УДК 582.573.81:581.14
ББК Е 5

Людмила Леонидовна Седельникова,
доктор биологических наук, старший научный сотрудник,
Центральный сибирский ботанический сад
Сибирского отделения Российской академии наук
(630090, Россия, г. Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101),
e-mail: lusedelnikova@yandex.ru

Виды рода *Hemerocallis* L. при интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири

В Центральном сибирском ботаническом саду в Новосибирске изучено четыре вида из рода *Hemerocallis* семейства *Hemerocallidaceae.* Проанализированы результаты многолетних исследований интродукции *H.citrina*, *H. lilio-asphodelus*, *H. minor*, *H. middendorfii* в условиях лесостепной зоны Западной Сибири. Установлены особенности роста и развития, онтогенеза и морфогенеза. В условиях интродукции отрастание *H.citrina*, *H. lilio-asphodelus*, *H. minor* происходит в последней декаде апреля, у *H. middendorfii* – в последней декаде мая. Описано два типа строения соцветия-двойной дихазий (у *H.citrina*, *H. lilio-asphodelus*, *H. Minor)* и головковидный тирс (у *H. Middendorfii).* Тип цветения у *H. citrine, H. lilio-asphodelus*, *H. minor* дивергентный, а у *H. middendorfii* цветки в головковидном соцветии распускаются акропетально от периферии к центру по центростремительному типу. Выявлено, что в течение всего жизненного цикла развития тип нарастания побега у данных видов моноподиальный. В условиях интродукции установлены плотные короткокорневищные (*H. middendorfii*), рыхлые длиннокорневищные (*H. citrina*), рыхлые короткокорневищные (*H. minor*) подземные биоморфы. Формирование и последующее развитие листьев у всех видов происходит акропетально. У исследованных видов отмечен короткий прегенеративный период с цветением на третий год. Установлен очередной и смешанный тип распускания цветков относительно главной и боковых осей соцветия. Виды устойчивы к первым весенним и осенним заморозкам.

Ключевые слова: рост, развитие, соцветие, корневище, морфогенез, онтогенез, *Hemerocallis*, Западная Сибирь.

Lyudmila Leonidovna Sedel'nikova,
Doctor of Biology, Senior Researcher,
Central Siberian Botanical Garden Siberian Branch, Russian Academy of Sciences
(ul. Zolotodolinskaya 101, 90-Novosibirsk, 630090 Russia),
e-mail: lusedelnikova@yandex.ru

Species of Genus *Hemerocallis* L. at Introduction in Forest-Steppe Zone of Western Siberia

In Central Siberian Botanical Garden in Novosibirsk about four species of *Hemerocallis* of the family *Hemerocallidaceae* have been studied. The findings of many years research relating to introduction of the *H. citrina, H. lilio-asphodelus, H. minor, H. middendorfii* in conditions of the forest-steppe of western Siberia are generalized. Patterns of growth and development, ontogenesis and morphogenesis are established. In conditions of introduction, growth of *H. citrina, H. lilio-asphodelus, H. minor* takes place in the last decade of April, growth of *H. middendorfii* occurs in the last decade of May. Two types of inflorescence structure are described: dichsium duplex (*H.citrina, H. lilio-asphodelus, H. Minor*) and capituliformis thyrsus (*H. Middendorfii*). Order of flowers blooming in the inflorescence at *H. citrine, H. lilio-asphodelus, H. minor* is studied, blossoming type is divergent, and *H. middendorfii* flowers in capitate inflorescence blossom acropetally from the periphery to the center, according to the centripetal type. It has been revealed that during the life cycle development the type of shoot growing is monopodial. Dense short rhizomatous (*H. middendorfii*), friable long rhizomatous (*H. citrine*), friable short rhizomatous underground biomorphs in conditions of introduction were established. Formation and subsequent development of the leaves of all kinds occur acropetally. The species studied are characterized by pregenerative short flowering period during the third year. Alternate and mixed type of blooming flowers relative to the main axis and lateral buds is identified. The species are resistant to the first spring and autumn frosts.

Keywords: growth, development, inflorescence, rhizome, morphogenesis, ontogenesis, *Hemerocallis*, western Siberia.

