

УДК 582.572.7:581.54+581.41(571.14)

Сезонный ритм развития и органогенез *Iris setosa* (Iridaceae) в лесостепной зоне Западной Сибири

Седельникова Л. Л.

Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук
Новосибирск, Россия
lusedelnikova@yandex.ru

Проанализирован сезонный ритм развития *Iris setosa* – ириса щетинистого из двух популяций: Забайкальской и Якутской за вегетационные периоды 2016–2018 годов в условиях лесостепной зоны Западной Сибири. Установлено, что фазы развития начала вегетации и начала цветения у растений из Якутской популяции, соответственно, наступают быстрее на 5–14 и 5–9 дней, чем у растений Забайкальской популяции. Однако габитус растений Забайкальской популяции в 2–3 раза превышает рост вегетативных и генеративных побегов особей Якутской популяции. Плодоношение наступает одновременно. Определено, что в предзимье конус нарастания побега возобновления формирует вегетативные органы–листья, что соответствует второму этапу органогенеза. Дифференциация конуса нарастания побега на генеративные органы начинается ранней весной в мае в период интенсивного роста. В течение 14–15 дней конус нарастания проходит внутривидовое развитие с III по VIII этапы органогенеза. IX–XII этапы органогенеза соответствуют фенодатам от цветения до плодоношения. Продолжительность цветения составляет 10–25 дней. Синфлоресценция *I. setosa* – монохазий и относится к монотелическому типу. Растения из обеих популяций обладают высокой холодоустойчивостью, устойчивостью к болезням и вредителям. В лесостепной зоне Западной Сибири адаптивный потенциал *I. setosa* составляет 23–30 баллов. Обнаружено, что по критериям адаптации высокоперспективные растения *I. setosa* из Забайкальской популяции.

Ключевые слова: *Iris setosa*, рост, развитие, органогенез, Западная Сибирь.

ВВЕДЕНИЕ

Среди цветочно-декоративных растений представители рода *Iris* (Iridaceae) имеют одно из приоритетных научно-практических значений. Они достаточно широко распространены в природе и культивируются в различных эколого-географических регионах России (Верещагина, 1996; Родионенко, 2002; Алексеева, 2009; Данилова и др., 2012; Решетникова, 2014). Сохранение видового разнообразия и исследование биологических особенностей путем *ex situ* главная задача ботанических садов. Среди них касатик (ирис) щетинистый – *Iris setosa* Pall. ex Link s. l. из подрода *Limniris* (Taush) Reichenb., секции *Laevigatae* (Diels) Rodion (Родионенко, 2007; Wilson, 2011; Конспект..., 2012). Распространен *I. setosa* в Сибирской северо-восточной горно-гипарктической флористической провинции (Малышев и др., 2000). В основном вид обитает по берегам водоемов, на пойменных лугах, в лиственных лесах и их опушках, на морских террасах в Восточной Сибири и Дальнем Востоке, на севере Японии и северо-востоке Китая, а также северо-западе Северной Америки. Морфологические признаки вида сильно зависят от условий произрастания. Введение в культуру этого вида послужило основанием для исследования адаптивных возможностей его в Сибири.

Целью работы явилось изучение биологических особенностей интродуцированного вида – *Iris setosa* в условия лесостепной зоны Новосибирской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в лесостепной зоне Западной Сибири, в юго-восточном районе Приобского округа агроклиматической провинции Новосибирской области в Центральном сибирском ботаническом саду Сибирского отделения РАН (ЦСБС СО РАН). Эта зона характеризуется резкоконтинентальным климатом (Седельникова, 2002). Коллекционный участок расположен в окрестности поселка Кирова, окруженный березовым лесом с

разнотравьем. Приведены данные за 2016–2018 годы. По гидротермическим условиям 2016 год был теплый, слабо засушлив, с умеренно увлажненным вегетационным периодом, гидротермический коэффициент (ГТК=1,1). 2017 год отличался очень засушливым, недостаточно увлажненным вегетационным периодом (ГТК=0,63). Избыточно увлажненным и прохладным вегетационным периодом характерен 2018 год. Весна 2018 года была поздняя, сход снега наблюдали 23 апреля, с возвратным похолоданием до $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ ночью и днем $+3\text{--}7\text{ }^{\circ}\text{C}$ (26.04–09.05). Однако осень 2018 года была продолжительная и теплая, до 17 октября ночью 0, днем $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$.

