

Л. Р. Челтыгмашева

Л. Л. Седельникова

Морфогенез и анатомическое строение листовой пластинки *Hemerocallis × hybrida hort.* в лесостепи Приобья

Представлены результаты исследования морфогенеза монокарпического побега и анатомического строения листа трех сортов *Hemerocallis × hybrida hort.*: ‘George Cunningham’, ‘Christopher Columbus’, ‘Buzz Bomb’ разного срока цветения при интродукции в условиях лесостепной зоны Западной Сибири. Установлено, что формирование генеративных органов у сортов наступает в весенне-летний период. В течение 25—30 дней у побега формируются зачаточные генеративные органы, что соответствует III—VII этапам органогенеза. VIII—XII этапы органогенеза соответствуют фенофазам бутонизации, цветения, плодоношения. Показано, что листья данных сортов имеют гипостоматическое строение и дорсовентрального типа. На поперечном срезе листовой пластинки выявлено от 7 до 9 проводящих пучков. Отмечено, что мезофилл имеет крупные клетки губчатой паренхимы и мелкие палисадной. Очень хорошо выражены клетки склеренхимы, особенно с латеральных сторон листа. Обнаружено, что в анатомическом строении листовой пластинки *Hemerocallis × hybrida hort.* сочетаются мезоксерофитные признаки.

Ключевые слова: *Hemerocallis × hybrida hort.*, органогенез, лист, эпидермис, проводящий пучок, губчатая и палисадная паренхима, Западная Сибирь.

Введение

Род *Hemerocallis* L. (лилейник, красоднев, сем. *Hemerocallidaceae* R. Br.) представлен 20—25 видами, произрастающими в Китае, Японии, Корее, Монголии, на Дальнем Востоке, в Сибири, Европе [19; 32; 33]. Среди них в Азиатской России 7 видов, в Западной Сибири 2 вида [13, с. 254; 19]. Сортовое разнообразие лилейников включает более чем 85 000 сортов [1], в Западной Сибири изучено около 80 сортов [23; 24]. Их появление изначально обусловлено сложным межвидовым происхождением (*Hemerocallis fulva* (L.) × *Hemerocallis lilio-asphodelus* L. × *Hemerocallis esculenta* Koidz × *Hemerocallis minor* Mill.) и отнесено к *Hemerocallis × hybrida hort. ex Bergmans* — лилейнику гибриднему [19, с. 101; 32], в дальнейшем использовалась межсортовая гибридизация. Это многолетние корневищные поликарпики летнего срока цветения. Благодаря высокой экологической пластичности сорта лилейников культивируются в разных почвенно-климатических условиях, отличаются декоративностью формы и окраски цветка, долговечностью и хорошим размножением вегетативных клонов, устойчивостью к болезням и вредителям, рекомендуются для научно-практического использования в Белоруссии, Украине, Казахстане, европейской части России, Крыму, Сибири, Алтайском крае, на Дальнем Востоке [3; 4; 10; 14; 15; 20; 23; 24; 28]. В последнее время лилейники представляют интерес не только как декоративные растения, но и медоносные, пищевые и лекарственные. В листьях и корневищах обнаружены биологически активные вещества, микро- и макроэлементы, что значительно расширяет тенденции к их более широкому применению [25; 26; 29; 31]. Для познания адаптационных возможностей сортов *Hemerocallis × hybrida hort.* в различных климатических условиях необходимо интродукционное испытание и исследование их анатомо-морфологических особенностей. Лист служит основным ассимиляционным аппаратом и обладает многофункциональностью при адаптации растений к различным условиям среды [5; 6; 8; 9; 12; 35]. Известны немногочисленные работы, представляющие особенности анатомического строения листа лилейников в различных эколого-климатических условиях [16; 21; 28; 34; 36]. Однако сравнительных данных об

© Челтыгмашева Л. Р., Седельникова Л. Л., 2020

органогенезе формирования генеративных органов монокарпического побега и анатомического строения листа у сортов разного срока цветения нами не отмечено, что послужило основанием для выполнения данного исследования.

Цель работы — провести анатомо-морфологический анализ монокарпического побега и листовой пластинки у сортов George Cunningham, Christopher Columbus, Buzz Bomb *Hemerocallis* × *hybrida* hort. при культивировании в условиях лесостепной зоны Западной Сибири.

Материал и методы

Работа проведена в Центральном сибирском ботаническом саду (ЦСБС СО РАН) в течение вегетационного периода 2017—2018 гг. Объектами исследования служили сорта *Hemerocallis* × *hybrida* hort. с разными сроками цветения: ‘George Cunningham’ (Hall-D. F., 1957, раннецветущий), ‘Christopher Columbus’ (Wild, 1972, среднецветущий), ‘Buzz Bomb’ (Hall-D. F., 1961, позднецветущий) (рис. 1).



‘George Cunningham’



‘Christopher Columbus’



‘Buzz Bomb’

Рис. 1. Сорта *Hemerocallis* × *hybrida* в ЦСБС

Изученные сорта диплоиды — $2n = 22$, зарубежной селекции [1]. При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», УНУ № USU 440534. Сбор материала осуществляли с мая по сентябрь. Этапы органогенеза монокарпического побега изучали по методике МГУ [17]. Описание анатомической структуры листа и подсчет числа устьиц на единицу площади проводили по общепринятым методикам [2; 7; 11; 18]. Поперечные срезы листа готовили при помощи салазочного микротомы с замораживающим устройством при использовании методических указаний [27]. Толщина срезов — 8 мкм. Препараты изучали и фотографировали с помощью микроскопа Аxioskop-40 (Carl Zeiss) с цветной цифровой камерой высокого разрешения AxioCam MRc-5. Количественные характеристики анатомо-морфологических показателей определяли в десятикратной повторности. Обработку экспериментальных данных проводили с помощью программы STATISTICA 6.0.