© Л. Л. Седельникова, 2016

Исследование травянистых декоративных растений природной флоры в культуре способствует выявлению изменчивости, устойчивости и рациональному использованию их в регионе Сибири. В связи с этим интродукционное испытание дикорастущих растений Сибири и исследование их биоморфологических особенностей стало необходимо для познания адаптационных возможностей на видовом уровне. Из рода *Hemerocallis* L. (сем. *Hemerocallidaceae*) во флоре Азиатской России обитает 7 видов: *H. coreana* Nakai, *H. esculenta* Koidz., *H. fulva* (L.) L., *H. lilio-asphodelus* L., *H. middendorfii* Trautv. et C.A. Mey., *H. minor* Mill., *H. yezoensis* Hara [2; 5]. В Сибири и Дальнем Востоке произрастает 3 вида: *Hemerocallis lilioasphodelus* L. *(H.flava* L.*)* – Красоднев жёлтый, *H. middendorfii* Trautv. et Mey. – К. Миддендорфа, *H. esculenta* Koidz. – К. съедобный. В Центральном Китае в природе распространён *H. citrine* Baroni – К. лимонно-жёлтый.

Цель – сравнительное изучение биоморфологических особенностей *Hemerocallis citrina*, *H. lilio-asphodelus*, *H. minor*, *H. middendorfii* в условиях лесостепной зоны Западной Сибири.

Материалы и методы исследования. Работа проведена в лаборатории интродукции Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (2000–2015 гг.). Коллекционный участок расположен в лесостепной зоне Западной Сибири, в Приобской агроклиматической провинции в районе пос. Кирово, южнее г. Новосибирска. Климат района интродукции отличается резкой континентальностью. Свободное проникновение северных ветров из Арктики и южных из Средней Азии обусловливает наличие длинных суровых зим и короткого жаркого лета. Весна продолжительная, с заморозками в третьей декаде мая, а иногда и в третьей декаде июня. Осенние заморозки наступают во второй-третьей декадах сентября и даже в третьей декаде августа, иногда позднее, в первой декаде октября. Зима начинается в третьей декаде октября – первой декаде ноября. Снежный покров от 40 до 53 см и выше. Средняя продолжительность безморозного периода составляет 115–155 дней. За безморозный период среднее количество осадков (Новосибирск) – 276,7 мм, наибольшее количество осадков выпадает в летний период (148–150 мм). Относительная влажность воздуха летом – 65–76 %. Максимальная температура воздуха в июле (25–26 °С) и почвы (15–18 °С). В лесостепной зоне Западной Сибири наблюдается значительный дефицит почвенной и атмосферной влаги (ГТК 1,0–1,3), особенно в конце весны – начале лета, когда растения нуждаются в увлажнении. Представлены наблюдения за последние девять лет относительно гидротермического коэффициента: 2007 г. был засушливый, особенно во второй половине лета; 2008 г. – тёплый, умеренно увлажнённый; 2009 г. – прохладный, избыточно увлажнённый; 2010 г. – тёплый, умеренно увлажнённый; 2011 г. – слабозасушливый, с ранней тёплой весной; 2012 г. – тёплый, засушливый; 2013 г. – прохладный, избыточно увлажнённый; 2014 г. – холодный, с ранней весной, избыточно увлажнённый; 2015 г. – тёплый, умеренно-увлажнённый.

Исследовано четыре вида: *H. citrina* Baroni – Красоднев лимонно-жёлтый, *H. lilio-asphodelus* L. – К. жёлтый, *H. minor* Mill. – К. малый, *H. middendorfii* Trautv. et Mey. – К. Миддендорфа. Изучено по десять особей каждого вида. Онтогенетические состояния, этапы органогенеза, морфологическое описание биоморфы и соцветия оценены согласно общепринятой терминологии и методикам [1; 3; 4; 7; 8].

