

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МОРФОГЕНЕЗ ЛИЛИИ ЛАНЦЕТОЛИСТНОЙ (Л.ТИГРОВОЙ) ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ РАСТЕНИЙ ИЗ БУЛЬБИЛЛ

И.П. ИГНАТЬЕВА

(Кафедра ботаники)

Излагаются результаты экспериментального исследования онтогенетического морфогенеза вегетативных органов стерильных растений триплоидной формы *Lilium lancifolium* Thunb., выращенных из бульбилл. Выявлена зависимость между дислокацией бульбилл в пределах побега и морфофизиологическими особенностями выращенных из них растений. Экспериментальная работа проводилась в течение 9 лет. В статье приводятся материалы за первые 2 года жизни растений — от прорастания бульбилл до вступления в репродуктивный период. Основой работы являются рисунки, выполненные автором с натуры.

Данное исследование было предпринято в значительной мере в связи с тем, что в комплексе работ по изучению морфогенеза вегетативных органов травянистых поликарпиков, проведенных по единой методике и опубликованных нами, аспирантами и сотрудниками [см. перечень статей; 6], морфогенез представителей однодольных, относящихся к жизненной форме луковичных травянистых поликарпиков, не освещен.

Лилия ланцетолистная, более известная под названием л.тигровая (*Lilium lancifolium* Thunb., 1974; *L.tigrinum* Ker-Gawl, 1810), естественно произрастает в Северо-Восточном Китае, на Корейском полуострове, в Японии и на

юге Приморского края, где встречается по морским побережьям, на приморских скалах и в долинах рек, среди разнотравья и кустарников [1—4, 9, 15].

Вид представлен двумя формами — диплоидной и триплоидной [2].

Диплоидная форма ( $2n = 24$ ) — фертильная. Ее ареал ограничивается необжитыми горными районами островов Кюсю, Ики и Цусимы. Интродуцирована в Европу в 1930 г. Культивируется сравнительно редко, представляет интерес для гибридизации.

В большинстве районов Юго-Восточной Азии распространена полустерильная триплоидная форма ( $2n = 36$ ) — естественный

гибрид диплоидной формы л.тигровой с л.ложнотигровой (*L.pseudotigrinum* Carn.).

Число хромосом в гаметах триплоидной формы варьирует от  $n$  до  $2n$ . Оба крайних типа очень редки, в большинстве случаев образуются гаметы промежуточных типов. Элиминация последних из-за нарушения генетической сбалансированности является основной причиной преобладания у этой формы стерильных особей, наряду с которыми изредка встречаются особи с фертильной пыльцой и полностью фертильные [10].

Места произрастания триплоидной формы, как правило, приурочены к древним поселениям. Имеются сведения о том, что в Китае эта форма культивируется свыше 1000 лет и используется в качестве пищевого (луковицы, чешетки), лекарственного (при легочных и сердечных заболеваниях) и декоративного растения [1, 2, 4]. В Европу триплоидная форма л.тигровой была интродуцирована в 1804 г. и в дальнейшем получила широкое распространение (в том числе и в России) благодаря высокой декоративности растений, неприхотливости, морозостойкости, устойчивости к вирусным заболеваниям и способности к интенсивному вегетативному размножению [1, 2, 4, 5, 9, 14, 15].

В ботаническом аспекте триплоидная форма л.тигровой — это травянистое, поликарпическое, луковичное растение. Луковица — вегетативная часть главного побега — черепитчатая (имбрикатная), шаровидная (3—8 см в диаметре), плотная. Чешуи (формация низовых листьев) небольшо-

численные, белые, мясистые с широким основанием и заостренной верхушкой. Стебель репродуктивной части побега до 150 см в длину, цилиндрический, бурый, густо-беловойлочно-опушенный. Листья ланцетные, голые.

В пазухах срединных и верховых листьев репродуктивной части побега формируются «выводковые почки» (термин, распространенный в литературе) — бульбиллы (*bulbillus*) — специализированные органы вегетативного размножения, представленные луковичками (метаморфизированными побегами) с зачатками придаточных корней. По достижении зрелости они обособляются от материнского побега, опадают и, укореняясь в почве, развиваются в новые растения. Представление Э.Синнота о том, что бульбиллы «...образования биологически сходные с семенами» [11, с.292], не выдерживает критики, поскольку при размножении семенами новые растения развиваются из зародыша семени, образованию которого предшествуют процессы, в корне отличающиеся от таковых при образовании бульбилл.

Цветки у описываемой формы л.тигровой собраны в кистевидные соцветия. Околоцветник чалмовидный, крупный (8—10 см в диаметре), кирпично-красный, пятнистый, тычиночные нити длинные, пыльники коричневые, столбик длинный, рыльце трехлопастное, булавовидное [2—6, 8, 12].

Плод — локулицидная коробочка, семена плоские с широким пленчатым краем. Семязачатки

анатропные, двупокровные. Семенная кожура формируется как производное двух интегументов. В зрелых семенах перисперм отсутствует; эндосперм обильный (запасные вещества: крахмал, белок, жирные масла, резервная целлюлоза). Зародыш маленький, линейный, слабо дифференцированный [13].

Морфогенетические исследования, посвященные л.тигровой, в литературе нам не известны. Однако в монографии М.В. Барановой [2] «...впервые подробно освещаются особенности биологии лилий — их строение, развитие растений от семени до цветения, сроки заложения и особенности формирования основных органов зрелого растения» [с.4]. Ниже, в нашей интерпретации, приводятся фрагменты из описания особенностей развития растений, в ы р а щ е н н ы х и з с е м я н , характерного для видов, объединенных М.В. Барановой в группу поздноцветущих, к которой она относит и л.тигровую [с. 73—81]. Для нашей работы эти данные имеют большое значение, поскольку специальных исследований для л.тигровой в этом плане нет.

Семена поздноцветущих видов с быстрым прорастанием высевают осенью в открытый грунт или в январе — феврале в теплице. Тип прорастания семян — надземный. Семядоли и корешок начинают развиваться только при прорастании семени; гипокотиль короткий. Семядоля состоит из гаустория, связника и влагалища, прикрывающего почечку. Связник (6—8 см в длину) листоподоб-

ный, фотосинтезирующий, линейный и плоский, выносит семя с гаусторием, погруженным в эндосперм, на поверхность почвы; влагалище семядоли разрастается слабо [с. 56].

Вслед за семядолей у сеянцев формируются 2—4 срединных листа, образующих прикорневую розетку. Листья ланцетные, обычно сидячие, с широким основанием (влагалищем), в тканях которого ко времени отмирания пластинки накапливаются запасные вещества. В дальнейшем основание этих листьев, морфологически подобное чешуе луковицы, выполняет ее функцию. К концу первого периода вегетации, ко времени, формируются еще 1—2 типичных чешуи, относящихся к формации низовых листьев. Таким образом, чешуи материнской луковицы растений, выращиваемых из семян, имеют двойное происхождение — это основания срединных листьев прикорневой розетки и типичные чешуи.

Система главного корня развивается слабо, и жизнедеятельность ее продолжается недолго — 1—1,5 мес. В дальнейшем корневая система представлена только придаточными корнями с хорошо выраженной контрактильной зоной. Благодаря образованию последней происходит втягивание луковицы в почву, где она перезимовывает.

На 2-й год жизни сеянца возобновление моноподиальное: верхушечная почка луковицы — вегетивной части главного побега — развивается в репродуктивную часть, которая у большинства видов имеет неполный цикл

развития (репродуктивные органы не образуются). В середине лета 2-го года жизни в пазухе верхней чешуи луковицы закладывается почка возобновления. Она развивается в дочернюю луковицу, которая таким образом является вегетативной частью побега 2-го порядка. Верхушечная почка этой луковицы к осени 2-го года развивается в зачаток репродуктивной части, сформированной, однако, не полностью: он несет лишь часть зачатков срединных листьев. В таком состоянии растение уходит под зиму.

Растения вступают в фазу цветения обычно на 3-й год после посева [2, с.3]. Возобновление в этом году симподиальное. При наступлении весны луковица главного побега и отходящие от ее донца придаточные корни постепенно отмирают. Одновременно с этим процессом происходит развитие упомянутого побега возобновления 2-го порядка, у луковицы которого формируются собственные придаточные корни, а также завершается образование метамеров репродуктивной части. В Северо-Западных районах России в июне у побегов 2-го порядка начинается формирование цветков, а в августе — сентябре они цветут.

