

Л. В. Буглова
О. В. Комина
М. В. Козлова

Онторморфогенез *T. ledebourii ex situ* в условиях континентального климата лесостепи Западной Сибири

В статье представлено поэтапное развитие дициклических полурозеточных побегов *Trollius ledebourii* Rchb. (*Ranunculaceae*). Почки возобновления закладываются по озимому типу. В первый сезон вегетации развивается вегетативный розеточный побег, на следующий год — генеративный удлиненный с одиночным терминальным цветком или разветвленный. При формировании генеративных структур апикальная меристема не отмирает, а полностью преобразуется во флоральную. Для представителей вида характерно партикулярное омоложение и длительный срок жизни генет — функционально самостоятельных вегетативных потомков, возникших от одного семени.

Ключевые слова: *Trollius ledebourii*, органогенез, меристема, побеги, почки, генеты, онтогенез.

Введение. При оценке адаптивного потенциала видов, вводимых в культуру в новых условиях произрастания, особое внимание традиционно уделяется изучению важнейших составляющих онторморфогенеза — становлению жизненной формы в онтогенезе и биологии развития генеративных почек. Генеративный период жизненного цикла всех цветковых растений включает однотипные органообразовательные процессы — развитие побегов, цветков, плодов и семян, сопоставимых у видов с различными жизненными стратегиями.

Исследование органогенеза особенно важно для тех травянистых многолетников, у которых закладка и дифференциация цветковых почек начинается в году, предшествующем цветению. К таким растениям относятся представители рода *Trollius* L.

Морфогенез и онтогенез у видов рода изучены на примере *T. europaeus* L. секц. *Trollius* Doroz. и частично *T. asiaticus* секц. *Longipetala* Doroz. [1, с. 191—194; 5, с. 485; 6, с. 39; 10, с. 1655—1657]. Онтогенез *T. europaeus* относится к II надтипу, Г1 подтипу [2, с. 9], характеризуется полным протеканием всех процессов жизнедеятельности в ряду поколений вегетативно возникающих особей и партикуляцией в генеративном периоде с неглубоким омоложением рамет. Остальные представители рода в столь полном объеме не исследовались.

T. ledebourii Rchb. секц. *Longipetala* Doroz. является, как и остальные представители рода, кистекорневым поликарпиком с полурозеточными побегами [6, с. 39]. Растения обладают ценными декоративными свойствами в сочетании с хорошей зимостойкостью [12, с. 65—66; 13, с. 173; 17, с. 42]. Виды *T. chinensis* Bunge и *T. ledebourii* используются в тибетской и китайской медицине, они входят в состав противовирусных и антиоксидантных лекарственных сборов, а последние исследования выявили противораковые свойства гликозидов, выделенных из этих видов [19, с. 70; 20, с. 1707—1709; 21, с. 1394—1395].

Целостному пониманию жизненных процессов *T. ledebourii* препятствует отсутствие знаний о биологии развития вегетативных генеративных почек данного вида. Отдельные морфологические особенности остаются спорными до настоящего времени. Характеризуя весь род *Trollius*, С. Н. Зиман [5, с. 484; 6, с. 38] указывает, что у растений образуются одиночные цветки и цимоидные соцветия. Простые цимоиды в пределах рода описаны у равнинных и низкогорных видов, к каковым относится *T. ledebourii*. Однако во флори-

© Буглова Л. В., Комина О. В., Козлова М. В., 2020

стической литературе цветки у этого вида указаны как одиночные [15, с. 107]. Соцветие *T. europaeus* описано как закрытая кисть [1, с. 190].

Актуальность данной работы определяется тем, что каждый органогенный этап жизни многолетнего растительного организма в генеративном возрасте определяет успешность его семенного воспроизводства.

Цель работы — изучение онтоморфогенеза *T. ledebourii ex situ* в условиях континентального климата лесостепи Западной Сибири.

Задачи исследования:

- 1) краткая характеристика онтогенетических состояний *T. ledebourii* с выделением маркерных признаков;
- 2) изучение биологии развития генеративных почек *T. ledebourii*;
- 3) установление соответствий фенологических фаз с этапами органогенеза.

Материал и методы исследований. Объект исследования — растения *T. ledebourii* из биоресурсной научной коллекции УНУ (USU № 440534) лаборатории интродукции декоративных растений Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения РАН (г. Новосибирск). Исходный материал был получен живыми корневищами из Читинской области (ныне Забайкальский край). Уточнение вида по Гербарию Ботанического института РАН (LE) показало, что наши экземпляры являются растениями с большим (для названного вида) количеством чашелистиков, соответствующих разновидности *T. ledebourii* var. *polysepalus* Regel et Til. Однако в российской систематике не принято делить вид *T. ledebourii* на подвиды, поэтому в дальнейшем к названию подвида мы не обращаемся [11, с. 18; 15, с. 107].