Результаты и обсуждение

В условиях г. Новосибирска лилейники отрастают при переходе устойчивых температур через $+5^{\circ}\text{C}$, реже при $+10^{\circ}\text{C}$ (конец III декады апреля, I декада мая). Определено, что в течение мая у сортов George Cunningham, Christopher Columbus, Buzz Bomb конус нарастания монокарпического побега не дифференцирован на генеративные органы и находится на II этапе органогенеза — формирования зачаточных листьев. Конус нарастания монокарпического побега начинает формировать генеративные органы в мае,

что соответствует III этапу органогенеза (рис. 2а). Далее последовательно формируется зачаточное соцветие с органами цветка и происходит постепенный переход побега у сортов на IV этап органогенеза, для которого характерно появление на оси зачаточного соцветия зачаточных прицветников; на V этапе начинается дифференциация генеративных органов и ветвление оси соцветия; на VI этапе отмечается рост лепестков венчика и закладка новых цветков в соцветии; на VII этапе — начало формирования пыльцы (мужского гаметофита), далее завязи (женского гаметофита) и рост всех органов соцветия (рис. 2б). Характерно, что у всех сортов проявляется закономерность в последовательном формировании зачаточных органов монокарпического побега. Однако установлено, что у раннецветущего сорта *George Cunningham* III этап органогенеза наступал раньше на 5—6 дней по сравнению со среднецветущим сортом *Christopher Columbus* и на 8—10 дней с позднецветущим сортом *Buzz Bomb*. Продолжительность от III до VII этапов органогенеза у сортов разного срока цветения также отличалась и составляла для *George Cunningham* 15 дней, *Christopher Columbus* — 20 дней, *Buzz Bomb* — 30 дней.

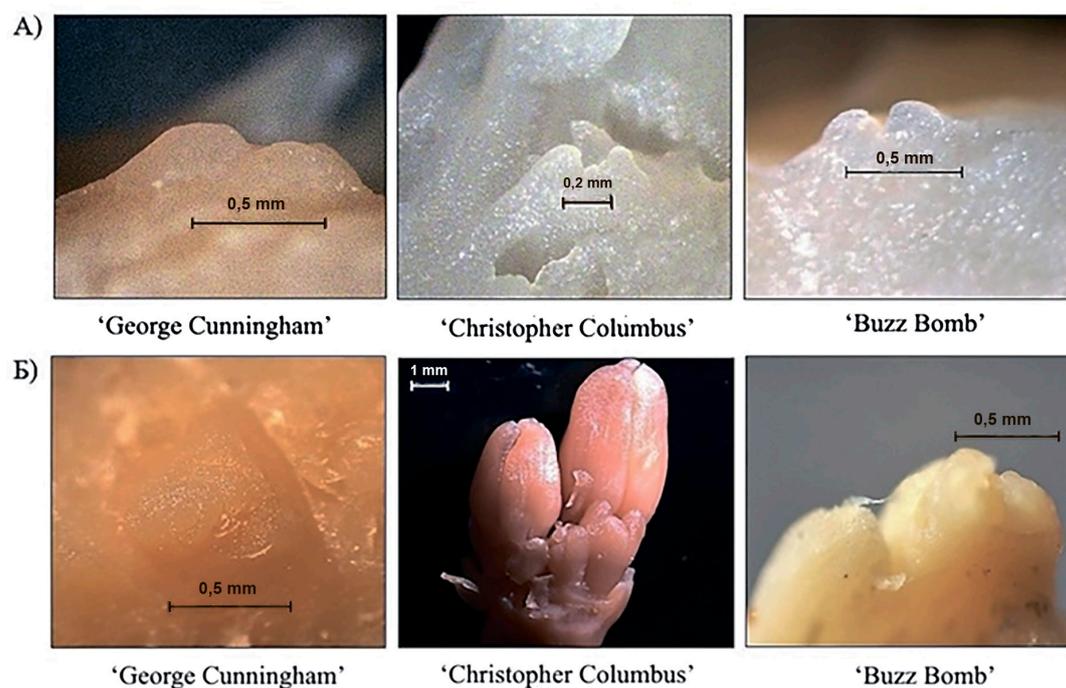


Рис. 2. Этапы органогенеза сортов *Hemerocallis × hybrida*. А) III этап органогенеза; Б) *George Cunningham* — IV этап, *Buzz Bomb* — V этап, *Christopher Columbus* — VI, VII этапы органогенеза

Последующие этапы органогенеза (VIII—XII) характерны для определенных фаз развития. Фаза бутонизации соответствует VIII этапу органогенеза и приходится на фенодату 28—30 июня. Цветение сортов отмечено с 14—21 июля по 23—28 августа, что характерно для IX этапа органогенеза. Раннецветущий сорт зацветал на 73—77 день от отрастания, среднецветущий сорт — на 84—87 день, позднецветущий — на 99—102 день. В период с 5 по 8 сентября наблюдали начало плодоношения и формирования семян (X этап органогенеза). Во второй декаде сентября отмечен XI этап органогенеза, который характеризуется накоплением питательных веществ в семени и соответствует фазе их молочной спелости. С 19 по 22 сентября завершается плодоношение и у семян определена полная (восковая) спелость (XII этап органогенеза). Причем у раннецветущего сорта *George Cunningham* органообразовательный процесс был ускорен на 12—15 дней.

Цветение этого сорта наступало 2—6 июля, а плодоношение 5—8 сентября. Установлено, что побег возобновления n -го порядка последующего года вегетации формируется у всех сортов во второй-третьей декадах августа. В предзимний период (сентябрь) апекс конуса нарастания побега возобновления не дифференцирован и находится на II этапе органогенеза. В базальной части этого зачаточного побега сформированы зачаточные листья от 5 до 8 шт. Таким образом, монокарпический побег у сортов *H. × hybrida* развивается по дициклическому типу.