Формирование бульбилл, развитие которых свойственно ряду видов этой группы лилий, начинается в фазу бутонизации побега и заканчивается спустя 2—2,5 мес. Зрелые бульбиллы в зависимости от вида лилий имеют 3—7 чешуй и 1—2 зачатка срединных листьев.

Продолжительность жизненно-

го цикла лилий рассматриваемой группы варьирует в широких пределах, но у ряда видов она невелика [2]. Так, у л.карликовой, л.Буша, л.мозолистой и др. через 4—6 лет после посева семян наступает сенильный период, который выражается в сокращении числа чешуй и придаточных корней у луковиц, уменьшении размеров репродуктивной части, прекращении образования цветков и др. и завершается отмиранием растений.

В данной статье излагаются результаты экспериментального исследования онтогенетического морфогенеза вегетативных органов стерильных растений триплоидной формы л.тигровой, в ы р а щ е н н ы х и з б у л ь б и л л . Анализируются также материалы о зависимости между дислокацией бульбилл в пределах побега и особенностями развития выращенных из них растений. Сведения такого рода в литературе отсутствуют, а вместе с тем, несомненно, представляют интерес в теоретическом, методическом и практическом отношениях.

Экспериментальная работа проводилась в течение 9 лет (1973—1981 гг.) в питомнике Дендрологического сада им. Р.И. Шредера при кафедре ботаники Тимирязевской академии на основе методических разработок автора [6]. Из-за ограниченного объема статьи в ней приводятся материалы только за первые 2 года жизни растений — от прорастания бульбилл до вступления растений в репродуктивный период. Дальнейшие этапы развития, включая сенильный период, пред-

полагается изложить в одном из следующих номеров журнала.

### Экспериментальная часть

#### *Характеристика исходного материала и используемая терминология*

Исходным материалом для исследования послужили бульбиллы, собранные с 2 генетических однородных стерильных растений (выращенных из бульбилл одной особи). Растения находились в возрасте 4 лет и цвели в 1-й раз.

У каждого из этих растений развит один неветвящийся побег (характерная особенность л.тигровой). Его вегетативная часть — луковица — состоит из донца и отходящих от него белых мясистых чешуй (формация низовых листьев); кроющие сухие чешуи не образуются.

Репродуктивная часть побега (около 140 см в длину) представлена стеблем с длинными междоузлиями, который несет сидячие узколанцетные листья (срединная формация). Число листьев до соцветия 85 и 87. В пазухах первых 25—27 листьев почки спящие (нулевая зона). Почки в пазухах большинства из 18—20 листьев, расположенных выше, также остаются спящими, лишь в пазухах 6—8 из них (что составляет около 35%) развиваются бульбиллы, при этом закономерности в их дислокации в пределах зоны нет (I зона). В пазухе каждого из следующих за ними 30—32 листьев (II зона) сформированы бульбиллы, но у 20—22 нижних листьев они одиночные, у 8—10 ближайших к соцветию — коллатеральные (по 2—3 в пазухе листа). В

области соцветия (III зона) почки биколлатеральные — в пазухе каждого из 5—6 листьев (верховая формация) наряду с цветком непосредственно под его цветоножкой развиваются 2—3 коллатерально расположенные бульбиллы.

В дальнейшем, в процессе исследования, выяснено, что аналогичная закономерность в чередовании перечисленных зон репродуктивной части побега (нулевая, I, II и III) со свойственными им особенностями развития пазушных почек характерна для всех особей и остается неизменной на протяжении жизненного цикла. Однако с увеличением возраста растений у побегов возобновления, порядок которых возрастает, общее число листьев репродуктивной части изменяется так же, как и число листьев в пределах каждой из зон и число одиночных и коллатеральных бульбилл.

Изучение морфогенеза вегетативных органов л.тигровой проводили как на растениях, выращенных из бульбилл, собранных с 2 исходных растений, так и в основном на их вегетативном потомстве — растениях, выращиваемых ежегодно из бульбилл, образующихся у побегов очередных генераций. Таким образом, число генетически однородных растений, находящихся в работе, было неограниченно большим (38 семей), что расширяло возможности исследования.

Созревание бульбилл в пределах побега, а затем их опадение происходят в акропетальной очередности. В условиях средней полосы России этот процесс растянут

во времени. Он начинается в конце августа или в I декаде сентября и продолжается часто до конца октября, когда опадают бульби́ллы, формирующиеся в пазухах верховых листьев побега (в области соцветия).

К концу августа первые 35—40 бульби́лл достигают зрелости, что выражается в достижении ими предельного размера (около 1 см в длину и в диаметре) и образовании 2—3 зачатков придаточных корней (табл. I, рис. 1). Размеры следующих за ними 12—18 бульби́лл в это время около 0,5 см, а в области соцветия — 0,3 см. При посадке бульби́лл в грунт в конце августа одни из них, созревающие в первую очередь, трогаются в рост в сентябре — октябре, другие — позже или остаются в состоянии покоя до начала апреля.

Вне зависимости от начала развития бульби́лл период со времени их посадки осенью текущего года и до начала мая следующего (около 8 мес) мы принимаем за 1-й год жизни растений. Второй и следующие годы жизни начинаются и заканчиваются в мае соответственно текущего и следующего за ним года.

Нумерация бульби́лл, принятая в работе, не имеет прямой связи с порядковыми номерами листьев репродуктивной части побега вследствие того, что в пазухах листьев ее нижней зоны (нулевая зона) бульби́ллы не образуются. К тому же число листьев нулевой зоны зависит от строения репродуктивной части побега очередного порядка, которое изменяется с возрастом растения очень зна-

чительно (так, у растений 2-го года жизни насчитывается 7—14 листьев нулевой зоны, у растений старшего возраста — 25 и более).

В работе использовали для посадки одиночные бульби́ллы, образующиеся в пазухах листьев I и II зон репродуктивной части побегов (реже брали также срединные бульби́ллы из коллатеральных групп II и III зон). Они получали порядковые номера, начиная с № 1 (первая бульби́лла, образовавшаяся в I зоне) и далее в очередной последовательности — № 2, 3 и т.д. Совокупность бульби́лл одного побега обозначали термином «семья», который сохраняли также и за выросшими из них растениями.

Побег, развивающийся из бульби́ллы, для удобства описания рассматривали как побег 1-го порядка, или главный побег. Исхода из этого бульби́лла и формирующаяся из нее луковича являются его вегетативной частью, из верхушечной почки которой развивается репродуктивная часть.

### Результаты экспериментальной работы

Бульби́ллы, развившиеся в пазухах листьев репродуктивной части побега, были собраны у каждого растения в акропетальной последовательности в конце августа. В день сбора их высадили (при сохранении той же очередности) по семьям как в ящики, установленные в открытом грунте, так и непосредственно на гряды открытого грунта. В середине октября (до наступления отрицательных температур) ящики внёс-

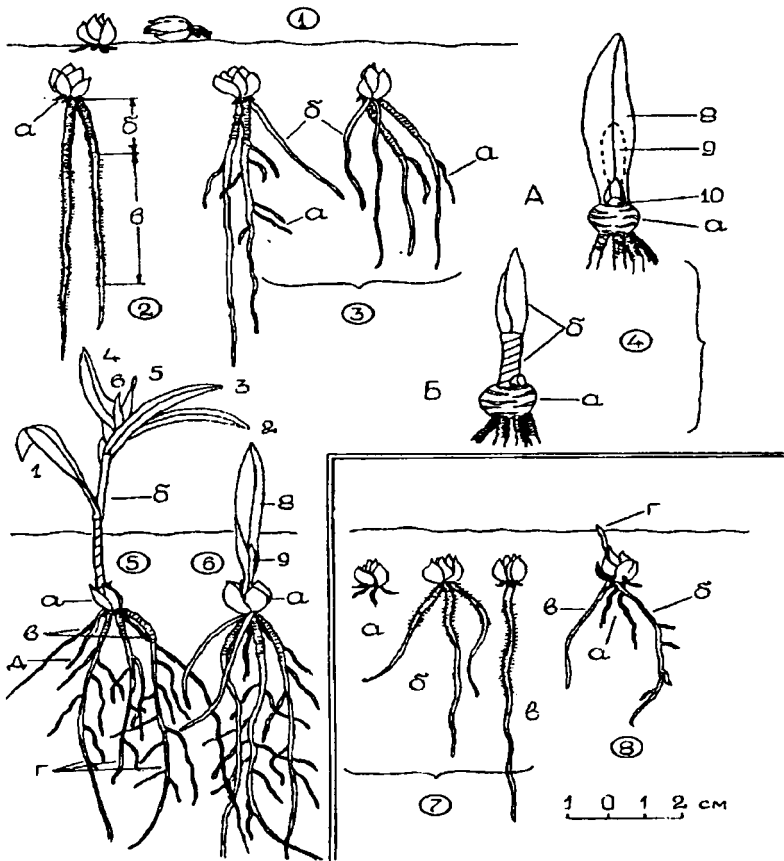


Табл. I. Первый год жизни растений (рис. 1—6 — растения, выращенные в теплице; рис. 7—8 — в открытом грунте).

