращается настолько значительно, что возобновления весной следующего года не происходит и наступает отмирание растений — заканчивается жизнь клона I типа.

На 2-й или 3-й годы жизни в зависимости от дислокации исходной бульбицы на материнском побеге у растения формируется репродуктивная часть главного побега с неполным циклом развития. В последующие годы, вплоть до 9-го, когда заканчивается жизненный цикл большинства растений, у побегов 2—8-го порядков репродуктивная часть завершается соцветием.

В общем плане — соцветие фрондозное, кистевидное, с удлиненной осью, монотелическое (главная и боковые оси заканчиваются цветком); ветвление главной оси обычно ограничивается 2-м порядком.

Структура и размеры соцветия закономерно изменяются на протяжении жизненного цикла расте-

ния (табл. 4; табл. VI, рис. 1). Наибольшие величины морфологических признаков (длина главной оси, число боковых осей и цветков) свойственны соцветию побегов 3-го порядка, развивающихся у 4-летних растений, которые в связи с этим обладают наибольшей декоративной ценностью. Длина главной оси соцветия этих побегов достигает 55 см; наряду с 8—9 осями 2-го порядка формируется 5—8 осей 3-го порядка и общее число цветков варьирует от 14 до 18.

У растений в возрасте 3 и 5—9 лет соцветия побегов 2-го и 4—8-го порядков малочетковые — соответственно 4, 6, 5, 3 и 2-цветковые; длина главной оси изменяется от 27—30 см у побегов 4-го порядка до 4,5—8,5 см у побегов 8-го порядка; число осей 2-го порядка — от 5—7 до 1—2, число цветков — от 6—8 до 2—3.

Детальное описание онтогенетического морфогенеза, которое приводится в данной статье, может быть использовано в качестве методической основы при изучении луковичных растений.

*Статья поступила 25 августа 1997 г.*

## SUMMARY

Experimental work was being conducted during 9 years. The results of research into morphogenesis of vegetative organs of plants from bulbils' sprouting to beginning of reproductive period (the first 2 years of life), as well as literary review and bibliographic list have been published (Izvestiya TSKha, issue 2, 1998).

In this article materials connected with reproductive and senile periods in plants' (3-9-th years) are presented. The data about years when the most important changes in plant development took place (3-6-th and 9-th) are described in details, for 7-th and 8-th years detailed descriptions are not presented. Ontogenetic morphogenesis in representatives of Monocotyledonous connected with life form of bulbous grassy polycarps is for the first time described in literature, triploid semisterile form of *Lilium lancifolium* (tiger lily) being taken as an illustration.