Растения, произрастающие в коллекции, являются диплоидами, кариотип ($2n = 16$) соответствует природным экземплярам [4, с. 1274; 8, с. 120].

Коллекция с представителями рода *Trollius* расположена на супесчаных почвах. Посадки *T. ledebourii* фактически являются длительно существующим агроценозом с минимальным вмешательством человека: проводилась только редкая ручная прополка с удалением сорняков выше 30 см в весенне-раннелетний период и выше 60 см в позднелетний период, регулярный полив, внесение органо-минеральных удобрений 3 раза в течение вегетационного сезона. Данная площадка должна воссоздавать наиболее благоприятные условия для развития купальниц. Наблюдения проводились в течение 15 лет — с 2004 по 2018 г.

Подземные побеги *T. ledebourii* фиксировались в начале вегетационного периода (III декада апреля, II декада мая, I декада июня) и перед уходом в зиму (III декада августа, III декада октября, I декада ноября) в копенгагенской смеси [3, с. 27—28] — спирт (70%), глицерин (3%), вода (27%). На этапах цветения-плодообразования выполнялись срезы скальпелем через середину цветка или побега с окрашиванием ацетогематоксилином. Прегенеративные этапы онтогенеза наблюдали при проращивании растений в чашках Петри, в плотных посадках семенами на коллекционный участок и при самосеве. Основные возрастные состояния определяли по А. А. Уранову [16] с учетом маркерных признаков, выделенных Е. В. Акшенцевым [1] для *T. europaeus* L., этапы органогенеза описывали по Ф. М. Куперман [9]. Начало этапа устанавливали по формированию терминального цветка на побегах первого порядка. Типизация клонов выполнена по Ю. А. Злобину [7, с. 110—130].

Препарированные конусы нарастания исследовались с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V12 с цифровой камерой высокого разрешения AxioCam MRc-5 (программное обеспечение AxioVision 4.8).

Результаты исследования

Основные онтогенетические состояния. Данные по онтогенезу изучаемого вида приведены в краткой форме, в основном для отметки сроков перехода растений к циклическому развитию. В течение 15 лет мы наблюдали у *T. ledebourii* 3 онтогенетических периода: латентный, прегенеративный, генеративный и 8 возрастных состояний: семя, проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное молодое генеративное (*g1*), средневозрастное (*g2*) и старое генеративное (*g3*). Переход к постгенеративному периоду, сенильному состоянию не зарегистрирован.

У *T. ledebourii* прорастание семян надземное с образованием двух отдельных семядолей овальной формы (рис. 1). Семена имеют короткий период покоя, в течение первого месяца всхожесть составляет около 40% без стратификации. Еще около 30—35% семян всходит в течение последующих двух месяцев со стратификацией через каждые 2 недели при температуре 4—5° С. Набухание приводит к разрыву покровов семени, сначала растет зародышевый корешок, затем удлиняется гипокотиль, который выносит семядоли на поверхность. Длина гипокотыля зависит от освещенности семян. При проращивании в лабораторных условиях на свету он почти незаметен, а в затененных условиях может достигать 2 см (рис. 1). Затем приступают к росту черешки и пластинки семядолей, корневая система, формируются корневая шейка и конус нарастания. Ювенильное состояние характеризуется образованием трехлопастного ювенильного листа и образованием вторичной корневой системы (рис. 1). Маркерами различных состояний прегенеративного периода являются размеры растений, степень рассеченности листовой пластинки, форма зубцов (рис. 2). Для *T. ledebourii* установлена поливариантность темпов прохождения прегенеративного периода — наиболее быстрое в благоприятных условиях проходит за 3 года, однако случается более длительное существование особей в прегенеративном периоде.

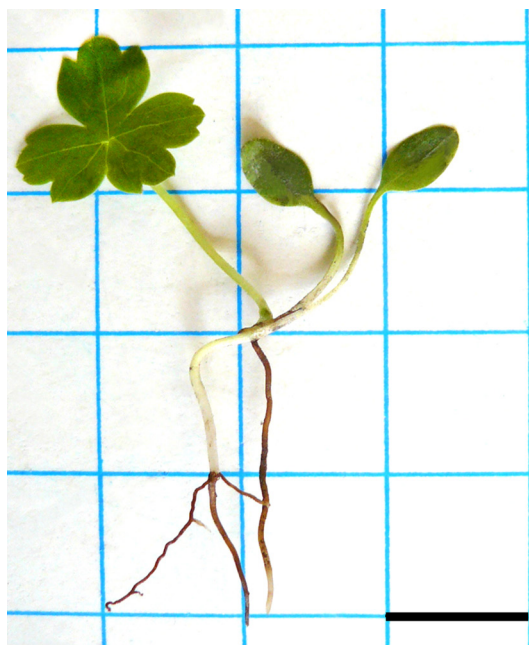


Рис. 1. Переход от проростка к ювенильному состоянию. Масштабная сетка: 10 мм

На третий год жизни растения могут перейти к *g1*, на 4-й год — к *g2*-состоянию. Такой максимально быстрый темп развития характерен для единичных особей, примерно 1—5% при полевом посеве. Основная часть растений, около 70%, приступают к цветению на 4-й год после посева. На 5—6-й год они переходят к *g2* и могут жить в этом воз-

расте весьма длительное время. В плотных посевах часть особей может оставаться всю жизнь в прегенеративном периоде.