- 1 — Внешний вид зрелых бульбилл в конце августа — перед посадкой.
- 2 — Строение растений в конце октября; *a* — остатки отмерших первых придаточных корней; *b* — контракильная зона; *в* — зона корневых волосков.
- 3 — Строение растений в конце ноября; *a* — корень 2-го порядка; *b* — молодые корни 1-го порядка.
- 4 — Строение растений в конце декабря (схемы; увеличено); *A* — растения группы А; *a* — донце с рубцами от 7 удаленных чешуй; 8—10 — порядковые номера срединных листьев прикорневой розетки; *B* — растение группы Б; *a* — донце с почкой возобновления; *b* — зачаток репродуктивной части (1-е междоузлие здесь и на рис. 5 заштриховано).
- 5 — Строение растения группы Б в конце I декады мая; *a*, *b* — соответственно вегетативная (бульбилла) и репродуктивная части главного побега (1—6 — порядковые номера срединных листьев); *в* — отмершие корни; *г* — взрослые ветвящиеся корни; *д* — молодой корень.
- 6 — Строение вегетативной части главного побега растения группы А в конце I декады мая; *a* — чешуй бульбицеллы; 8—9 — порядковые номера срединных листьев прикорневой розетки.
- 7 — Строение растений в конце октября (см. текст).
- 8 — Строение перезимовавших растений в середине апреля; *a* — остатки 2 отмерших корней, образовавшихся в октябре; *b* — перезимовавший корень в фазе начала ветвления; *в* — корень, образовавшийся в апреле; *г* — зачаток 1-го срединного листа, выходящий на поверхность.

ли в теплицу и в течение зимы содержали при температуре 10—15°С. В течение 1-го года жизни (с конца августа до начала мая) вели наблюдения за особенностями развития растений и в теплице, и в открытом грунте. Для каждого описания выкапывали не менее 10 растений в последовательности, принятой при посадке бульбила. Рисунки относятся к растениям, выбранным в качестве модельных.

*Первый год жизни растений в условиях теплицы* (приводятся данные для растений семьи № 25). В течение осенне-зимнего периода было сделано 6 описаний (табл. I, 1—6).

Первое описание проведено в конце октября — по прошествии 2 мес после посадки бульбила (табл. I, 2).

Бульбила (порядковые номера 1—10) имели те же размеры, что были им свойственны при посадке (длина и диаметр около 1 см). Число чешуй увеличилось на одну: от короткого донца (длина и диаметр около 0,2 см, длина междоузлия — около 0,1 см) отходят 7 типичных чешуй. Они выпуклые, широкие, с заостренной верхушкой и мясистые. От 1-й чешуи к 7-й их длина, ширина и толщина постепенно уменьшаются (соответственно от 1,1 до 0,7 см, от 0,7 до 0,4 и от 0,2 до 0,15 см). Две наружные чешуи темно-фиолетовые с красноватым оттенком, 2 следующие — бледно-зеленовато-фиолетовые, последующие 3 — белые. Последняя (8-я) чешуя имеет характерные отличия от предшествующих. Она узкая (длина 0,5 см, ширина 0,15 см), плоская,

тонкая, желтоватая. Зачаток 9-й чешуи (0,03 см в длину), имеющий вид округлого колпачка, плотно прикрывает конус нарастания.

В области корневой системы произошли заметные изменения. Зачатки 2—3 придаточных корней, образовавшихся у бульбила при нахождении их на материнском растении, отмирают или уже отмерли, не тронувшись в рост (а). Их легко отличить от зачатков вновь образующихся корней по антоциановому окрашиванию и малой длине (0,3—0,4 см).

В течение 2 мес, прошедших после посадки, у бульбила развились 1—2 крупных придаточных корней (10—11 см в длину и 0,2—0,3 см в диаметре) с хорошо выраженной контрактильной зоной до 2 см в длину (б). Ниже этой зоны корни по длине 4—6 см густо покрыты корневыми волосками (в), которые прочно удерживают комочки почвы, образующие плотный чехол вокруг корня.

Второе описание, проведенное в конце ноября — через 3 мес после посадки, показало ряд изменений в строении бульбила (порядковые номера 11—22; табл. I, 3).

Несмотря на то, что длина и толщина чешуй остаются прежними, диаметр бульбила вследствие отклонения наружных чешуй в стороны увеличивается до 1,3 см. Первая чешуя отмирает: становится коричневой, тонкой, сморщенной, при этом ее основание в нескольких местах отстает от донца. Восьмая чешуя преобразуется в зачаток срединного листа: ее длина увеличивается до 0,7 см, и



происходит дифференциация на короткое (0,15 см) основание и ланцетную пластинку, края которой сомкнуты. Подобным образом формируется зачаток 9-го листа; зачаток 10-го — имеет вид округлого колпачка 0,03 см в длину.

Продолжается развитие корневой системы. Поверхность двух первых корней, развившихся в октябре, приобретает желтоватую окраску (отмирает ризодерма, и покровной тканью становится экзодерма, стенки клеток которой опробковывают); появляются первые корни 2-го порядка (а). Новообразующиеся корни 1-го порядка (б) находятся на ранних этапах развития — их длина не превышает 7 см, поверхность гладкая, белая, корневые волоски только появляются.

Третье описание проведено в конце декабря — через 4 мес после посадки бульбилл (порядковые номера 21—30, табл. I, 4).

В процессе описания были выявлены 2 группы растений, развитие которых шло разными путями. Большинство из них находилось в вегетативном состоянии (группа А), у некоторых образовался зачаток репродуктивной части главного побега (группа Б).

*Группа А* (табл. I, 4-А). Размеры донца не изменились (0,2 см). Остатки отмершей 1-й чешуи бульбиллы еще сохранились; 2—7-я чешуи вполне здоровые, мясистые, размеры их остались прежними. У зачатков 8-го и 9-го срединных листьев длина пластинки увеличилась до 0,9 и 0,7 см; зачаток 10-го листа, по-прежнему, имеет

вид колпачка. Длина 3—4 развивающихся корней возросла незначительно — до 12,5 см.

*Группа Б* (табл. I, 4-Б). У бульбилл 1-я чешуя отмерла и разрушилась полностью; 2—7-я чешуи живые, мясистые. В пазухе последней 7-й чешуи сформирована почка возобновления (0,1 см в длину) с 3 зачатками чешуи. Она находится непосредственно около основания зачатка репродуктивной части главного побега, который начинается с удлиненного 1-го междоузлия (0,3 см в длину), заканчивающегося округло-конической почкой с 3—6 зачатками срединных листьев (0,7—0,05 см в длину).

Таким образом, у растений группы А формируется луковичка — вегетативная часть главного побега, донце которой, кроме чешуи бульбиллы, несет зачатки 3 срединных листьев прикорневой розетки. У растений группы Б вегетативная часть главного побега представлена только исходной бульбиллой, в пазухе последней чешуи которой сформирована почка возобновления. Верхушечная почка бульбиллы развивается в зачаток репродуктивной части.

Четвертое описание проведено в середине февраля — через 4,5 мес после посадки бульбилл (порядковые номера 31—40).

Изменения в строении главного побега растений как группы А, так и группы Б незначительные: несколько увеличались размеры зачатков срединных листьев. Два первых корня, образовавшихся к концу октября и обеспечивавших

развитие растений в течение первых месяцев после посадки бульбилл, отмирают (продолжительность жизни около 4 мес); их предельная длина 13,5—17,5 см; число корней 2-го порядка не более 5. Всаживание почвенных растворов осуществляют 2 следующих за ними корней; появляются зачатки 1—2 новых придаточных корней (0,5—0,15 см в длину).