Изученные сорта лилейников американской селекции теплолюбивые по происхождению. При культивировании в более суровых условиях резко континентального климата лесостепной зоны Приобья, где в последней декаде сентября наступают устойчивые температуры ниже 0°C, происходит торможение органобразовательного процесса в развитии побега возобновления и он зимует в вегетативном состоянии. На наш взгляд, остановка развития конуса нарастания на II этапе органогенеза в предзимье является одним из механизмов адаптации сортов, так как предохраняет меристематические ткани апекса побега от вымерзания. Известно, что у видов природной флоры *H. citrina* Varoni, *H. middendorffii* Trautv. et Mey., *H. minor* Mill. при интродукции в условиях лесостепной зоны Западной Сибири монокарпический побег зимует в генеративном состоянии на V—VII этапах органогенеза [22, с. 50].

Анализ анатомического строения листа показал, что у всех сортов они дорсовентральные с четко выраженной верхней (адаксиальная) и нижней (абаксиальная) сторонами, что характерно для многих растений класса однодольных [8; 12; 30]. На адаксиальной стороне листа отмечена шестиугольная проекция площади эпидермальных клеток ('Christopher Columbus', 'Buzz Bomb') и четырех-шестиугольная у 'George Cunningham'. Их очертания прямолинейные, углы в смежных границах прямые и тупые. Абаксиальная сторона всех сортов характеризуется ромбической проекцией площади клеток эпидермиса с прямолинейными очертаниями, острыми углами в смежных границах. На верхней стороне листа эпидермис представлен крупными вытянутыми тонкостенными клетками от прямоугольной ('Christopher Columbus') до овально-трапециевидной формы ('George Cunningham', 'Buzz Bomb'). На нижней стороне листа клетки плотноупакованные, четырех-шестиугольной формы, с равномерно утолщенными стенками (рис. 3). Аналогичное строение поперечного среза листа отмечено у некоторых представителей рода *Hemerocallis* [33; 34]. Однако наши данные показали для каждого сорта индивидуальные морфометрические параметры толщины листа и количества устьиц на его поверхности (табл. 1).

Известно, что более крупные клетки эпидермиса на верхней стороне листа характерны для растений-мезофитов [18, с. 6]. У эпидермальных клеток обеих сторон листа нами отмечены прямые антиклинальные стенки, что свидетельствует о приспособленности сортов к условиям интенсивного освещения [35, р. 226]. Установлено, что толщина эпидермальных клеток адаксиальной стороны в области центральной жилки ($99,1 \pm 5,9$ — $151,6 \pm 9,3$ мкм) в среднем в 3,5—4,5 раза превышает толщину клеток абаксиальной стороны ($21,1 \pm 3,1$ — $40,2 \pm 1,7$ мкм) (табл. 1).

По мере удаления от центральной жилки толщина клеток верхнего эпидермиса уменьшается приблизительно в 2,0—4,0 раза ($35,8 \pm 1,1$ — $47,5 \pm 4,1$ мкм). Толщина клеток абаксиальной стороны практически не изменяется, за исключением сорта George Cunningham, размеры его эпидермальных клеток уменьшаются в 1,5 раза. Общая толщина листа в области центральной жилки изменяется в пределах от $863,3 \pm 11,9$ ('Christopher Columbus') до $944,2 \pm 25,8$ мкм ('Buzz Bomb'), что почти в 1,5—2,0 раза больше по сравнению с толщиной листа в области 3—4 жилок.

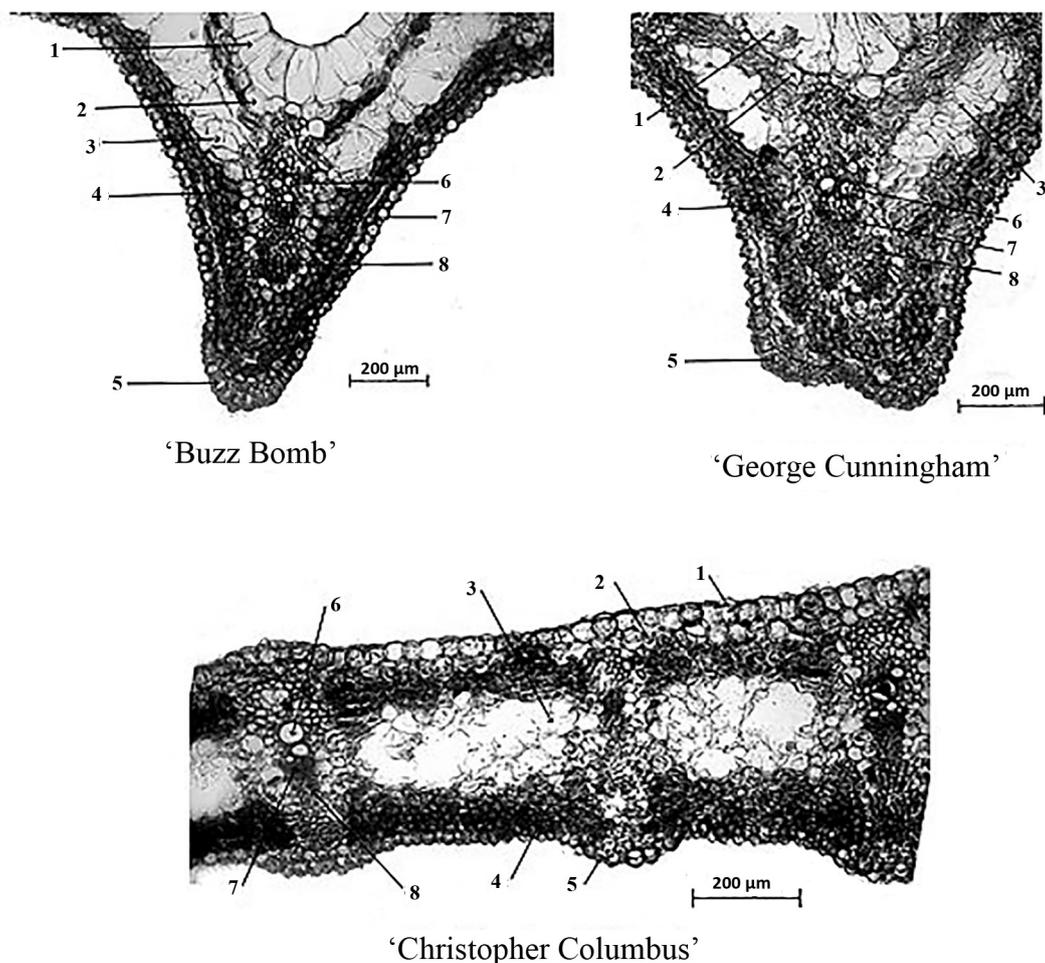


Рис. 3. Поперечный срез листа сортов *Hemerocallis × hybrida*: 1 — верхний эпидермис; 2 — палисодная паренхима; 3 — воздухоносная полость; 4 — губчатая паренхима; 5 — нижний эпидермис; 6 — ксилема; 7 — флоэма; 8 — склеренхима

