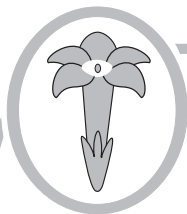


*Светлой памяти  
Люции Павловны Зубкус –  
ботаника-интродуктора,  
моего учителя посвящается*



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
SIBERIAN BRANCH  
CENTRAL SIBERIAN BOTANICAL GARDEN

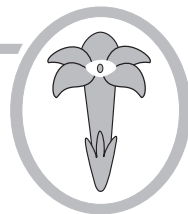
**L.L. Sedelnikova**

**ERYTHRONIUM SIBIRICUM**  
**Biology, distribution, use**

Edited by  
Professor *O.Yu. Vasil'eva*



NOVOSIBIRSK  
ACADEMIC PUBLISHING HOUSE "GEO"  
2018



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ЦЕНТРАЛЬНЫЙ СИБИРСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

**Л.Л. Седельникова**

**КАНДЫК СИБИРСКИЙ**  
**Биология, распространение, использование**

Научный редактор  
доктор биологических наук *О.Ю. Васильева*



НОВОСИБИРСК  
АКАДЕМИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО "ГЕО"  
2018

УДК 635.9:582.572+582.579.2(571.1)  
ББК 28.592.72  
С284

**Седельникова, Л.Л. Кандык сибирский: Биология, распространение, использование** / Л.Л. Седельникова ; науч. ред. О.Ю. Васильева ; Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Центральный сибирский ботанический сад. – Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2018. – 102 с. – ISBN 978-5-9909584-6-3.  
DOI: 10.21782/B978-5-9909584-6-3

В монографии рассмотрены ботаническая характеристика, географическое распространение, экологическая приуроченность и сведения по истории интродукции кандыка сибирского. Приведены результаты биоморфологического анализа. Описаны жизненный цикл и сезонное развитие. Проанализированы особенности органогенеза, строения репродуктивных органов, анатомического строения вегетативных органов, содержания биологически активных и запасных веществ. Представлен возрастной состав в природных популяциях Томской, Кемеровской и Новосибирской областей. Подведен итог многолетнего интродукционного исследования.

Книга рассчитана на ботаников широкого профиля, специалистов-интродукторов, экологов, преподавателей и студентов, цветоводов-любителей.

The monograph deals with the Botanical characteristics, geographical distribution, ecological restriction and information on the history of the introduction of Siberian dog-tooth violet. The results of the biomorphological analysis are presented. The life cycle and seasonal development are described. Features of organogenesis, structure of reproductive organs, anatomical structure of vegetative organs, content of biologically active and spare substances are analyzed. The age composition in natural populations of Tomsk, Kemerovo and Novosibirsk Oblasts is presented. The long-term introduction research is summed up. Drawings and photographs are of the author.

The book is intended for botanists of wide profile, specialists-introduction, ecologists, teachers and students, amateur flower grower.

Рецензенты:

д-р биол. наук *Е.В. Байкова*,  
д-р с.-х. наук *З.В. Долганова*,  
д-р биол. наук *О.В. Дорогина*

---

## ПРЕДИСЛОВИЕ

---



Мир цветов так прекрасен и многообразен, что вызывает у человечества самые положительные эмоции от окружающей природы. Среди декоративных растений в Западной и Восточной Сибири, на Алтае обитает ранневесенний луковичный эфемероид *Erythronium sibiricum* L. – кандык сибирский, красивоцветущее растение для ландшафтных садов.

Освоение новых сибирских территорий и развитие производственных технологий нередко ведут к нарушению и сокращению биоразнообразия растительного покрова. В связи с этим возникает необходимость исследования и сохранения редких и эндемичных видов, одним из которых является кандык сибирский. Его ареал в настоящее время при антропогенной нагрузке резко сокращается. Поэтому проблема всестороннего изучения таких видов в ботанических садах России остается актуальной.

В Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН еще в 50-х годах прошлого века канд. биол. наук Л.П. Зубкус начаты работы по интродукции кандыка сибирского в условиях лесостепной зоны Западной Сибири. Луковичные геофиты как целостная жизненная форма растений имеют особенности роста и развития, требуют исследования онтогенеза, репродуктивной биологии, анатомо-биохимических сведений, что дает представление о жизнедеятельности изучаемого вида и его научно-практической значимости.

Исследования биоморфологических особенностей *Erythronium sibiricum* (сем. Liliaceae) расширят научные представления об адаптационной возможности данного вида в природных местообитаниях и условиях возделывания, усилят сохранение и возможности рационального использования в практике декоративного цветоводства Сибири.

Рисунки и фотографии автора.

*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".*

*При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН, УНУ "Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте", USU 440534.*



## КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О РОДЕ *ERYTHRONIUM* И ИСТОРИЯ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ

### 1.1. БОТАНИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РОДА *ERYTHRONIUM*

Род *Erythronium* L. – эритрониум, кандык, принадлежит к сем. Лилейные – Liliaceae Juss., порядку – Liliales, надпорядку – Lilianae, подклассу – Liliidae, классу однодольных – Liliopsida (Monocotyledones), отделу покрытосеменных – Magnoliophyta (Angiospermae) (Тахтаджян, 1964, 1987). Впервые сводка о роде дана К. Линнеем, где описан один вид – *E. dens-canis* (Linnaei, 1840, с. 319). В России монографическая обработка рода и краткое морфологическое описание выполнены рядом авторов (Крылов, 1929; Крашенинников, 1935; Гроссгейм, 1936; Сергиевская, 1939; Чопик, Аврорин, 1977; Власова, 1987; Черепанов, 1995; Конспект..., 2005). Название рода происходит от древнегреческого *erythros* – красный.

Луковица у видов рода *Erythronium* яйцевидная, яйцевидно-продолговатая, цилиндрическая, глубоко уходит в почву, белая, по форме напоминает собачий клык, туникатного типа, сверху покрыта тонкой коричневой чешуей. Луковицы содержат много крахмала (51 %), съедобны в сыром и вареном виде. Стебель прямой, 20–25 см, одиночный. Листья супротивные, их 2, реже 3–5, от эллиптических до широколанцетовидных, от светло- до темно-зеленой окраски с темно-пурпурными антоциановыми пятнами.

Цветок одиночный, актиноморфный, реже их в соцветии 5–8, поникающей формы. Окраска пурпурная с различными оттенками, розовая, голубая, желтая, белая. Долей околоцветника 6, они расположены в 2 круга, тычинок 6. Андроцей имеет ярко-желтый, белый или кремовый пыльник и белую, овально-продолговатую тычиночную нить. Гинецей синкарпный, столбик один, рыльце трехраздельное, иногда нечетко выражено.

Плод – коробочка. Семена коричневые, округлые до 0.6 см длиной и 0.3 см шириной, с мясистым белым придатком (ариллоид).

Соматическое число хромосом практически у всех видов  $2n = 24$ , однако встречаются виды, где  $2n = 22, 44, 48$ . Хромосомный состав исследован у 15 видов (Schaffner, 1901; Hruby, 1934; La Cour, 1935; Cooper, 1939; Sato, 1942; Naque, 1951; Parks, Hardin, 1963; Smith, 1964; Хромосомные числа..., 1969).

### 1.2. ВИДЫ РОДА *ERYTHRONIUM*, ИХ ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ

В роде известно 29 видов, большинство их представителей произрастает в Северной Америке, и лишь отдельные виды обитают в Юго-Западной Европе, на Кавказе, в Японии, Монголии и Сибири. Это растения умеренных и суб-

тропических зон Северного полушария, эфемероиды, мезофиты. Они растут в открытых и сырых местах, на лугах и в лесах, доходя до субальпийского и альпийского поясов.

По ботанической сводке О.М. Полетико и А.П. Мишенковой (1967), известно описание 14 видов из рода *Erythronium*, распространенных в основном в Северной Америке. Позднее В.И. Чопик, Н.А. Аврорин (1977) описали 20 видов, некоторые из них прошли интродукционное испытание в условиях Санкт-Петербурга, Москвы, Ставрополя, Тбилиси, Нальчика, Туапсе, Сухуми. В России и сопредельных государствах произрастает 4 вида (Крашенинников, 1935; Гроссгейм, 1936; Полетико, Мишенкова, 1967; Черепанов, 1995). По сводке М.В. Барановой (2013), в роде насчитывается не менее 27 видов, из них 23 вида распространены в Северной Америке и 4 – в Европе и Азии. Краткая характеристика отдельных видов представлена на рис. 1.

*E. albidum* Nutt. – Э. беловатый. Листочки околоцветника белые, реже розовые, голубые или пурпурные, не имеющие ушек (лопастей) у основания. Отличается длиннолопастным рыльцем (0.2–0.3 см).  $2n = 22, 24, 44$ . Обитает в теплоумеренной зоне центральных районов Канады и США – от Онтарио до Техаса. Растет в сырых лесах и зарослях. Впервые обнаружен в 1824 г.

*E. americanum* Ker-Gawl. – Э. американский (*E. angustatum* Raf., *E. bracteatum* Rigel.). Листочки околоцветника ярко-желтые, редко с пурпурным оттенком, 2–5 см длиной и 0.6–0.8 см шириной, крапчатые внутри, с ушками у основания. Цветонос иногда с одним прицветником. Пестик булабовидный, рыльце с очень короткими лопастями. Коробочка обратнойцевидная суженная в основании в ножку, 1.2–2.0 см высотой. Луковица яйцевидная, 1.2–2.0 см высотой, со столонами у донца. Листья от продолговатых до ланцетных, 7–20 см длиной, 2–5 см шириной, более или менее острые, обычно с коричневыми пятнами, реже сплошь зеленые, суженные в стеблеобъемлющий черешок.  $2n = 24, 48$ . Произрастает во влажных лесах и кустарниках. В теплоумеренной и субтропической зонах восточных и центральных районов Канады и Северной Америки, в горах поднимается до 1650 м. Обнаружен впервые в 1665 г., вторично – в 1800 г.

*E. californicum* Purdy – Э. калифорнийский. Листочки околоцветника кремово-белые с оранжевым основанием, широколанцетные, 3–4 см длиной и 1.0–1.4 см шириной, с ушками. Тычиночные нити к основанию не расширены, пыльники кремовые, 0.3–0.4 см шириной, с ушками. Столбик немного булабовидный, 1 см длиной, рыльце трехлопастное. Коробочка суженно обратнойцевидная, 3–4 см длиной, 0.8–1.0 см шириной, на конце округлая. Листья густо-пятнистые, продолговатые, 10–15 см в длину, 2.5–4.0 см в ширину, тупые, суженные в короткий крылатый черешок, 2.0–2.5 см в длину.  $2n = 24$ . Встречается в светлых лесах от нижнего до верхнего пояса Калифорнии, в проталинах и на склонах, произрастает в горных лесах. Выделена форма *E. californicum* var. *bicolor* Purdy – Э. калифорнийский двухцветный, с двухцветными, белыми и хромово-желтыми цветками.

*E. caucasicum* Woronow – Э. кавказский. Цветок белый или бледно-желтый, на внутренней стороне в основании желтоватый, на наружной – оранжево-пурпурный. Листочки околоцветника ланцетные, без ушек. Пыльники в 2 раза





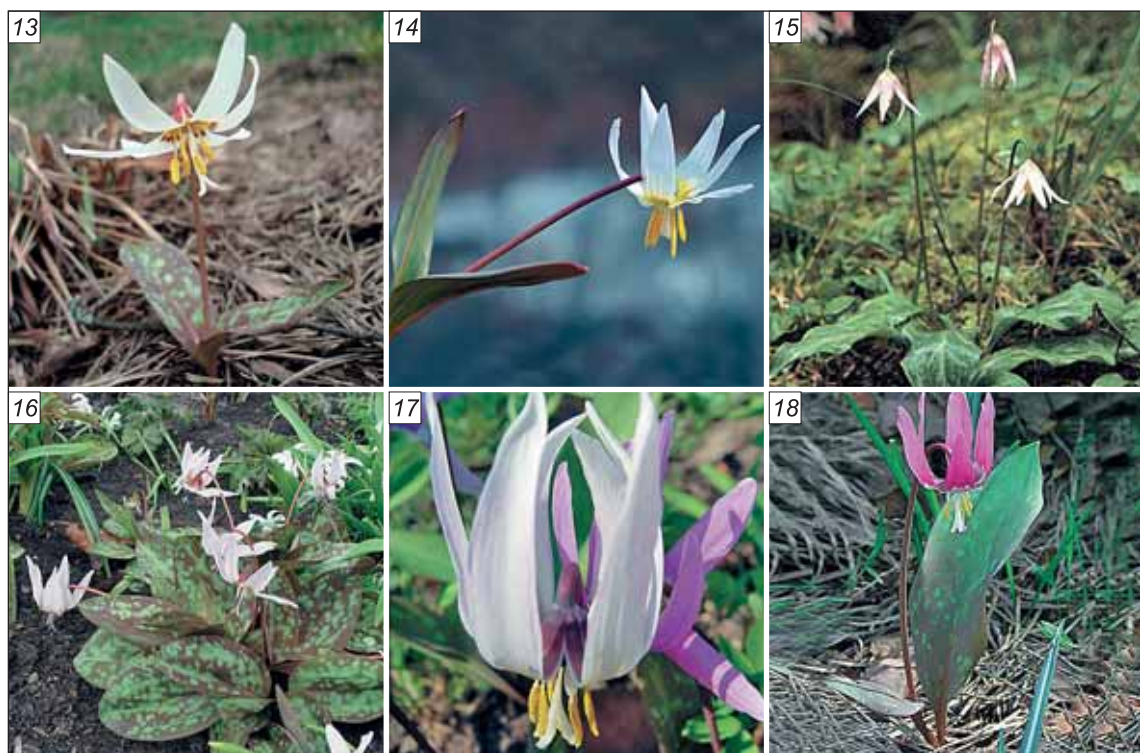


Рис. 1. Виды рода *Erythronium*

(фото из Интернета: [http://flower.onego.ru/lukov/eryth\\_v.html](http://flower.onego.ru/lukov/eryth_v.html)):

1 – *E. dens-canis* (фото К. Александрова), 2 – св. 'Pink Perfection' (фото С. Полонской), 3 – св. 'Snow Flake' (фото С. Полонской), 4 – св. 'Rose Queen' (фото К. Ткаченко), 5, 6 – *E. japonicum* (фото 5 – М. Полотнова, 6 – О. Бондаревой), 7 – *E. grandiflorum* (фото Sierra Land Designer 3D), 8 – *E. albidum* (фото Ю. Маковского), 9 – *E. americanum* (фото О. Васильева), 10 – *E. californicum* (фото К. Ткаченко), 11 – св. 'White Beauty' (фото К. Александрова), 12 – *E. tuolumnense* (фото О. Бондаревой), 13 – *E. caucasicum* (фото М. Барбухатти), 14 – *E. sibiricum* f. *album* (фото Ю. Маковского), 15 – *E. oregonum* (фото Ю. Маковского), 16 – *E. sibiricum* cv. 'Beliyi Klyk' (фото К. Ткаченко), 17 – св. 'Blednolitcii' (фото К. Ткаченко), 18 – *E. hybridum* cv. 'Алый' (фото Н. Закутной).

