

**СТАНОВЛЕНИЕ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ
СТРУКТУРЫ *IRIS DOMESTICA* GOLDBLATT ET MABB
В ОНТОГЕНЕЗЕ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ
В ПЕНЗЕНСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ
ИМЕНИ И. И. СПРЫГИНА**

Аннотация.

Актуальность и цели. Цель работы – изучение становления анатомо-морфологической структуры в онтогенезе у *Iris domestica* Goldblatt et Mabb при интродукции в Пензенском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина.

Материалы и методы. Исследования проводились на базе Пензенского ботанического сада им. И. И. Спрыгина. Семена беламканды китайской были получены в 2009 г. из Саратовского ботанического сада. Всего изучено 40 растений разных возрастных состояний. Изучение онтогенеза и описание возрастных состояний проводились на основе метода, разработанного Т. А. Работновым (1947, 1950), дополненного А. А. Урановым (1975). Срезы стеблей, корневищ, корней, листьев выполняли лезвием от руки с использованием сердцевидной бузины.

Результаты. В условиях интродукции в Пензенском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина у *Iris domestica* описаны следующие стадии и возрастные состояния: 1) латентный; 2) прегенеративный (ювенильные, имматурные, вегетативные особи); 3) генеративный периоды. Каждому этапу онтогенеза свойственны определенные особенности внутреннего строения вегетативных органов, которые отражают усложнение уровня организации при переходе в новое возрастное состояние и адаптации к условиям обитания.

Выводы. Многолетнее корневищное растение *Iris domestica* ведет себя, как малолетник (2–3-летний), на территории Пензенской области. Более быстрое прохождение жизненного цикла в условиях интродукции, отличающихся от экологического оптимума, – одна из приспособительных реакций вида на уровне онтогенеза особи, связанная с сокращением вегетационного периода.

Ключевые слова: *Iris domestica*, интродукция, анатомия растений, морфология растений, Пензенский ботанический сад им. И. И. Спрыгина.

Yu. A. Vyal, N. G. Mazei

**FORMATION OF ANATOMIC AND MORPHOLOGICAL
STRUCTURE OF *IRIS DOMESTICA* GOLDBLATT ET MABB
IN ONTOGENESIS AT INTRODUCTION IN THE PENZA
BOTANICAL GARDEN NAMED AFTER I. I. SPRYGIN**

Abstract.

Background. The aim of the study is to investigate the process of formation of the anatomical and morphological structure in ontogenesis of *Iris domestica* Goldblatt et Mabb introduced in the Penza Botanical Garden.

Materials and methods. The studies were conducted on the basis of the Penza Botanical Garden named after I. I. Sprygin. *Iris domestica* seeds were obtained in 2009 from the Saratov Botanical Garden. A total of 40 plants of different age were analysed. The study of ontogeny and description of age stages was performed on the basis of the method developed by T. A. Rabotnov (1947, 1950) and supplemented

by A. A. Uranov (1975). The sections of stems, rhizomes, roots, leaves were hand-prepared using elderberry core.

Results. The following age stages of *Iris domestica* were distinguished within the populations introduced at the Penza Botanical Garden: 1) the latency; 2) the pregenerative (juvenile, immature, vegetative); 3) the generative periods. Each stage of ontogeny was characterized by certain features of the internal structure of vegetative organs that reflect the complexity level of the organization in the transition to a new age status and adaptation to environmental conditions.

Conclusions. *Iris domestica* being a typical multiannual rhizome plant behaves as a 2–3-annual plant in the Penza region. More rapid passage of the life cycle in the environmental conditions, highly differing from the ecological optimum, is one of the adaptive reactions of the species at the level of individual ontogenesis, caused by the growing season reduction.

Key words: *Iris domestica*, introduction, plant anatomy, plant morphology, Penza botanical garden named after I. I. Sprygin.

Беламканда китайская *Iris domestica* Goldblatt et Mabb – корневищное растение семейства Ирисовые (Iridaceae). Ареал *Iris domestica* Goldblatt et Mabb охватывает Юго-Восточную и Восточную Азию. В России проходит северо-восточная граница ареала данного вида – на крайнем юго-западе Приморского края.

Беламканда китайская – редкое растение России. Начиная с 1860 г., когда она стала известной для флоры нашей страны благодаря работе И. К. Максимовича, было обнаружено в общей сложности пять местообитаний, причем в XXI в. подтверждены только два из них, и обе ценопопуляции чрезвычайно малочисленны – не более 60–100 особей. Вид был включен в Красные книги СССР (1978, 1984), РСФСР (1988) и России (2008) с наивысшим статусом – 1 (вид, находящийся под угрозой исчезновения). Ценопопуляциям угрожают как природные процессы – беламканда обитает по скалистым морским берегам и страдает от тайфунов, так и антропогенные – активная хозяйственная деятельность в прибрежной зоне. Интродукция и реинтродукция являются важнейшими мерами по сохранению этого вида для флоры нашей страны.

Iris domestica Goldblatt et Mabb с давних пор культивируется в азиатских странах как ценное декоративное и лекарственное растение. Несмотря на то, что вид довольно давно введен в культуру и считается испытанным, рекомендован для возделывания в качестве декоративного растения открытого грунта для районов средней полосы нашей страны [1], практика выращивания *Iris domestica* Goldblatt et Mabb в Пензенском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина показывает, что особенности его биологии в условиях, далеких от экологического оптимума, изучены еще совершенно недостаточно. Это может создавать определенные трудности при возделывании этого вида.

В связи с этим целью нашей работы является изучение становления анатомо-морфологической структуры в онтогенезе у *Iris domestica* Goldblatt et Mabb при интродукции в Пензенском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина.

Материал и методика

Исследования проводились на базе Пензенского ботанического сада им. И. И. Спрыгина. Семена беламканды китайской были получены в 2009 г. из Саратовского ботанического сада. Всего изучено 40 растений разных воз-

растных состояний. Изучение онтогенеза и описание возрастных состояний проводились на основе метода, разработанного Т. А. Работновым [2, 3], дополненного А. А. Урановым [4]. Фенологические наблюдения выполнены по общепринятым методикам [5]. Для анатомических исследований материал фиксировали в 96 %-м и хранили в 70 %-м этиловом спирте. Срезы стеблей, корневищ, корней, листьев выполняли лезвием от руки с использованием сердцевинки бузины [6].

Вероятно, в Пензенском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина беламканда китайская выращивалась ранее – предположительно в 1970–1980-е гг., так как в Красной книге СССР (1984) указывается, что «...культура испытана в Москве, Пензе, Минске, Кишиневе и других городах...». Позднее, видимо, популяция была утрачена и возобновлена с 2009 г.