Рис. 2. Возрастные состояния прегенеративного периода: а) ювенильное второго года жизни, б) имматурные, с) виргинильное. Масштабная линейка: 50 мм

Растения *g2* отличаются от *g1* более длинными генеративными побегами — до 110 см, в среднем около 100 см, тогда как побеги в состоянии *g1* — 55—70 см в высоту, и способностью к ветвлению стебля.

В последующие годы наблюдалось циклическое заложение почек возобновления с последующим образованием генеративных побегов, сезонное развитие которых описано ниже. Через 8—11 лет происходил распад клонов с частичным отмиранием середины и уменьшением высоты генеративных побегов до 60—90 см, что соответствует переходу к *g3* возрастному состоянию.

В течение 15 лет наблюдений мы не регистрировали перехода к сенильному состоянию.

Сезонный органогенез. Заложение почек возобновления у *T. ledebourii* начинается во второй половине июля с обособления апикальной меристемы в пазухах прошлогодних листьев у основания генеративного побега текущего года. Меристематическая инициаль и ближайшие к ней клетки делятся периклинально, обеспечивая радиальный прирост, затем, по мере удаления их от центра инициализации, начинают преобладать антиклинальные деления, обеспечивающие рост и обособление чешуй и листовых примордий. К III декаде июля можно наблюдать сформированную почку возобновления с плоским конусом нарастания, соответствующую I этапу органогенеза (по [9]). В текущий год ее развитие очень медленное (рис. 3), к холодному периоду почка имеет высоту 5—7 мм, 1—2 кроющих чешуй и примордии черешковых листьев, которые отличаются от кроющих чешуй наличием зачатка листовой пластинки.

На следующий вегетационный сезон из почки возобновления развивается побег I генерации, который представляет собой розетку с 1—3 черешковыми листьями и плоским конусом нарастания, соответствующий II этапу органогенеза.

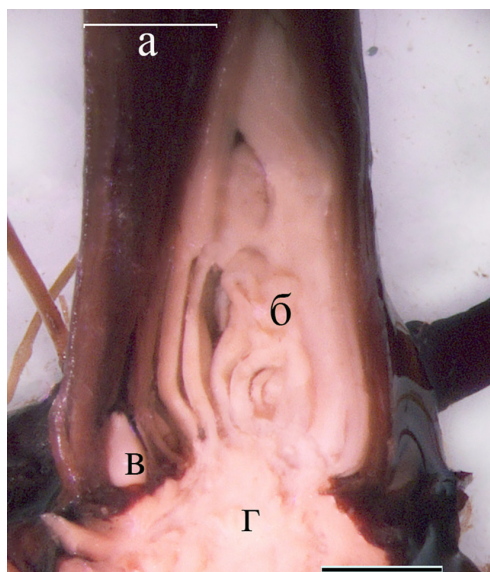


Рис. 3. Продольный разрез через растение, I декада сентября: а) отмирающий генеративный побег; б) потенциально генеративная почка, возобновление прошлого года, II этап органогенеза; в) почка возобновления текущего года, I этап органогенеза, г) корневище. Масштабная линейка: 2 мм

Примерно во II декаде июля начинается медленное разрастание в ширину базальной части розеточного побега с формированием собственной корневой системы. В августе нарастание чешуй и формирование листовых примордий становится более интенсивным, по завершении плодоношения предыдущим генеративным побегом формируется ортотропная почка побега II генерации (рис. 3). Она крупнее почки I года — 2—3 см в высоту, с выпуклым конусом нарастания, имеет большее количество более развитых листовых примордий, 1—2 открытые чешуи и 2 сомкнутые (рис. 4).



Рис. 4. Генеративная почка с зачаточным побегом (IV этап), III декада октября. Масштабная линейка: 2 мм

Развитие всех структур происходит акропетально, поэтому внешние листовые примордии наиболее развиты — они состоят из сомкнутого, хорошо развитого листового

влагалища, защищающего конус нарастания, зачатков черешка и листовой пластинки. В осенний период при положительных температурах выше 1°C органообразовательная деятельность почек замедляется, но не останавливается. Часть растений (5—30% в зависимости от погодных условий) может успеть заложить генеративный побег и уходит в холодный период на более поздних этапах органогенеза, до IV включительно. Однако повторное позднее осеннее или раннее весеннее цветение *T. ledebourii* не наблюдалось.