длиннее тычиночных нитей. Листья ланцетные, продолговатые со стеблеобъемлющим черешком, сизые со светлыми пятнами. Луковица продолговатая или яйцевидно-цилиндрическая.  $2n = 24$ . Растет в горных лесах Предкавказья, Западного Закавказья, Северного Ирана. Эндемик.

*E. citrinum* S. Wats. – Э. лимонножелтый. Цветки лимонно-желтые с оранжевым основанием и розовеющими к вершине к концу цветения кончиками. Листочки околоцветника сильно отогнуты, внутренние доли с ушками. Тычиночные нити и пыльники кремовые, рыльце слегка трехлопастное. Листья светло-зеленые, с темно-зелеными пятнами, широколанцетные. Растет в светлых горных лесах в теплоумеренной зоне на западе Северной Америки, южного Орегона, в отдельных районах Калифорнии.



*E. dens-canis* L. – Э. собачий клык, или европейский (*E. maculatum* Lam.). Листочки околоцветника розовые или фиолетовые, редко белые, ланцетные, заостренные, отогнуты назад, внутренние доли с ушками у основания. Цветок одиночный, поникший. Листья широколанцетные, суженные в желобчатый черешок, с пурпурными пятнами. Стебель часто имеет розовый оттенок. Тычинки вдвое короче околоцветника, пыльники синеватые, иногда почти черные, рыльце слегка трехлопастное. Коробочка обратнойцевидная, тупоуголоватая.  $2n = 24$ . Распространен в горных лиственных лесах, среди кустарников и на осыпях. Растение субтропической и теплоумеренной зон юга Западной Европы, от Испании до Балкан и Западной Украины на высоте от 1570 до 1700 м над ур. м. Известны культивары: 'Moerheimii' – 'Мерхейми', 'Purple King' – 'Пепл Кинг', 'Rose Queen' – 'Роуз Квин', 'Snow Flake' – 'Сноу флейк', 'White Splendour' – 'Уайт Сплэндэ', 'Pink Perfection' – 'Пинк Перфекшн', 'Carneum', 'Charmer', 'Niweum', 'Rose Beauty'.

*E. grandiflorum* Pursh – Э. крупноцветковый. Цветок золотисто-желтый, с более светлым основанием. Листочки околоцветника ланцетные, заостренные, сильно отогнуты назад, внутренние – с ушками. Тычиночные нити расширенные ниже середины, пыльники желтые, красновато-пурпурные или темно-красные. Рыльце трехлопастное с короткими раздельными лопастями. Завязь и коробочка узкопродолговатые, сужены в короткую ножку. Листья зеленые, без пятен, продолговато-ланцетные, суженные в короткий черешок. Генеративные особи формируют луковицу и короткое корневище.  $2n = 24$ . Растет в светлых лесах на травянистых склонах гор в степных районах, в горах поднимается до верхнегорного пояса северо-запада Канады и США. Имеются формы: *E. grandiflorum* var. *album* hort. – Э. крупноцветковый, белый – с белоснежными цветками; *E. grandiflorum* var. *chrysanthum* Appleg. – Э. крупноцветковый, золотистый – с желтыми пыльниками; *E. grandiflorum* var. *nuttalianum* Purdy – Э. крупноцветковый Нутталля – с красными пыльниками; *E. grandiflorum* var. *pallidum* St. John – Э. крупноцветковый, бледный – с белыми пыльниками. Известны культивары: 'Biana' – 'Бианка' – с белыми цветками; 'Kongo' – 'Конго' с желто-фиолетовыми; 'Rubens' – 'Рубенс' – с розово-красными цветками.

*E. hendersonii* S. Wats. – Э. Гендерсона. Цветков в соцветии 1–3, светло-пурпурные с темным, почти черным основанием. Листочки околоцветника сильно отогнуты, внутренние – с мешковидными ушками. Тычиночные нити пурпурные, пыльники светло-коричневые. Столбик булабовидный, рыльце трехлопастное. Листья от продолговатых до ланцетных, с коротким крылатым черешком, с темно-бурыми пятнами. Луковица продолговатая, с коротким корневищем.  $2n = 24$ . Распространен в светлых лесах, на сухих лугах и склонах гор до 1500 м над ур. м., в теплоумеренной зоне Америки (штат Орегон). Назван в честь ботаника Л. Гендерсона (L. Henderson, 1853–1942).

*E. × hybridum* hort. – Кандык гибридный. Описан М.В. Барановой (2013). Цветки лососево-розовые, коричневые у основания. Листья широколанцетные с буроватыми пятнами. Пыльники синевато-бурые. Имеются культивары селекционера Е. Климова: 'Алый' – ярко-малиновый с чисто-белым кольцевидным пятном внутри околоцветника, листья бурые с зелеными крапинками,

‘Гармония’ – доли околоцветника к вершине розовые, к основанию белые, пятно в центре светло-желтое, окантованное мелкими красными точками, листья буро-зеленые.

*E. japonicum* Desne. – Э. японский (*E. dens-canis* L. var. *japonicum* Baker). Цветок одиночный, поникающий, розово-пурпурный, с темно-пурпурным пятном у основания. Листочки околоцветника ланцетные. Тычинки слегка неравные по длине, пыльники широколинейные. Столбик в 3–4 раза длиннее завязи. Рыльце короткотрехлопастное. Коробочка трехгранная, шаровидная. Листья узкояйцевидные или продолговатые, на более или менее длинных черешках. Луковица цилиндрическая, с сидячими луковицами-детками у основания.  $2n = 24$ . Произрастает в лесах равнин и предгорий в теплоумеренной зоне юга Сахалина (западное побережье о. Кунашир), Курильских островов, Северной и Центральной Японии (острова Хоккайдо, Хонсю, Сикоку), п-ова Корея.

*E. montanum* S. Wats. – Э. горный. Цветок одиночный или их несколько в соцветии, розовый или белый с оранжевым основанием. Листочки околоцветника ланцетные, острые, более или менее отогнуты назад. Тычиночные нити тонкие, пыльники белые. Рыльце трехлопастное. Коробочка продолговато-обратнойяйцевидная. Листья продолговато-яйцевидные, без пятен, острые, резко суженные к основанию, на крылатом черешке.  $2n = 24$ . Растет на альпийских лугах северо-запада США.

*E. multiscapoideum* (Kellogg) Nelson et Kennedy – Э. многостебельный (*E. hartwegii* S. Wats.). Цветков в соцветии от 1 до 3, кремово-желтые с оранжевым основанием. Листочки околоцветника ланцетные, чашевидные затем отогнуты назад, внутренние – с небольшим округлым придатком у основания. Тычиночные нити белые, пыльники кремово-желтые. Коробочка продолговато-обратнойяйцевидная. Листья обратнойяйцевидные, с пятнами. Луковица яйцевидно-продолговатая, у основания образует столоны. Встречается на влажных склонах, в светлых лесах в субтропической и теплоумеренной зонах юго-запада США.

*E. oregonum* Appleg. – Э. отвернутый. Цветков в соцветии 2–4, бледно-желтые. Листочки околоцветника ланцетные, отогнуты вверх, заостренные к вершине. Листья ланцетные, светло-зеленые, с мраморным рисунком, их 2–3. Пыльники желтые с расширенными тычиночными нитями у основания.  $2n = 24$ . Растет на полях, увлажненных лесных участках до 200 м над ур. м. на западе Северной Америки (о. Ванкувер, Британская Колумбия), западные штаты США (Орегон, Калифорния).

*E. revolutum* Smith – Э. завернутый. Цветков в соцветии 1–2, реже 3–4, кремово-белые, у основания желтые, к концу цветения пурпурные. Листочки околоцветника узколанцетные, сильно завернутые. Тычиночные нити сильно расширенные, пыльники белые. Рыльце с отдельными тремя лопастями. Коробочка с резко заостренной верхушкой. Листья продолговато-ланцетные, пятнистые, суженные в узкокрылатый черешок.  $2n = 24$ . Распространен в субтропической зоне и неморальной области вдоль Тихоокеанского побережья, США и Канады, возле болот, вдоль облесенных рек. Имеются формы: *E. revolutum* var. *albiflorum* hort. – Э. завернутый белоцветковый – с чисто-белыми цветками, с зеленоватым оттенком, с каштановым основанием; *E. revolutum* var.



*johnsonii* Purdy – Э. завернутый Джонсона – с темно-розовыми цветками и темно-бурыми пятнами на блестящих листьях; *E. revolutum* var. *praecox* Purdy – Э. завернутый, ранний – с двумя-четырьмя кремово-белыми, с оранжевым основанием цветками, с красными пятнами на листьях цвета красного дерева. Известны культивары: ‘Congo’, ‘Pagoda’, ‘White Beauty’.

*E. roseratum* Wolf – Э. розоватый. Цветок одиночный, нежно-розовый, у основания беловатое пятнышко. Лист светло-зеленый.  $2n = 24$ . Распространен в лесах Западной и Северной Америки.

*E. sibiricum* (Fischer et Meyer) Krylov – Э. сибирский. Цветок одиночный, поникающий, лилово-розовый, у основания бело-желтое пятно, реже белое. Листочки околоцветника продолговатые, в основании светло-желтые с мелкими темными крапинками, с поперечной складкой и продолговатыми ушками. Пыльники золотисто-желтые. Пестик белый. Лист продолговато-ланцетный, темно-зеленый до бордового оттенка, с бордово-зелеными пятнами. Луковица яйцевидно-цилиндрическая, похожая на собачий клык, белая.  $2n = 24$ . Растет во влажных мелколиственных и хвойных лесах и на лугах, до альпийского пояса – около тающих снегов, в Западной и Восточной Сибири, на Алтае, северо-востоке Средней Азии, севере Монголии. Встречается в Новосибирской, Томской, Кемеровской областях, Красноярском крае, Туве (рис. 2). Хорошо завязывает семена. В природе отмечены полиморфизм по фенотипическим признакам и белоцветковые формы. В Кемеровской области (поселки Шерегеш, Каз) встречаются белоцветковые формы: *E. sibiricum* f. *alba* hort. Имеются культивары оригинатора Г.В. Скакунова (1985): ‘*Beliyi Klyk*’ – ‘Белый Клык’ – цветки чисто-белые с желтым центром, лист зеленый; ‘*Белый царь*’ – цветки чисто-белые с лимонным центром, окантованные красноватыми точками, чалмовидной формы, листья ярко-зеленые; ‘*Ольга*’ – цветки сиреневато-

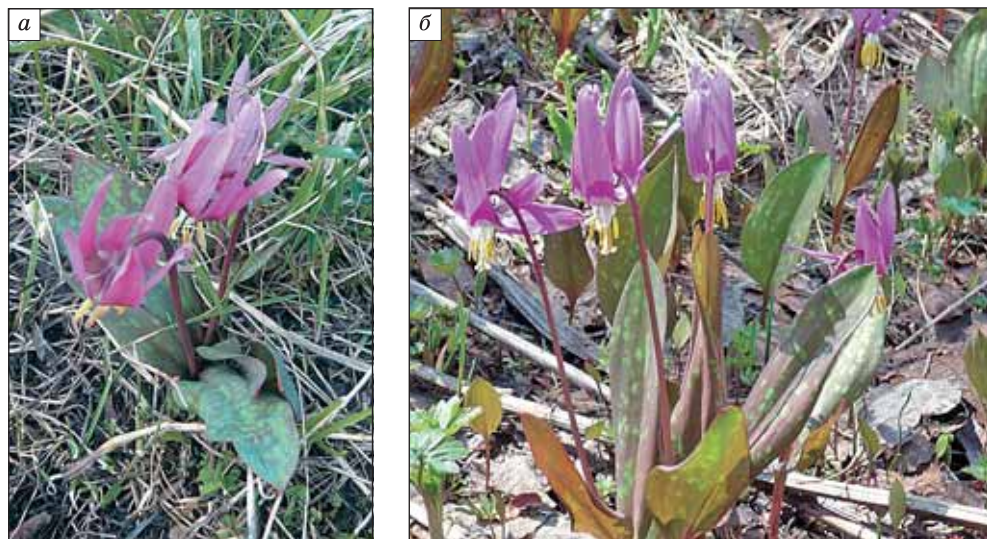


Рис. 2. Кандык сибирский в луговых (а) и лесных (б) сообществах в природных местобитаниях Кемеровской области.