Таблица 1

Толщина листа и количество устьиц на его поверхности

Эпидермис	Толщина листа в области центральной жилки, мкм	Толщина листа в области 3—4 жилок, мкм	Количество устьиц на 1 мм ² поверхности листа, шт.
	M±m		
‘George Cunningham’			
Верхний	151,6±9,3	35,8±1,1	—
Нижний	40,2±1,7	27,4±1,3	33,2±2,1
Общая толщина	1009,1±6,8	698,7±18,4	
‘Christopher Columbus’			
Верхний	99,1±5,9	47,5±4,1	—
Нижний	21,1±3,1	20,5±3,7	105,0±9,7
Общая толщина	863,3±11,9	510,8±26,8	
‘Buzz Bomb’			
Верхний	127,6±11,9	43,2±1,9	—
Нижний	27,6±1,1	28,6±0,9	88,0±11,1
Общая толщина	944,2±25,8	398,2±10,2	

Примечание. M — среднее арифметическое, m — стандартная ошибка.

Устьица овальной формы обнаружены лишь на абаксиальной стороне листа (гипостоматический лист). Они располагаются рядами, параллельными продольной оси листа, погружены в эпидермис. Погруженные устьица способствуют уменьшению потери воды во время транспирации. Устьичный аппарат тетрацитного типа встречается у многих представителей класса однодольных. Отмечено, что наибольшее число устьиц характерно для 'Christopher Columbus' и 'Buzz Bomb', среднее значение которых варьирует от $88,0 \pm 11,1$ до $105,0 \pm 9,7$ шт. на 1 мм^2 , что в 2,5—3,0 раза больше, чем у 'George Cunningham' ($33,2 \pm 2,1$ шт.). Мезофилл листа содержит большое число хлоропластов и имеет значительный объем межклетников, что отмечено ранее у трех других сортов *H. × hybrida*: 'Regal Air', 'Luxury Lace', 'Stafford' [21, с. 57]. Палисадная паренхима представлена одним рядом крупных округлых (четырёхугольных) клеток, развита слабо. В целом для однодольных растений характерно отсутствие дифференциации мезофилла на палисадную и губчатую ткани [5, с. 224].

Губчатая паренхима имеет сравнительно мелкие слегка вытянутые округлые клетки, плотно прилегающие друг к другу. На адаксиальной стороне листа в области главной жилки наблюдается от 2 ('Christopher Columbus', 'Buzz Bomb') до 3 рядов ('George Cunningham') паренхимных клеток. На абаксиальной стороне у всех сортов насчитывается 5—6 слоев клеток. В направлении от главной жилки к концам листовой пластинки увеличивается число рядов под верхним эпидермисом до 3 ('Christopher Columbus', 'Buzz Bomb') — 4 ('George Cunningham'), под нижним эпидермисом от 4—5 ('Buzz Bomb', 'George Cunningham') до 5—7 ('Christopher Columbus'). Губчатая паренхима имеет хорошо развитую систему межклетников, что обеспечивает интенсивный газообмен листа с окружающей средой.

Проводящая система листьев *H. × hybrida* представлена закрытыми коллатеральными пучками, расположенными упорядоченно в одном ряду, параллельно друг другу. Ксилема обращена к адаксиальной стороне листа, флоэма — к абаксиальной. Сосуды ксилемы крупные и хорошо развитые, ситовидные клетки флоэмы меньшего размера. Расположение проводящих пучков среди мезофилла и воздухоносных полостей способствует оптимальному функционированию у них фотосинтетической и транспортной систем. Проводящие пучки окружены обкладочными клетками склеренхимы, характеризующимися четырех-шестиугольной формой и толстой оболочкой. Она способствует защите листа от различных механических повреждений.

Выявленные общие черты в анатомическом строении листа (хорошо развитая проводящая система, закрытые коллатеральные пучки, крупные межклеточные пространства, однослойная палисадная паренхима, крупные клетки верхнего эпидермиса) согласуются с данными работ [33; 34]. Однако отмечено, что общая толщина листовой пластинки у раннецветущего сорта George Cunningham больше на 65—132 мкм в области центральной жилки и на 188—300 мкм в области 3—4 жилок, чем у 'Christopher Columbus' и 'Buzz Bomb'. Причем эта разница сильнее выражена у позднецветущего сорта Buzz Bomb. Установлено, что у среднецветущего сорта Christopher Columbus на абаксиальной стороне листа число устьиц в 3,0 раза больше, чем у раннецветущего сорта George Cunningham, у которого их число меньше в 2,5 раза, чем у позднецветущего сорта Buzz Bomb. Адаксиальная сторона листа 'George Cunningham' в области центральной жилки хорошо сформирована, имеет двухлопастную выемку, более крупный проводящий пучок и в 2 раза больше по сравнению с сортом Buzz Bomb (см. рис. 3).