Результаты и обсуждение

Онтогенез беламканды китайской в условиях культуры исследован на территории Центрального Черноземья [7], в условиях Поволжья не изучен. Согласно классификации Т. А. Работнова [3], А. А. Уранова в онтогенезе *Iris domestica* выделяют латентный (семена), прегенеративный (проростки, ювенильное, имматурное-1, имматурное-2, виргинильное возрастные состояния), генеративный периоды. Их биометрические показатели представлены в табл. 1.

Таблица 1
Биометрические показатели возрастных состояний *Iris domestica*
в Пензенском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина

Возрастное состояние	Диаметр гипокотыля, мм	Диаметр корня, мм	Тип к/с*	Число листьев	Число жилок в листе	Длина листа**, мм	Ширина листа**, мм
<i>P</i>	$1,2 \pm 0,1$	$0,8 \pm 0,1$	Ст	–	–	–	–
<i>J</i>	$1,4 \pm 0,2$	$0,9 \pm 0,1$	См	$3,2 \pm 0,3$	$3,9 \pm 0,4$	30 ± 4	$2,0 \pm 0,1$
<i>im</i> ₁	$1,6 \pm 0,2$	$1,1 \pm 0,1$	См	$5,6 \pm 0,3$	$10,3 \pm 1,1$	94 ± 12	$6,6 \pm 0,8$
<i>im</i> ₂	Гипокотиль не выражен	$1,3 \pm 0,1$	М	$6,1 \pm 0,3$	$20,0 \pm 2,0$	160 ± 20	$12,0 \pm 1,4$
<i>V</i>		$2,9 \pm 0,3$	М	$7,5 \pm 0,7$	$32,0 \pm 3,9$	315 ± 14	$20,5 \pm 2,1$
<i>G</i>		$3,0 \pm 0,3$	М	$8,6 \pm 0,3^{***}$	$33,1 \pm 4,5$	310 ± 15	$25,0 \pm 1,5$

Примечание. * к/с – корневая система: «Ст» – стержневая, «См» – смешанная, «М» – мочковатая; ** – приводятся усредненные данные для последнего, максимально развитого листа; *** – без учета листьев флоральной зоны.

Латентный период представлен покоящимися семенами. Семена беламканды китайской (рис. 1), полученные в Пензенском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина, округлые, относительно крупные (диаметр в среднем 5 мм). По сравнению с семенами, полученными с растений, выращенных в условиях культуры в Центральном Черноземье (Ботанический сад Воронежского государственного университета), они более легкие (масса 1000 семян составляет $34,5 \pm 0,9$ г, тогда как в ботаническом саду ВГУ $51,0$ г). Семенная продуктивность растений как в условиях Воронежа, так и в Пензенском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина зависит от метеорологических условий года и может колебаться от $48,3$ до 234 г с одного растения [7]. Семена прорастают долго, в благоприятных условиях при обильном увлаж-

нении – один, иногда два месяца. Всхожесть высокая – свыше 90 %. Во второй половине вегетационного периода всхожесть выше, чем весной.

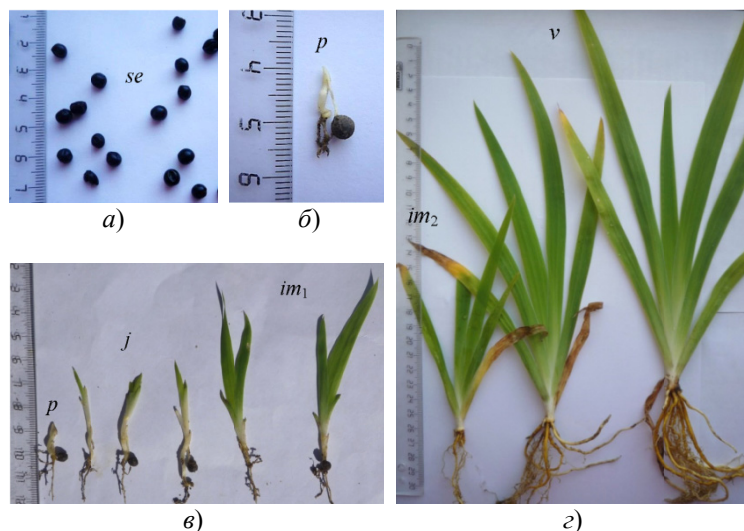


Рис. 1. Начальные этапы онтогенеза *Iris domestica* в Пензенском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина: а – латентный период (семена); б, в, г – прегенеративный период (б – проросток; в – проросток, ювенильные, имматурные особи; г – имматурные и виргинильные особи); se – семена; p – проростки; j – ювенильное состояние; im₁ – имматурное-1 состояние; im₂ – имматурное-2 состояние; v – виргинильное состояние

Прегенеративный период. Прорастание подземное. Проростки – подземные бесхлорофилльные растеньица. Они состоят из гипокотеля длиной 6–8 мм, диаметром до 1,5 мм, короткого эпикотеля с верхушечной почкой, еще не дифференцированной на листья, и главного корня длиной 12–17 мм с 2–3 боковыми корешками. Семядоля остается внутри семенной кожуры и соединена с гипокотилем тонким «черешком» длиной до 1 см.

Похожие проростки характерны и для других родов семейства ирисовых, например, для *Aristeaekloni* (рис. 2).



Рис. 2. Проросток *Aristeaekloni* [8]

Строение главного корня проростка беламканды китайской (рис. 3) типично для большинства представителей семейства ирисовых и в целом для класса однодольных. Корень покрыт ризодермой с корневыми волосками, которая, постепенно сдвигаясь, в зоне проведения заменяется однослойной крупноклеточной эктодермой с опробковевшими стенками. Мезодерма образована 7–8 слоями паренхимных клеток с межклетниками. Клетки мезодермы

содержат лейкопласты. Хорошо выражены эндодерма с немногочисленными тонкостенными пропускными клетками и однослойный перицикл. Центральный осевой цилиндр образован четырьмя сходящимися в центре лучами ксилемы и четырьмя тяжами флоэмы; корень тетраархный.