розовые, покрытые темно-розовыми точками с белой окантовкой долей, лист буро-зеленый с зеленой полоской по краю. В работе К. Ткаченко и В. Рейнвальд (2004) представлены сведения об этих культиварах.

По последним сведениям, к *E. sibiricum* отнесены три вида (Степанов, Стасова, 2011): *E. krylovii* Stepanov (= *E. sibiricum* subs. *altaicum* Ruksans), *E. sulevii* (Ruksans) Stepanov и *E. sajanense* Stepanov et Stassova, которые описаны из Красноярского края, окрестности пос. Танзыбей. Эти растения произрастают на восточной границе ареала *E. sibiricum*, и последний обладает широкой экологической амплитудой. Их выделение из саянских популяций в качестве особого вида или подвида, как считают авторы работы (Конспект..., 2012), нецелесообразно. Позднее Н.В. Степанов и В.В. Стасова (2014) выделили *E. sajanense* в самостоятельный вид, его описание приведено в статье Н.В. Степанова, В.В. Стасовой (2011).

*E. sajanense* Stepanov et Stassova – Э. саянский. Цветок одиночный, поникающий, фиолетово-розовый в верхней части, переходящий в беловато-кремовый цвет, а в основании – желтоватый цвет, который сверху отграничен зигзагообразной коричневой узкой полосочкой. Можно сказать, что это трехцветное бело-коричнево-желтое пятно в нижней части листочка околоцветника. Форма долей околоцветника отличается, внутренние шире внешних с двумя тупыми лопастями в основании. Тычиночные нити уплощенные, расширенные книзу, рыльце компактное. Листья эллиптические или ланцетно-эллиптические, короткочерешковые. Обитает в Красноярском крае (Ермаковский район), окр. пос. Танзыбей, долина протоки Исакиной и р. Мал. Кебеж.

*E. tuolumnense* Applegate – Э. туоламнийский. Цветок одиночный или их несколько, золотисто-желтый, в основании светло-зеленовато-желтый. Пыльники светло-желтые. Рыльце без лопастей. Коробочка обратнойцевидная, тупая. Листья ланцетные или обратноланцетные, без пятен, с длинными черешками. Хорошо размножается луковичками.  $2n = 24$ . Растет в открытых лесах Западной и Северной Америки, Калифорнии. Название вида дано по району Туоламне (штат Калифорния). Известны культивары: 'White Beauty' ('Уайт Бьюти') – белый, 'Pagoda' ('Пагода') – лимонно-желтые цветки (гибрид двух западно-американских видов *E. tuolumnense* × *E. revolutum*), 'Congo' ('Конго') – золотистые цветки и красно-бурое жилкование у листьев.

Виды, встречаемые на территории России и сопредельных государств (*E. caucasicum*, *E. dens-canis*, *E. japonicum*, *E. sibiricum*), включены в Красную книгу РФ (2008) и отнесены к категории 2–3 как уязвимые и редкие регионального значения (Красная книга..., 1975; Декоративные растения..., 1977; Редкие... растения..., 1980; Мордак, 1982; Байтенов, 1986; Артамонов, 1989; Красная книга Алтайского края, 2006; Зернов, 2010).

В настоящее время известно 29 видов кандыка (The Plant List, 2013), кроме вышеописанных видов можно назвать следующие, произрастающие в Северной Америке: *E. elegans* P.C. Hammond & K.L. Chambers – К. изящный, *E. helena* Applegate – К. горы Святой Елены, *E. howellii* S. Watson – К. Хауэлла, *E. idahoense* H.St. John & G.N. Jones – К. айдахоский, *E. klamathense* Applegate – К. кламатский, *E. mesochoreum* Knerr – К. внутренний, или К. мезохорный, *E. pluriflorum* Shevock, Bartel & G.A. Allen – К. многоцветковый, *E. propullans*



А. Gray – К. побеговый, *E. purpurascens* S. Watson – К. краснеющий, *E. pusaterii* (Munz & J.T. Howell) Shevock, Bartel & G.A. Allen – К. Пусатери, *E. quinaultense* G.A. Allen – К. квинайльский, *E. taylorii* Shevock & G.A. Allen – К. Тейлора, *E. umbilicatum* C.R. Parks & Hardin – К. пуповидный

### 1.3. ИСТОРИЯ ИНТРОДУКЦИИ *ERYTHRONIUM SIBIRICUM*

Введение в культуру *E. sibiricum* связано с интенсивным освоением сибирского региона в середине 50-х годов прошлого века. Проблема озеленения городов Сибири сильно воздействовала на исследования растений местной флоры и внедрение их в ассортимент зеленого строительства и частного цветоводства. Возрастание антропогенной нагрузки за последние годы привело к резкому сокращению данного вида в Сибири.

Кандык сибирский впервые описан в 1841 г. российскими ботаниками Ф.Б. Фишером и К.А. Мейером, которые обработали материалы экспедиции А.И. Шренка. Первоначально вид был описан в качестве разновидности *E. denscanis* var. *sibiricum*. В 1929 г. П.Н. Крылов выделил его в ранг самостоятельного (Крылов, 1929). Непосредственно в природе *E. sibiricum* изучали П.Н. Крылов и Л.П. Сергиевская. Последней (с 1919 по 1925 г.) проведены фенологические наблюдения в окрестностях г. Томска и установлено, что этот вид отрастает в конце апреля–начале мая, бутонизирует и цветет в первой декаде мая, отцветает в начале июня, семена завязывает в конце июня (Сергиевская, 1927). Среди представителей флоры окрестностей Томска описан *E. sibiricum* (Сюзев, 1921). В трудах П.Н. Крылова (1929) впервые дано ботаническое описание вида и указано, что он растет в лесной области по хвойным (пихтово-елово-кедровым, смешанным с березой и осиной) лесам, их опушкам, реже на лесных, иногда поемных лугах, в альпийской области, встречается около тающих снегов и на альпийских лугах.

Особенности морфологического строения луковицы, жизненного цикла развития, хромосомного анализа некоторых видов рода *Erythronium* (*E. denscanis*, *E. japonicum*, *E. tuolumnense*) исследованы за рубежом (Irmisch, 1850; Meads, 1893; Shaffner, 1901; Loew, Kirchner, 1909; Vierhapper, 1915; Pickett, 1917; Rosendahl, 1919; Kirchner et al., 1934; Anderson, 1958; Rix, Phillips, 1981; Speta, 1984; Hobhouse, 1986; Brummitt, 1992; Ruksans, 2007). Полученные данные положили начало изучению *E. sibiricum*.

Исследования биологических особенностей *E. sibiricum* проведены алтайскими учеными. Н.М. Кошурникова (1929) установила, что у этого вида наблюдается диогогамия, отмечено более раннее созревание пыльников, чем рыльца (явление протерандрии). Автор пояснила, что белый налет на листьях служит приспособлением растения от потери тепла и излишнего испарения. В.И. Верещагин (1930), исследовав окрестности г. Барнаула, описал этот вид среди ранневесенних эфемероидов. В начале 1950-х годов З.И. Лучник (1951), изучив этот вид детально на Алтае, описала некоторые морфологические признаки, декоративные качества, указала на резкое различие сеянца первого года жизни от последующих лет, медленное развитие сеянцев этого вида в первые два года жизни и увеличение размеров луковиц с возрастом. Позднее

подобные рекомендации по введению в культуру к. сибирского были сделаны ее последователями (Верещагина, 1960, 1972, 1983; Коряк, 1969).

Далее Т.П. Березовская, А.Ф. Чигаева (1952), С.В. Гудошников (1965) провели наблюдения в Томске и определили, что многие дикорастущие виды природной флоры, в том числе и *E. sibiricum* как морозоустойчивый вид, перспективны для ранневесеннего оформления цветников. Этому же мнения придерживаются З.Т. Артюшенко, С.С. Харкевич (1956), Н.А. Аврорин (1958), рекомендуя его для озеленения Карпат и районов Крайнего Севера. Последним отмечена однолетность корней *E. sibiricum*. Исследовав группу геоэфемероидов, Л.Г. Маркова (1957) обнаружила, что зародыш семени у *E. sibiricum* недифференцированный, что свидетельствует о необходимости дозаривания семян для хорошей всхожести при введении в культуру.

Первые сведения о пищевых свойствах луковиц *E. sibiricum* и наличии в них крахмала, белка и глюкозы известны из монографии В.И. Верещагина, К.А. Соболевской, А.И. Якубовой (1959). Они указали, что этот декоративный вид можно использовать как лекарственное и пищевое растение. Изучая луковичные из сем. Liliaceae, З.Т. Артюшенко (1961, 1963, 1970) установила, что у всех представителей рода *Erythronium* надземный тип прорастания семян, луковица имеет одну запасующую чешую, которая ежегодно замещается.

Детальную методику графического изображения морфогенеза монокарпического побега эфемероидов разработали ученые Ставропольского края (Скрипчинский В.В., Скрипчинский В.В., 1965; Скрипчинский В.В. и др., 1970а, б). Они изучили годичные циклы морфогенеза вегетативных и генеративных органов к. кавказского (*E. caucasicum*), что послужило основой для дальнейших морфогенетических исследований у *E. sibiricum*. Исследуя его биологические особенности в условиях Киева (Токарский, 1968), автор указал на возможность введения в культуру этого вида в различные климатические условия, что свидетельствует о его широкой экологической амплитуде. Морфологическое строение луковицы и особенности формирования генеративного побега описаны в работах (Крылова, 1976; Куклина, 1976; Шорина, Куклина, 1976; Крылова, Белянина, 1985, 1995). По данным Е.С. Bate-Smith (1968), Л.К. Клышева и др. (1978), в роде *Erythronium* установлено содержание в луковицах флавоноидов – кверцетина и кемпферола.

Позднее А.В. Положий, В.П. Горкина (1972), проводя эколого-географический анализ некоторых дикорастущих растений сибирской флоры, выделили, что по экологической группе *E. sibiricum* – мезофит, имеет Монголо-Сибирский ареал. При сравнительном изучении его ритма роста и развития в черневой тайге Кузнецкого Алатау и Западной Сибири (Лубягина, 1973) не обнаружено резкого изменения его динамики в таежной и лесостепной зонах. Г.В. Скакунов (1974, 1977, 1985) рассматривает вегетативные органы вида и высказывает мнение, что это корневищно-луковичное растение с ярко выраженной фенотипической изменчивостью морфологических признаков цветка в природных популяциях, которые выявлены в окрестностях г. Междуреченска Кемеровской области.

Исследование редких и исчезающих растений природной флоры проводилось во многих ботанических садах, где этот вид интродуцирован: в По-



лярно-альпийском ботаническом саду им. Н.А. Аврорина (Аврорин, 1958; Головкин, 1967), Алтайском ботаническом саду (Верещагина, 1960), европейской части России (Ерохин, 1961; Куклина, 1976), Ботаническом саду им. В.Л. Комарова (Артюшенко, 1963; Баранова, 1999), Сибирском ботаническом саду (Амельченко и др., 1989), Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина (Куклина, 1976), Киевском ботаническом саду им. Н.Н. Гришко (Баканова, 1984), Ботаническом саду УрО РАН и УрГУ, ВИЛАР, Горно-Алтайске, Таежном, Йошкар-Оле, Кировске, Екатеринбурге, Москве и др. (Растения..., 2005).

С середины 50-х годов прошлого века *E. sibiricum* детально изучается в Центральном сибирском ботаническом саду АН СССР (далее ЦСБС СО РАН). Сведения о его декоративности приведены первой заведующей и основателем лаборатории декоративных растений Л.П. Зубкус (1956, 1961, 1965, 1968а,б). Ей выявлен характер формирования подземных и надземных органов *E. sibiricum*, изучены биология цветения, особенности формирования зародыша, установлены причины быстрой потери всхожести семян, разработаны приемы их сбора, дозаривания и повышения всхожести.