Результаты и их обсуждение. Исследование ритма роста и развития этих видов показало, что отрастание у всех видов происходит в последней декаде апреля (22.04–25.04), кроме *H. Middendorfii,* у которого оно отмечено позднее на месяц. Фаза бутонизации наступала у *H. minor* – 24.05-30.05, *H. lilio-asphodelus* – 28.05–01.06, *H. citrina* – 12.05–20.05, *H. middendorfii* – 08.06–10.06. Причем у *H. minor* и *H. citrina* продолжительность этой фенофазы от её начала до окрашивания первого бутона составляла 23–28 дней, а *H. middendorfii* 7–8 дней, т. е. органообразовательный процесс у последнего вида ускорен в 3–4 раза. Длительность фазы окрашивания одного цветка в среднем – 2–3 дня. Цветение одного цветка продолжалось 1–2 суток, соцветия – от 12 до 25 дней, всей особи трёх-пятилетнего возраста – от 70 до 78 дней. У *H.minor* и *H. citrina* в отдельные вегетационные периоды (2005, 2010 гг.) наблюдали вторичное цветение в первой декаде

сентября. Плодоношение отмечено с 18.07 по 10.09 во все годы наблюдений у всех видов, кроме дальневосточного вида *H. middendorfii*, у которого в холодные и избыточно увлажнённые вегетационные периоды (2013–2014 гг.) семена не завязывались. Средняя продолжительность вегетации была 131–153 дня. Виды устойчивы к первым весенним и осенним заморозкам.

В период цветения для *H. minor* характерны средние параметры высоты соцветия: 70–90 см, диаметра цветка – 10–11 см, по 10–12 шт. в одном побеге. В клоне пятилетнего возраста формируется 15–20 генеративных побегов. Иногда в одном соцветии одновременно цветёт два цветка, этот признак выражен довольно редко среди видового и сортового разнообразия лилейников. Габитус куста очень полиморфного вида *H. lilio-asphodelus* имел 90–120 см, диаметр цветка от 9 до 12 см, 8–15 шт. в соцветии. Число соцветий от 12 до 19 шт. и более. Отмечено, что они полегают в период цветения независимо от погодных условий периода вегетации. У *H. citrina* высота соцветия 98–120 см, от 9 до 46 генеративных побегов, в каждом 8–25 шт. цветков. Пяти-шестилетние клоны полиморфного вида *H. Middendorfii* имели от 8 до 15 генеративных побегов, высотой от 10 до 135 см. Размер цветка в диаметре 8–12 см, их от 8 до 15 шт. в соцветии.

Известно, что все изученные виды Красодневов диплоиды – 2n = 22, с ночным (*H. citrine*) и дневным (*H. middendorfii*) типом цветения [5, с.103–105]. У интродуцируемых видов *H. citrina*, *H. lilio-asphodelus, H. minor* наблюдали смешанный тип цветения продолжительностью 24–30 часов. Цветки – ярко-оранжево-жёлтые, чашевидные, со слабым ароматом у *H. Middendorfii*; светло-лимонные, узковоронковидные, с насыщенным ароматом у *H. citrina*; бледно-жёлтые с бурым оттенком на наружных долях околоцветника, чашевидные, с лёгким ароматом у *H. minor*; лимонно-жёлтые с зеленоватым оттенком на наружных долях околоцветника с лёгким ароматом у *H. lilio-asphodelus.*

При анализе строения универсальной схемы годичного побега была отмечена видоспецифичность. Так, главная ось побега у *H. citrina*, *H. lilio-asphodelus, H. minor* заканчивается совокупностью цветков, которую можно принять за флоральную единицу (ФЕ). Боковые оси также заканчиваются ФЕ – это оси паракладии, которые повторяют строение главной оси, ниже неё располагается зона торможения, которая служит границей между цветоносной частью годичного побега и вегетативной её сферой. На наш взгляд, ФЕ физиономически не сразу выделяется в структуре цветоносного побега, степень сложности такого явления кроется в малоизученности процесса становления ФЕ из простых в более сложные. Совокупность цветоносных осей такого годичного побега, включающего как главное, так и все боковые паракладии, представляет объединённое сложное соцветие или синфлоресценцию. Архитектоника её строения и развития зависит от условий обитания вида. Поскольку генеративные побеги у моноподиально нарастающего красоднева возникают из перезимовавших почек, то каждый побег представляет собой синфлоресценцию, а особь имеет несколько синфлоресценций. Соцветию свойственны отклонения в положении боковых осей по отношению к главной. Цветки собраны в прямостоячее брактеозное сложное (тирс-*thyrsus*) соцветие кисть. Парциальные соцветия представлены двойным дихазием (*dichasium duplex*) с резко неравными (*H. minor*) и равными (*H. citrine, H. lilio-asphodelus*) боковыми осями. Каждая боковая ось несёт две оси следующего порядка, тем самым дочерние оси перерастают материнскую, представляя собой цимозное соцветие (см. рис.1*а, б*).