В норме дальнейшее развитие побега II генерации происходит в течение следующего вегетационного периода и начинается с фазы весеннего отрастания, что соответствует III этапу органогенеза. Данный этап характеризуется разворачиванием черешковых листьев в основании побега, незначительным увеличением конуса нарастания в высоту. Затем меристемы, расположенные под конусом нарастания, меняют направление деления, их дальнейший прирост происходит радиально, формируется меристематический валик. Последовательная точечная инициализация антиклинальных делений на этом валике приводит к формированию зачатков сидячих листьев и дифференциации зон междоузлий. Зачатки сидячих листьев довольно быстро увеличиваются в размерах, куполообразно смыкаются над конусом нарастания, выполняя защитную функцию на период заложения органов цветка и формирования гаметофита. На этом этапе происходит инициализация боковых побегов и дифференциация их вегетативной части, что определяет разветвления стебля второго и третьего порядков. Инициаль апикальных побегов второго порядка закладывается в пазухе каждого стеблевого листа, как сидячего, так и черешкового. Наибольшим ростовым потенциалом обладают меристемы в пазухах 2—4 листа генеративного побега, из которых в первую очередь развиваются побеги 2 и 3 порядков. Остальные инициали, как правило, образуют спящие почки; в пазухах верхних стеблевых листьев часто сохраняются только остатки меристемы среди дифференцированной стеблевой паренхимы.

На IV этапе органогенеза апикальные меристемы генеративного побега полностью трансформируются во флоральные с формированием одного терминального цветка. При этом апикальная инициаль прекращает функционировать и весь конус нарастания меняет направление клеточных делений на радиальное. Зачаток цветка приобретает булавовидную форму, его нижняя часть растет интенсивнее — образуется второй меристематический валик, из которого затем формируются чашелистики (рис. 5).



Рис. 5. IV этап органогенеза: заложение и формирование чашелистиков на булавовидном зачатке цветка, стеблевые листья удалены. Масштабная линейка: 2 мм

На V этапе наблюдается последовательное центростремительное заложение бугорков лепестков и тычинок. Их инициализация протекает однотипно, прирост в высоту ортотропный, расположение спироциклическое (парастихами). Начинается рост междуузлий. Чашелистики смыкаются над развивающимися генеративными органами. Цветоложе увеличивается в размерах, его клетки паренхиматизируются.

VI этап характеризуется заложением листовок, происходит рост всех элементов цветка. Бугорки листовок закладываются двумя валиками, а направление их роста перпендикулярно к касательной цветоложа, то есть слегка наклонно, поэтому листовки отличаются от тычинок с самых начальных этапов развития (рис. 6).

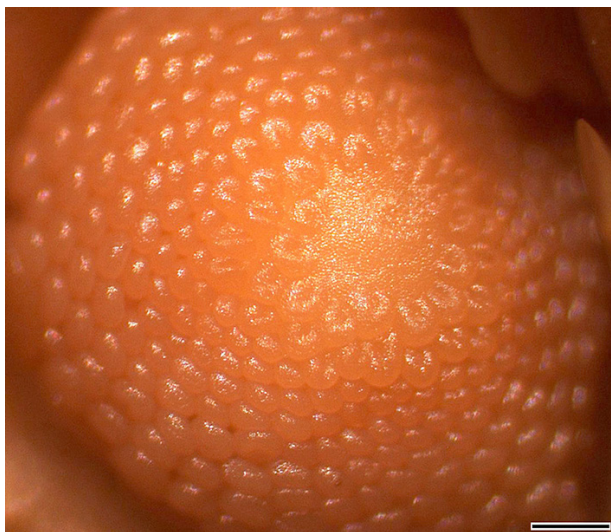


Рис. 6. VI этап органогенеза: заложение и рост листовок. Масштабная линейка: 0,2 мм

По достижении длины 0,5—1 мм листовки меняют направление роста на ортотропное и приобретают изогнутую форму. Цветоложе становится слегка уплощенным за счет более быстрого разрастания в ширину, чем в длину.

Этапы органогенеза с III по VI соответствуют фенологической фазе весеннего отрастания, в этот период формирующийся цветок закрыт сидячими стеблевыми листьями.

VII этап визуально регистрируется по росту всех элементов цветка. Цветоложе растет в высоту и ширину, меняет форму — теперь на срезе оно выглядит не округлым, а квадратным со сглаженными краями. Происходит активный рост междуузлий, начинается рост цветоножек. Сидячие листья разворачиваются и увеличиваются в размерах — бутон выходит из-под их защиты. На этом этапе происходят важные эмбриональные преобразования — заложение, рост и развитие семязпочек, их анатропный поворот, мейоз материнских клеток микроспор и мегаспор. Развитие структур цветка центростремительное. Начало мейоза в микроспороцитах во внешнем ряду совпадает с началом дифференциации спорогенной ткани во внутреннем ряду пыльников, а также с заложением и ростом бугорков семязпочек в листовках.