Установлены отличия в анатомическом строении листа исследованных нами сортов от других видов и культиваров, изученных в иных природно-климатических условиях. Так, в условиях степного Приднепровья [28] анатомическое строение листьев двух видов:

H. middendorffii, *H. lilio-asphodelus* и трех сортов: American Revolution, Winnie the Pooh, Stagecoach характеризовались более толстой кутикулой над абаксиальным эпидермисом, волнистыми антиклинальными стенками эпидермальных клеток и мезофиллом, не дифференцированным на губчатую и столбчатую паренхиму. В анатомии листьев *H. citrina* и *H. minor*, культивируемых в Донецком ботаническом саду (ДБС) НАН Украины [16], отмечено появление в их структуре ксероморфных признаков: формирование одного слоя столбчатого мезофилла, увеличение слоев ассимиляционной паренхимы, появление устьиц на верхней поверхности листа, уменьшение количества устьиц на нижней поверхности при одновременном увеличении их размеров.

Заключение

Таким образом, исследованные сорта *H. × hybrida* в условиях Западной Сибири (Приобский округ, лесостепная агроклиматическая провинция, Советский район г. Новосибирска):

1. Имеют дорсовентральные гипостоматические листья, сочетающие в себе как мезофитные (однослойная палисадная ткань с крупными клетками, рыхлая губчатая ткань, расположение устьиц только на нижней стороне эпидермы), так и ксерофитные (прямые очертания антиклинальных стенок, погруженные устьица) признаки, наличие ксеромезофитных признаков, вероятно, позволяет им успешно адаптироваться в условиях лесостепи Приобья.

2. Характеризуются рядом важных отличительных признаков: отсутствие толстой кутикулы, наличие погруженных устьиц лишь на абаксиальной стороне листа, большее количество устьиц, увеличение слоев губчатого мезофилла.

3. Проявляют сортоспецифичность в анатомическом строении листовой пластинки, у раннецветущего сорта George Cunningham в 1,5—2,0 раза больше толщина пластинки, но в 2,5—3,0 раза меньше число устьиц на абаксиальной стороне, чем у сортов Christopher Columbus, Buzz Bomb. Мезофилл листа у сорта George Cunningham содержит большее число хлоропластов и имеет больший объем межклетников по сравнению со средне- и позднецветущими сортами.

4. Монокарпический побег закладывается за год до цветения, и в период длительного зимнего покоя конус нарастания побега зимует в вегетативном состоянии на II этапе органогенеза, который продолжается 8—8,5 мес.

5. Зачаточные генеративные органы (III—VII этапы органогенеза) у побега формируются после зимнего покоя в мае—июне в течение 15—30 дней. У раннецветущего сорта George Cunningham III этап органогенеза наступал раньше на 5—6 дней по сравнению со среднецветущим сортом Christopher Columbus и на 8—10 дней с позднецветущим сортом Buzz Bomb. Продолжительность от III до VII этапов органогенеза у сортов разного срока цветения отличалась и составляла для ‘George Cunningham’ 15 дней, ‘Christopher Columbus’ — 20 дней, ‘Buzz Bomb’ — 30 дней. Продолжительность органообразовательного процесса с III по XII этапы органогенеза составляет 100—120 дней. Раннецветущий сорт зацвел на 73—77 день от отрастания, среднецветущий сорт — на 84—87 день, позднецветущий — на 99—102 день.

Работа выполнена в рамках государственного задания 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».

Список использованной литературы

1. Американское Общество Лилейника (American Hemerocallis Society) [Электронный ресурс]. URL: <http://www.daylilies.org>. (Дата обращения: 08.04.2020).

2. Баранов П. А. К методике количественно-анатомического изучения растения. Распределение устьиц // Бюллетень Среднеазиатского государственного университета. 1924. № 7. С. 1—6.
3. Бжицких Н. В. Сравнительная оценка сортов и гибридов лилейника и эффективные способы их размножения в условиях умеренно засушливой и колючей степи Алтайского края : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Барнаул, 2009. 18 с.
4. Бородич Г. С. Некоторые биологические особенности лилейников (*Hemerocallis*) при интродукции в Беларуси // Материалы международной конференции, посвященной 80-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси в Минске 19—22 июня 2012 года. Минск, 2012. С. 364—368.
5. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений / Т. И. Серебрякова, Н. С. Воронин, Н. Г. Еленевский [и др.]. М. : ИКЦ «Академкнига», 2006. 543 с.
6. Василевская В. К. Развитие экологической анатомии в СССР // Ботанический журнал. 1979. Т. 64, № 5. С. 654—664.
7. Василевская В. К., Бутник А. А. Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) // Ботанический журнал. 1981. Т. 66, № 7. С. 992—1001.
8. Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1990. 144 с.
9. Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л. : Изд-во ЛГУ, 1989. 204 с.
10. Зайнетдинова Г. С., Миронова Л. Н. Онтогенез некоторых представителей рода *Hemerocallis* L. // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. География. Геоэкология. 2011. № 2. С. 110—111.
11. Захаревич С. В. К методике описания эпидермиса листа // Вестник Ленинградского государственного университета. 1954. № 4. С. 65—75.
12. Зверева Г. К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*). Новосибирск : НГПУ, 2011. 201 с.
13. Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск : Наука, 2012. 640 с.
14. Крестова И. Н. Род *Hemerocallis* L. (*Hemerocallidaceae*) в условиях культуры в Приморском крае : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2010. 21 с.
15. Крохмаль І. І. Інтродукція видів і сортів роду *Hemerocallis* L. (*Hemerocallidaceae* R. BR.) у Донбас та перспективи їх використання у декоративному садівництві : автореф. дис. ... канд. біол. наук. Ялта, 2005. 26 с.
16. Крохмаль И. И. Влияние экологических условий степной зоны Украины на анатомию листа видов рода *Hemerocallis* L. // Екологія та ноосферологія. 2012. Т. 23, № 1—2. С. 41—50.
17. Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. Морфофизиологический анализ этапов органогенеза растений различных жизненных форм покрытосеменных растений : учеб. пособие для биол. специальностей вузов. М. : Высшая школа, 1977. 288 с.
18. Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л. : Наука, 1974. 120 с.
19. Полетико О. М. Род *Hemerocallis* L. — Красоднев, или Лилейник // Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР. Л. : Наука, 1977. Т. 2. С. 99—104.
20. Сатиков Е. Я., Турабжанова М. Б., Кубентаева Б. Б. Оценка декоративности и биологических свойств сортов лилейника гибридного в Алтайском ботаническом саду // Приволжский научный вестник. 2016. № 8 (60). С. 35—40.
21. Седельникова Л. Л. Анатомическое строение листа у *Hemerocallis hybrida* // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2016. № 7. С. 55—61.
22. Седельникова Л. Л. Виды рода *Hemerocallis* L. при интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири // Ученые записки Забайкальского государственного университета. 2016. Т. 11, № 1. С. 46—51.
23. Седельникова Л. Л. Генетические ресурсы Красодневовых (*Hemerocallidaceae*) при интродукции в Западной Сибири // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2017. № 10. С. 114—120.
24. Седельникова Л. Л. Лилейники в коллекции Центрального сибирского ботанического сада: биология и перспективы // Субтропическое и декоративное садоводство. 2019. № 71. С. 109—116. DOI: 10.31360/2225-3068-2019-71-109-116.
25. Седельникова Л. Л., Кукушкина Т. А. Содержание некоторых групп соединений у *Hemerocallis minor* в условиях интродукции // Химия растительного сырья. 2014. № 1. С. 177—183. DOI: 10.14258/jcrpm.1401177.
26. Седельникова Л. Л., Чанкина О. В. Элементный состав в листьях и корневищах лилейника гибридного (*Hemerocallis hybrida* hort.) // Химия в интересах устойчивого развития. Новосибирск, 2019. Т. 27, № 5. С. 530—535. DOI: 10.15372/KhUR2019170.
27. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятков [и др.]. М. : МГУ, 2004. 211 с.