В качестве объекта исследования использовали взрослые растения *I. setosa*, интродуцированные из двух популяций – Забайкальской (ЗП) и Якутской (ЯП). Фенологические наблюдения проводили согласно методике (Методы..., 1966; Бейдеман, 1974). Этапы органогенеза конуса нарастания побега определяли по методике (Куперман, 1977). Апикальная зона побега возобновления проанализирована с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V 12, с использованием микрофотографий полученных в центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН. Морфологическое описание соцветия и побеговой системы проведены согласно работам (Кузнецова и др., 1992; Жмылев и др., 1993).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительное изучение сезонного развития взрослых растений *I. setosa*, принадлежащих к Забайкальской и Якутской популяциям показало, что весенняя вегетация растений ЯП начинается на 5–14 дней раньше особей ЗП популяции, в конце апреля–начале мая. С наступлением устойчивых положительных температур выше 10 градусов развитие растений ЯП ускоряется на 9–20 дней. Начало бутонизации отмечено в первой декаде июня. Ее продолжительность составляла 8–12 дней. Цветение растений ЯП наступало раньше на 5–9 дней по сравнению с растениями ЗП. Однако рост надземных вегетативных органов у растений ЯП значительно был замедлен. Высота растений ЯП в период цветения была в 2 раза меньше, чем у особей ЗП. Таким образом, процессы роста и развития синхронно взаимосвязаны. Начало цветения соответствовало первой–второй, реже третьей декадам июня и наступало при сумме положительных температур 560–790 $^{\circ}\text{C}$. Плодоношение у данных интродуцентов наблюдали одновременно, во второй–третьей декадах июня и первой декаде июля до первой декады августа. Осенняя вегетация продолжительная (30.09–10.10) до устойчивых заморозков (рис. 1).

Продолжительность цветения одного цветка в соцветии составляла 3–3,5 дней. У взрослых растений сформировано 10–13 генеративных побегов и цветение одного куста продолжалось от 10 до 25 дней. Растения ЗП и ЯП популяций имели отличия по габитусу. Высота куста особей ЗП составляла 50–85 см, длина соцветия 40–87 см, в соцветии 4–7 цветков фиолетовой окраски, их размер 7×7 см в диаметре (рис. 2). Растения ЯП имели меньший габитус, высота куста – 35–40 см, длина соцветия – 20–25 см, в соцветии формировалось всего 3 цветка, их размер 5×5 см в диаметре.

В современной концепции строение соцветий рассматривается на физиономическом, структурном и ритмологическом уровнях (Кузнецова и др., 1992), что отражает закономерность их морфогенеза и эволюции. При структурном подходе универсальная схема соцветия представляет совокупность цветоносных осей годовичного побега, что равнозначно синфлоресценции (Troll, 1964). Нами отмечено, что главная ось годовичного генеративного побега *I. setosa* заканчивается флоральной единицей (ФЕ) состоящей из цимы – монохазия. Такими же ФЕ заканчиваются и боковые оси, именуемые паракладиями (П). Соцветие *I. setosa* цимозное, закрытое, так как характеризуется наличием на главной оси терминального цветка и смешанным базипетально-акропетальным порядком распускания цветков. Однако в пределах паракладия порядок распускания цветков всегда базипетален. Соцветие брактеозно-фрондозное. Во-первых, кроющие листья в виде брактеей (прицветничков) хорошо выражены в пазухе каждого цветка. Во-вторых, в междоузлиях 1–2 нижних боковых осей зоны

обогащения расположены хорошо развитые зеленые пластинки листа мечевидного типа, которые мало отличаются от листьев на растении, только меньших размеров. Боковые оси в числе 2–3 заканчиваются цветками и вместе с терминальным цветком соцветия представляет собой монохазий. Количественные признаки соцветия обладают широкой амплитудой варьирования в разных эколого-географических местообитаниях и при формировании играют адаптивную роль. По поведению апикальной меристемы главной оси и паракладиев, которые формируют верхушечный цветок, синфлоресценция *I. setosa* – монохазий и относится к монотелическому типу (рис. 3).