Поскольку растения полностью находятся в почве и фотосинтезирующие органы у них еще не развиты, описанные выше процессы заложения и развития зачатков листьев, а также корней проходят исключительно за счет использования запасных веществ, содержащихся в чешуях бульбилл, и жизнедеятельности новообразующихся придаточных корней, всасывающих почвенные растворы.

Пятое описание проведено в середине апреля — через 7,5 мес после посадки бульбилл (порядковые номера 41—50).

К этому времени на поверхности почвы появились: у растений группы А — первый срединный лист прикорневой розетки с развернувшейся узколанцетной пластинкой (6—7 см в длину), т.е. растения вступили в фазу 1-го листа; у растений группы Б — верхушечная почка репродуктивной части с крупными зачатками неразвернувшихся срединных листьев. Энергично развиваются 2—3 молодых придаточных корней. В этом состоянии растения были высажены в грунт.

Шестое описание проведено в начале I декады мая — через 8 мес после посадки бульбилл (порядковые номера 51—60).

Наиболее крупные особи из группы Б находятся в фазе 6-го листа (табл. 1, 5). Диаметр луковицы, представленной бульбиллой, сократился до 0,5—0,6 см, т.е. почти вдвое (а). Из 7 чешуй бульбиллы 1-я отмерла и разрушилась, 2-я — отмирает, остальные 5 чешуй по-прежнему белые, но уже не мясистые: в результате оттока запасных веществ к растущим органам они стали тонкими, почти прозрачными.

От донца бульбиллы отходят 6 корней, из которых 2 первых отмерли и по значительной длине разрушились (в); 3 взрослых корня (г), следующих за ними (7—10 см в длину), слабо ветвятся и имеют контрактильную зону около 1,5 см в длину; последний 6-й корень (д) представлен зачатком около 3 см в длину.

Стебель репродуктивной части побега (б) около 7 см в длину и 0,2 см в диаметре. Он несет 6 развернувшихся листьев. Первое междоузлие (до 4,0 см в длину) почти полностью погружено в почву, 2-е (2,5 см в длину) — находится над ее поверхностью; последующие — очень короткие (0,1—0,2 см), в связи с чем листья, разошедшиеся в стороны, образуют султан (длина 1-го и 2-го листьев — 5,0 и 4,0 см).

Ряд растений, также относящихся к группе Б, отстают в развитии и целиком еще находятся в почве. Все 7 чешуй бульбиллы у них живые. Репродуктивная часть побега представлена зачатком (длина стебля — 1,5 см, диаметр — 0,2 см; длина 1-го междоузлия — 0,5 см). В пазухе последней (7-й) чешуи бульбиллы сформирована

почка возобновления (иногда 2 коллатеральные), прижатая к стеблю зачатка репродуктивной части. Заостренный кончик верхушечной почки репродуктивной части продвигается между расходящимися под его напором чешуями.

Основание бульбила растений группы Б находится в почве на глубине около 3 см.

В табл. I, 6 показано растение из группы А, вступившее в фазу 1-го срединного листа прикорневой розетки (обозначен № 8).

*Первый год жизни растений в условиях открытого грунта* (приводятся данные для растений семьи № 13; табл. I, 7 и 8). В связи с тем, что большая часть 1-го года жизни растений приходится на зимний период, число описаний ограничено одним осенним и двумя весенними. Сроки этих описаний те же, что и для растений, выращиваемых в теплице.

Первое описание проведено в конце октября — через 2 месяца после посадки (табл. I, 7). Строение бульбила (порядковые номера 1—15) не отличалось от такового у бульбила, растущих в условиях теплицы. В равной мере это относится и к 2—3 первым придаточным корням, отмершим в зачаточном состоянии. Однако относительно низкие температуры во 2-й половине октября (когда растения в ящиках уже находились в теплице) замедлили темп развития вновь образующихся 1—3 (реже 4—5) придаточных корней. У одних растений молодые корни имели лишь 0,5 см в длину (а), у большинства — 4—7 (б); исключение составляли не-

сколько растений с одиночным корнем до 9,5 см в длину (в). У более крупных корней сформированы корневые волоски по длине 1,5—3,5 см; контрактильной зоны еще нет. Все корни неветвящиеся.

Второе описание проведено в середине апреля — через 7,5 мес после посадки бульбила (порядковые номера 16—50). В табл. I, 8 изображено растение, строение которого характерно для преобладающего большинства. В течение зимы 2 первых корня, развившихся к концу октября (а), отмерли, 3-й корень (7 см в длину) перезимовал и ветвится (б). Идет формирование 2 молодых корней (в). Так как геофилизация еще не началась, основание бульбила находится на глубине посадки — 2 см. От донца бульбила отходят 7 чешуй и 2 зачатка срединных листьев прикорневой розетки. Первая чешуя отмерла (на рис. 8 она показана черным); от 2-й к 7-й чешуе их длина немного возрастает (до 1,2 см), ширина уменьшается (от 0,8 до 0,4 см). Зачаток 1-го листа прикорневой розетки появился на поверхности почвы. Он представлен желтовато-зеленой чешуей (1,4 см в длину), свернутой в заостренную трубку; дифференциация на основание и пластинку еще не началась.

К концу апреля, т.е. по прошествии 15 дней после предыдущего описания, у корней с отмершей верхушкой идет интенсивное ветвление до 2-го порядка и образуется контрактильная зона; молодые корни (1—2) развиваются медленно, их длина не превышает 3 см. Глу-

бина расположения донца бульби́лл в почве — 2,8—3,5 см, что указывает на начавшуюся геофилизацию.

Размеры донца бульби́лл остаются прежними — длина и диаметр около 0,3 см. Из 7 чешуй исходной бульби́ллы 1—2 первые отмирают. В жизнедеятельном состоянии находятся 5—6 чешуй, из которых 4 первые красно-фиолетовые с обеих сторон, 1—2 внутренние — окрашены слабо и только с наружной стороны. Число зачатков срединных листьев прикорневой розетки возрастает до 3—4. Из них первый зачаток, вышедший на поверхность почвы (3,7—5,7 см в длину), остается свернутым в трубку, но у него уже отчетливо различимы основание и пластинка.

### Второй год жизни растений

С начала 2-го года (первые числа мая) и на протяжении последующих лет растения всех изучаемых семей произрастали в открытом грунте. Ниже приводится описание репродуктивных и вегетативных особей, относящихся к семьям № 1, 6 и 7.

*Репродуктивные растения (группа Б).* В текущем году сделано 2 описания (табл. II, 1 и 2).

Первое описание проведено в конце августа (табл. II, 1) — через 4 мес после начала фазы отрастания. У вегетативной части главного побега, представленной бульби́ллой, имелось 6 чешуй, из которых 4 отмерли (а) и 2 живые, мясистые (б).

В пазухе верхней (6-й) чешуи сформирован боковой побег — луковица возобновления 2-го по-

рядка (в). В процессе ее развития главный побег постепенно смещается вбок.

Репродуктивная часть главного побега (з) имеет неполный цикл развития: верхушечная почка находится в вегетативном состоянии. Размеры стебля репродуктивной части невелики — 37 см в длину при диаметре 0,2 см. Число листьев до верхушечной почки — 18. Их форма в акропетальном направлении изменяется от узколанцетной до линейно-ланцетной, длина — от 6 до 10,5 см, ширина — от 1 до 1,2 см. В пазухах 1—13-го листьев почки спящие — это нулевая зона побега, в пазухах 5 верхних (14—18-го) сформированы одиночные бульби́ллы (1,0—0,5 см в длину) — I зона (у других растений данной семьи число бульби́лл в пазухах листьев I зоны варьирует от 4 до 11).

Длина 1-го междоузлия репродуктивной части (д) — 3,5 см. На его нижнем участке, который находится в пределах луковицы 2-го порядка, расположено 4 яруса придаточных корней (е). Число корней в пределах яруса колеблется от 2 до 4. Это короткие, тонкие (до 4,5 см в длину при диаметре 0,1 см), слабоветвящиеся всасывающие корни, снабжающие почвенными растворами репродуктивную часть. Некоторые из них проникают в почву, проходя между чешуями луковицы 2-го порядка.