28. Чипиляк Т. Ф., Гришко В. М. Зміни анатомічної будови листків видів та сортів лілійнику за дії аерогенного забруднення // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія. 2008. Вип. 3 (15). С. 58—65.
29. Чупарина Е. В., Айсуева Т. С., Жапова О. И., Анцупова Т. П. Определение металлов Ca, Ti, Cr, Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Sr, Ba и Pb в лекарственных растениях методом рентгенофлуоресцентного анализа // Аналитика и контроль. 2008. Т. 12, № 1-2. С. 2—10.
30. Эзау К. Анатомия семенных растений. Т. 2. М.: Мир, 1980. 558 с.
31. Chuparina E. V., Aiskeva T. S. Determination of heavy metal levels in medicinal plant *Hemerocallis minor* Miller by x-ray fluorescence spectrometry // Environ. Chem. Letters. 2011. Vol. 9, N. 1. P. 19—23. DOI: 10.1007/s10311-009-0240-z.
32. *Hemerocallis* // Plantarium: open online atlas and key to plants and lichens of Russian and neighboring countries 2007—2020. URL: <https://www.plantarium.ru/page/view/item/41337.html>.
33. Plant List 206 Version 1.1 2013. URL: <http://www.theplantlist.org/>
34. Sedelnikova L. L., Cheltygmasheva L. R. Anatomic structure of leaf of some species of *Hemerocallis* genus // BIO Web of Conferences. 2018. Vol. 11: IV (VI)th All-Russia Scientific-Practical Conference “Prospects of Development and Challenges of Modern Botany”. DOI: 10.1051/bioconf/20181100037.
35. Watson R. W. The effect of cuticular hardening on the form of epidermal cells // New Phytol. 1942. N. 4. P. 223—229.
36. Zarichanska O. V., Marchyshyn S. M., Rudenko V. P., Gamulya O. V. Anatomy investigation of the flower and the leaf of hybrid daylily (*Hemerocallis hybrida* var. “Stella De Oro” // Український біофармацевтичний журнал. 2016. № 3 (44). С. 46—52.

Поступила в редакцію 11.03.2020

Челтыгмашева Лина Романовна, аспирант

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Российская Федерация, 630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

E-mail: chaska@mail.ru

Седельникова Людмила Леонидовна, доктор биологических наук

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

Российская Федерация, 630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

E-mail: lusedelnikova@yandex.ru

UDC 581.522:582.573.76

L. R. Cheltygmasheva

L. L. Sedelnikova

Morphogenesis and anatomical structure of the leaf blade of *Hemerocallis × hybrida* hort. in the forest-steppe of the Ob region

The results of studying the morphogenesis of the monocarpic shoot and leaf anatomical structure of three varieties of *Hemerocallis × hybrida* hort.: ‘George Cunningham’, ‘Christopher Columbus’, ‘Buzz Bomb’ of different flowering periods upon introduction in the forest-steppe zone of Western Siberia are presented. It has been established that the formation of generative organs in varieties occurs in the spring-summer period. Within 25—30 days, embryo generative organs are formed at the shoot, which corresponds to the II—VII stages of organogenesis. VIII—XII organogenesis corresponds to phenophases: budding, flowering, fruiting. It was shown that the leaves of these varieties have a hypostomatic structure and are of dorsoventral type. The cross section of the leaf blade revealed from 7 to 9 conducting bundles. It was noted that mesophyll has large cells of the spongy parenchyma and small palisade. Very pronounced cells are sclerenchyma, especially from the lateral sides of the leaf. It has been found that mesoxerophytic characters are combined in the anatomical structure of the leaf blade of *Hemerocallis × hybrida* hort.

Key words: *Hemerocallis × hybrida* hort., organogenesis, leaf, epidermis, conducting bundle, spongy and palisade parenchyma, Western Siberia.