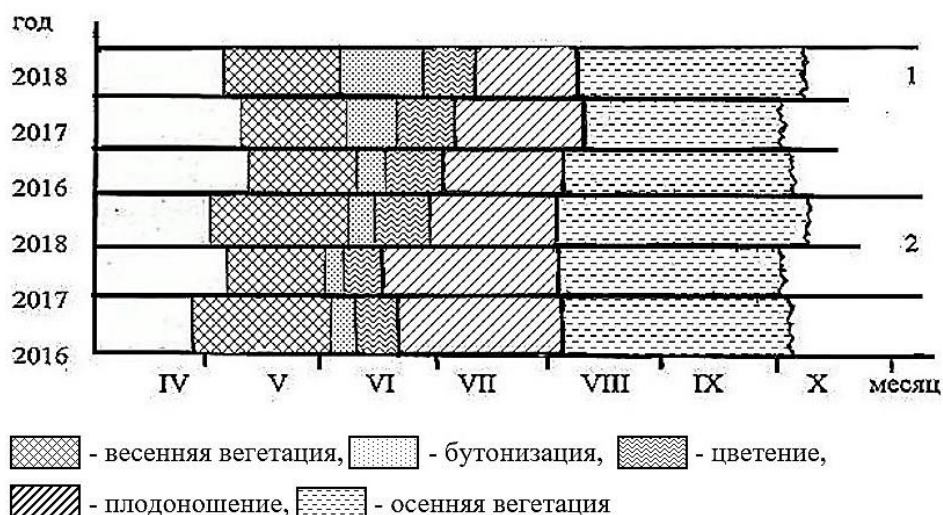


Рис. 1. Феноспектр *Iris setosa* Забайкальской (1) и Якутской (2) популяций в условиях Новосибирской области



Рис. 2–3. *Iris setosa* (Забайкальская популяция) в экспозиции сада (2) и схема соцветия (3)

1–7 – порядок распускания цветков; а – брактей; б – укороченные междуузлия; в – срединные листья зоны обогащения; z – срединные листья зоны возобновления.

Согласно классификации (Николаева и др., 1985) плод *I. setosa* многосеменная локулицидная трехстворчатая коробочка. Её средняя длина – 2,2–3,0 см и ширина – 1,1–1,7 см. Реальная семенная продуктивность в 2 раза ниже потенциальной и составляла $23 \pm 3,5$ шт. семян в коробочке. Семена светло-коричневые, продолговатые с бороздой по центру. У растений ЯП плод формируется каждый год, но полноценные семена завязываются слабо, либо не завязываются. Самосев у растений отсутствует.

Вид вегетирует до устойчивых заморозков, при непрерывном формировании зеленых листьев. Период зимнего покоя – вынужденный. Перед наступлением устойчивых морозов и снежного покрова (30.09–17.10) надземную часть побегов подрезаем на 10–15 см от поверхности почвы.

Исследование состояния побега возобновления в течение сезонного периода 2017 года показало, что процесс дифференциации конуса нарастания на генеративную сферу у *I. setosa* происходит в весенний период роста (рис. 4 а–е). Установлено, что во второй декаде мая (17.05) происходит начало формирования главной оси зачаточного соцветия, что характерно для III этапа органогенеза (рис. 4 а). Дифференциация конуса нарастания на органы цветка происходит быстро и через пять дней (22.05) на зачаточной оси соцветия формируются конусы нарастания второго порядка (IV этап органогенеза) и далее лепестки цветка (V–VI этапы, рис. 4 с). Причем генеративные органы закладываются базипетально. Развитие верхних цветков опережает нижние, что связано с базипетальным типом распускания цветков в период цветения. Формирование органов цветка отмечено 24 мая, что соответствует VII–VIII этапами органогенеза (рис. 4 d, e). Таким образом, дифференциация побега возобновления на генеративные органы у *I. setosa* проявляется весной в период начала вегетации и в фазе 5–6 настоящего листа уже сформировано зачаточное соцветие. Эти процессы связаны с переходом среднесуточных температур через +10 °С. Этапы органогенеза с IX по XII соответствуют фенофазам цветения, плодоношения и формирования семян.