Рассматривая особенности формирования плода, Л.П. Зубкус, Л.И. Астанкович (1972, 1985) установили, что семена у этого вида формируются быстро – за 18–22 дня. Колебание содержания азота и фосфора в процессе развития генеративных органов гармонически связано как с физиологическими, так и с морфологическими изменениями, происходящими в надземных и подземных органах *E. sibiricum*. Позднее в его цветках обнаружены изорамнетин и мирицетин, а также наличие антоцианов и фенилкарбоновых кислот (Астанкович, Минаева, 1976). В работах Л.П. Зубкус, Л.И. Астанкович (1972), Е.С. Лапиной (1972) рассмотрена динамика накопления общих форм азота и фосфора, хлорофиллов “а” и “в” в вегетативных и генеративных органах. Наличие флавоноидов и антоцианов в генеративных и вегетативных органах свидетельствует, по мнению Л.И. Астанкович, В.Г. Минаевой (1976), Л.И. Астанкович (1983), о большой морозоустойчивости к. сибирского. Анатомо-морфологическое исследование разновозрастных особей в условиях культуры (Зубкус, Седельникова, 1977) позволило определить специфичность формирования анатомических структур в строении корня и листа, установить, что у растений семенного происхождения первый генеративный побег закладывается на пятый год жизни. Особенности онтогенеза, корневищно-луковичной биоморфы, возрастной изменчивости в природных популяциях Сибири описаны в работах (Седельникова, 1995, 2002, 2008, 2010–2013а–в). Выявлены запасные вещества в надземных и подземных органах в течение вегетационного периода (Седельникова, Кукушкина, 2013). В публикациях сотрудников ЦСБС СО РАН (Зубкус, 1956, 1965, 1973; Зубкус, Соболевская, 1968; Зубкус, Астанкович, 1972, 1985; Лубягина, 1973, 1974, 1977, 1980, 1984; Зубкус, Седельникова, 1977; Седельникова, 2002; Семенова, 2007; Фомина, 2012) *E. sibiricum* рекомендован как устойчивый эфемероид для озеленения.





## ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ, МЕСТООБИТАНИЯ *ERYTHRONIUM SIBIRICUM*, МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ

---

### 2.1. АРЕАЛ И ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЯ *ERYTHRONIUM SIBIRICUM*

При интродукции растений природной флоры необходимо знание не только морфогенетических, но и экологических особенностей в связи с условиями местообитания вида. Изучение ареалов позволяет наглядно иметь представление о степени заселенности данного вида, как он вписывается в естественный ландшафт в зависимости от климатических, орологических, почвенных и других факторов среды, какое место он занимает в структуре растительных сообществ.

*Erythronium sibiricum* – гемизндемичный вид, занесен в Красные книги по статусу 2 (v) как редкий, сокращающийся в численности в природных популяциях, а в отдельных местообитаниях – находящийся с категорией угрожающего состояния и исчезновения и может перейти в категорию 1 (E) (Красная книга..., 1975; Байтенов, 1986; Флора Сибири..., 1987; Красная книга Алтайского края..., 2006; Красная книга РФ..., 2008; Красная книга Красноярского края..., 2012). Анализ фондовых материалов Гербария им. П.Н. Крылова (г. Томск, ТК), Гербария ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск, NS), Гербария БИН РАН им. В.Л. Комарова (г. Санкт-Петербург, LE) и литературные данные позволили установить известные местонахождения *E. sibiricum*. Точечным методом (Толмачев, 1962) составлена карта его ареала (Седельникова, Астанкович, 1977).

Кандык сибирский имеет азиатский, южно-сибирский ареалы, его координаты 48°–58° с.ш. и 80°–97° в.д. В пределах юго-востока Западной Сибири он произрастает в Томской, Кемеровской, Новосибирской областях, на севере Восточного Казахстана, а также на юге Алтайского края и в центральной части Горного Алтая. В Восточной Сибири обитает на юге Красноярского края, вдоль Саян и Хакасских степей, в Туве. Вид распространен в разнородных условиях по климатическим факторам – от таежной до лесостепной зон. Отмечено более 272 (рис. 3) географических пунктов, в окрестностях которых он произрастал: Западная Сибирь (Кемеровская область – 41, Новосибирская – 9, Томская – 16); Алтай – 122, Восточный Казахстан – 12; Восточная Сибирь (Красноярский край – 70, Тува – 2). Имеются литературные сведения о его местообитаниях на севере Монголии по южному склону предгорий Алтайских гор (Крылов, 1929), на западе Монголии и западе Китая (Красная книга Томской области..., 2013). Его границы: на севере достигают г. Томска, на юге – предгорья Монгольского Алтая, оз. Маркаголь, на западе – г. Семипалатинска, на востоке – Тувы (Кызыл). Поэтому он, по мнению А.В. Положий и В.П. Горкиной (1972), имеет монголо-сибирский ареал. Однако этот вид наиболее широ-

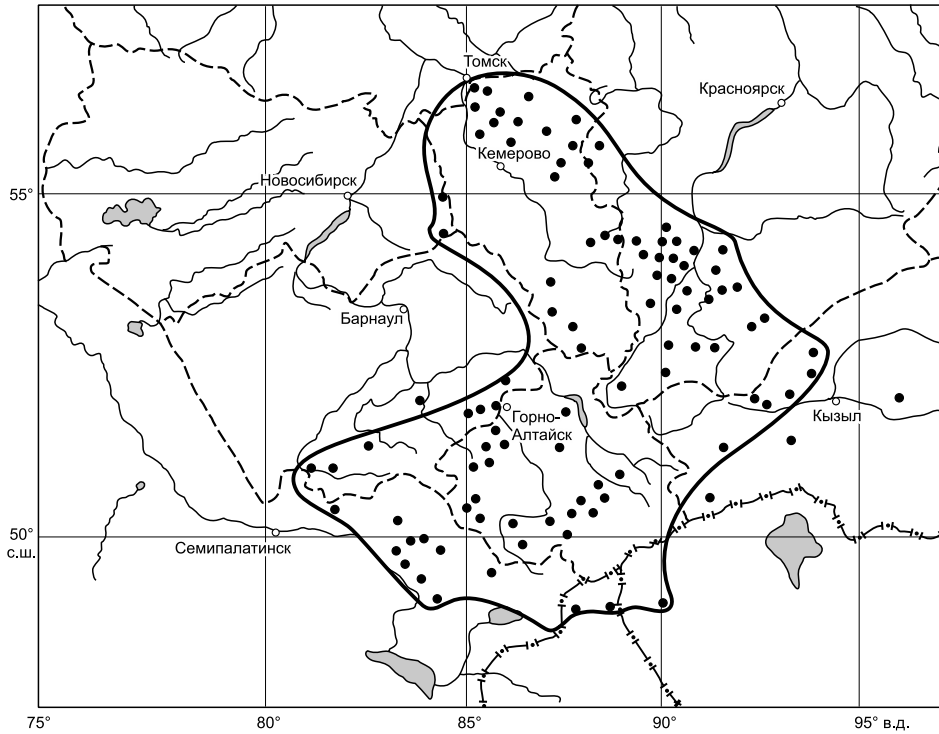


Рис. 3. Ареал *E. sibiricum*.

ко распространен на юге таежной зоны Западной Сибири и Алтая. Кратко остановимся на природно-климатической характеристике местообитания *E. sibiricum*.

Юг Западной Сибири расположен в зоне умеренного (бореального) климата, со среднегодовым количеством осадков 400–500 мм, максимум их приходится на летний период. Климат здесь типично континентальный. Лето жаркое (с весенними и осенними заморозками). Температура в июле с севера на юг изменяется от 15 до 20 °С. Относительная влажность 50–60 %. Зима холодная и продолжительная со снежным покровом от 50 до 60 см и температурой в январе от –15 до –25 °С (Шумилова, 1962).

В перераспределении осадков большая роль принадлежит горным системам, которые имеют расположение, близкое к меридиональному. Они аккумулируют влагу на своем западном склоне (Кузнецкий Ала-Тау, Салаирский кряж), в результате чего количество осадков уменьшается с запада на восток и с севера на юг.

В формировании климата юго-востока Западной Сибири зональные факторы сочетаются с аazonальными. Холмистый рельеф региона в основном состоит из глин, суглинков и песков морского и ледникового происхождения. Согласно этим условиям, на юге Западной Сибири сформированы подзолистые почвы. Вдоль предгорий Салаира и Кузнецкого Ала-Тау (за счет вертикальной зональности) образованы лесостепные дерново-подзолистые почвы.

Климат предгорий Алтая имеет своеобразные черты, что обусловлено сильной расчлененностью рельефа и различной высотой гор над уровнем моря, это свидетельство неравномерного распределения количества осадков и температуры воздуха. На Алтае холмисто-моренный рельеф. С подъемом в горы увеличивается количество осадков и понижается температура воздуха. Так, на высоте 1700–2800 м над ур. м. выпадает 2000 мм осадков в год, на высоте 100–1200 м над ур. м. – 500–600 мм в год, на равнине – 99.1 мм. Соответственно температура воздуха в июле на вершинах гор составляет 5 °С, средняя – 8–9 °С, на равнине – 15–18 °С (Крюков, 1963).

Характер рельефа определяет и сухость восточной области Горного Алтая – высокие хребты (Катунский, Северо-Чуйский и др.), получая самое большое количество влаги на Алтае (200–300 мм в год), формируют индивидуальный микроклимат. Здесь распространены слабоподзоленные, зернистые, богатые гумусом бурые лесные почвы.

В результате зональности климата и местных (эдафических, орологических) факторов сформировалась зональная, интразональная и экстразональная растительность на юго-востоке Западной Сибири и Алтае. Для Западной Сибири характерен горизонтальный тип зональности, где *E. sibiricum* наряду с другими ранневесенними эфемероидами в наибольшей степени встречается в бореально-лесной области по опушкам и осветленным местам темнохвойной тайги: пихтово-кедровой, елово-кедровой, пихтовой. Здесь он распространен на дерново-подзолистых влажных рыхлых, богатых гумусом и основными питательными элементами почвах и проявляет себя местами как ранневесенний эдификатор (рис. 4). Хорошо произрастает в зоне березняков и осинников, являющейся переходной к лесостепи.



**Рис. 4.** Кандык сибирский в период массового цветения в Кемеровской области (окрестности пгт Каз).



В сосновых лесах, которые являются экстразональными для юга Западной Сибири, *E. sibiricum* обитает в небольшом числе. Этот эфемероид растет в субальпийских и альпийских лугах Алтая. Таким образом, вид обитает в основном в березово-осиновых, пихтово-еловых, кедровых лесах юго-востока Западной и Восточной Сибири, включая предгорья Алтая и высокогорья альпийского и субальпийского поясов.

В сложившихся физико-географических условиях у *E. sibiricum* формируются своеобразные индивидуальные особенности – ритм роста и “подснежное” развитие, жизненная форма, особенности онтогенеза. Ареал дизъюнктивный. Основная причина этого прерывания – горный рельеф. Можно выделить четыре обособленных фрагмента ареала в пределах распространения *E. sibiricum*, где его обилие в отдельных местах произрастания по шкале Друде (Алехин, 1938) составляет от sol (solitariae) по встречаемости в очень малых количествах до soc (sociales), и вид образует основной фон со смыкающимися надземными органами ранней весной. Это северный фрагмент: 1 – юг Томской и север Кемеровской областей; западный: 2 – восток Кемеровской области и юго-восток Новосибирской; восточный: 3 – юго-запад Красноярского края и центральная часть Тувы; южный: 4 – юг Кемеровской области, центральная и южная части Алтайского края и Горного Алтая, северо-восток Казахстанской области.

Местообитание *E. sibiricum* в северной части ареала от восточной отделено Кузнецким Ала-Тау, расположенным на юго-западе Кемеровской области. Западный Саян и северная горная система Алтая разделяют восточную и южную части его очаговых местообитаний. В Новосибирской области вид растет только в таежной зоне Маслянинского, Тогучинского и Искитимского районов (Красная книга Новосибирской области..., 1998) на границе с Кемеровской областью. Далее его ареал отделяется Салаирским кряжем от более часто встречаемых местообитаний в Восточной Сибири (Красноярский край). Дизъюнктивность ареала, очевидно, связана и с последствием оледенения. В результате этого можно предположить, что *E. sibiricum* ранее был более теплолюбивым видом, переместился южнее до 48° с.ш., поднялся в горы вместе с лесными участками (до 1700 м над ур. м. на Алтае) и приспособился к изменившимся климатическим условиям. Разнообразие местообитаний в пределах небольших границ своего ареала указывает, что вид хорошо приспособлен к различным экологическим условиям. Он приурочен к влажным лесным равнинным местам, суходолам и высокогорным субальпийским и альпийским лугам Алтая и Саян, где встречается на высоте 1000–2800 м над ур. м. Поскольку ареал небольшой, дизъюнктивен и узколокален для Западной и Восточной Сибири, то *E. sibiricum* вполне можно считать эндемичным видом Алтае-Саянской области и Монголии, как указывает К.А. Соболевская (1984).

Фитоценотическая приуроченность связана с биологическим ритмом развития этого эфемероидного вида. В Томской области встречается на юге, в окрестностях г. Томска (между селами Спасское и Яр, д. Бычково на р. Томь, д. Бол. и Мал. Протопопово) в кедровых, елово-пихтовых лесах, а также в елово-пихтовых лесах, березово-осиновых колках на подзолистых и серых лесных почвах, которые имеют сравнительно мощный гумусовый горизонт

комковато-зернистой структуры. В Красной книге Томской области (2013) отмечено, что вид довольно обильно распространен по береговым склонам р. Томь, между д. Аникино, пос. Синий Утес и автодорогой Томск–Коларово, а также в Михайловской роще.