Все придаточные корни луковицы главного побега, образование которых началось в октябре 1-го года жизни растений и продолжалось весной 2-го года, у большинства особей отмерли и разруши-

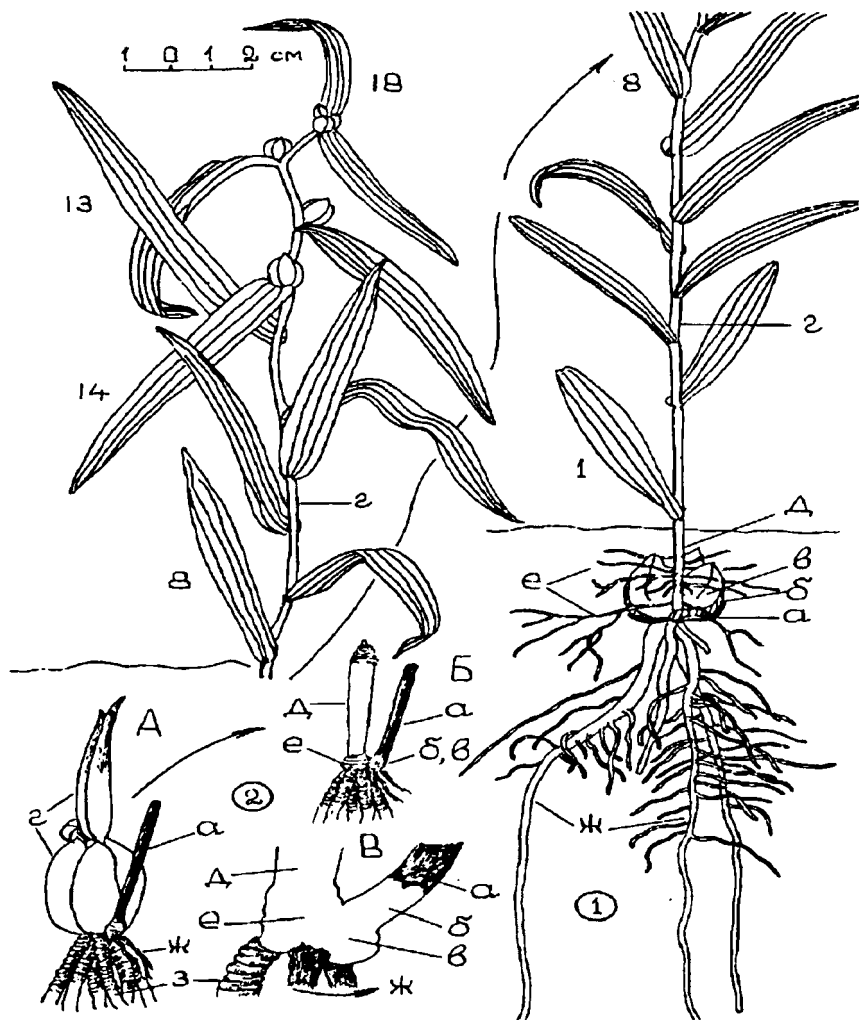


Табл. II. Второй год жизни репродуктивных растений (группа Б).

1 — Строение растений в конце августа; а, б — соответственно отмершие (показаны черным) и живые (заштрихованы) чешуй луковицы главного побега; в — луковица возобновления 2-го порядка; г — репродуктивная часть главного побега (1—18 — порядковые номера пистьев); д, е — соответственно 1-е междуузле репродуктивной части и придаточные корни на его нижнем участке; ж — придаточные корни луковицы 2-го порядка.

2 — Строение растений в середине апреля (черным показаны отмершие ткани); А — внешний вид; Б — стебель побега 2-го порядка после удаления чешуй луковицы и зачатков листьев репродуктивной части; В — продольный разрез основания стебля репродуктивной части (а, б) и донца (в) главного побега и соответственно побега 2-го порядка (д, е), увеличено; ж — остатки отмерших корней луковицы главного побега; з — придаточные корни луковицы побега 2-го порядка.

лись. К концу августа 2-го года сформировалась корневая система луковицы 2-го порядка (ж). Три корня имеют 14—18 см в длину, 2 корня, находящихся в начале развития, — 1,5—5,0 см.

Второе описание репродуктивных растений проведено в конце 2-го года жизни — в середине апреля, т.е. через 12 мес после начала фазы отрастания (табл. II, 2—А, Б, В).

Внешний вид растения изображен в табл. II, 2. В течение зимы 2-го года репродуктивная часть главного побега отмерла. Ее надземный участок отпал и в основном разрушился. Отмершее 1-е междоузлие этой части, находящееся в почве (а), сохранилось. Ткани его основания так же, как и донца луковицы главного побега, еще живые (Б, б, в). В табл. II, 2-А показано смещение главного побега вбок, произошедшее под напором развившейся луковицы побега 2-го порядка, занявшей вертикальное положение. Особенно четко это смещение заметно в позициях 2-Б и 2-В.

Побег 2-го порядка (табл. II, 2-А, з) представлен вегетативной частью в виде довольно крупной цилиндрической луковицы и репродуктивной, тесно сомкнутые зачатки срединных листьев которой возвышаются над луковицей. От донца луковицы отходят продолговато-эллиптические мясистые чешуи; последняя чешуя, находящаяся перед зачатком репродуктивной части, узколанцетная и тонкая, видна снаружи луковицы в виде загибающегося книзу язычка.

У луковицы развито 6 крупных

ветвящихся придаточных корней (э), развившихся в течение предыдущего периода вегетации и перезимовавших; контрактильная зона корней — 3—3,5 см в длину. Основание луковицы расположено в почве на глубине 9,5 см, что указывает на активно проходящий процесс геофилизации. В середине апреля побег 2-го порядка полностью погружен в почву (А), но уже спустя 10—12 дней (в конце апреля) верхушка репродуктивной части (кончики листьев, плотно охватывающих друг друга) появляется на поверхности почвы — наступает фаза отрастания.

В табл. II, Б показано строение стебля побега 2-го порядка (чешуи луковицы и зачатки срединных листьев репродуктивной части удалены). Стебель вегетативной части — донце (е) длиной около 0,5 см покрыто рубцами от удаленных чешуй. Далее следует 1-е междоузлие репродуктивной части (д) до 3 см в длину при диаметре 0,5 см. Верхняя часть стебля имеет очень короткие междоузлия — по длине 0,8 см расположены 44 зачатка срединных листьев, длина которых в акропетальном направлении изменяется от 4,5 до 0,1 см. Несмотря на то, что зачатки листьев находятся в почве, верхушка наружных — уже зеленая.

*Вегетативные растения (группа А).* В текущем году сделано 3 описания (табл. III, 1—3).

Первое описание проведено в конце августа — через 4 мес после начала фазы отрастания.