В предзимье (10.10.2017) вегетативный апекс побега возобновления *I. setosa* формирует на поверхности экзогенно в акропетальной последовательности зачатки листьев. Конус нарастания побега следующего года вегетации находится на II этапе органогенеза. В его основании сформировано 4–5 зачаточных листьев. Форма конуса нарастания плоская (рис. 4 f, g). В таком состоянии растения *I. setosa* зимуют.

Ирис щетинистый – восточно-сибирско-североамериканский вид (Алексеева, 2009). Имеет в условиях лесостепной зоны Западной Сибири длительновегетирующий весенне-летне-осенний феноритмотип, с раннелетним периодом цветения. По строению подземных побегов *I. setosa* – коротко-плотно-корневищный поликарпик, по структуре надземных побегов и размещению листьев на них принадлежит к полурозеточным растениям, так как помимо сильно развитых срединных листьев в зоне возобновления побега, наблюдается формирование срединных листьев на генеративном побеге в зоне обогащения.

Жизненная форма *I. setosa* согласно классификации (Raunkiaer, 1934) относится к корневищным геофитам. Почки возобновления максимально защищены в базальной части побега листьями. Биоморфа неявнополицентрическая, поскольку побеги, корни и почки возобновления взрослых особей образуют близко расположенные друг к другу центры разрастания.

Одним из показателей адаптационной способности интродуцируемых декоративных видов служит оценка их перспективности (Седельникова, 2002; Решетникова, 2014). Основные критерии адаптации *I. setosa* в условиях лесостепной зоны Западной Сибири представлены в таблице 1.

Данные таблицы 1 показывают, что высоким уровнем адаптации обладали особи *I. setosa* Забайкальской популяции, которые в сумме имели 30 баллов и определены в высокоперспективную первую группу (I). Эти растения, несмотря на позднее отрастание и цветение, отличаются хорошим жизненным состоянием, декоративными качествами, формируют высокие компактные клоны. Их генеративные побеги выше или на уровне листьев, а продолжительность цветения составляет в целом от 10 до 25 дней.