VIII этап сопровождается разворачиванием и ростом сидячих прицветных листьев, увеличением размеров всех органов цветка, активизируется рост цветоножек. Происходит развитие мужских и женских гаметофитов, созревание пыльцы и зародышевых мешков, подготовка к опылению.

VII и VIII этапы соответствуют фенологической фазе «бутонизация».

IX этап приходится на фазу цветения. Происходит раскрытие чашелистиков, рост тычиночных нитей, последовательное центростремительное открытие пыльников, рост

плодолистиков и цветоножек. Стилodium становятся восприимчивыми к пыльце. Продолжительность этапа составляет в среднем 7 дней для одного цветка. Заканчивается опадением околоцветника. Следует отметить, что побеги 2 и 3 порядков отстают в развитии от главного. Когда на оси первого порядка начинается цветение, на побегах 2 и 3 порядков обычно еще продолжается бутонизация, а их отставание в цветении колеблется в сроках в зависимости от погодных условий и может составлять 3 недели.

На X этапе происходит формирование семян: рост и развитие зародыша, эндосперма, спермодермы. Семенная кожура на этом этапе имеет белесую окраску, листовки зеленые (рис. 7). Заканчивается этап достижением семенем своих максимальных размеров и прекращением роста цветоножек.



Рис. 7. Растение g1 возраста на X этапе органогенеза. Масштабная линейка: 50 мм

XI этап — накопление питательных веществ в семени. При этом происходит превращение питательных веществ в запасные, в основном крахмал и липиды, спермодерма завершает склерификацию, темнеет. Заканчивается этап засыханием и растрескиванием листовок, семена высыпаются.

XII — плоды и цветоножки засыхают, стебли, как правило, полегают, заканчивается высыпание семян.

Для *T. ledebourii* характерна поливариантность органообразовательных процессов.

При формировании одной почки возобновления и развитии одного побега партикуляция не происходит. Материнские корневища отмирают в течение трех-четырех лет, нарастание происходит за счет молодых метамеров. Вегетативное омоложение происходит ежегодно.

При благоприятных условиях в пазухах листьев и прошлогодних кроющих чешуй может закладываться до 3 почек возобновления, которые на следующий год могут переходить или не переходить в спящий режим. Наличие спящих почек на корневище удлиняет срок его жизни до 6 лет. Когда функционируют несколько почек возобновления, на одном материнском корневище будет располагаться несколько вегетативных розеточных побегов. В этом случае на следующий год жизни развивается несколько цветоносных побегов и связанных с ним метамеров корневища, которые вскоре отделяются и сами могут закладывать 1—3 почки для следующей генерации, т.е. происходит партикуляция с увеличением количества рамет. Поскольку *T. ledebourii* вегетативно неподвижные растения, образуются плотно произрастающие клон-группы с переплетенными корнями и перегнивающими остатками позапрошлогогодних корней и корневищ. В условиях культуры ЦСБС СО РАН мы наблюдали разрастание клон-группы в течение 10 лет жизни с диаметром на уровне почвы около 30 см и образованием до 28 цветоносов одновременно.

Обсуждение результатов. Побеги *T. ledebourii* являются полурозеточными дициклическими, что совпадает с литературными данными для представителей рода *Trollius* [1, с. 190—192; 2, с. 9]. Особенностью *T. ledebourii* является годичное разделение по типам побегов. Вегетативный розеточный побег с 1—3 листьями формируется в первый год жизни из осенней прошлогодней почки возобновления, затем конус нарастания этого побега формирует крупную, более развитую почку, из которой на следующий вегетационный сезон развивается генеративный удлиненный побег, как правило, без розетки листьев (рис. 8). Весь цикл развития от заложения почки возобновления до отмирания генеративных органов чуть более двух лет. Заложение почек происходит по озимому типу, при этом можно выделить 12 этапов органогенеза.

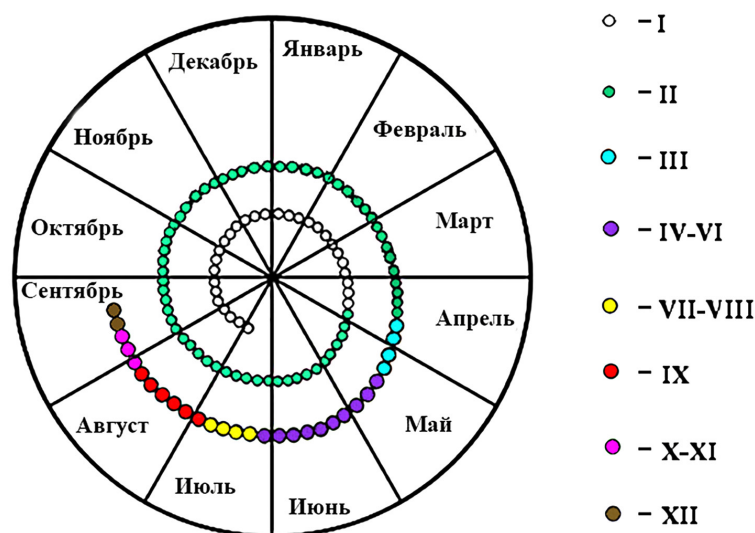


Рис. 8. Усредненная поэтапная (по Ф. М. Куперман [9]) схема развития дициклических побегов *T. ledebourii*

В литературе указывается, что у некоторых растений с розеточными побегами рост междоузлий характеризует переход растений к генеративному состоянию [18, с. 135—137]. У *T. ledebourii* установлены иные корреляции побегообразования: рост междоузлий соответствует более сформированному цветку, когда уже произошло заложение лепестков и тычинок.