Cheltygmasheva Lina Romanovna, Postgraduate student
Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Russian Federation, 630090, Novosibirsk, ul. Zolotodolinskaya, 101
E-mail: chaskaa@mail.ru

Sedelnikova Lyudmila Leonidovna, Doctor of Biological Sciences
Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Russian Federation, 630090, Novosibirsk, ul. Zolotodolinskaya, 101
E-mail: lusedelnikova@yandex.ru

References

1. *Amerikanskoe Obshchestvo Lileinika* [American Hemerocallis Society]. Available at: <http://www.daylilies.org>. Accessed: 08.04.2020). (In Russian)
2. Baranov P. A. K metodike kolichestvenno-anatomicheskogo izucheniya rasteniya. Raspredelenie ust'its [To the methodology of quantitative anatomical study of a plant. Stomata distribution]. *Byulleten' Sredneaziatskogo gosudarstvennogo universiteta*, 1924, no. 7, pp. 1—6. (In Russian)
3. Bzhitskikh N. V. *Sravnitel'naya otsenka sortov i gibridov lileinika i effektivnye sposoby ikh razmnozheniya v usloviyakh umerenno zasushlivoi i kolochnoi stepi Altaiskogo kraja: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Comparative assessment of varieties and hybrids of daylily and effective methods of their propagation in conditions of moderately arid and barren steppe of the Altai Territory. Abstr. Cand. Dis.]. Barnaul, 2009. 18 p. (In Russian)
4. Borodich G. S. Nekotorye biologicheskie osobennosti lileinikov (Hemerocallis) pri introduktsii v Belarusi [Some biological features of Hemerocallis during introduction in Belarus]. *Materialy mezhdunarodnoi konferentsii, posvyashchennoi 80-letiyu Tsentral'nogo botanicheskogo sada Natsional'noi akademii nauk Belarusi v Minske 19—22 iyunya 2012 goda* [Materials of the International conference dedicated to the 80th anniversary of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus in Minsk, June 19—22, 2012]. Minsk, 2012, pp. 364—368. (In Russian)
5. Serebryakova T. I., Voronin N. S., Elenevskii N. G. (et al.) *Botanika s osnovami fitotsenologii: Anatomiya i morfologiya rastenii* [Botany with the basics of phytocenology: Anatomy and morphology of plants]. Moscow, IKTs "Akademkniga" Publ., 2006. 543 p. (In Russian)
6. Vasilevskaya V. K. Razvitiye ekologicheskoi anatomii v SSSR [The development of environmental anatomy in the USSR]. *Botanicheskii zhurnal*, 1979, vol. 64, no. 5, pp. 654—664. (In Russian)
7. Vasilevskaya V. K., Butnik A. A. Tipy anatomicheskogo stroeniya list'ev dvudol'nykh (k metodike anatomicheskogo opisaniya) [Types of anatomical structure of dicotyledonous leaves (on the anatomical description technique)]. *Botanicheskii zhurnal*, 1981, vol. 66, no. 7, pp. 992—1001. (In Russian)
8. Gamalei Yu. V. *Floema lista* [Phloem of leaf]. Leningrad, Nauka. Leningr. otd-nie Publ., 1990. 144 p. (In Russian)
9. Goryshina T. K. *Fotosinteticheskii apparat rastenii i usloviya sredy* [Photosynthetic apparatus of plants and environmental conditions]. Leningrad, LGU Publ., 1989. 204 p. (In Russian)
10. Zainetdinova G. S., Mironova L. N. Ontogenez nekotorykh predstavitelei roda Hemerocallis L. [Ontogenesis of some representatives of the Genus Hemerocallis L.]. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Geografiya. Geoekologiya — Proceedings of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology*, 2011, no. 2, pp. 110—111. (In Russian)
11. Zakharevich S. V. K metodike opisaniya epidermisa lista [To the methodology for describing the epidermis of the leaf]. *Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta*, 1954, no. 4, pp. 65—75. (In Russian)
12. Zvereva G. K. *Anatomicheskoe stroenie mezofilla list'ev zlakov (Poaceae)* [Anatomical structure of the mesophyllum of cereal leaves (Poaceae)]. Novosibirsk, NGPU Publ., 2011. 201 p. (In Russian)
13. *Konspekt flory Aziatskoi Rossii: Sosudistye rasteniya* [Abstract of flora of Asian Russia: Vascular plants]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2012. 640 p. (In Russian)
14. Krestova I. N. *Rod Hemerocallis L. (Hemerocallidaceae) v usloviyakh kul'tury v Primorskom krae: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Genus Hemerocallis L. (Hemerocallidaceae) under culture in the Primorsky Krai. Abstr. Cand. Dis.]. Vladivostok, 2010. 21 p. (In Russian)
15. Krokhmal' I. I. *Introduktsiya vidiv i sortiv rodu Hemerocallis L. (Hemerocallidaceae R. Br.) u Donbas ta perspektivi ikh vikoristannya u dekorativnomu sadivnitstvi: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Introduction of species and varieties of the genus Hemerocallis L. (Hemerocallidaceae R. Br.) in Donbass and prospects of their use in ornamental horticulture. Abstr. Cand. Dis.]. Yalta, 2005. 26 p. (In Ukrainian)