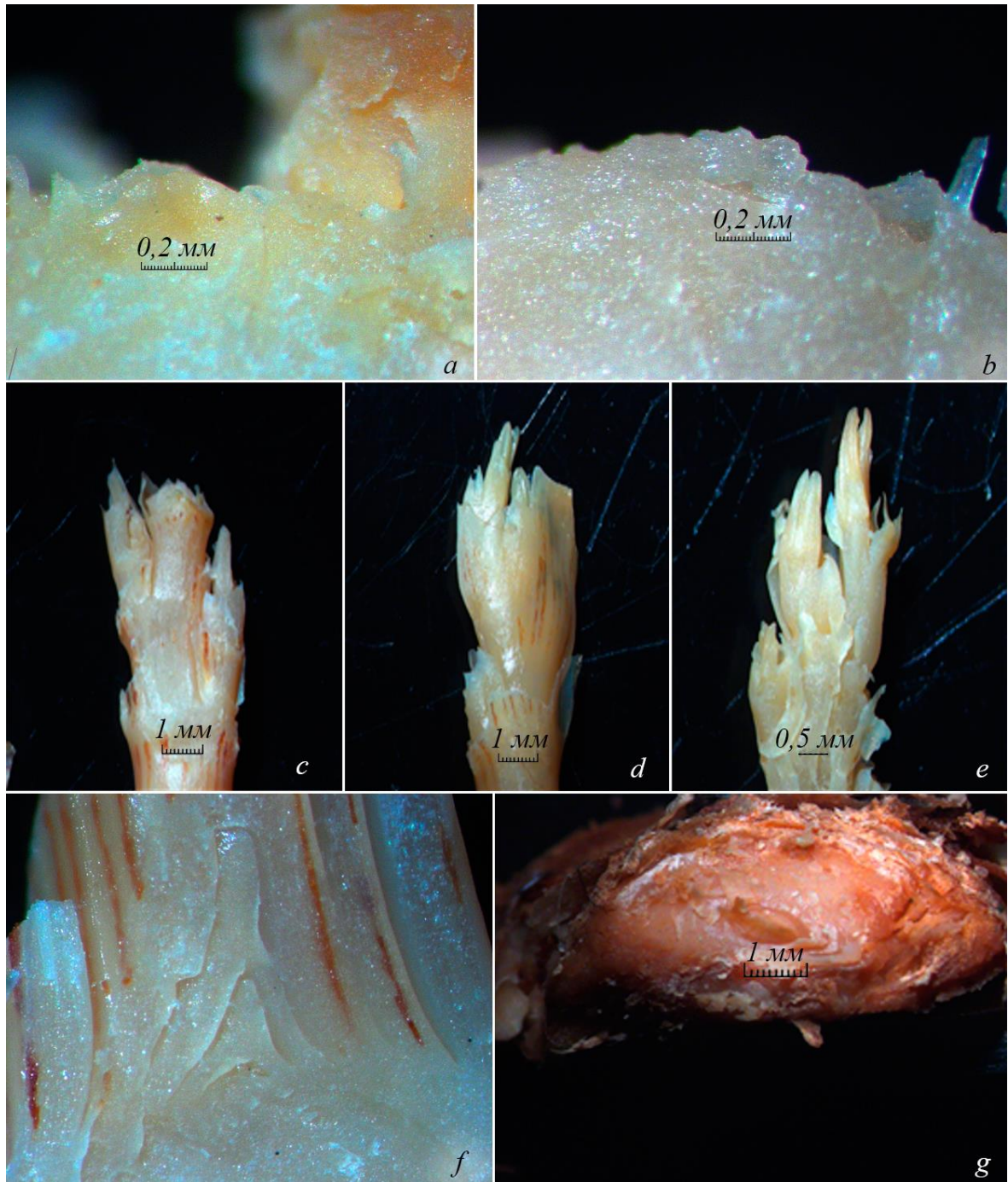


Рис. 4. Этапы органогенеза побега возобновления *Iris setosa*
 a – III этап; b – IV этап; c – V–VI этап; d – VII этап; e – VIII этап; f, g – II этап (f – поперечный срез, g – вид сверху).

Средний уровень адаптации отмечен у растений Якутской популяции. Они отнесены нами ко второй группе перспективности (II). Их развитие несколько ускорено, однако за годы интродукции особи имели значительно меньший габитус, слабое вегетативное размножение и отсутствие семенного размножения.

В результате исследования установлено, что растения из обеих популяций обладают высокой холодоустойчивостью, устойчивостью к болезням и вредителям, что также отмечено рядом авторов (Данилова и др., 2012) при изучении этого вида в северных условиях. В

лесостепной зоне Западной Сибири адаптивный потенциал растений, в целом, высокий и составляет 23–30 баллов. В течение вегетации взрослые особи *I. setosa* проходят полный цикл развития от II до XII этапа органогенеза. В сибирском регионе *I. setosa* сохраняет декоративность до устойчивых осенних заморозков и его, возможно, использовать в различных композициях ландшафтного дизайна.

Таблица 1

Оценка перспективности растений *Iris setosa* из двух популяций в условиях лесостепной зоны Западной Сибири

Популяция	Критерии оценки в баллах							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Забайкальская	5	5	5	5	5	5	30	I
Якутская	3	4	3	3	5	5	23	II

Примечание к таблице. 1 – габитус растений; 2 – обильность цветения; 3 – вегетативное размножение; 4 – плодоношение; 5 – устойчивость к болезням и вредителям; 6 – холодоустойчивость; 7 – сумма баллов; 8 – группа перспективности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сезонный рост и развитие *Iris setosa* из двух популяций в условиях лесостепной зоны Западной Сибири происходит синхронно с прохождением всех фенофаз, у особей Забайкальской популяции за 143–158 дня, а Якутской за 154–170 дней. Феноритмотип – длительновегетирующий весенне-летне-осенний, с раннелетним периодом цветения. Синфлоресценция – монохазий.

Дифференциация конуса нарастания побега возобновления взрослых особей *I. setosa* на генеративные органы происходит весной в период интенсивного роста, во второй – третьей декадах мая, в течение 13–23 дней и соответствует III–VIII этапам органогенеза. В предзимье у побега формируются только вегетативные органы.

Критерии адаптационной способности *I. setosa* из разных местообитаний не идентичны. Высокий уровень адаптации растений Забайкальской популяции в 30 баллов позволяет выделить их в качестве высокоперспективных к условиям изученного региона Сибири.

Благодарности. Автор выражает благодарность д. б. н. Е. В. Байковой за методическую помощь в структурном анализе соцветия.