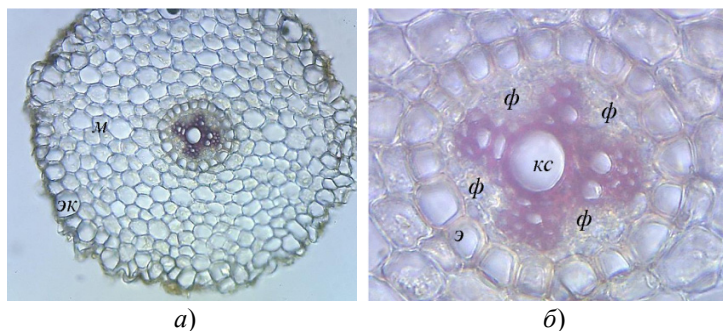


Рис. 3. Строение главного корня проростка *Iris domestica* на поперечном срезе в зоне проведения: а – общий план строения (ув. 10×15); б – стель (ув. 40×15); эк – эктодерма; м – мезодерма; э – эндодерма; кс – ксилема; ф – флоэма

Гипокотиль проростка (рис. 4) покрыт эпидермой, под которой залегает первичная кора – кортекс, которая напоминает уголковую колленхиму и содержит пластиды. Эндодерма сохраняется. Начинается дифференциация ксилемы и флоэмы на пучки.

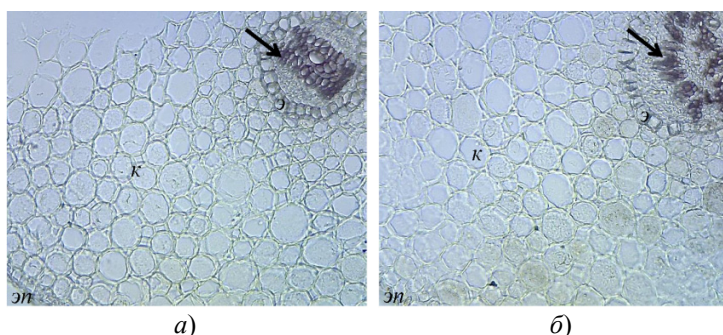


Рис. 4. Строение гипокотыля проростка *Iris domestica* на поперечном срезе: а – рядом корневой шейки; б – в месте перехода в эпикотиль (ув. 10×15); эн – эпидерма; э – эндодерма; к – кортекс; ксилема показана стрелкой

Формообразовательные процессы верхушечной почки проростка приводят к появлению одной-двух чешуевидных, а затем и зеленых настоящих листьев. Появление их сигнализирует о переходе растения в следующее возрастное состояние – ювенильное, о переходе к автономному питанию.

У **ювенильных растений** увеличиваются длина главного корня (до 25–40 мм) и количество боковых корешков, несколько увеличивается диаметр корня в области прикорневой шейки (табл. 1). В анатомическом строении главного корня (рис. 5) основные изменения у ювенильного растения происходят в эндодерме, где идет процесс опробковения поверхности поперечных радиальных и внутренних тангентальных стенок.

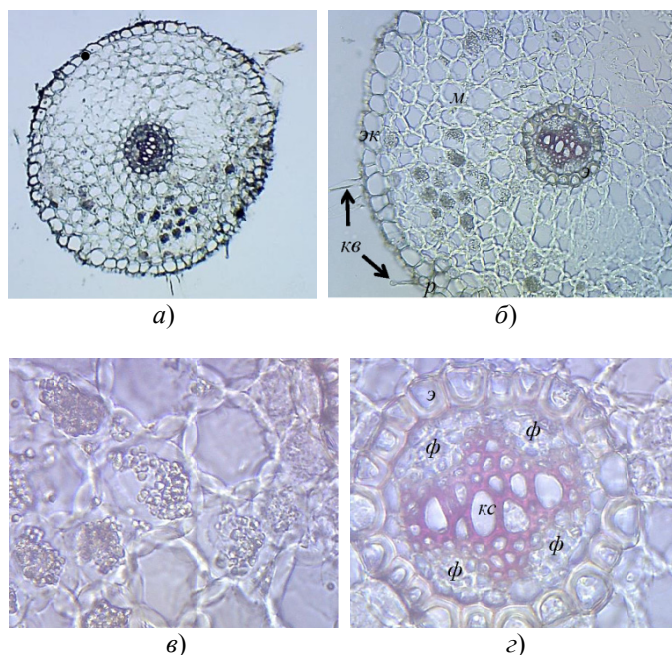


Рис. 5. Строение главного корня ювенильной особи *Iris domestica* на поперечном срезе в зоне всасывания: а, б – общий план строения (а – ув. 4×15 ; б – ув. 10×15); в – мезодерма; г – стель (ув. 40×15); р – ризодерма; кв – корневые волоски; эк – эктодерма; м – мезодерма; э – эндодерма; кс – ксилема; ф – флоэма

У ювенильного растения увеличиваются длина (до 12–15 мм) и диаметр гипокотыля (рис. 6, табл. 1), на нем начинается образование придаточных корней. Корневая система, таким образом, приобретает характер смешанной.

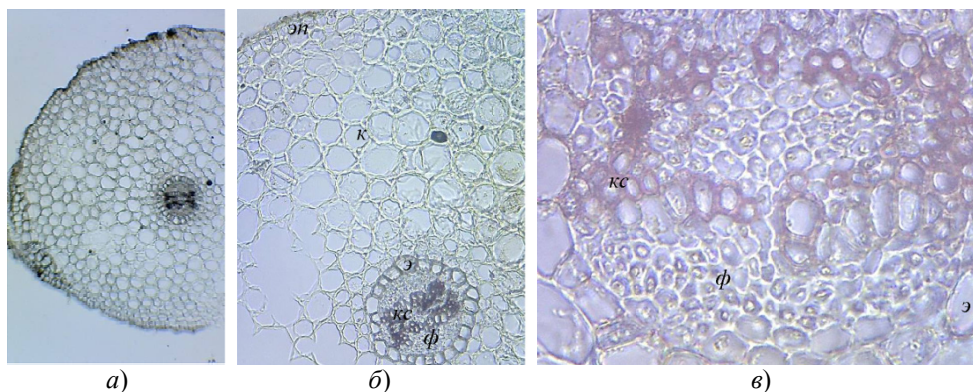


Рис. 6. Строение гипокотыля *j*-особи *Iris domestica* на поперечном срезе: а, б – общий план строения (а – ув. 4×15 ; б – ув. 10×15), в – стель (ув. 40×15); эп – эпидерма; э – эндодерма; к – кортекс; кс – ксилема

Наземные органы ювенильных особей представлены одним-двумя чешуевидными и двумя-тремя зеленеющими ланцетными листьями длиной от 5–10 до 25–40 мм соответственно, с 3–5 жилками (табл. 2). Особенность листьев *j*-растений беламканды китайской заключается в том, что они на всем протяжении сложены пополам вдоль одной из крупных срединных жилок

и плотно прилегают друг к другу. Первые один-два листа ювенильных особей чешуевидные, лишены хлорофилла и жилок, сложены пополам галочкой и охватывают укороченный эпикотиль (рис. 7). Третий и последующие (четвертый, пятый) листья зеленеющие, в них постепенно дифференцируются 3–5 жилок. Они на всем протяжении сложены пополам, половинки листа плотно прилегают друг к другу. Каждая половинка состоит из 5–6 слоев паренхимных клеток, из которых 2–3 наружных, залегающих под наружной эпидермой, наиболее освещенной, содержат хлоропласты; остальные – почти бесцветные.