Апикальные меристемы фактически не имеют потенциала развития, влияющего на семенную продуктивность, поскольку представители вида являются настоящими терми-

нальными растениями — апикальная меристема не отмирает, как например у *Fabaceae*, *Poaceae*, *Solanaceae* и др. [14, с. 29—30], а полностью преобразуется во флоральную. Растения не образуют соцветия, но начиная с возраста g_2 способны формировать разветвленные побеги, каждый из которых заканчивается одиночным терминальным цветком. Побеги могут ветвиться до третьего порядка включительно.

Листья, помимо ассимилирующей функции, дополнительно выполняют защиту генеративного побега от неблагоприятных факторов внешней среды. Черешковые листья сомкнутыми влагалищами защищают конус нарастания в холодный период, сидячие стеблевые сомкнуты на вершине во время дифференциации органов цветка — с IV по VI этапы органогенеза.

Период вегетации после окончания плодоношения (XII этап) очень важен для дальнейшего развития растений, так как в это время происходит развитие почки возобновления, заложение листовых примордий в потенциально генеративной почке, метамеризация основания побега с последующим заглублением.

Интересной особенностью *T. ledebourii* является отмирание корневища с партикуляцией дочерних особей. Каждый метамер корневища прекращает функционирование и постепенно разрушается вскоре после полегания связанного с ним генеративного побега. Поэтому изучаемый вид следует относить к малолетним самоомолаживающимся растениям, существующим в виде генет — потомков одного семени, произрастающих на одном месте, генетически идентичных, но функционально самостоятельных. Генеты стареют очень медленно, что подтверждается отсутствием субсенильных и сенильных особей в некоторых популяциях самого изученного вида рода — *T. europaeus* [2, с. 9] и нашими 15-летними наблюдениями за развитием *T. ledebourii*.

Таким образом, растение *T. ledebourii* представляет собой кистекорневую поликарпическую генету, состоящую из одной или нескольких малолетних рамет, циклически сменяющих друг друга и характеризующихся неглубоким омоложением. Растения g_2 возраста образуют полурозеточные дициклические, как правило, разветвленные побеги с одиночным терминальным цветком на каждой ветви.

Благодарности. В 2013—2016 гг. исследование выполнялось по государственному проекту VI.52.1.7 «Изучение адаптивного потенциала полезных растений *ex situ*: биоморфология, онтоморфогенез, репродуктивная биология», ИСГЗ ФАНО № 0312-2014-0007. С 2017 г. по настоящее время — по проекту VI.52.1.3 «Выявление путей адаптации растений к контрастным условиям обитания на популяционном и организменном уровнях» № АААА-А17-117012610053-9. Авторы выражают искреннюю благодарность А. Ю. Асташенкову, О. Ю. Васильевой за ценные советы и рекомендации при написании статьи; В. А. Буглову, И. Г. Селютину за помощь в обработке иллюстративного материала.

Список использованной литературы

1. Акшенцев Е. В. Онтогенез купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола : Марийский гос. ун-т, 2002. Т. 3. С. 190—195.
2. Акшенцев Е. В. Пространственно-временная организация ценопопуляций купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. 18 с.
3. Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М. : Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
4. Буглова Л. В., Красников А. А. Нарушения в ходе микроспорогенеза и микрогаметогенеза у *Trollius ledebourii* (*Ranunculaceae*) // Ботанический журнал. 2015. Т. 100, № 12. С. 1269—1276.
5. Зиман С. Н. О сравнительной морфологии и филогении рода *Trollius* (*Ranunculaceae*) // Ботанический журнал. 1983. Т. 68, № 4. С. 483—491.