У *H. middendorfii* другой тип соцветия. В зависимости от длины базального междоузлия паракладий различают тирс головковидный (*capituliformis*) [7, с. 30], когда междоузлия главной оси и паракладиев сильно укорочены и парциальные соцветия расположены на верхушке, имитируя головку, состоящую из цимоидов. Но поскольку цветки у *H. middendorfii* расположены на цветоножках, а не на общем цветоложе и на коротких паракладиях, то для более точного отражения структуры строения соцветия у этого вида приемлемо соцветие (тирс) головковидное, брактеозное с сильно укороченными осями (см. рис. 1*б*).

Признак порядка распускания цветков в соцветии практически мало изучен у покрытосеменных растений, в том числе и красодневов. Детальное исследование последовательности распускания цветков в соцветии данных видов позволило установить, что цветки у красодневов закладываются в акропетальном направлении, но цветут не в строгой последовательности снизу вверх. Установлен очередной и смешанный тип распускания цветков относительно главной и боковых осей соцветия. В пределах всего соцветия у *H. citrine, H. lilio-asphodelus*, *H. minor* тип цветения дивергентный. Однако в пределах ФЕ (цветки 1, 3, 16 и т. д.) порядок распускания цветков строго акропетален (см. рис. 1*а*). У *H. middendorfii* цветки в головковидном соцветии распускаются акропетально от периферии к центру по центростремительному типу (см. рис. 1*в*).

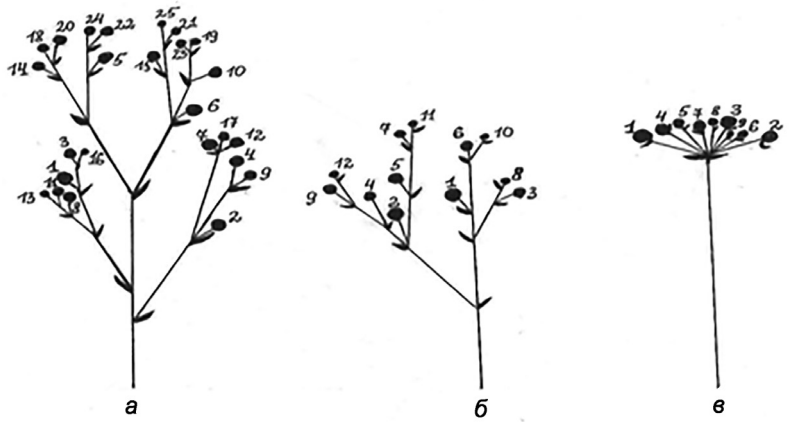

Рис. 1. Схема строения соцветия и порядок распускания цветков у красодневов:
а – H. citrine, б – H. minor, в – H. middendorfii

Исследование онтогенеза *H. minor* и *H.citrina* показало, что латентный период (se) для семян характеризуется коротким покоем. Они морфологически круглой и трёхгранной формы, чёрные, блестящие. Тип прорастания подземный**.** При проращивании семян *H. minor* и *H.citrina* в лабораторных условиях в чашках Петри они прорастают на 50–56-й день, это состояние проростка (pl). Длина надземной части проростка на 60-й день составляла от 1,0–4,5 см, у которого сформировано 2–3 настоящих листа, особи находились в ювенильном возрастном состоянии (j). Имматурное возрастное состояние (im) выделено на 85–90-й день, для особей характерно формирование 5–6-го настоящего листа и придаточной корневой системы. Прегенеративный период (V) у них короткий и составляет два года. В первый год для особей характерны возрастные состояния: pl, j, im, V1. В возрастном состоянии V1 особи находятся перед зимним покоем, имея хорошо сформированный первичный побег с розеточными листьями от 9 до 11 шт. и хорошо развитой корневой системой. На втором году жизни нами выделено три возрастных состояния: V2, V3, V4, для которых характерно формирование вегетативных надземных листьев (от 11 до 13 шт.) и подземных органов: всасывающих корней (V2), начало формирования корневых шишек (V3) и их сформированность (1–2 шт.) перед зимним покоем (V4). На третий год наступает генеративный период (G), для которого характерно скрытое генеративное состояние (go) и молодое (g1). Средневозрастное (g2) состояние у особей наступает на четвёртый год, зрелое состояние (g3) – на пятый год жизни, для которого характерно формирование у первичного системы парциальных побегов. Генеративные побеги формируются ежегодно, и их закладка (III–IV этапы органогенеза) происходит в предзимье (II–III декады сентября). В течение всего жизненного цикла развития тип нарастания побега у данных видов – моноподиальный.