Таблица 2

Некоторые характеристики анатомического строения листьев
Iris domestica в условиях интродукции в Пензенском ботаническом саду
им. И. И. Спрыгина

Возрастное состояние	Число устьиц в 1 мм ²	Длина устьица, мкм	Ширина устьица, мкм	Толщина, мкм			
				эпидермы	мезофилла	эпидермы	листа
<i>P</i>	–	–	–	–	–	–	–
<i>J</i>	10,0 ± 0,5	42,6 ± 1,7	36,5 ± 0,5	30 ± 2	150 ± 10	20 ± 1	200 ± 13*
<i>im</i> ₁	28,0 ± 2,4	36,1 ± 0,8	31,7 ± 0,6	31 ± 3	121 ± 14	27 ± 3	179 ± 16
<i>im</i> ₂	30,6 ± 1,4	32,1 ± 0,2	31,5 ± 0,2	40 ± 2	130 ± 8	34 ± 2	204 ± 11
<i>V</i>	27,5 ± 1,4	38,3 ± 1,1	34,6 ± 0,6	48 ± 4	240 ± 12	38 ± 3	325 ± 18
<i>G</i>	29,6 ± 2,3	36,0 ± 1,3	33,3 ± 0,5	50 ± 5	250 ± 17	40 ± 3	340 ± 22

Примечание. * – приводятся значения для половинки сложенного пополам на всем протяжении листа.

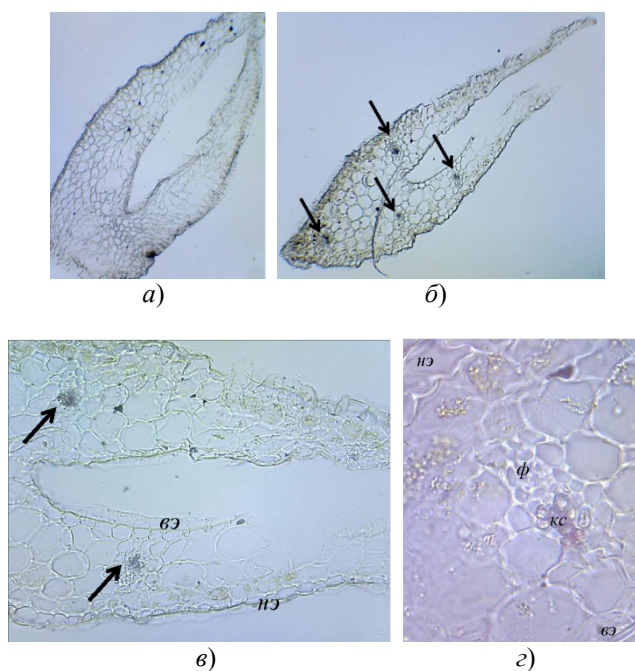


Рис. 7. Внутреннее строение листьев ювенильной особи *Iris domestica* на поперечном срезе: *а* – первый чешуевидный лист (ув. 4 × 15); *б*, *в*, *з* – зеленеющий лист (ув. 4 × 15; ув. 10 × 15; ув. 40 × 15 соответственно); *вэ* – внутренний эпидермис; *нэ* – наружный эпидермис; *кс* – ксилема; *ф* – флоэма; стрелками показаны жилки

Переход в **имматурное возрастное состояние** в надземной сфере сопровождается развитием листового аппарата: листовые пластинки, ранее сложенные пополам по всей длине, расправляются и приобретают мечевидный облик, с небольшим «кармашком» (влагалищем) в основании листа, защищающим почку.

Начинает формироваться веерообразный габитус, характерный для взрослых растений, обусловленный двурядным листорасположением и вертикальной ориентацией листьев (ребром к солнцу). Число листьев возрастает до 5–7, увеличиваются их размеры (см. табл. 1), количество жилок в листе (в среднем до 10 и 20 у последнего, наиболее развитого листа у *im*₁-особей и *im*₂-особей соответственно). У *im*₁-растений гипокотиль еще сохраняется; как правило, все еще хорошо заметен главный корень. У *im*₂-особей гипокотиль утолщается и укорачивается, на нем образуются 6–8 придаточных корней, продолжается замена системы главного корня на комбинированную, а затем на придаточную.

Внутреннее строение осевых органов у *im*₁-особей по сравнению с *j*-особями существенных изменений не претерпевает, несколько увеличивается их диаметр (см. табл. 1; рис. 8, 9). Анатомическое строение главного и придаточных корней в зоне проведения у *im*₂-особей представлено на рис. 9. Придаточные корни имеют больший диаметр по сравнению с главным корнем, покрыты многослойной опробковевшей эктодермой, под которой залегает мощная мезодерма, хорошо развита эндодерма. В отличие от главного корня, стель которого имеет тетраархное строение, стель придаточного корня образована 6–8 (до 11) лучами ксилемы, между которыми залегает соответствующее число тяжей флоэмы. Таким образом, корни можно дифференцировать не только по расположению на растении, но и по анатомическому строению. Стель сильно паренхиматизирована, присутствуют крупные межклетники. У зрелых корней паренхима стели одревесневает, соединяя лучи ксилемы в многолучевую звездочку.

Анатомическое строение листа характеризуется рядом особенностей (рис. 10, 11). Лист относительно тонкий – около 200 мкм (см. табл. 2), покрыт довольно мощной эпидермой, на долю которой приходится 32,4–36,3 % от толщины листа (у *im*₁- и *im*₂-особей соответственно). Эпидермис покрыт хорошо развитой кутикулой. Устьичный аппарат аномоцитный – каждое устьице окружено четырьмя клетками, не отличающимися от основных клеток эпидермы. Замыкающие клетки бобовидной формы. Устьица расположены по обеим сторонам листа (амфистоматический лист). Плотность устьиц «верхнего» и «нижнего» эпидермиса составляет в среднем 28–30 шт./мм² и относительно постоянна у особей всех возрастных состояний. Аналогичными показателями, по данным симферопольских ботаников, характеризуется эпидермис листьев большинства средне- и высокорослых сортов *Iris hybrida* Hort [9].