6. Зиман С. Н. Морфология и филогения семейства лютиковых. Киев : Наукова думка, 1985. 248 с.
7. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений; современное состояние, точки роста. Сумы : Университетская книга, 2009. 263 с.
8. Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1984. 286 с.
9. Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. М. : Высшая школа, 1984. 240 с.
10. Лубягина Н. П. Эколого-биологическая характеристика *Trollius asiaticus (Ranunculaceae)* // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 12. С. 1653—1658.
11. Луферов А. Н. Купальница — *Trollius L.* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб. : Наука, С.-Петербург. отд-ние, 1995. Т. 7. С. 15—21.
12. Повыдыш М. Н., Петрова Н. В., Медведева Л. И., Орлова Т. А. Сем. *Ranunculaceae* // Растительные ресурсы России. Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. М. ; СПб. : Т-во науч. изданий КМК, 2008. С. 24—67.
13. Полетико О. М., Мишенкова А. П. Декоративные травянистые растения открытого грунта. Л. : Наука, 1967. 208 с.
14. Седова Е. А. Органогенный потенциал апикальных меристем цветковых растений и продуктивность // Вестник Московского университета. Сер. 16, Биология. 1989. № 4. С. 25—33.
15. Фризен Н. В. *Trollius L.* // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, Сиб. отд-ние, 1993. Т. 6. С. 103—108.
16. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7—34.
17. Шипчинский Н. В. Купальница — *Trollius L.* // Флора СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 42—53.
18. Stein D. B., Stein O. L. The growth of the stem tip of *Kalanchoë* cv. “Brilliant Star” // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. P. 132—140.
19. Su L., Yu R., Zhao J. Study on HPLC fingerprint of *Trollius ledebourii* Reichb. // Амурский медицинский журнал. 2017. № 3 (19). P. 69—70. DOI: 10.22448/AMJ.2017.3.69-70.
20. Wang S., Tian Q., An F. Growth inhibition and apoptotic effects of total flavonoids from *Trollius chinensis* on human breast cancer MCF-7 cells // Oncology Letters. 2016. Vol. 12, N. 3. P. 1705—1710. DOI: 10.3892/ol.2016.4898.
21. Wu L. Z., Wu H. F., Xu X. D., Yang J. S. Two new flavone C-glycosides from *Trollius ledebourii* // Chemical and pharmaceutical bulletin (Tokyo). 2011. Vol. 59, N 11. P. 1393—1398. DOI: 10.1248/cpb.59.1393.

Поступила в редакцию 25.02.2020

Буглова Любовь Викторовна, старший научный сотрудник
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Российская Федерация, 630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: astro11@rambler.ru

Комина Ольга Васильевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Российская Федерация, 630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: kuznetsova_olga8@mail.ru

Козлова Маргарита Викторовна, инженер-магистрант
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Российская Федерация, 630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: margarita-kozlova-1996@mail.ru

UDC 582.675.1:581.543

L. V. Buglova
O. V. Komina
M. V. Kozlova

Ontomorphogenesis of *T. ledebourii ex situ* in the Western Siberia forest-steppe continental climate

The article presents the phased development of *Trollius ledebourii* Rchb. (*Ranunculaceae*) dicyclic half-rossette shoots. The renewal buds are formed according to the winter type. In the first season of vegetation, a vegetative rosette shoot develops, the next year — a generative elongated sprout with a single terminal flower or branched. During the forming of generative structures, the apical meristem does not die off, but is completely transformed into the floral one. *T. ledebourii* representatives are characterized by a particular rejuvenation and a long genet life — a functionally independent vegetative shoots growing from one seed.

Key words: *Trollius ledebourii*, organogenesis, meristem, sprouts, buds, genets, ontogeny.

Buglova Lyubov Viktorovna, Senior Researcher
Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Russian Federation, 630090, Novosibirsk, ul. Zolotodolinskaya, 101
E-mail: astro11@rambler.ru

Komina Olga Vasilievna, Candidate of Biological Sciences, Researcher
Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Russian Federation, 630090, Novosibirsk, ul. Zolotodolinskaya, 101
E-mail: kuznetsova_olga8@mail.ru

Kozlova Margarita Viktorovna, Undergraduate Engineer
Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Russian Federation, 630090, Novosibirsk, ul. Zolotodolinskaya, 101
E-mail: margarita-kozlova-1996@mail.ru