На территории Кемеровской области произрастает на глубокоподзолистых и подзолистых почвах с довольно мощным гумусовым горизонтом, с ведущей растительной формацией – черневая пихтово-осиновая тайга с густым подлеском из *Sorbus sibirica* Held., *Caragana arborescens* Held., *Viburnum opulus* L., *Ribes hispidulum* Pojark., в липовых, смешанно-хвойных, березово-осиновых лиственничных лесах. Обитает в черневой тайге Кузнецкого Алатау и Салаира, в липовом лесу Кузнецкого Алатау в бассейне правых притоков р. Кондома (Куминова, 1950). В смешанно-хвойных, березово-осиновых, лиственничных лесах отмечен в окрестностях городов и поселков: Тайги, Новокузнецка, Мариинска, Осинники, Листвяги, Кузедеево, Междуреченска, Мундыбаша, Шерегеша, Таштагола. В пределах Кемеровской области самая обильная встречаемость *E. sibiricum*, однако он отнесен к категории со статусом 3 как сокращающийся вид (Красная книга Кемеровской области..., 2012). Для Беловского района в окрестностях сел Пермьяки, Рямовое, Чигирь, Новохудяково, Каран этот вид уже имеет статус 2(U) как уязвимый (Красная книга ..., 2011).

В Новосибирской области вид распространен в Тогучинском и Маслянинском районах в березовых и осиново-сосновых лесах на черноземных почвах разной степени выщелоченности и оподзоленности (Флора Сибири..., 1987; Красная книга Новосибирской области..., 1998).

На Алтае *E. sibiricum* встречается в высокогорных областях, в высокогорных субальпийских и альпийских лугах, в хвойных, лиственничных, лиственных, кедрово-еловых, кедрово-лиственничных лесах по опушкам, лугам и травянистым склонам гор, реже в сосновых борах. Вблизи Барнаула и западных предгорий Алтая (гора Синюха, г. Змеиногорск) и восточнее местечка Алтынту у Телецкого озера и Чуйских Белков в верховьях рек Ачика и Шавла, в долине р. Башкаус (Сапожников, 1897, 1911, 1949; Красная книга Алтайского края..., 2006).

В Красноярском крае обитает на гольцах, расположенных у лесных пределов, среди растительности субальпийских и альпийских лугов, в лесных горных местах, в хвойных, березово-сосновых, пихтово-осиновых, елово-заболоченных лесах, на лесных луговинах, по долинам рек, реже в остепненных районах юга. Растет на серых лесных почвах равнин, а также горно-лесных подзолистых, неоподзоленных, ожелезненных, карбонатных и глеевых почвах (цит. по: Л.В. Шумиловой, 1962). Вид приурочен к приенисейскому рефугиуму неморальной флоры (Сонникова, 1992; Красная книга Красноярского края..., 2012).

Из литературных источников Н.М. Мартянова (1923, 1932), К.А. Соболевской (1953) этот вид в Хакасском округе растет на лугах среди лиственничного леса в долине р. Немир и притока р. Ниня, в разреженных березово-лиственничных лесах Ширинского (в окрестности с. Сон), Бейского, Орджоникидзевского, Богдадского, Усть-Абаканского, Аскизского, Таштыпского районов (Красная книга Республики Хакасия..., 2012). Вид отмечен в Хакасии



в системе р. Абакан, Абаканского заповедника, с. Абаканское, в окрестностях Ачинска и Минусинска. Определен со статусом 3 как редкий эндемичный вид Алтае-Саянской горной области. Является реликтом третичных широколиственных лесов. Таким образом, гораздо реже *E. sibiricum* произрастает в остепненных районах юга Красноярского края, однако его местообитание рядом исследователей найдено в Хакасской степи (Мартьянов, 1932; Соболевская, 1950; Флора Красноярского края..., 1967). Так, произрастание *E. sibiricum* в пределах естественного ареала весьма разнообразно: от высокогорного и лесного поясов до тундровой зоны, а на юге до остепненных районов Хакасии.

В Туве этот вид распространен только в Присяянском районе Восточно-Тувинского нагорья в лиственнично-елово-кедровой тайге на подзолистых почвах с малой мощностью гумусового горизонта (Соболевская, 1950).

В Восточном Казахстане *E. sibiricum* встречается довольно редко и отмечен как редкий вид с сокращающимся ареалом. Обитает только во влажных местах на альпийских лугах, сопках, вблизи рек и озер на Ивановском Белке, в верховье р. Алей, р. Ульба, вблизи оз. Маркаколь (Крылов, 1929; Флора Казахстана, 1958; Красная книга Казахской ССР..., 1981; Байтенов, 1986; Иващенко, 2005).

Можно предположить, что у *E. sibiricum* в процессе эволюции были приобретены такие жизненно важные свойства, как эфемероидный ритм роста и развития. Это сыграло решающую роль в его приспособлении к различным условиям обитания. Еще В.Н. Ворошилов (1960) утверждал, что первые эфемероиды из рода *Erythronium* – это лесные жители, и благодаря короткому весеннему периоду вегетации с достаточным количеством влаги, света и тепла, они позднее приспособились к более засушливым высокогорным и северным условиям обитания (Хакасская степь – близ Абаканского завода, Алтай – Тигерецкий хребет, окрестности г. Томска). Такая разнородность в экологическом аспекте обусловлена горообразовательным процессом, когда участки степей и лесов высоко поднимались в горы, а также оледенением.

Анализ географического распространения видов рода *Erythronium*, представленный в гл. 1, показал, что большинство из них происходят из Северной Америки. Произрастают в бореальном подцарстве Атлантическо-Североамериканской области и лишь частично в Евразии (Кавказ, Сибирь, Япония). Большая дизъюнктивность ареала видов этого рода свидетельствует, по мнению М.Г. Попова (1959, 1963), о том, что их представители произошли от флоры Гинкго – лесных местообитаний мезофильного характера, это вполне допустимо для них. Из рода *Erythronium* эндемичным видом для флоры Сибири является *E. sibiricum*, который К.А. Соболевской (1991) отнесен к неморальному реликту. Для него характерно первичное мезофитное происхождение, а ксерофитность имеет вторичное значение. В Красной книге Российской Федерации (2008) к. сибирский отнесен к статусу редкого вида (36).

## 2.2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИНТРОДУКЦИИ

Исследования проведены в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (г. Новосибирск). Опытные растения первоначально (с 1975 по 2000 г.) выращивали на старом интродукционном участке лаборатории интродукции

декоративных растений в лесной зоне. Семена и луковицы были собраны из разных природных местообитаний в разные годы: в 1975–1980 гг. в окрестностях деревень Мал. и Бол. Протопопово Томской области, в 2010–2012 гг. из Новосибирской области Маслянинского района (с. Верх-Ики), Кемеровской области (г. Осинники, пос. Листвяги, пгт Каз, пос. Шерегеш, Кузедеево (Липовый остров), Горного Алтая (села Камлак, Улаган). С 2002 по 2014 г. луковицы кандыка сибирского высаживали на новый участок экспозиции “Вальс цветов”. Он расположен на территории ЦСБС СО РАН, близ березово-осинового леса, в окрестностях пос. Кирова, который находится на юго-востоке Западно-Сибирской равнины, Приобском округе лесостепной агроклиматической провинции. Для него характерен резко континентальный климат с суровой зимой, коротким и жарким летом. Участок расположен в умеренно прохладном и умеренно увлажненном агроклиматическом районе (Киселева, Свидрицкая, 1975). За последние 10 лет (2003–2013 гг.) по метеорологическим данным погодные условия вегетационных периодов резко различались. По гидротермическим условиям и запасам влаги 2009 г. был прохладным, избыточно увлажненным; 2010 и 2015 гг. – теплыми, умеренно увлажненными; 2011 г. – слабозасушливым с ранней теплой весной; 2012 и 2017 гг. – засушливыми, 2013 г. – прохладным избыточно увлажненным, 2014 и 2016 гг. – слабозасушливыми, с ранней холодной избыточно увлажненной весной.

Почвенный покров опытного участка представлен дерново-подзолистой почвой. По механическому составу имеет крупнопылевато-песчаную супесь по всем генетическим горизонтам ( $A_{0-20}$ ,  $A_2$ , B). В результате чего влага в почвенной толще подвижная и обладает благоприятными водно-физическими свойствами: низкой влажностью завядания и относительно высокой наименьшей полевой влагоемкостью (Дьяконова, Киселева, 1965; Ильин, 1973).

### **2.3. МЕТОДЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ**

Исследования проводились автором с 1975 по 2012 г. Ареал составлен точечным методом (Толмачев, 1962): подсчитывали координаты географического пункта, для этого на карте находили данный пункт и определяли его координаты, используя масштаб. В 2010–2012 гг. координаты сбора материала в природных популяциях устанавливали непосредственно в полевых условиях по системе GPS, автор благодарен за помощь д-ру биол. наук О.Ю. Васильевой, ведущему инженеру В.Г. Пучкову, канд. биол. наук Т.И. Фоминой.

Для морфоанализа (1975–1980 гг.) при определении состояния побега у луковицы пробы растений для анализа брали регулярно с мая по сентябрь, по 5–10 шт. растений от посева каждого года. Состояние побега рассматривали на бинокулярной лупе МБС-2 при увеличении  $8 \times 2$  по методике В.В. Скрипчинского с соавторами (1970б). Рисунки 5, 6, 50 даны в натуральную величину, за исключением зачаточных побегов, которые увеличены в 5 раз.

Состояние верхушечной меристемы побега по этапам органогенеза оценивали по методике, разработанной в лаборатории биологии и развития в Московском государственном университете (Куперман, 1977). Анатомическое строение вегетативных органов изучали на постоянных и полупостоянных препаратах (Наумов, Козлов, 1954; Справочник..., 2004). В качестве фиксатора



использовали тройчатку (1:1:1, глицерин : 96%-й спирт : дистиллированная вода). Полупостоянные препараты готовили на замораживающем микротоме. Принцип его работы основан на том, что объект приобретает нужную плотность в результате замораживания испаряющейся углекислоты непосредственно перед резкой. Срезы окрашивали флороглюцином и концентрированной соляной кислотой (1–2 капли), промывали водой, отсасывали и заключали в микроскопический глицерин, покрывали чистым покровным стеклом. Позднее (1981–1985 гг.) готовили постоянные препараты на санном микротоме. Толщина срезов 20–60 мкм. Окрашивали сафранином с анилиновым синим, фуксином, хлористым цинком с йодистым калием и металлическим йодом. В 2013 г. постоянные препараты готовили в аппарате Автомат-Гистолог (АГ). Фиксацию проводили 15%-м формалином по следующей проводке: 3 изопрена по 2 части; 1 изопрен – 3 части; 3 изопрена по 2 части; 1 изопрен 3 части; 4 парафина по 1 части (в термостате при  $t = 59–62\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Окрашивали 70%-м спиртовым эозином. Срезы заключали в среду Bio Mount 05-BM500. Толщина срезов 8–10 мкм. Препараты современного уровня готовили на оборудовании лаборатории биотехнологии Алтайского университета, за что автор благодарен канд. биол. наук Л.И. Тихомировой и лаборанту-гистологу высшей категории Н.В. Маурер.

Полупостоянные препараты просматривали под микроскопом МБИ-3. Фотографировали на микроскопе Carl Zeiss с микрофотонасадкой при увеличении  $7 \times 10$ ;  $7 \times 20$ . Постоянные препараты исследовали на микроскопе Axio Imager.A1/Z1 при увеличении  $7 \times 40$  с автоматической микросъемкой. Сравнительно-стоматографическое изучение анатомического строения растения выполнено по общепринятым методикам (Захаревич, 1954; Мирославов, 1974; Паушева, 1974; Баранова, 1990). Ткани описывали, используя литературные источники (Имс, Мак-Даниэльс, 1935; Бородин, 1938; Александров, 1966; Имс, 1964; Эзау, 1969, 1980).

Онтогенетические состояния *E. sibiricum* изучали в соответствии с концепцией дискретного описания индивидуального развития, разработанной рядом авторов (Жизненный цикл..., 1950; Работнов, 1950) со шкалой периодизации онтогенеза (Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976). Морфологическое описание растений сделано согласно общепринятой терминологии (Жмылев и др., 1993). Для изучения онтогенетической структуры *E. sibiricum* на территории Кемеровской и Томской областей собран материал из 18 ценопопуляций (ЦП), составлен онтогенетический спектр, определен характерный и усредненный спектр вида. В природных местообитаниях вид изучали по методике В.В. Алехина (1938), Л.В. Денисовой, Л.В. Заугольной, С.В. Никитиной (1986). Исследования в Кемеровской области проводили в 11 природных ценопопуляциях (ЦП) и в Томской – 7 ЦП с 25 мая по 4 июня. В 2010–2011 г. представлены результаты возрастного состава *E. sibiricum* в лесной зоне на юго-востоке Новосибирской области в окрестностях с. Верх-Ики Маслянинского района в 4 ЦП и 6 – Горного Алтая. Работа выполнена по экспедиционному проекту “Декоративные растения природной флоры Сибири” № VI.44.1.1. в плане НИР 2010 г. В каждой ценопопуляции (ЦП) закладывали три пробные площадки по  $1\text{ м}^2$  для учета состава разновозрастных особей. За диагноз воз-



растных состояний во всех природных популяциях взяты данные для *E. sibiricum* в условиях интродукции (Седельникова, 2002). Характерный онтогенетический спектр составлен путем численного сопоставления наблюдений (Заугольнова, 1994; Животовский, 2001). Экологическая плотность определена по Ю. Одуму (1986).