Мезофилл образован шестью слоями клеток (в центральной части листовой пластинки число слоев мезофилла может достигать 8). Мезофилл слабо дифференцирован: под каждым эпидермисом залегают три слоя клеток, содержащих множество мелких хлоропластов. Эти клетки плотно прилегают друг к другу и вытянуты в плоскости, перпендикулярной к длине листа. Только в центральной части листовой пластинки появляются 1–2 слоя более

крупных и более рыхло расположенных клеток мезофилла с немногочисленными хлоропластами. Анатомическое строение листа, таким образом, приближается к изолатеральному и обусловлено вертикальным расположением листовой пластинки по отношению к источнику света.

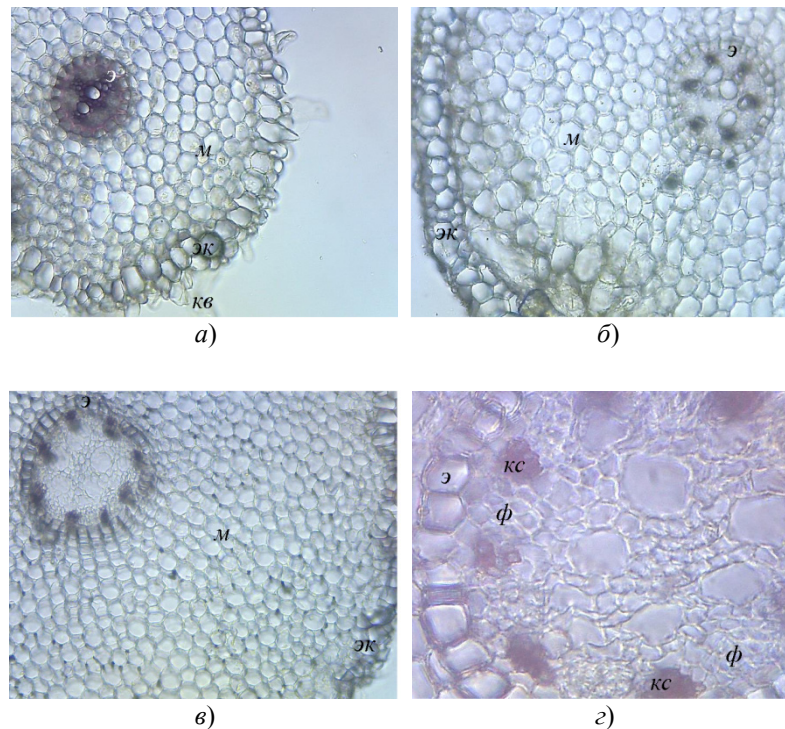


Рис. 8. Строение корней имматурных особей *Iris domestica* на поперечном срезе:
 а – главный корень (тетраархный) im_1 -особи в зоне всасывания (ув. 10×15);
 б – придаточный корень (гексаархный) im_2 -особи в зоне проведения (ув. 10×15);
 в – придаточный корень (полиархный) im_2 -особи в зоне проведения (ув. 10×15);
 з – то же, стель (ув. 40×15); эк – эктодерма; м – мезодерма; э – эндодерма;
 кв – корневой волосок; кс – ксилема; ф – флоэма

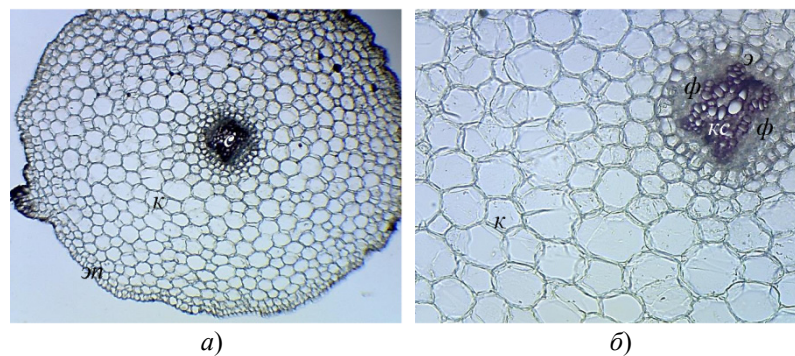


Рис. 9. Строение hypocotила im_1 -особи *Iris domestica* на поперечном срезе:
 а – общий план строения (ув. 4×15); б – стель с частью кортекса (ув. 10×15);
 эп – эпидерма; э – эндодерма; к – кортекс; кс – ксилема;
 ф – флоэма; ст – стель

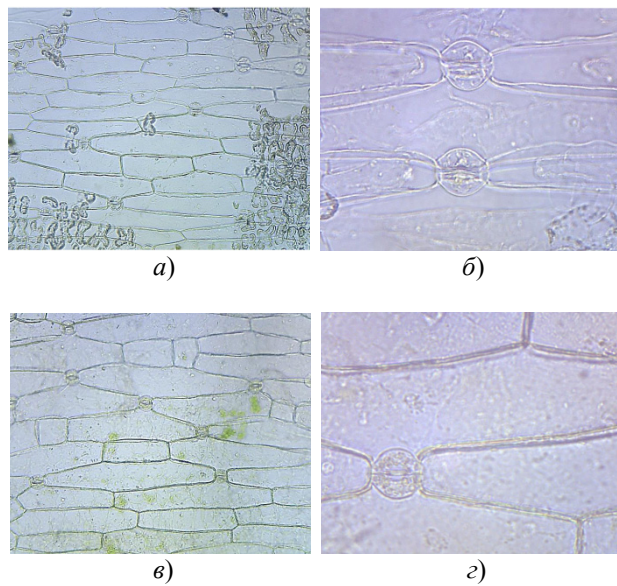


Рис. 10. Строение верхнего эпидермиса листьев имматурных особей *Iris domestica*:
 а – нижний эпидермис листа im_1 -особи (ув. 10×15); б – то же (ув. 40×15);
 в – верхний эпидермис листа im_2 -особи (ув. 10×15); г – то же (ув. 40×15)