Сравнительный анализ морфогенеза (19.05.2014–21.05.2014) надземных и подземных вегетативных органов у красодневов в генеративный период онтогенеза показал, что формирование и последующее развитие листьев у всех видов происходит акропетально. У *H. Middendorfii* их длина составляла 5,0–26,0 см; *H. minor* – 3,0–20,5 см; *H.citrina* 2–16,0 см.

Соответственно, у первого вида сформировано 5–8 зачаточных листьев, у второго – 3–4 шт., у третьего – 5–6. Установлено, что у *H. Middendorfii* сформировано 1–2 зачаточных генеративных побега (5–6,5 см); у *H. minor* один генеративный побег (2,0–2,5 см); у *H.citrina* – один (0,5–0,6 см), что соответствует VI–VII этапам органогенеза.

По жизненной форме красодневы принадлежат к многолетним летнезелёным короткокорневищно-кистекорневым с утолщёнными придаточными корнями (корневыми шишками) моноподиально нарастающим поликарпикам с розеточными прямостоячими удлинёнными генеративными побегами [6]. Однако исследование подземных побеговых систем у изученных видов позволило определить, что в условиях интродукции отмечена видоспецифичность в их формировании. Установлено, что вегетативные розетки у *H. Middendorfii* формируются плотно к главному побегу, образуя сильно укороченные плотные корневища, на каждом из которых формируются утолщённые с развитой запасающей паренхимой, так называемые запасающие корни или корневые шишки со слабо ветвящимися корнями. Резид, сохранившийся базальный многолетний участок монокарпического побега с почками возобновления, морфологически соответствует зоне возобновления или зоне кущения. Причём именно в зоне возобновления нами отмечены некоторые различия в формировании подземных побегов у красодневов в условиях интродукции. Так, у *H. Middendorfii* установлено плотное расположение дочерних корневищ, из которых формируются побеги возобновления (см. рис. 2, I); у *H. citrine* – рыхлое, длиннокорневищное (см. рис. 2, II); у *H. minor* – рыхлое, короткокорневищное, слабоветвящееся (см. рис. 2, III). Морфологическая дезинтеграция подземных органов данных видов полная и хорошо выражена, в ежегодном вегетативном размножении.

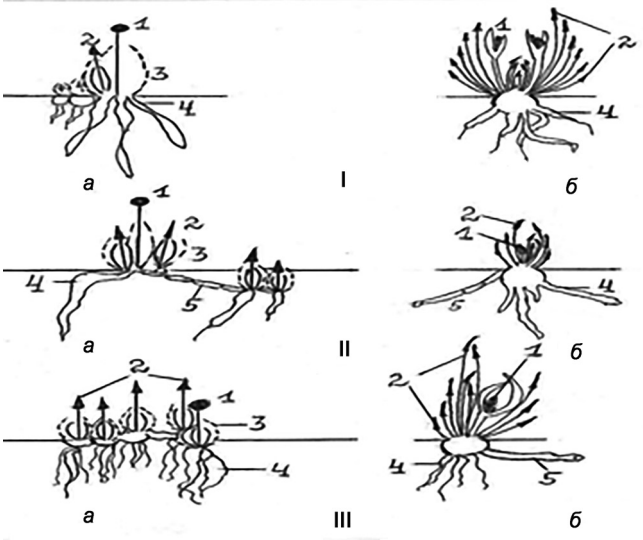

Рис. 2. Подземные органы *H. Middendorfii* (I), *H. citrine* (II), *H. minor* (III);
а – формирование клона, *б* – весеннее отрастание побега

Причём для *H. Middendorfii* и *H. lilio-asphodelus* она определена как неспециализированная, поскольку особи у него вегетативно-неподвижные. А у видов *H. citrina* и *H. minor* – как специализированная с относительно подвижной подземной вегетативной системой.