Феноритмотип описан по И.В. Борисовой (1965). Семенная продуктивность изучена на материале, собранном в 2011–2012 гг. в результате экспедиционных обследований состава ранневесенних дикорастущих растений в Новокузнецком, Промышленном и Таштагольском районах Кемеровской области и Горном Алтае. В каждой ценопопуляции брали по 10–20 шт. коробочек на площади 10 м<sup>2</sup>. Семена в Кемеровской области были собраны 03–04.06.11 г., на Алтае – 05–06.06.10–11 г. в фазе молочной и восковой спелости. Влажность воздуха в период сбора семян составляла 45.5–52 %, температура воздуха днем – 16.7–18 °С, яркость – 13 тыс. кд/м<sup>2</sup>, освещенность – 14–16 тыс. лк. Реальную семенную продуктивность (РСП), потенциальную семенную продуктивность (ПСП), коэффициент биологической продуктивности (*k*) определяли по методикам ГОСТа (Методы..., 1977; Методические указания..., 1980). Посев собранных семян и посадку лукович проводили осенью до наступления устойчивых заморозков. Морфологическое описание семян сделано согласно общепринятой терминологии (Николаева и др., 1985). Статистическая обработка и построение графиков проведены по методике В.А. Доспехова (1979) с помощью компьютерной программы Excel.

Результаты биохимического анализа запасных веществ и некоторых биологически активных соединений в 2009–2011 гг. получены в лаборатории фитохимии ЦСБС СО РАН с.н.с. Т.А. Кукушкиной. Определяли количественный состав пектинов, катехинов, сахаров, крахмала, сапонинов, дубильных веществ и аскорбиновой кислоты. Использовали свежесобранное сырье (луковицы, листья). Пробы для анализа (навеска 5–10 г) брали в соответствии с фенофазами развития растений до наступления в условиях Новосибирска устойчивых морозов: май – массовое цветение (21.05; 19.05; 24.05); июль – летний покой (10.07; 23.07; 15.07), начало формирования зачаточных генеративных органов; сентябрь (25.09; 20.09; 24.09) – предзимье, окончание формирования зачаточных органов в генеративном побеге. Пектиновые вещества определяли с помощью карбазольного метода, основанного на получении специфического фиолетово-розового окрашивания уроновых кислот с карбазолом в сернокислой среде, плотность окрашенных растворов измеряли на фотоэлектрокалориметре ФЭК-56М при длине волны 535 нм в кювете с рабочей длиной 5 мм. Количественное содержание пектиновых веществ установлено по калибровочной кривой, построенной по галактуроновой кислоте; сахара – по методу А.С. Швецова и Э.Х. Лукьяненко, основанному на восстановлении феррицианида калия редуцирующими сахарами в щелочной среде до ферроцианида, их количество получено по калибровочному графику, построенному по глюкозе (Методы..., 1987). Содержание катехинов установлено спектрофотометрическим методом, при использовании спиртового экстракта, полученного при определении пектинов, их количество в пробе определяли по калибровочной кривой, построенной по ( $\pm$ )-катехину “Sigma” C-1788



(США) (Кукушкина и др., 2003). Количество крахмала определено с помощью метода кислотного гидролиза (Методические указания..., 1993); сапонинов – весового метода. Измельченные образцы экстрагировали хлороформом в аппарате Сокслета для извлечения липидов и смол, высушивали и вторично экстрагировали на водяной бане при 70 °С 30 мин последовательно 50, 60 и 96%-м этанолом. Объединенный экстракт упаривали до отсутствия запаха спирта и добавляли семикратный объем ацетона. Осадок через 18 ч отфильтровывали, высушивали при 70 °С и взвешивали (Киселева и др., 1991). Дубильные вещества определяли титриметрическим методом (Государственная фармакопея..., 1987). Все биохимические показатели, кроме аскорбиновой кислоты, рассчитаны на массу абсолютно сухого сырья. Определения проводили в трехкратной повторности.

## БИОМОРФОЛОГИЯ *ERYTHRONIUM SIBIRICUM* В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ



### 3.1. СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ

Кандык сибирский (*E. sibiricum*) по сезонному ритму и развитию, согласно классификации И.В. Борисовой (1965), относится к весеннецветущим коротковегетирующим эфемероидам. По многолетним данным в условиях лесостепной зоны (южнее г. Новосибирска) вегетация наступает во II декаде апреля, растения интенсивно отрастают сразу после таяния снега, бутонизация отмечена в III декаде апреля, цветение в I–II декадах мая. Продолжительность вегетации короткая (1.5–2 мес.). За этот период он проходит все фенологические фазы развития, присущие для цветковых растений, и уходит в летний относительный покой (табл. 1).

Однако сроки наступления цветения зависят от метеоусловий весеннего периода. При теплой умеренно увлажненной весне (2008, 2010, 2012 гг.) растения развиваются быстро, и цветение наблюдали с 16–24 апреля по 10 мая. При прохладно избыточно увлажненном весеннем периоде (2009, 2013–2014 гг.) цветение наступало на 7–10 дней позднее (5–20 мая). Вид относится к холодовыносливым растениям, так как устойчив к непродолжительным ранневесенним заморозкам, которые часты в Сибири (– 10...–15 °С) (рис. 5). Смена фенологических фаз происходит очень быстро. Отрастание и начало цветения наблюдали при переходе среднесуточных температур через +5 °С и сумме устойчивых положительных температур – 21–249 °С. По-видимому,

Таблица 1

**Сезонное развитие *E. sibiricum* за период 2007–2015 гг.  
в условиях лесостепной зоны Западной Сибири**

Год	Условие сезонного периода	Фенодата цветения	Продолжительность вегетации, дни
2007	Засушливый	16.04–29.04	18–19
2008	Теплый, умеренно увлажненный	24.04–10.05	16–17
2009	Прохладный, умеренно увлажненный	12.05–16.05	5–6
2010	Теплый, умеренно увлажненный	23.04–02.05	9–10
2011	Слабо засушливый с ранней теплой весной	03.05–16.05	13–14
2012	Теплый, засушливый	16.04–10.05	20–24
2013	Прохладный, избыточно увлажненный	06.05–20.05	14–15
2014	Холодный с ранней весной, избыточно увлажненный	10.05–26.05	15–16
2015	Теплый, умеренно увлажненный	29.04–17.05	18–19

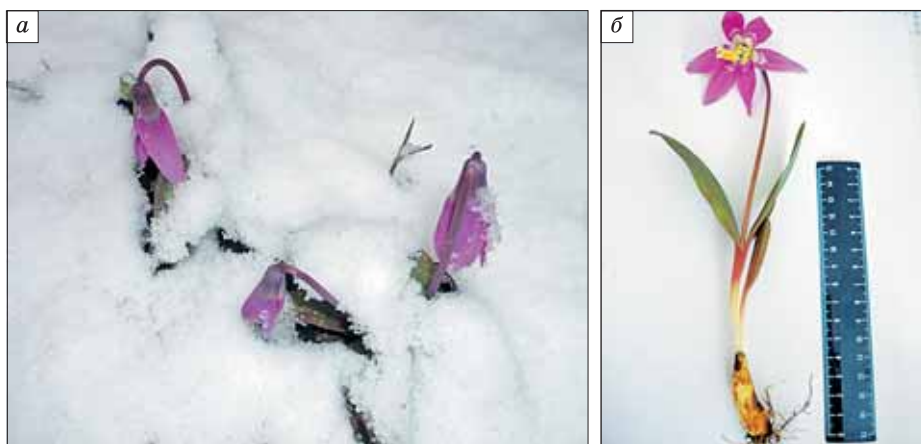


Рис. 5. Кандык сибирский после весеннего снегопада (а) и в период цветения (б).

исторически сложившийся феноритмотип у *E. sibiricum*, для развития которого присуща мезотермность, в процессе эволюции сформировал адаптивные признаки уже с ранних возрастных состояний онтогенеза и этапов органогенеза в генеративный период, т. е. с начала формирования женского и мужского гаметофита до плодоношения. Биологический потенциал и приспособление к крайне специфическим условиям отмечены в течение всего жизненного цикла, что особенно выражено в наличии двух периодов относительного покоя (летнем и зимнем), при длительном периоде внутривиточечного формирования вегетативных и генеративных органов.

### 3.2. ОНТОГЕНЕЗ *ERYTHRONIUM SIBIRICUM*

Результаты исследования онтогенеза растений служат основой для разработки приемов оценки состояния растений и выявления диагностических признаков разновозрастных особей, что необходимо для определения их возрастного состояния в природных популяциях, сохранения вида не только в условиях интродукции, но и в естественных местообитаниях. Изучение особенностей морфогенеза *E. sibiricum* в условиях интродукции дает возможность использовать возрастные признаки для отбора и выявлять жизненное состояние особей в природе. Впервые особенности прегенеративного и генеративного периода у к. сибирского изучены в ЦСБС СО РАН (Зубкус, Седельникова, 1977). Позднее более подробно описан морфогенез и выделены возрастные состояния у *E. sibiricum* (Седельникова, 2002, 2010, 2013а).

На основании типизации онтогенеза (Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976) у особей *E. sibiricum* установлены четыре периода: латентный (sm), прегенеративный (V), генеративный (G), постгенеративный, или сенильный (S). Определены диагнозы и 12 возрастных состояний: 1 – проросток (pl), 2 – ювенильное (j), 3 – имматурное (im), 4 – молодое виргинильное ( $v_1$ ), 5 – сравнительно молодое виргинильное ( $v_2$ ), 6 – средневозрастное виргинильное ( $v_3$ ), 7 – взрослое виргинильное ( $v_4$ ), 8 – скрытогенеративное ( $g_0$ ), 9 – молодое генеративное ( $g_1$ ), 10 – средневозрастное генеративное ( $g_2$ ), 11 – взрослое гене-

ративное (g<sub>3</sub>), 12 – субсенильное (ss). В лесостепной зоне такие данные получены впервые, кратко проанализируем их. Условно за возраст взят годичный период развития – от весеннего надземного, подземного летне-осенне-зимнего периода относительного покоя до последующего периода вегетации.

**Латентный период (sm)** представлен состоянием первичного покоя в виде семени. Физиологический покой семени составляет 12–13 мес. Семена имеют недифференцированный зародыш, для прорастания которого необходима длительная холодная стратификация (+3...+6 °С) в течение 4–5 мес. сразу после сбора. Масса свежесобранных 100 шт. семян составляет 1.78–1.97 г. При подзимнем посеве стратифицированных семян (последняя декада сентября) их всхожесть отмечена в первой-второй декадах мая. Наличие недифференцированного зародыша у *E. sibiricum* – один из адаптивных признаков семян этого вида к летнему вынужденному периоду покоя.

**Прегенеративный период (V)** довольно длительный и составляет 5 лет. Проросток (pl) первого года имеет главный корень. При прорастании семядоля вместе с семенной кожурой выносятся на поверхность почвы – это признак надземного прорастания семени. Как отмечала З.Т. Артющенко (1963), лист представляет единственный ассимилирующий орган в первый год жизни проростка. В подземной части такого проростка развивается главный корень, сформированный из зародышевого корешка семени. Семядоля примитивного типа, так как задерживает свой кончик в семенной кожуре. Выявлены начальные стадии превращения кончика семядоли в гаусторию. Средняя часть семядоли, расположенная между влагалищем и гаусторием, является в первый год жизни особи ассимилирующей. Влагалище семядоли разрастается вертикально вниз. При этом главный (первичный) корень занимает боковое положение и образуется вырост в виде “шпоры”, в который углубляется терминальная почка, что характерно для особей этого ювенильного состояния.

**Ювенильные (j)** особи имеют один ассимилирующий нитевидный лист длиной от 3.0 до 4.5 см без черешка, очень узкий, средняя его ширина 0.2 см. Лист светло-зеленой окраски, жилкование очень слабое, края листа свернуты вовнутрь, он является единственным ассимилирующим органом сеянца первого года жизни. Длительность надземного развития побега составляла 25–40 дней. В период летнего покоя формируется молодая луковица (0.75 ± 0.3 см), которая состоит из запасующей и покровной (остатки нижней части семядольного листа) чешуй, терминальной почки, апикальная часть которой находится в вегетативном состоянии.

В июне, когда отмирает надземный побег, форма молодой луковицы приобретает более вытянутую, продолговатую форму, небольших размеров (0.5–0.8 см). Резкое изменение во внешнем строении луковицы наблюдается в июле. Питательная чешуя луковицы разрастается и снаружи она покрыта остатками столона углубления, который служит ее наружной чешуей. Главный корень отмирает, а у луковицы в области донца формируются зачаточные бугорки новых корней. Зачаточный лист побега луковицы увеличивается.

В августе у луковицы начинают единично прорастать корешки, но большинство из них находятся еще в зачаточном состоянии. В базальной части зачаточного листа начинает формироваться зачаток новой замещающей лу-



ковицы будущего года. В сентябре на донце луковицы видны молодые корни придаточного типа. Луковица сеянца первого года жизни в октябре имеет: кроющую чешую, неравномерно ее покрывающую; запасную чешую с характерным несимметричным строением туникатного типа; зачаточный лист и замещающую луковицу, которые находятся во внутривушечном состоянии, сформированы и развиваются из апикальной зоны меристемы молодой луковицы первого года жизни. Зачаточный лист достигает в среднем 0.551 см в длину, замещающая луковица – 0.106 см в длину. В таком состоянии побег зимует до весны следующего года вегетации.