16. Krokmal' I. I. Vliyanie ekologicheskikh uslovii stepnoi zony Ukrainy na anatomiyu lista vidov roda *Hemerocallis* L. [Influence of ecological conditions of the steppe zone of Ukraine on the leaf anatomy of species of the genus *Hemerocallis* L.]. *Ekologiya ta noosferologiya*, 2012, vol. 23, no. 1—2, pp. 41—50. (In Russian)
17. Kuperman F. M. *Morfofiziologiya rastenii. Morfofiziologicheskii analiz etapov organogeneza rastenii razlichnykh zhiznennykh form pokrytozemnykh rastenii* [Morphophysiology of plants. Morphophysiological analysis of stages of organogenesis of plants of different life forms of angiosperms]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1977. 288 p. (In Russian)
18. Miroslavov E. A. *Struktura i funktsiya epidermisa lista pokrytozemnykh rastenii* [Structure and function of the epidermis of the leaf of angiosperms]. Leningrad, Nauka Publ., 1974. 120 p. (In Russian)
19. Poletiko O. M. Rod *Hemerocallis* L. — Krasodnev, ili Lileinik [Genus *Hemerocallis* L. — Krasodnev, or Daylily]. *Dekorativnye travyanistyie rasteniya dlya otkrytogo grunta SSSR* [Decorative herbaceous plants for open ground of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1977, vol. 2, pp. 99—104. (In Russian)
20. Satekov E. Ya., Turabzhanova M. B., Kubentaeva B. B. Otsenka dekorativnosti i biologicheskikh svoystv sortov lileinika gibridnogo v Altaiskom botanicheskom sadu [Evaluation of decorative and biological properties of the varieties of *Hemerocallis* hybrida in the Altay botanical garden]. *Privolzhskii nauchnyi vestnik*, 2016, no. 8 (60), pp. 35—40. (In Russian)
21. Sedel'nikova L. L. Anatomicheskoe stroenie lista u *Hemerocallis* hybrida [Anatomic structure of the leaf of *Hemerocallis* hybrida]. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta — The Bulletin of KrasGAU*, 2016, no. 7, pp. 55—61. (In Russian)
22. Sedel'nikova L. L. Vidy roda *Hemerocallis* L. pri introduktsii v lesostepnoi zone Zapadnoi Sibiri [Species of genus *Hemerocallis* L. at introduction in forest-steppe zone of Western Siberia]. *Uchenye zapiski Zabaikal'skogo gosudarstvennogo universiteta — Scholarly Notes of Transbaikal State University*, 2016, vol. 11, no. 1, pp. 46—51. (In Russian)
23. Sedel'nikova L. L. Geneticheskie resursy Krasodnevovykh (*Hemerocallidaceae*) pri introduktsii v Zapadnoi Sibiri [Daylily genetic resources (*Hemerocallidaceae*) at the introduction in Western Siberia]. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta — The Bulletin of KrasGAU*, 2017, no. 10, pp. 114—120. (In Russian)
24. Sedel'nikova L. L. Lileiniki v kolleksii Tsentral'nogo sibirskogo botanicheskogo sada: biologiya i perspektivy [Daylilies in the collection of the Central Siberian Botanical garden: biology and prospects]. *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo — Subtropical and ornamental horticulture*, 2019, no. 71, pp. 109—116. DOI: 10.31360/2225-3068-2019-71-109-116. (In Russian)
25. Sedel'nikova L. L., Kukushkina T. A. Soderzhanie nekotorykh grupp soedinenii u *Hemerocallis* minor v usloviyakh introduktsii [Contents of the some groups combinations at the *Hemerocallis* minor in conditions introduction]. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya — Chemistry of Plant Raw Material*, 2014, no. 1, pp. 177—183. DOI: 10.14258/jcprm.1401177. (In Russian)
26. Sedel'nikova L. L., Chankina O. V. Elementnyi sostav v list'yakh i kornevishchakh lileinika gibridnogo (*Hemerocallis* hybrida hort.) [Elemental composition of the leaves and rhizomes of *Hemerocallis* hybrida hort.]. *Khimiya v interesakh ustoichivogo razvitiya — Chemistry for Sustainable Development*, 2019, vol. 27, no. 5, pp. 530—535. DOI: 10.15372/KhUR2019170. (In Russian)
27. Barykina R. P., Veselova T. D., Devyatov A. G. (et al.) *Spravochnik po botanicheskoi mikrotekhnike. Osnovy i metody* [Handbook of botanical microtechnology. Basics and methods]. Moscow, MGU Publ., 2004. 211 p. (In Russian)
28. Chipilyak T. F., Grishko V. M. Zmini anatomichnoï budovi listkiv vidiv ta sortiv liliiniku za dii aerogenogo zabrudnennya [Changes in the anatomical structure of leaves of species and varieties of daylily under the action of air pollution]. *Visnik Kharkivs'kogo natsional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya biologiya*, 2008, is. 3 (15), pp. 58—65. (In Ukrainian)
29. Chuparina E. V., Aisueva T. S., Zhapova O. I., Antsupova T. P. Opredelenie metallov Ca, Ti, Cr, Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Sr, Ba i Pb v lekarstvennykh rasteniyakh metodom rentgenofluoretsentnogo analiza [Determination of metals Ca, Ti, Cr, Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Sr, Ba, Pb in medicinal plants using the X-ray fluorescence spectrometry]. *Analitika i kontrol'*, 2008, vol. 12, no. № 1-2, pp. 2—10.
30. Ezau K. *Anatomiya semennykh rastenii. T. 2* [Anatomy of seed plants. Vol. 2]. Moscow, Mir Publ., 1980. 558 p. (In Russian)
31. Chuparina E. V., Aiskeva T. S. Determination of heavy metal levels in medicinal plant *Hemerocallis* minor Miller by X-ray fluorescence spectrometry. *Environ. Chem. Letters*, 2011, vol. 9, no. 1, pp. 19—23. DOI: 10.1007/s10311-009-0240-z.
32. *Hemerocallis. Plantarium: open online atlas and key to plants and lichens of Russian and neighboring countries 2007—2020*. Available at: <https://www.plantarium.ru/page/view/item/41337.html>.
33. *Plant List 206 Version 1.1* 2013. Available at: <http://www.theplantlist.org/>

34. Sedelnikova L. L., Cheltygmasheva L. R. Anatomic structure of leaf of some species of *Hemerocallis* genus. *BIO Web of Conferences*. 2018, vol. 11: IV (VI)th All-Russia Scientific-Practical Conference “Prospects of Development and Challenges of Modern Botany”. DOI: 10.1051/bioconf/20181100037.
35. Watson R. W. The effect of cuticular hardening on the form of epidermal cells. *New Phytol*, 1942, no. 4, pp. 223—229.
36. Zarichanska O. V., Marchyshyn S. M., Rudenko V. P., Gamulya O. V. Anatomy investigation of the flower and the leaf of hybrid daylily (*Hemerocallis hybrida* var. “Stella De Oro”). *Український біофармацевтичний журнал*, 2016, no. 3 (44), pp. 46—52.