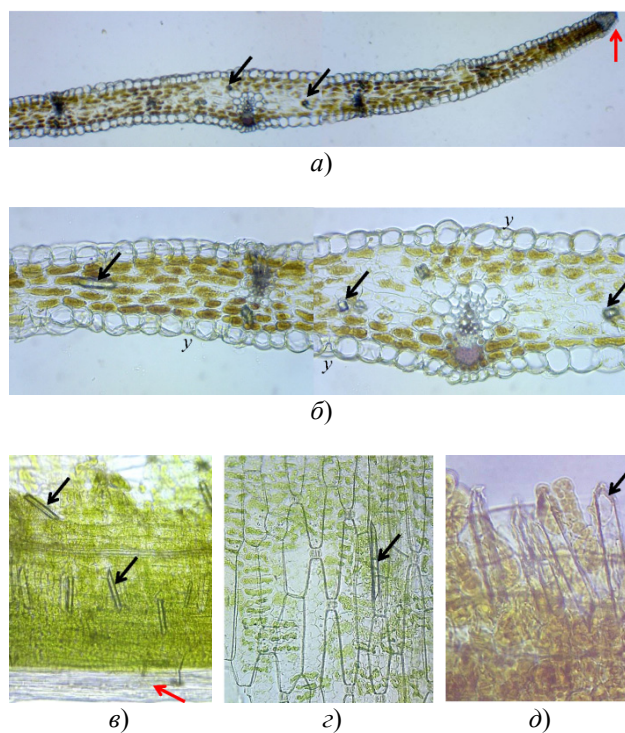


Рис. 11. Внутреннее строение листьев im_2 -особи *Iris domestica*:
 а – поперечный срез листа (ув. 4×15); б – то же (ув. 10×15); в – вид листа
 со стороны верхней эпидермы; часть мезофилла и нижняя эпидерма удалены
 (ув. 10×15); г – нижний эпидермис и два слоя мезофилла (ув. 10×15); д – стилоиды
 в мякоти листа (ув. 40×15); у – устьица, черными стрелками показаны стилоиды,
 красными стрелками – бесцветные клетки края листа

Крупные, параллельно лежащие жилки (10 у it_1 -особей и 20 у it_2 -особей) располагаются поочередно то под «верхним», то под «нижним» эпидермисом, придавая листу двухстороннюю килеватость, особенно хорошо заметную у взрослых растений.

По обоим краям листа расположена группа плотно прилегающих друг к другу прозенхимных узких клеток с толстыми целлюлозными оболочками, не содержащих хлоропластов.

Обращает на себя внимание обилие крупных кристаллов оксалата кальция – стилоидов. Одни из них расположены параллельно и армируют крупные жилки; другие – перпендикулярно, по краю листа; третьи разбросаны в мезофилле (см. рис. 11). Кристаллы оксалата кальция свойственны листьям растений открытых мест обитания, поскольку способствуют рассеиванию света и защищают ткани мезофилла от перегрева.

Таким образом, в условиях культуры беламканда китайская сохраняет особенности строения листа, очевидно, свойственные ей как гелиофиту и сформированные в природных местообитаниях в процессе филогенеза как приспособления к жизни на открытых солнечных скалистых участках рек и морских побережий.

Переход в виргинильное возрастное состояние сопровождается как общим увеличением размеров растения (утолщается основание розеточного побега до 7–10 мм; увеличиваются до 10–12 число придаточных корней и их диаметр и длина; возрастают число листьев и их размеры), так и переходом от моноподиального нарастания к симподиальному. В пазухе одного из нижних листьев закладывается боковая почка (рис. 12), которая прорывает листовое влагалище. Утолщенное основание розеточного побега преобразуется в корневище. Виргинильные особи зимуют. Осенью их листья усыхают и отмирают, на следующий год (в случае успешной перезимовки) образовавшаяся почка дает новый вегетативный и генеративный побеги – растение вступает в генеративный период развития.



Рис. 12. Основание побега виргинильной особи *Iris domestica* с почкой возобновления

Внутреннее строение придаточных корней отражено на рис. 13. Придаточные корни виргинильных особей имеют более чем в 2 раза больший диаметр, чем у имматурных особей. Они покрыты многослойной эктодермой, ха-

рактируются мощной мезодермой и хорошо выраженной эндодермой. Им свойственно полиархное строение, число лучей ксилемы возрастает до 9–12.

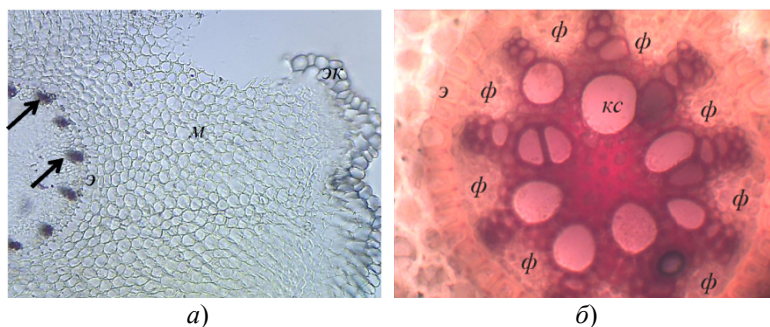


Рис. 13. Строение придаточных корней в зоне проведения виргинильной особи *Iris domestica* на поперечном срезе: а – молодой корень (ув. 10×15); б – стель более старого корня (ув. 40×15); эк – эктодерма; м – мезодерма; э – эндодерма; кс – ксилема; ф – флоэма; стрелками показаны лучи ксилемы

Внутреннее строение листа γ -особей отражает дальнейшее усложнение в онтогенезе ассимиляционных органов беламканды китайской. Как и у им-матурных растений, основание листа напоминает кармашек, защищающий верхушечную почку (рис. 14). Резко (на 35–40 %) возрастает толщина листов-вой пластинки, как за счет увеличения числа слоев мезофилла до 8–10, так и размеров клеток. Увеличивается число жилок до 30–35. Окончательно оформляются морфометрические признаки амфистоматного изолатерального листа, свойственные взрослым особям вида.

Генеративные особи (рис. 15) в первый год представляют собой высокие растения с разветвленным корневищем диаметром до 1,5 см, от которого отходят 10–15 придаточных корней. Наземная часть представлена 2–5 удли-ненными побегами (65–83 см), префлоральная зона которых образована 8–9 междоузлиями, диаметр стебля в основании побега 5–8 мм.

Соцветие раскидистое, метельчатое, порядок ветвления соцветия 4–5. Цветки крупные, 5–7 см в поперечнике, широко открытые желто-оранжевые с красными пятнами (*Iris domestica* var. *purpurea* Hort [1]). Околоцветник из шести лепестков, сросшихся у основания. Тычинок три, их нити прикреплены у основания долей околоцветника. Пыльники двухгнездные, прикрепленные основанием. Завязь нижняя, трехгнездная, с многочисленными семязпочками в каждом гнезде. Количество цветков на одном растении от 50 до 120.