**На второй год** развитие особей *E. sibiricum* идет довольно быстро. Для них характерно имматурное (im) и виргинильное ( $v_1$ ) возрастные состояния, они сильно отличаются от сеянцев первого года жизни. В конце апреля–начале мая рост зачаточного вегетативного побега луковицы усиливается и он появляется на поверхности почвы. Надземный вегетативный побег имеет листовую пластинку. В июне питательная чешуя старой луковицы сильно изменяется, она слабеет, дрябнет и становится кроющей чешуей молодой луковицы последующего года вегетации. Ее основание связано с отмирающей питательной чешуей с помощью донца. После отмирания надземного побега в верхней части луковицы второго года остается след от ассимилирующего листа, закончившего вегетацию. В апикальной части луковицы формируется побег с зачатком листа будущего года. Нарастание побега моноподиальное за счет роста верхушечной меристемы. Корни луковицы весеннего формирования постепенно отмирают, а новые зачаточные в виде корневых бугорков формируются в июле и отрастают в августе. В этот период у основания зачаточного листа образуется замещающая луковица, которая к предзимнему периоду увеличивается. В целом у особей второго года жизни луковица продолговатая, корневая система мочковатая, лист один, ассимилирующий, овальный, светло-зеленый с параллельным жилкованием. Вегетативные органы сеянцев со второго по четвертый год жизни различаются лишь морфометрическими размерами (табл. 2).

Таким образом, за 20–30 дней надземной вегетации двухлетняя особь к. сибирского проходит два возрастных состояния: имматурное (im) и молодое виргинильное ( $v_1$ ). У имматурных особей формируется ассимилирующий лист срединной формации, овально-продолговатой формы, и его длина в 1.5–2 раза больше по сравнению с ювенильными особями. Луковица с двумя чешуями и хорошо выраженной шпорой, которая образована сросшимся вла-

Таблица 2

**Биометрические показатели разновозрастных растений *E. sibiricum*, см**

Год жизни	Корень	Луковица	Черешок листа	Лист
1	0.38 ± 0.11	0.75 ± 0.30	2.78 ± 0.727	7.04 ± 0.16
2	1.09 ± 0.34	1.44 ± 0.24	7.1 ± 0.22	3.11 ± 0.32
3	1.25 ± 0.52	1.59 ± 0.40	8.17 ± 2.13	4.44 ± 0.71
4	2.10 ± 0.66	2.72 ± 0.53	9.69 ± 1.77	5.16 ± 0.58
5	2.42 ± 0.9	3.18 ± 0.518	10.04 ± 2.24	5.95 ± 1.21

галищем ассимилирующего листа, с придаточными корнями, ориентированными по одной вертикальной линии. К концу надземного периода особи второго года жизни имеют листовую пластинку овальной формы от 3 до 4 см в длину и от 2.0 до 3.5 см в ширину. Это состояние выделено нами как молодое виргинильное ( $v_1$ ).

**Третий год.** Весной за счет роста верхушечной меристемы замещающей луковицы и листа, который выходит на поверхность почвы, питательная чешуя старой луковицы истощается и функционирует как кроющая (защитная). У луковицы в области донца интенсивно развивается мочковатая корневая система. Для сравнительно молодых особей третьего года жизни характерно возрастное состояние  $v_2$ : развитие листовой пластинки от 4.5 до 5.0 см, овальной формы, с 5–7 жилками и черешком 8–10 см. Надземная вегетация составляет около 25–30 дней. Луковица удлиняется в размере – 2.0–2.5 см. Она имеет покровную чешую бледно-желтого цвета, которая охватывает ее полностью только в нижней части. Под ней расположена тонкая прозрачная белая чешуя, оставшаяся от предыдущей луковицы. Внутренняя чешуя – запаасающая. Чешуи в нижней части сросшиеся в одну и имеют туникатный тип. Придаточные корни длиной 1.5–2.0 см расположены в области центральной части донца луковицы. У отдельных особей в базальной части донца за счет донца материнской луковицы формируется членик корневища.

Полное замещение старой (материнской) луковицы на новую (дочернюю) отмечено в июне. В результате этого питательная чешуя молодой луковицы разрастается, которая сверху покрыта кроющей чешуей (это остатки питательной чешуи луковицы второго года жизни). В апикальной зоне луковицы закладывается один зачаточный лист. В летний период луковица находится в относительном покое, молодые корни усиленно формируются в начале сентября и отрастают в октябре. Луковица имеет размеры: длину 2.45 см, ширину 0.55 см. Длина зачаточного листа составляет 0.90 см, замещающей луковицы – 0.053 см. В таком состоянии луковица к. сибирского третьего года жизни уходит в зимний покой.

Весной **четвертого года** жизни надземный рост луковицы и ее внутрипочечное развитие соответствуют календарным датам предыдущих лет. С мая по июнь вегетирует один ассимилирующий лист. Особи среднего виргинильного состояния ( $v_3$ ) имели площадь надземной листовой пластинки в 2 раза больше по сравнению с особями второго года жизни. Лист от овально-продолговатой до яйцевидной формы, длина черешка листа составляла 9.7–11.0 см. Рост и развитие луковицы выражены сильнее, питательная чешуя толстая и мясистая, в ее апикальной части формируется вегетативный побег будущего года. Размер луковицы составляет в длину от 2.5 до 3.5 см и в ширину 0.7–1.0 см, имеет в нижней части донца два-три членика корневища.

С июня по август луковица находится в относительном летнем покое. В сентябре–октябре она подготовлена к предзимью. Ее размер уже около 3.2 см в длину, зачатка листа 1.0 см, замещающей луковицы 0.125 см.

На **пятый год** жизни у особи к. сибирского происходят визуальные морфологические изменения. В весенне-раннелетний период вегетирует один лист, но его размеры в 2–3 раза больше, чем у 2–4-летних растений. Лист у



него эллиптический, темно-зеленый. Размер луковицы увеличивается, интенсивно развиваются придаточные корни. По морфологическим признакам особи пятого года жизни значительно отличаются от особей предыдущих лет и имеют взрослое виргинильное состояние ( $v_4$ ). Листовая пластинка крупная, 10–15 см длиной, 5–6 см шириной, с 11–12 параллельными жилками. Лист от овально-эллиптической до округлой формы. Длина черешка от 10.5 до 15.0 см. Луковица состоит из трех чешуй: запасающей, тонкой прозрачной пленчатой и покровной светло-коричневого цвета. Сформировано 2–3 коротких членика корневища разных лет генераций. Продолжительность надземной жизни пятилетней особи в 2–2.5 раза больше по сравнению с особями предыдущих возрастных состояний. К концу июня фотосинтетическая активность листовой пластинки понижается и прекращает функционировать. В мае происходит более интенсивное ежегодное возобновление дочерней луковицы. В апикальной зоне конуса нарастания молодой луковицы происходит дифференциация ткани значительно раньше, чем в предыдущие годы, уже в мае формируется один зачаточный лист будущего года вегетации. Замена материнской луковицы на дочернюю полностью осуществляется в июне, в области донца остается небольшой членик от старой луковицы с корнями – это членик укороченного корневища, которое подробнее будет описано разд. 3.5.

Далее наступает ежегодный летний вынужденный покой. В июне формируется зачаток второго листа. В июле зачаточные листья интенсивно развиваются внутрипочечно, причем первый лист в 2 раза больше второго и охватывает его. В период летнего покоя (июль) на верхушке главного побега материнской луковицы впервые закладываются зачатки генеративных органов. Особь переходит в скрытое генеративное состояние ( $g_0$ ). Таким образом, нарастание материнского побега в течение 5 лет было моноподиальным. Моноподиальный рост первого материнского монокарпического побега заканчивается образованием генеративных органов на апексе. Формирование зачаточных бургорков цветка наблюдали в июле–августе, что соответствует IV–V этапам органогенеза. В этот же период развивается зачаток замещающей луковицы.

**Генеративный период (G)** – наступает на шестой год. У материнской особи впервые сформирован и развивается надземный удлинённый генеративный побег с двумя листовыми пластинками. Это визуальный диагностический признак для молодого генеративного ( $g_1$ ) состояния. Моноподиальное нарастание годичного побега, которое продолжалось в течение всего прегенеративного периода, сменяется на симподиальное. Первый и последующие монокарпические побеги возобновления формируются в базальной части луковицы. С возрастом скелетная ось побега нарастает путем перевершинивания и представляет собой уже симподий, состоящий из многолетних частей нескольких побегов замещения. Междоузлия у многолетних побегов ежегодно возобновляющиеся, очень короткие и представляют собой членики донца – остатки луковицы предыдущих лет генераций, которые с возрастом накапливаются и формируют короткое корневище.

Генеративный период довольно длительный и в условиях интродукции при хорошем агрофоне может продолжаться 30–35 лет. При снижении уровня агрофона (плохая аэрация почвы, задернение) этот период сокращается на



10–15 лет. Молодое генеративное ( $g_1$ ) состояние в условиях возделывания продолжается 6–10 лет. В этот период происходит медленное нарастание биомассы над- и подземных органов. Причем на почвах, богатых гумусом, луковица нарастает массой 25–30 г и ее размер составляет в высоту 5–6 см, ширину 1.5–2.0 см. Среднее генеративное ( $g_2$ ) состояние длится 15–20 лет. Особи только визуальнo отличаются от молодых генеративных растений. Листовая пластинка у растений более мощная, ее размер варьирует от 15 до 20 см в длину и 5–8 см в ширину. Листья супротивные, первый лист эллиптический, второй продолговатый. Цветок 3–4 см с толстой цветоножкой. Взрослые особи *E. sibiricum* генеративного ( $g_3$ ) состояния наблюдали при введении в культуру и в природных местообитаниях в популяциях Кемеровской области. Причем в природе обнаружены особи с тремя листовыми пластинками, что практически не встречается в условиях культуры. Луковица у таких особей имеет 1–3 детки, плотно прилегающие к материнской луковице, у которой хорошо выражено короткое корневище – 2–3 см с 5–7 члениками и более. Для луковицы в генеративный период характерно асимметричное строение, а ее побег возобновления ежегодно проходит малый жизненный цикл развития. Полный жизненный цикл развития материнского (главного) побега у *E. sibiricum* представлен на рис. 6.

**Субсенильное (ss)** состояние в условиях природы при массовом проективном покрытии *E. sibiricum* нами не отмечено. Интродукционное испытание показало, что при сильном задернении почвы со слабо выраженной структурой состояние посадок к. сибирского постепенно становится удовлетворительным. Посадка луковиц (1973–1975 гг.) вдоль еловых аллей у главного корпуса ЦСБС существовала до середины 1990-х годов. На интродукционном участке в местах естественного массива отмечены в 2010–2012 гг. отдельные цветущие экземпляры. В сенильном (s) возрасте особи не цветут, семенное размножение отсутствует, вегетативное возобновление слабо выражено. Сенильные особи *E. sibiricum* постепенно вырождаются, естественный травостой доминирует, луковицы поражаются грызунами, так как в них содержатся крахмал и сахара. Большой жизненный цикл материнской особи *E. sibiricum* в среднем продолжается 35–40 лет.

Нами выделены следующие фазы морфогенеза: 1 – одноосный первичный моноподиальный розеточный побег с замещающейся луковицей (pl, j); 2 – система одноосного первичного моноподиального розеточного побега с замещающейся луковицей и члениками корневищ ( $im, v_1-v_4$ ); 3 – симподиальная система полурозеточных генеративных побегов с замещающимися луковицами и члениками корневищ ( $g_0-g_1-g_2-g_3$ ); 4 – вторично-одиночный вегетативный побег с одиночной луковицей (ss).