У растения, представленного в табл. III, 1, развиты вегетативная

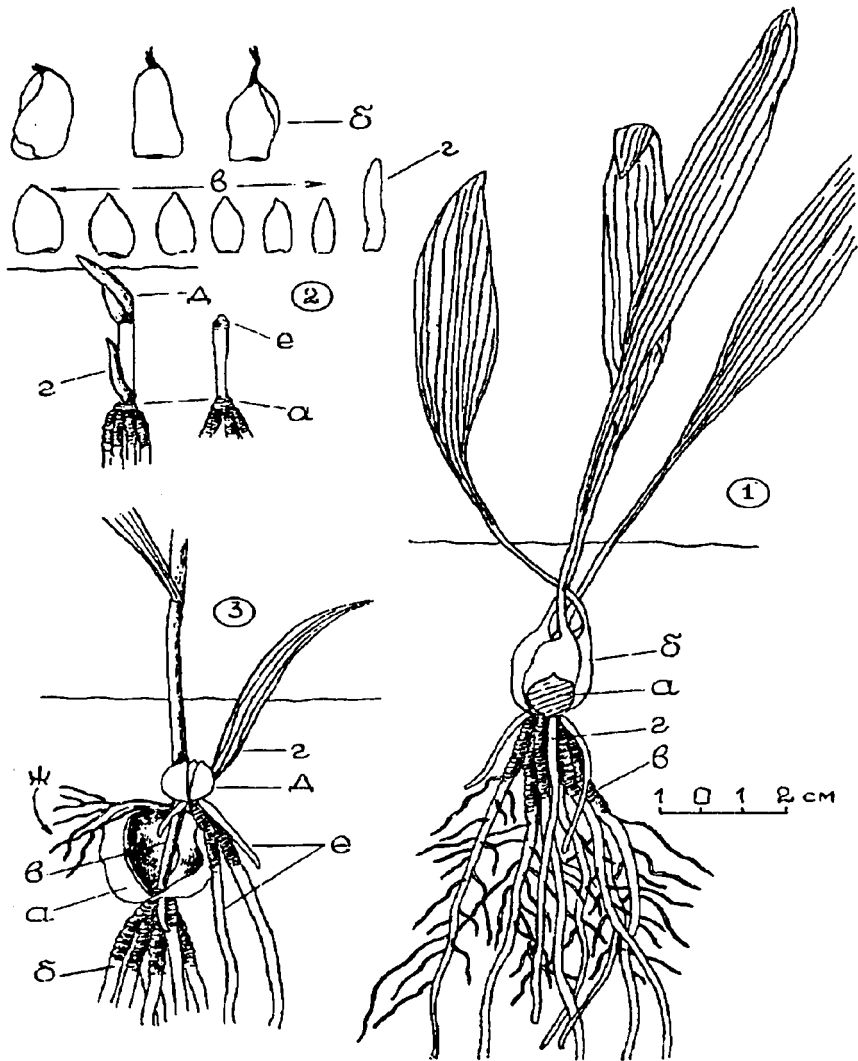


Табл. III. Второй год жизни вегетативных растений (группа А).

1 — Строение растений в конце августа; *a* — последняя чешуя исходной бульбицы (заштрихована); *b* — мясистые чешуевидные основания средних листьев; *z*, *z* — соответственно взрослые и молодые придаточные корни.

2 — Строение растений в середине апреля; *a* — донце луковицы; *b* — мясистые чешуевидные основания средних листьев; *z* — типичные мясистые чешуи; *z* — удлинённая тонкая чешуя у основания 1-го междоузлия репродуктивной части; *d* — верхушечная почка; *e* — короткое междоузлие в области верхушечной почки.

3 — Строение растения № 37 в конце августа; *a*, *b* — соответственно луковица главного побега и ее придаточные корни; *z* — 1-е междоузлие репродуктивной части; *z* — 1-й средний лист; *d*, *e* — соответственно бульбица возобновления и ее придаточные корни.

часть главного побега и придаточные корни. Вегетативная часть представлена рыхлой цилиндрической луковицей смешанного типа, состоящей из донца и отходящих от него типичных чешуй и чешуевидных оснований срединных листьев прикорневой розетки.

Размеры стебля донца очень невелики, хотя со времени посадки бульбилл в предыдущем году они и увеличились вдвое, достигнув 0,4 см в длину и в диаметре.

Из 7 чешуй исходной бульбиллы первые 6 отмерли и полностью разрушились. Последняя верхняя чешуя белая, мясистая (1,5 см в длину и 1 см в ширину), является наружной чешуей луковицы (*a*). За ней в очередном порядке следуют 4 срединных листа, образующих прикорневую розетку. Срединные листья черешчатые, с узколанцетной пластинкой (10—14 см в длину и 2 см в ширину), тонким (0,2 см) черешком и продолговато-эллиптическим, выпуклым, белым, мясистым основанием (*b*); жилкование дуговидное, четко выраженное. Под прикрытием незамкнутых чешуевидных оснований срединных листьев, конутри, расположены снова 7 типичных чешуй, находящихся на ранних этапах развития и имеющих небольшие размеры. Вследствие этого в конце августа внешний облик луковицы создают чешуевидные основания срединных листьев.

Корневая система состоит из 6 взрослых придаточных корней (*a*) и 3 новообразующихся (*z*), тесно расположенных в виде пучка. Взрослые корни (до 16 см в длину при диаметре 0,3 см) ветвятся до

2-го порядка и имеют хорошо выраженную контрактильную зону. В результате геофилизации основание луковицы находится на глубине 6 см.

Второе описание проведено в конце октября — через 6 мес после начала фазы отрастания.

В октябре верхушечная почка главного побега развивается в зачаток репродуктивной части, в связи с чем структура его вегетативной части (луковицы) фиксируется.

Первое междоузлие зачатка репродуктивной части (0,5 см в длину) несет верхушечную почку с 16 зачатками листьев, наружные из которых плотно охватывают внутренние и полностью их закрывают. Внутренние чешуи значительно уже наружных и расположены черепитчато.

Третье описание проведено в конце 2-го года жизни растений — в середине апреля, т.е. через 12 мес после начала фазы отрастания (табл. III, 2).

В пределах семьи структура луковицы главного побега варьирует — в зависимости от особи она состоит из 13—18 метамеров. Длина и диаметр донца остаются прежними — 0,4 см (*a*). Первые 6—7 чешуй бульбиллы отмерли и полностью разрушились, однако установить их число еще можно, так как листовые рубцы хорошо заметны. За ними следуют 3—4 мясистых чешуевидных основания срединных листьев прикорневой розетки (*b*), пластинка и черешок которых отмерли. Верхушка оснований заканчивается остатками отмершего черешка или, если он разрушился, выемкой с



подсохшим краем. Затем ковнутри луковицы расположены 5—6 типичных мясистых чешуй (в), размеры которых уменьшаются в центростремительном направлении; последняя чешуя (6-я или 7-я) удлинённая, узкая и тонкая (з), расположена при основании 1-го междоузлия репродуктивной части.

У зачатка репродуктивной части удлинено только 1-е междоузлие (2,5 см), все последующие тесно сближены в области верхушечной почки (д) и их длина не превышает 0,2 см (е). Число зачатков срединных листьев, входящих в состав верхушечной почки, различное и находится в прямой зависимости от числа и размеров мясистых чешуй луковицы. Так, у растений с крупной луковицей формируется до 26 зачатков, с небольшой — 19—20. Таким образом, в описываемый период, длившийся с конца октября до середины апреля, несмотря на низкие температуры, происходит удлинение 1-го междоузлия от 0,5 до 2,5 см, а также продолжается заложение зачатков срединных листьев верхушечной почки (длина 1-го зачатка 2,5 см, последнего — 0,02 см).

На поверхности почвы верхушечная почка появляется 28—30 апреля.

#### **Зависимость между дислокацией бульбилл в пределах побега и особенностями развития выращенных из них растений 2-го года жизни**

В качестве модельного был взят побег 4-летнего растения, выращенного из бульбиллы № 10. На

его репродуктивной части было 85 листьев, при этом в нулевой зоне насчитывалось 27, в I — 20, во II — 33 и в III — 5 листьев. Таким образом, в нулевую зону входили листья с 1-го по 27-й, в I — с 28-го по 47-й, во II — с 48-го по 80-й и в III — с 81-го по 85-й.

В конце августа, когда побег находился в фазе цветения, с него собрали в акропетальной последовательности 46 бульбилл, которые высадили в грунт сразу после сбора в той же очередности. Эти бульбиллы сформировались в пазухах листьев I и II зон побега; бульбиллы III зоны в опыте не использовали, так как они еще не достигли зрелости (размеры их были малы; зачатки придаточных корней не образовались).

Выросшие из бульбилл 46 растений составили семью № 10. В конце августа 2-го года жизни все растения этой семьи были выкопаны и описаны. Сравнительный морфологический анализ показал, что из 46 растений 20 были вегетативными — они находились в состоянии прикорневой розетки (группа А), у остальных 26 растений образовалась репродуктивная часть главного побега с неполным циклом развития (группа Б).

Из 20 вегетативных растений 13 развились из бульбилл I зоны побега (№ 1—13), остальные 7 — из бульбилл II зоны (№ 18, 20, 35, 39, 43, 45, 46). Следует подчеркнуть, что 4 последние бульбиллы сформировались в пазухах верхних листьев II зоны (листья № 74, 77, 79, 80), при этом 2 из них — непосредственно перед соцветием.