Плод – коробочка длиной от 35 до 50 мм (в среднем 43 ± 1 мм) с тон-кими перепончатыми стенками, раскрывающаяся широко по створкам, с оста-ющейся в центре колонкой с прикрепленными к ней черными блестящими семенами (от 10 до 20 шт.).

Продолжительность генеративного возрастного состояния в Пензен-ском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина составляет 1–2 года. Повторное цветение (на следующий год) в большинстве случаев не наблюдается.

Внутреннее строение корней и листа генеративных особей сходно с особями виргинильного возрастного состояния. Строение стебля представ-лено на рис. 16.

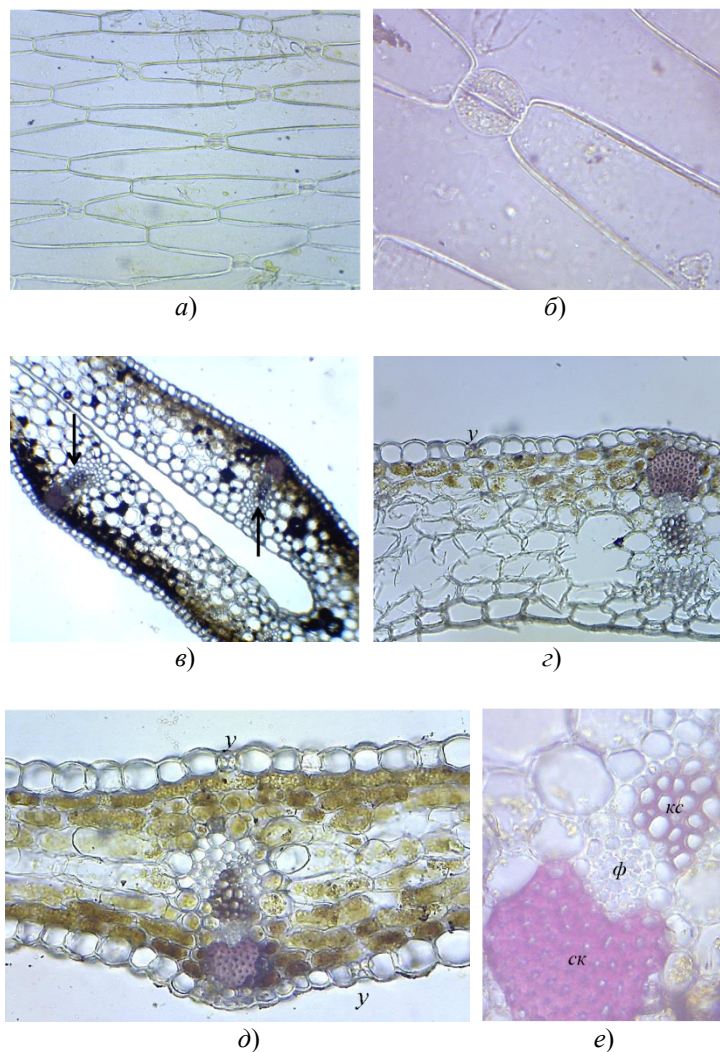


Рис. 14. Внутреннее строение листьев виргинильной особи *Iris domestica*:
 а – нижний эпидермис (ув. 10×15); б – устьице (ув. 40×15); в – поперечный срез
 листа в основании (ув. 4×15); г – то же (ув. 10×15); д – поперечный срез листа
 в средней части (ув. 10×15); е – жилка (ув. 40×15); у – устьица; кс – ксилема;
 ф – флоэма; ск – склеренхима; черными стрелками показаны жилки

Стебель покрыт эпидермой с хорошо развитой кутикулой. Под ним залегает первичная кора, образованная преимущественно хлоренхимой (6–8 слоев клеток). На границе коры и стели выражено хорошо заметное кольцо склеренхимы, с которой сливаются склеренхимные обкладки периферических проводящих пучков. Проводящие пучки закрытые, биколлатеральные, с хорошо развитой склеренхимной обкладкой. Тип стели – атактостель.

Беламканда китайская в культуре Пензенского ботанического сада им. И. И. Спрыгина ведет себя как малолетнее растение: в первый год растение проходит прегенеративный период развития и зимует. При этом она проявляет зимостойкость: зиму переносит хорошо, без укрытия. Отрастание молодых растений после перезимовки происходит в середине – конце мая, когда

прогрееется почва. В летний период очень страдает в период засухи, требует частого и обильного полива.



Рис. 15. Внешний вид генеративных особей *Iris domestica*:
а – общий вид растения; б – соцветие; в – цветок;
г – отцветающее растение с коробочками

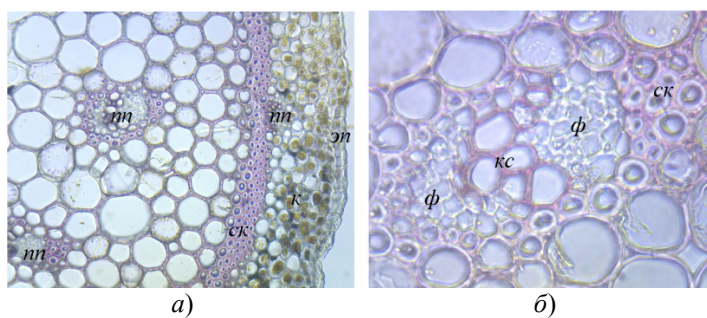


Рис. 16. Внутреннее строение стебля генеративной особи *Iris domestica*:
а – общий план строения (ув. 10 × 15); б – проводящий пучок (ув. 40 × 15);
эп – эпидермис; пп – проводящий пучок; кс – ксилема; ф – флоэма; ск – склеренхима

На второй год выращивания большинство растений зацветает. Цветение наблюдается во второй половине лета. Если период цветения совпадает с засухой, наблюдается быстрое отцветание: каждый цветок отцветает за 1–2 дня. В целом цветение продолжается 2–3 недели; в дождливую погоду до месяца. Семена созревают в конце сентября – октябре.

Культура беламканды китайской в Пензенском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина поддерживается исключительно семенным способом. В природных условиях, видимо, возможно и вегетативное размножение беламканды. Наблюдается наличие столонов у особей в природе [10], а также слабое неспециализированное размножение коротким разветвленным утолщенным корневищем. При выращивании в культуре применяют и размножение делением корневища [7], но в Пензенском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина этот способ не используется. Однако погодные условия 2010 г. благоприятно сказались на развитии растений, которые имели хорошо сформированные разветвленные корневища (2–3 дочерних корневища) и подвергались делению.