Эти виды по результатам многолетнего опыта интродукции в Сибири показали себя как зимостойкие и перспективные для использования в ландшафтном озеленении.

Выводы: 1. Феноритмотип интродуцируемых видов *H.citrina*, *H. lilio-asphodelus*, *H. minor*, *H. middendorfii* в условиях лесостепной зоны Западной Сибири раннелетнецветущий, длительновегетирующий, с периодом вегетации 131–153 дня.

2. Прегенеративный период у исследованных видов короткий и длится два года; генеративный наступает на третий год; тип нарастания побега в течение всего жизненного цикла развития с моноподиально-розеточным побегообразованием.

3. Синфлоресценция – брактеозная кисть, представлена двойным цимоидным дихазием с равными (*H. citrine, H. lilio-asphodelus*) и неравными (*H. minor*) боковыми осями, с дивергентным типом распускания цветков относительно главной и боковых осей соцветия и акропетальным в пределах флоральной единицы. У *H. Middendorfii* – соцветие головковидный тирс с центростремительным акропетальным распусканием цветков от периферии к центру.

4. Биоморфа подземных органов отличается видоспецифичностью: у *H. Middendorfii* – плотная короткокорневищная, у *H. citrina* – рыхлая длиннокорневищная, у *H. minor* – рыхлая короткокорневищная с полной дезинтеграцией, неспециазилированной у *H. Middendorfii* и *H. lilio-asphodelus,* специализированной у *H. citrine* и *H. minor.*

Список литературы

1. Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А. Основные термины и понятия современной биоморфологии растений. М.: МГУ, 1993. 147 с.

2. Конспект флоры Азиатской России. Сосудистые растения. Новосибирск: СО РАН, 2012. 619 с.

3. Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб.: ХФИ, 1992. 126 с.

4. Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. М.: Высш. шк., 1977. 288 с.

5. Полетико О. М. *Hemerocallis* L. Красоднев, или Лилейник // Декоративные травянистые растения. Л.: Наука, 1977. Т. 2. С. 99–105.

6. Седельникова Л. Л. Биология некоторых видов рода *Hemerocallis* L. // Проблемы Южной Сибири и Монголии: XII Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2014. С. 181–183.

7. Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. М.; Л.: АН СССР, 1975. 350 с.

8. Ценопопуляция растений: основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 215 с.

References

1. Zhmylev P. Yu., Alekseev Yu. E., Karpukhina E. A. Osnovnye terminy i ponyatiya sovremennoi biomorfologii rastenii. M.: MGU, 1993. 147 c.

2. Konspekt flory Aziatskoi Rossii. Sosudistye rasteniya. Novosibirsk: SO RAN, 2012. 619 s.

3. Kuznetsova T. V., Pryakhina N. I., Yakovlev G. P. Sotsvetiya. Morfologicheskaya klassifikatsiya. SPb.: KhFI, 1992. 126 c.

4. Kuperman F. M. Morfofiziologiya rastenii. M.: Vyssh. shk., 1977. 288 c.

5. Poletiko O. M. Hemerocallis L. Krasodnev, ili Lileinik // Dekorativnye travyanistye rasteniya. L.: Nauka, 1977. T. 2. S. 99–105.

6. Sedel'nikova L. L. Biologiya nekotorykh vidov roda Hemerocallis L. // Problemy Yuzhnoi Sibiri i Mongolii: XII Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Barnaul, 2014. S. 181–183.

7. Fedorov A. A., Kirpichnikov M. E., Artyushenko Z. T. Atlas po opisatel'noi morfologii vysshikh rastenii. Sotsvetie. M.; L.: AN SSSR, 1975. 350 s.

8. Tsenopopulyatsiya rastenii: osnovnye ponyatiya i struktura. M.: Nauka, 1976. 215 s.

Статья поступила в редакцию 04.12.2015