**Строение вегетативных (группа А) и репродуктивных (группа Б)  
растений семьи № 10 в конце августа 2-го года жизни  
(средние данные; в скобках — диапазон колебаний)**

Показатель	Группа А	Группа Б
Число растений	20	26
Вегетативная часть главного побега (луковица):		
длина, см	2,5 (1,8—3,2)	2,7 (2,3—3,2)
диаметр, см	2,1 (1,8—2,5)	2,4 (2,1—2,8)
число отмерших чешуй	4,1	3,8
» живых чешуй	2,9 (1,0—6,0)	3,2 (2,0—5,0)
» срединных листьев прикорневой розетки	3,5 (2—5)	Нет
число внутренних чешуй	12 (10—15)	»
всего чешуй (низовых листьев)	19	7
» метамеров лукавницы	22,5	7
донце лукавницы:		
длина, см	0,5	0,3
диаметр, см	0,5	0,3
длина наибольшего срединного листа (основание, черешок и пластинка), см	22 (18—25,5)	Нет
Луковица побега 2-го порядка:		
число чешуй	Нет	16 (15—18)
Репродуктивная часть главного побега:		
длина стебля, см	»	38 (31—46)
диаметр »	»	0,25 (0,2—0,3)
число срединных листьев	»	15 (13—17)
длина наибольшего листа, см	»	10 (9—12,5)
число листьев нулевой зоны	»	5—6
» » I зоны	»	9 (8—10)
» бульбилл	»	9 (7—12)
Придаточные корни:		
число отмирающих корней	2 (1—3)	2 (1—4)
» живых корней	5 (4—6)	6 (5—7)
всего корней	7 (5—10)	8 (7—10)
Глубина расположения основания донца в почве	6,7 (4—8,3)	6,4 (5,5—7)

Все 26 растений, у которых образовалась репродуктивная часть побега, развились из бульбилл II зоны, однако расположенных не подряд (№ 14, 17, 19, 21—34, 35—38, 40—42, 44). Между ними в паузах некоторых листьев находились 7 упомянутых выше бульбилл, развившихся в вегетативные растения — явление, пред-

ставляющее большой интерес, объяснения которому, однако, мы не находим.

Если абстрагироваться от этого отклонения, следует признать наличие следующей тенденции: из бульбилл I зоны на 2-й год после посадки развиваются вегетативные растения, из бульбилл II зоны — репродуктивные.

В таблице приводится характеристика морфологических особенностей главного побега и корневой системы растений групп А и Б на 2-й год жизни.

Несмотря на то, что луковица вегетативных растений содержит в среднем 22,5 метамера, а у репродуктивных растений только 7, размеры ее у последних не только не меньше, но даже немного больше (соответственно длина 2,5 и 2,7 см, диаметр 2,1 и 2,4 см). Это связано с образованием в пазухе верхней чешуи материнской луковицы побега 2-го порядка — луковицы возобновления, в состав которой входят 16 чешуй.

Репродуктивная часть растений группы Б с неполным циклом развития состоит из 13—17 метамеров и размеры ее малы: длина — 31—46 см при диаметре стебля 0,2—0,3 см; число листьев нулевой зоны — 5—6, I зоны — 8—10, число бульбилл в пазухах последних — 7—12.

При всех различиях в структуре побега вегетативных и репродуктивных растений (группы А и Б) строение корневой системы, а также глубина втягивания луковицы в почву у них очень близки (см. табл.).

Для растений группы Б характерно полегание репродуктивной части побега в конце августа 2-го года жизни. В морфологическом аспекте это следствие того, что 1-е междоузлие репродуктивной части длинное, тонкое и гибкое, механические ткани развиты слабо, а одревеснение клеток незначительное или вообще не происходит. Эта конструкция стебля репродуктивной части, на первый

взгляд, как будто бы нерациональная, является важным приспособлением, способствующим удалению бульбилл от материнского растения и их расселению. Репродуктивная часть главного побега дугообразно изгибается под тяжестью сформировавшихся бульбилл, и ее верхний участок ложится на поверхность почвы. У бульбилл, оказавшихся вблизи от поверхности почвы, зачатки придаточных корней начинают расти. В дальнейшем побег разрушается, а бульбиллы развиваются в растения, ведущие самостоятельный образ жизни. Следует отметить, что описанный процесс полегания побега и укоренения бульбилл происходит в конце августа — начале октября, когда бульбиллы еще не потеряли связь с материнским побегом, который находится в жизнедеятельном состоянии. Осенью, когда листья репродуктивной части побега подсыхают, бульбиллы опадают и при этом оказываются лежащими на поверхности почвы на боку или вверх донцем. Как правило, укоренения их не происходит, так как конус нарастания зачатков корней вскоре подсыхает, а затем в течение зимы они отмирают. Весной у перезимовавших бульбилл начинается развитие 2—3 новых придаточных корней, которые вследствие положительного геотропизма растут вертикально вниз и закрепляются в почве. Под влиянием натяжения бульбиллы поворачиваются, занимают нормальное положение (донце внизу) и при образовании у молодых корней контрактильной зоны втягиваются в почву.

Растение, выращенное из бульбицы № 37 семьи № 10 (группа Б), образовавшейся в пазухе 72-го листа (II зона побега), имело весьма своеобразное строение, отличное от типичного, в связи с чем его описание приводится отдельно (табл. III, 3).

Вегетативная часть этого растения — луковича главного побега (длина — 3 см, диаметр — 2,5 см) — имеет 4 крупные мясистые чешуи (а). От ее донца отходят 8 корней (б) с хорошо развитой контрактильной зоной, благодаря деятельности которой основание луковичи находится в почве на глубине 6,5 см.

Длина продуктивной части побега с неполным циклом развития имеет 35 см, диаметр стебля — 0,3 см. Первое междоузлие репродуктивной части (в) относительно короткое (3 см) и целиком находится в луковиче. От первого узла репродуктивной части, расположенного непосредственно над луковичей, отходит первый срединный лист, наполовину погруженный в почву. У других растений этот лист или вообще не развивается, или крайне редуцирован.

Ранее, при описании растений группы Б этой семьи, было отмечено образование луковичи возобновления 2-го порядка в пазухе верхней чешуи материнской луковичи (таблица). Растение № 37 является исключением — луковича возобновления у него не развивалась. Вследствие этого после отмирания осенью репродуктивной части главного побега, а затем его луковичи с придаточными корнями жизненный цикл

растения должен был бы на этом закончиться, ограниченный, таким образом, 2 годами. Однако характерной особенностью этого растения является образование «бульбицы возобновления» (д) в пазухе 1-го листа репродуктивной части, над луковичей. Бульбица крупная (1,5 см в длину и 1,2 см в диаметре) с этиолированными чешуями. Она находится в почве на глубине 3,5 см. От ее донца отходят 2 крупных (15 и 17 см в длину) ветвящихся корни с хорошо выраженной контрактильной зоной и 2 молодых (е). Наличие собственной корневой системы дает бульбице возможность после отмирания материнского растения продолжать его жизнь в качестве партикулы.

Следует отметить также образование 6 специализированных тонких ветвящихся всасывающих корней (5—7 см в длину при диаметре 0,1 см) в верхней части 1-го междоузлия репродуктивной части вблизи узла (ж).

### Заключение

1. Бульбицам не свойствен период покоя. Посаженные в конце августа — в день сбора, они трогаются в рост в I декаде сентября.

При положительных температурах в течение зимы (10—15°С в условиях теплицы) растения проходят этапы морфогенеза вплоть до образования зачатка репродуктивной части, находясь в почве. Первые фотосинтезирующие органы появляются на поверхности спустя 8 мес после посадки — в конце апреля — начале мая. У вегетативных особей — это 1—2

срединных листа прикорневой розетки, у репродуктивных — репродуктивная часть главного побега, представленная длинным 1-м междоузлем, несущим султан из 4—6 листьев.

В открытом грунте, при понижении температуры во 2-й половине октября, темп развития растений замедляется, а затем, при наступлении устойчивых холодов и до начала весны — в течение 5—6 месяцев, они находятся в состоянии относительного покоя. С середины апреля развитие растений продолжается, и в начале мая на поверхности почвы появляются первые фотосинтезирующие органы.

2. Изучение морфогенеза вегетативных органов растений, выращенных из бульбилл одной семьи (собранных с одного побега и, таким образом, генетически однородных), привело к выявлению 2 групп растений (А и Б) с характерными морфологическими особенностями.