References

1. Akshentsev E. V. Ontogenez kupal'nitsy evropeiskoi (*Trollius europaeus* L.) [Ontogenesis of the *Trollius europaeus* L.]. *Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii* [Ontogenetic Atlas of Medicinal Plants]. Ioshkar-Ola, Mariiskii gos. un-t Publ., 2002, vol. 3, pp. 190—195. (In Russian)
2. Akshentsev E. V. *Prostranstvenno-vremennaya organizatsiya tsenopopulyatsii kupal'nitsy evropeiskoi (Trollius europaeus L.): avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [The spatio-temporal organization of coenopopulations of the *Trollius europaeus* L. Abstr. Cand. Dis.]. Novosibirsk, 2006. 18 p. (In Russian)
3. Barykina R. P., Veselova T. D., Devyatov A. G., Dzhililova Kh. Kh., Il'ina G. M., Chubatova N. V. *Spravochnik po botanicheskoi mikrotekhnike. Osnovy i metody* [Handbook of Botanical Microtechnology. Basics and Methods]. Moscow, Izd-vo MGU Publ., 2004. 312 p. (In Russian)
4. Buglova L. V., Krasnikov A. A. Narusheniya v khode mikrosporogeneza i mikrogametogeneza u *Trollius ledebourii* (*Ranunculaceae*) [Abnormalities in meiosis and pollen development in *Trollius Ledebourii* (*Ranunculaceae*)]. *Botanicheskii zhurnal*, 2015, vol. 100, № 12. S. 1269—1276. (In Russian)
5. Ziman S. N. O sravnitel'noi morfologii i filogenii roda *Trollius* (*Ranunculaceae*) [On the comparative morphology and phylogeny of the genus *Trollius* (*Ranunculaceae*)]. *Botanicheskii zhurnal*, 1983, vol. 68, no. 4, pp. 483—491. (In Russian)
6. Ziman S. N. *Morfologiya i filogeniya semeistva lyutikovykh* [Morphology and phylogeny of the *Ranunculus* family]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1985. 248 p. (In Russian)
7. Zlobin Yu. A. *Populyatsionnaya ekologiya rastenii; sovremennoe sostoyanie, tochki rosta* [Population ecology of plants; current state, growth points]. Sumy, Universitetskaya kniga Publ., 2009. 263 p. (In Russian)
8. Krogulevich R. E., Rostovtseva T. S. *Khromosomnye chisla tsvetkovykh rastenii Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Chromosomal numbers of flowering plants in Siberia and the Far East]. Novosibirsk, Nauka, Sib. otd-nie Publ., 1984. 286 p. (In Russian)

9. Kuperman F. M. *Morfofiziologiya rastenii* [Plant morphophysiology]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1984. 240 p. (In Russian)
10. Lubyagina N. P. Ekologo-biologicheskaya kharakteristika *Trollius asiaticus* (Ranunculaceae) [Ecological and biological characteristics of *Trollius asiaticus* (Ranunculaceae)]. *Botanicheskii zhurnal*, 1985, vol. 70, no. 12, pp. 1653—1658. (In Russian)
11. Luferov A. N. Kupal'nitsa — *Trollius L.* [*Trollius L.*]. *Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka* [Vascular plants of the Soviet Far East]. St. Petersburg, Nauka, S.-Peterb. otd-nie Publ., 1995, vol. 7, pp. 15—21. (In Russian)
12. Povydysh M. N., Petrova N. V., Medvedeva L. I., Orlova T. A. Sem. Ranunculaceae [Family Ranunculaceae]. *Rastitel'nye resursy Rossii. Dikorastushchie tsvetkovye rasteniya, ikh komponentnyi sostav i biologicheskaya aktivnost'* [Plant Resources of Russia. Wild flowering plants, their component composition and biological activity]. Moscow, St. Petersburg, T-vo nauch. izdaniy KMK Publ., 2008, pp. 24—67. (In Russian)
13. Poletiko O. M., Mishenkova A. P. *Dekorativnye travyanistye rasteniya otkrytogo grunta* [Decorative grassy plants of open ground]. Leningrad, Nauka Publ., 1967. 208 p. (In Russian)
14. Sedova E. A. Organogennyi potentsial apikal'nykh meristem tsvetkovykh rastenii i produktivnost' [Organogenic potential of apical meristems of flowering plants and productivity]. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Ser. 16, Biologiya — Herald of Moscow University. Series 16. Biology*, 1989, no. 4, pp. 25—33. (In Russian)
15. Frizen N. V. *Trollius L.* [*Trollius L.*]. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk, Nauka, Sib. otd-nie Publ., 1993, vol. 6, pp. 103—108. (In Russian)
16. Uranov A. A. Vozrastnoi spektr fitotsenopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopulations as a function of time and energy wave processes]. *Biologicheskie nauki*, 1975, no. 2, pp. 7—34. (In Russian)
17. Shipchinskii N. V. Kupal'nitsa — *Trollius L.* [*Trollius L.*]. *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1937, vol. 7, pp. 42—53. (In Russian)
18. Stein D. B., Stein O. L. The growth of the stem tip of *Kalanchoë cv. "Brilliant Star"*. *Amer. J. Bot.*, 1960, vol. 47, pp. 132—140.
19. Su L., Yu R., Zhao J. Study on HPLC fingerprint of *Trollius ledebourii* Reichb. *Amurskii meditsinskii zhurnal*, 2017, no. 3 (19), pp. 69—70. DOI: 10.22448/AMJ.2017.3.69-70.
20. Wang S., Tian Q., An F. Growth inhibition and apoptotic effects of total flavonoids from *Trollius chinensis* on human breast cancer MCF-7 cells. *Oncology Letters*, 2016, vol. 12, no. 3, pp. 1705—1710. DOI: 10.3892/ol.2016.4898.
21. Wu L. Z., Wu H. F., Xu X. D., Yang J. S. Two new flavone C-glycosides from *Trollius ledebourii*. *Chemical and pharmaceutical bulletin (Tokyo)*. 2011, vol. 59, no. 11, pp. 1393—1398. DOI: 10.1248/cpb.59.1393.