Таким образом, в условиях интродукции в Пензенской области многолетнее корневищное растение беламканда китайская ведет себя как малолетник (2–3-летник), а не как многолетник. Более быстрое прохождение жизненного цикла в условиях, далеких от экологического оптимума, – одна из приспособительных реакций вида на уровне онтогенеза особи.

Беламканда китайская – относительно позднецветущее растение, поэтому для нее очень важным периодом является осень, когда после отцветания параллельно с созреванием плодов происходят важные формообразовательные процессы в апексах, определяющие развитие растения на следующий год – заложение и формирование почек возобновления, а также процессы развития корневищ – утолщение, запасание питательных веществ, опробкование. Корневища растений из природных популяций описываются как «утолщенные, разветвленные» [11], «мясистые» [1], что совершенно не характерно для генеративных особей, выросших в условиях г. Пензы. Очевидно, за более короткий вегетативный период интродуценты не успевают завершить процессы роста и развития, результатом чего является их ослабленное состояние в последующем году.

Выводы

1. В условиях интродукции в Пензенском ботаническом саду им. И. И. Спрыгина у *Iris domestica* описаны следующие стадии и возрастные состояния: 1) латентный; 2) прегенеративный (ювенильные, имматурные, вегетативные особи); 3) генеративный периоды.

2. Каждому этапу онтогенеза свойственны определенные особенности внутреннего строения вегетативных органов, которые отражают усложнение уровня организации при переходе в новое возрастное состояние и адаптации к условиям обитания.

3. Многолетнее корневищное растение *Iris domestica* ведет себя как малолетник (2–3-летник) на территории Пензенской области. Более быстрое прохождение жизненного цикла в условиях интродукции, отличающихся от экологического оптимума, – одна из приспособительных реакций вида на уровне онтогенеза особи, связанная с сокращением вегетационного периода.

Список литературы

1. **Родионенко, Г. И.** Беламканда китайская / Г. И. Родионенко // Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР : в 2 т. – Л. : Наука, 1977. – Т. 1. – С. 165–166.
2. **Работнов, Т. А.** Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений / Т. А. Работнов // Успехи современной биологии. – 1947. – Т. 24, № 1 (4). – С. 551–568.
3. **Работнов, Т. А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Труды БИН АН СССР. Сер. III (Геоботаника). – 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.
4. **Уранов, А. А.** Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
5. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М. : Изд-во АН СССР, 1975.
6. **Барыкина, Р. П.** Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятков, Х. Х. Джалилова, Г. М. Ильина, Н. В. Чубатова. – М. : МГУ, 2004. – 312 с.
7. **Карташева, Л. М.** Онтогенез редких и малоизученных видов семейства Iridaceae Juss. при интродукции в Центральном Черноземье / Л. М. Карташева // Вестник ВГУ. Сер. География. Геоэкология. – 2011. – № 1. – С. 167–170.
8. **Родионенко, Г. И.** Род Ирис – *Iris* L. / Г. И. Родионенко. – Л. : Наука, 1961. – 245 с.
9. **Кирпичева, Л. Ф.** Устьичный аппарат вида *Iris pumila* L. и сортов садовых групп *Iris hybrida* Hort / Л. Ф. Кирпичева, Э. Г. Бирюлева // Modern Phytomorphology. – 2012. – Т. 2. – С. 49–51.
10. **Белоусова, Л. С.** Беламканда китайская / Л. С. Белоусова // Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. – М. : Лесная промышленность, 1984. – Т. 2. – С. 209–210.
11. **Павлова, Н. С.** Беламканда китайская / Н. С. Павлова, М. Н. Колдаева // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М. : КМК, 2008. – С. 292–293.

References

1. Rodionenko G. I. *Dekorativnye travyanistye rasteniya dlya otkrytogo grunta SSSR: v 2 t.* [Adornment herbaceous plants for the open ground of USSR: in 2 volumes]. Leningrad: Nauka, 1977, vol. 1, pp. 165–166.
2. Rabotnov T. A. *Uspekhi sovremennoy biologii* [Progress of modern biology]. 1947, vol. 24, no. 1 (4), pp. 551–568.
3. Rabotnov T. A. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. III (Geobotanika)* [Proceedings of Botanic Institute of the USSR Academy of Sciences]. 1950, iss. 6, pp. 7–204.
4. Uranov A. A. *Biologicheskie nauki* [Biological sciences]. 1975, no. 2, pp. 7–34.
5. *Metodika fenologicheskikh nablyudeniye v botanicheskikh sadakh SSSR* [Methods of phenological observation in botanic gardens of USSR]. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1975.
6. Barykina R. P., Veselova T. D., Devyatov A. G., Dzhaililova Kh. Kh., Il'ina G. M., Chubatova N. V. *Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnikе. Osnovy i metody* [Botanic microtechnology reference book. Fundamentals and methods]. Moscow: MGU, 2004, 312 p.
7. Kartasheva L. M. *Vestnik VGU. Ser. Geografiya. Geoekologiya* [Bulletin of VSU. Series: Geography. Geoecology]. 2011, no. 1, pp. 167–170.
8. Rodionenko G. I. *Rod Iris – Iris L. [Iris – Iris L. genus]*. Leningrad: Nauka, 1961, 245 p.

9. Kirpicheva L. F., Biryuleva E. G. *Modern Phytomorphology*. 2012, vol. 2, pp. 49–51.
10. Belousova L. S. *Krasnaya kniga SSSR. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh i rasteniy* [The red book of USSR. Rare and endangered species of animals and plants]. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1984, vol. 2, pp. 209–210.
11. Pavlova N. S., Koldaeva M. N. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i gri-by)* [The red book of the Russian Federation (plants and fungi)]. Moscow: KMK, 2008, pp. 292–293.

Вяль Юлия Александровна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра ботаники, физиологии
и биохимии растений, Пензенский
государственный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: vyal81@mail.ru

Vyal Yulia Alexandrovna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of botany, plant
physiology and biochemistry, Penza
State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Мазей Наталья Григорьевна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра ботаники, физиологии
и биохимии растений, Пензенский
государственный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: natashamazei@mail.ru

Mazei Natalya Grigorievna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of botany, plant
physiology and biochemistry, Penza
State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

УДК 581.4+581.8

Вяль, Ю. А.

Становление анатомо-морфологической структуры *Iris domestica* Goldblatt et Mabb в онтогенезе в условиях интродукции в Пензенском ботаническом саду имени И. И. Спрыгина / Ю. А. Вяль, Н. Г. Мазей // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2014. – № 4 (8). – С. 36–52.