Растения группы А в течение 2 первых лет жизни остаются в вегетативном состоянии. У главного побега развивается только вегетативная часть, представленная прикорневой розеткой и луковицей. В состав луковицы входят 6—7 чешуй исходной бульбиллы, за которыми следуют 3—4 мясистых чешуевидных основания срединных листьев прикорневой розетки и 6—7 типичных мясистых чешуй. Структура луковицы фиксируется в октябре 2-го года жизни при формировании из ее верхушечной почки зачатка репродуктивной части. По прошествии зимы, на 3-

й год жизни, этот зачаток развивается в репродуктивную часть главного побега, имеющую неполный цикл развития.

Растения группы Б переходят в репродуктивное состояние в 1-й год жизни. Вегетативная часть главного побега у них представлена только исходной бульбиллой, несущей 6—7 чешуй. В условиях теплицы, через 4 месяца после посадки — в конце декабря, из верхушечной почки бульбиллы формируется зачаток репродуктивной части; в открытом грунте — через 8 месяцев — в конце апреля — начале мая.

Независимо от условий выращивания (теплица, грунт) у растений этой группы в течение периода вегетации 2-го года жизни формируется репродуктивная часть с неполным циклом развития. Для нее характерны небольшие размеры стебля (31—46 см в длину и 0,2—0,3 см в диаметре) и немногочисленные листья (13—17). В пазухах верхних листьев развивается от 5 до 12 бульбилл.

3. Корневая система растений, развивающихся из бульбилл, состоит из сменяющих друг друга придаточных корней, продолжительность жизни каждого из которых не превышает 4 мес.

У главного побега особой группы А, находящихся в течение первых 2 лет после посадки бульбилл в вегетативном состоянии, как указывалось выше, развивается луковица смешанного типа. Придаточные корни формируются на ее донце, которое имеет небольшие размеры: к концу 2-го года жизни растений (апрель — нача-

до мая) его длина и диаметр не превышают 0,5 см.

Все корни луковицы контрактильные, цилиндрические (13—17 см в длину при диаметре 0,2—0,3 см), мясистые, хрупкие, слабо ветвящиеся. Их функции сводятся к всасыванию почвенных растворов, втягиванию луковицы в почву на оптимальную глубину и первичному синтезу некоторых органических соединений. Без образования последних, по-видимому, было бы невозможно прохождение процессов морфогенеза у растений 1-го года жизни (формирование корней, зачатков срединных листьев прикорневой розетки, мясистых чешуй), поскольку они в течение 8 мес после посадки бульбилл развиваются в почве. Это предположение основывается на том, что запасы органических веществ в чешуях бульбилл, число и размеры которых малы, быстро истощаются, а первые фотосинтезирующие органы появляются на поверхности почвы в конце апреля — начале мая.

У растений группы Б на 2-й год жизни формируется репродуктивная часть главного побега с неполным циклом развития. В весенние месяцы снабжение ее почвенными растворами осуществляют придаточные корни луковицы, сменяющие друг друга. В середине лета последние из этих корней отмирают, однако на нижнем участке 1-го междоузлия репродуктивной части развиваются специализированные всасывающие корни. Кроме того, в августе уже функционирует корневая система луковицы побега 2-го порядка, связь донца которой с донцем

луковицы главного побега еще сохраняется.

4. При изучении морфогенеза растений, выращенных из бульбилл (метаморфизированных побегов 2-го порядка), собранных с одного побега, не удалось установить наличие связи между особенностями их развития (группы А и Б) и порядковым номером бульбилл, поскольку описания проводились неоднократно и во времени.

В связи с этим исследовали зависимость между дислокацией бульбилл в пределах побега и особенностями морфогенеза выращенных из них растений при единовременном описании — в конце августа 2-го года жизни. Результаты этой работы показали, что все растения, выращенные из бульбилл I зоны побега, находятся в вегетативном состоянии (группа А). Из бульбилл II зоны развиваются все растения, образующие репродуктивную часть с неполным циклом развития (группа Б) и единичные растения из группы А.

Различия между растениями групп А и Б, подробное описание которых приводится в тексте статьи, весьма значительные и касаются как структуры, так и других морфологических признаков побега. Особое значение имеет структура главного побега растений. В частности, число мемеров вегетативной части — луковицы — у вегетативных растений в 3 раза больше, чем у репродуктивных (соответственно 17—18 и 6—7). Представляется важным, что приводимые выше данные, относящиеся к

л.ти. ровой — представителем луковичных травянистых поликарпиков класса однодольных, согласуются с выявленными нами ранее закономерностями, касающимися изменения структуры побегов 2-го порядка в зависимости от их дислокации в пределах главного побега у стержнекорневых и кистекорневых двудольных [6, с. 32—34].

5. У растений, выращенных из бульбилл, вегетативное размножение предшествует репродуктивному. Имеется прямая связь между образованием репродуктивной части побегов и специализированных органов вегетативного размножения — бульбилл. При этом формирование репродуктивных органов не является обязательным. Так, впервые бульбиллы появляются у 2- или 3-летних особей в пазухах верхних листьев репродуктивной части главного побега, имеющей неполный цикл развития. В пазухах нижних листьев (нулевая зона) репродуктивной части, а также в пазухах листьев прикорневой розетки у вегетативных растений бульбиллы не образуются. Эта закономерность весьма целесообразна, особенно при произрастании растений в природных условиях. Суть ее заключается в удалении бульбилл, опадающих при созревании, от материнского растения, что способствует их расселению на возможно большей площади. Скопление бульбилл у основания несущего их побега сказывается крайне неблагоприятно на развивающихся из них особях, которые

оказываются в условиях сильного загущения.

Расселению бульбилл способствуют также особенности анатомической структуры 1-го междоузлия стебля репродуктивной части главного побега — слабое развитие механических тканей и незначительное одревеснение стенок клеток. В конце лета, при созревании бульбилл, стебель изгибается в области этого междоузлия и полегает, при этом верхний участок, несущий бульбиллы, распластывается на поверхности почвы. В результате этого бульбиллы оказываются удаленными от основания материнского побега и друг от друга. Близость к поверхности почвы и сохраняющаяся связь бульбилл с еще жизнедеятельным материнским побегом стимулирует развитие придаточных корней и быстрое укоренение их.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Абрамова Л.И., Аврорин Н.А., Агапова Н.Д. и др.* Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР. Т. II. Л.: Наука, 1977. — 2. *Баранова М.В.* Лилии. Л.: Агропромиздат, 1990. — 3. *Вриц Д.Л.* Лилии Дальнего Востока и Сибири. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1972. — 4. *Вульф Е.В., Малеева О.Ф.* Мировые ресурсы полезных растений. Л.: Наука, 1969. — 5. *Жизнь растений.* Т.6. М.: Просвещение, 1982. — 6. *Игнатьева И.П.* Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. М.: Изд-во МСХА, 1989. — 7. *Игнатьева И.П., Андреева И.И.* Метаморфозы вегетатив-

ных органов покрытосеменных. Уч. пос. Часть II. Метаморфозы вегетативных органов растений аридных областей. М.: Изд-во МСХА, 1993. — 8. *Кирпичников М.Э., Забинкова Н.Н.* Русско-латинский словарь для ботаников. Л.: Наука, 1977. — 9. *Полетико О.М., Мишенкова А.П.* Декоративные травянистые растения открытого грунта. — Справочник по номенклатуре родов и видов. Л.: Наука, 1967. — 10. *Ригер Р., Михаэлис А.* Генетический и цитогенетический словарь. М.: Колос, 1967. — 11. *Синнот Э.* Мор-

фогенез растений. М.: Иностран. лит., 1963. — 12. Справочное пособие по систематике высших растений. Вып. II. Латинско-русский словарь для ботаников. М.—Л.: Изд-во БИН АН СССР, 1977. — 13. Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные. Л.: Наука, 1985. — 14. *Christian Grunert.* Garten blumen von A bis Z. Leipzig: Neumann Verlag, 1964. — 15. *Christian Grunert.* Das große Blumenzwiebelbuch. Berlin: VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, 1978.

*Статья поступила 27 февраля 1997 г.*

#### SUMMARY

The results of experimental research into ontogenetic morphogenesis of vegetative organs in triploid sterile plants *Lilium lancifolium* Thunb. grown from bulbils are presented. Relationship between dislocation of bulbils within the shoot and morphophysiological distinctions of plants grown from them has been revealed. The experimental work was being conducted during 9 years. The materials over the first 2 years of plants' life — from bulbils' sprouting to beginning of reproductive period — are presented in the article. The work is based on drawings made by the author from nature.