Работа выполнена в рамках госзадания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проекту № АААА-А17-1170126100053-9 «Выявление путей адаптации растений к контрастным условиям обитания на популяционном и организменном уровнях».

При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», УНУ № USU 440534.

Список литературы

- Алексеева Н. Б. Иридари ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. – СПб.: Российская Академия Наук, 2009. – 144 с.
- Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Наука, 1974. – 156 с.
- Верещагина И. В. Перезимовка декоративных многолетников в Алтайском крае. – Новосибирск: Российская Академия Сельскохозяйственных наук Сибирское Отделение, 1996. – 169 с.
- Данилова Н. С., Борисова С. З., Иванова Н. С. Декоративные растения Якутии. – М.: Фитон+, 2012. – 248 с.
- Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А. Основные термины и понятия современной биоморфологии. – М.: Московский Государственный Университет, 1993. – 147 с.

- Конспект флоры Азиатской России. Сосудистые растения / [Ред. К. С. Байков]. – Новосибирск: Сибирское Отделение Российской Академии Наук, 2012. – 631 с.
- Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия. Морфологическая классификация. – С-Пб.: Химико-фармацевтический институт, 1992. – 126 с.
- Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. – М.: Высшая школа, 1977. – 288 с.
- Мальшев Л. И., Байков К. С., Доронькин В. М. Флористическое деление Азиатской России на основе количественных признаков // *Krylovia*. Сибирский ботанический журнал. – 2000. – Т. 2, № 1. – С. 3–16.
- Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях / [Ред. Г. Э. Шульц]. – М.Л.: Наука, 1966. – 103 с.
- Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. – Л.: Наука, 1985. – 347 с.
- Решетникова Л. Ф. Оценка интродукции видов рода *Iris* L. в условиях предгорной зоны Крыма // Ученые записки Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского. Биология. Химия. – 2014. – Т. 27 (66), № 5. – С. 133–139.
- Родионенко Г. И. Ирисы. – СПб.: Агропромиздат, 2002. – 189 с.
- Родионенко Г. И. О самостоятельности рода *Linniris* (Iridaceae) // Ботанический журнал – 2007. – Т. 92, № 4. – С. 547–554.
- Седелникова Л. Л. Биоморфология геофитов в Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 2002. – 307 с.
- Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. – Oxford: Clarendon prees, 1934. – 632 p.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Band I. – Jena: Fischer Verlag, 1964. – 615 s.
- Wilson C. A. Subgenetic classification in *Iris* re-examinad using chloroplast sequence data // *Taxon*. – 2011. – Vol. 60, N 1. – P. 27–35.

Sedelnikova L. L. Seasonal rhythm of development and organogenesis of *Iris setosa* in the forest-steppe zone of Western Siberia // *Ekosistemy*. 2019. Iss. 18. P. 48–54.

The research considers seasonal rhythm of development of *Iris setosa* from two populations: the Transbaikal and Yakutsk in the conditions of forest-steppe zone of Western Siberia during the vegetation periods 2016–2018. It was found that the phenophases of the beginning of vegetation and the beginning of flowering of plants from the Yakut population take place respectively 5–14 and 5–9 days faster than of plants from the Transbaikal population. However, plant habitus of the Transbaikal population has 2–3 times higher growth rate of vegetative and generative shoots than of the Yakut population. Fruiting occurs at the same time. It was determined that in pre-winter period the cone of growth of renewal shoots form vegetative organs (leaves), which corresponds to the second stage of organogenesis. Differentiation of the cone of shoot growth on generative organs begins in early spring in May in the period of intensive growth. The cone of growth passes intra-bud development from III to VIII stages of organogenesis within 14–15 days. IX–XII stages of organogenesis correspond to phenodata from flowering to fruiting. Flowering period lasts for 10–25 days. Inflorescence *I. setosa* is a monochesi and it refers to monotonicity type. Plants from both populations are tolerant to low temperature and resistant to diseases and pests. In the forest-steppe zone of Western Siberia, the adaptive potential of *I. setosa* is 23–30 points. It is proved that the most prospective plants are *I. setosa* from the Transbaikal population.

Key words: *Iris setosa*, growth, development, organogenesis, Western Siberia.

Поступила в редакцию 14.02.19