Установлено, что у особей генеративного периода нарастание побега симподиальное. Генеративный побег облиственный, короткий, закрытый. У *E. sibiricum* наблюдается симподиальная полурозеточная модель побегообразования. Исходя из детального описания жизненного цикла развития материнского побега, на рис. 7 представлена схема малых циклов развития побегов возобновления (1, 2, 3, ..., n). Побег возобновления закладывается в базальной части замещающейся луковицы (май–начало июня) у основания предшест-

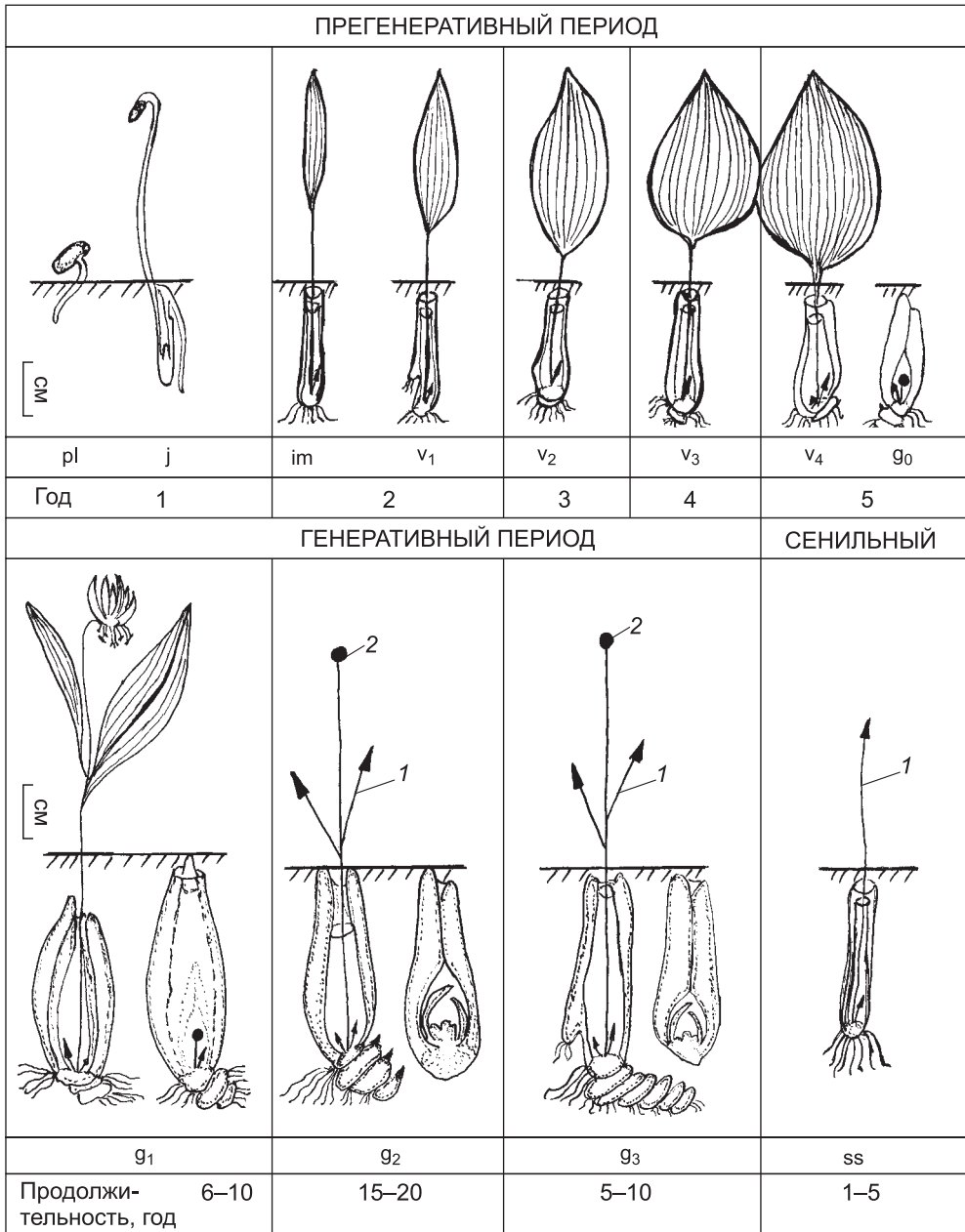
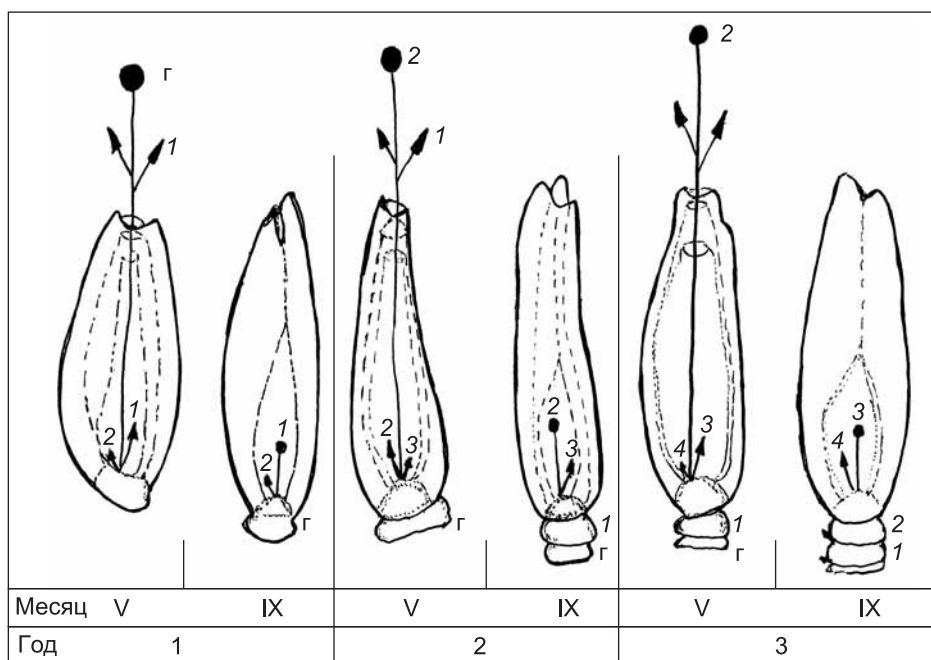


Рис. 6. Схема жизненного цикла развития *E. sibiricum*:

1 – лист; 2 – цветок.

вующего монокарпического побега, еще за два года до надземного развития. В течение малого жизненного цикла он развивается подземно 21–24 мес., из них одна половина этого периода идет на формирование вегетативных, вто-



**Рис. 7.** Схема малых жизненных циклов побега возобновления *E. sibiricum*:

г – главный побег; 1-4 – последовательные побеги возобновления: 1 – лист, 2 – цветок.

рая – генеративных органов. В целом продолжительность малого жизненного цикла побега возобновления составляет 3 года и более, так как после надземного отмирания базальная часть побега существует еще некоторое время подземно в виде членика корневища. Отмечено, что внутрпочечное и внепочечное развитие главного (материнского) вегетативного побега составляет 5–6 лет, а последующих вегетативно-генеративных побегов возобновления – в 2.5 раза меньше. Причем продолжительность этапов органогенеза (с III по XII) в главном и побеге возобновления у взрослой особи одинакова.

### 3.3. ОСОБЕННОСТИ ОРГАНОГЕНЕЗА

Морфофизиологический метод, разработанный Ф.М. Куперман (1977), основан на законе единства этапов органогенеза побегов всех жизненных форм цветковых растений. Анализ позволяет установить продолжительность и состояние развития органов не только визуально, но и на микроуровне, и тем самым осуществлять биологический контроль за растениями. Этот автор выделил XII этапов органогенеза, для которых характерны следующие состояния:

I – анатомическая дифференциация первичной меристемы конуса нарастания будущего стебля и листьев, которые Ф.М. Куперман (1972) относит к периоду прорастания семян и появления всходов;

II – дифференциация конуса нарастания на зачаточные узлы и междоузлия стебля и образование зачаточных стеблевых листьев;



III – начало дифференциации главной оси зачаточного соцветия и зачаточных кроющих листьев (брактей) прицветников и прицветничков;

IV – начало появления на оси зачаточного соцветия в пазухах сегментов (брактей, зачаточных прицветников);

V – начало образования органов цветка;

VI – формирование соцветия и цветка (рост чашелистиков, лепестков венчика, тычинок, пыльников, рыльца);

VII – образование мужского и женского гаметофита, подготовка процессов гаметогенеза;

VIII – завершение процессов формирования всех органов цветка и соцветия;

IX – процессы цветения и оплодотворения;

X – процессы роста и формирования плодов;

XI – накопление питательных веществ в семени (налив семени);

XII – процессы превращения питательных веществ в запасные вещества семени (физиологическое дозаривание семян).

Рассмотрим подробнее признаки этапов органогенеза и их продолжительность у к. сибирского. Первый этап – конус нарастания главного побега, характерен для апикальной зоны зародыша семени и представляет собой плоский бугорок, что соответствует периоду прорастания семени. При дифференциации из апикальной меристемы зачатка первого настоящего листа с первого и по вегетацию пятого года жизни конус нарастания побега к. сибирского округлой формы и находится на II этапе органогенеза (рис. 8, а). Особи этого возраста формируют только вегетативную сферу побега – один настоящий (ассимилирующий) лист. Длительность этого периода составляет 59–60 мес. Нарастание вегетативного верхушечного главного побега моноподиальное.

Наиболее результативны исследования последующих этапов органогенеза, связанные с формированием у главного, а далее у побега возобновления генеративных органов. Поэтому внутривеушечное изменение в побеге материнской особи происходит в период летнего покоя луковицы в июле пятого года жизни. У побега формируются два зачаточных листа (см. рис. 8, б). Далее апи-

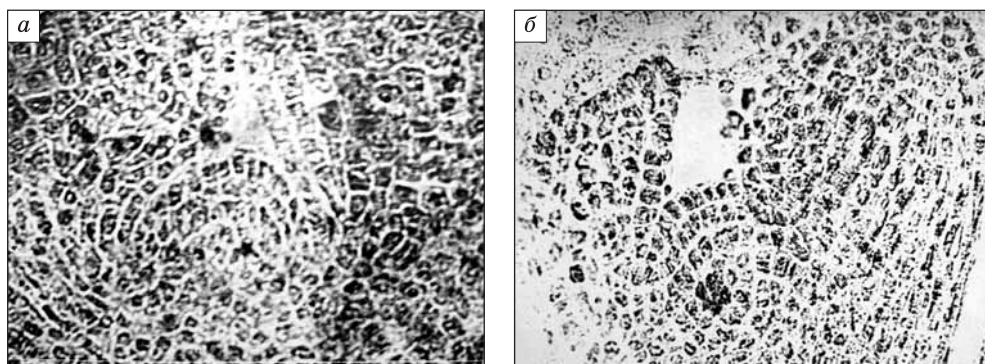
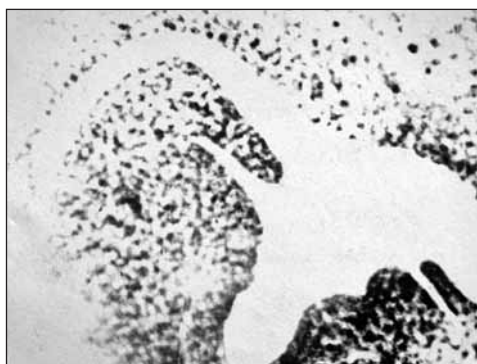


Рис. 8. Второй (а, б) этап органогенеза у луковицы *E. sibiricum*. Увел.  $\times 70$ .

**Рис. 9.** Пятый-шестой этапы органогенеза. Увел.  $\times 140$ .



кальная часть конуса нарастания материнского побега удлиняется, дифференцирует генеративные органы (цветочные бугорки) и переходит на III этап органогенеза продолжительностью 20–25 дней. Это происходит в июле, когда зачаточные листья интенсивно внутрипочечно развиваются, причем первый в 2 раза больше второго и охватывает его.

У основания второго листа конус нарастания дифференцирует цветочный бугорок, что свидетельствует о его переходе со второго на третий этап органогенеза. Для IV этапа характерно образование на оси соцветия долей околоцветника первого круга, продолжительность этого периода короткая – 10–15 дней. Зачаточные бугорки цветка наблюдали в августе, что соответствует IV этапу. На V–VI этапах органогенеза закладываются лепестки второго круга (рис. 9). Его продолжительность 16–20 дней. Вслед за формированием зачатков первого и второго листьев, лепестков первого и второго круга, формируются андроцей и позднее гинецей. Таким образом, побег переходит на VI этап органогенеза, для которого характерна дифференциация тканей меристемы на органы цветка. Конус нарастания побега замещающей луковицы находится до июля будущего года вегетации на II этапе. В сентябре во внутрипочечном зачаточном состоянии четко прослеживается дифференциация на вегетативные и генеративные органы, что соответствует VI этапу. Размер луковицы достигает 5 см в длину, т. е. она увеличивается к генеративному возрасту в 2 раза. Таким образом, конус нарастания материнского побега семени находится 4 года на II этапе органогенеза, формируя один ассимилирующий лист и один неассимилирующий в виде запасующей чешуи замещающей луковицы.

Перед зимним покоем (конец сентября) в луковице 5 года сформированы все органы цветка, женский и мужской гаметофит (VII–VIII этапы органогенеза). Особь зимует в скрытогенеративном состоянии ( $g_0$ ) и переходит на 6 год жизни, его продолжительность составляет 233–284 дня.

Весной развивается надземный генеративный побег, наступает цветение (IX этап). У растений этого периода развернуто два листа, супротивно расположенных относительно генеративного побега. Первый лист овально-эллиптический, второй – продолговатый, темно-зеленого цвета. Луковица в 3–4 раза крупнее луковиц предыдущих лет, овально-продолговатая. Цветок одиночный. Доли околоцветника и тычинки расположены в два круга. Отцветание соответствует X и плодоношение – XI этапам органогенеза. В конце июня формируются семена, питательные вещества которых переходят в запасные (XII этап органогенеза). Продолжительность с IX по XII этап составляла 30–45 дней. Моноподиальный рост первого материнского растения заканчивается генеративным побегом и его надземным развитием.



В последующие годы жизненный цикл развития генеративных особей *E. sibiricum* происходит по принципу ежегодного формирования побега возобновления, который закладывается за два года до цветения.

Что касается состояния конуса нарастания материнского побега семени, то он находится 4.5 года на II этапе органогенеза, формируя один ассимилирующий лист и один неассимилирующий в виде запасующей чешуи замещающей луковицы. На 5 год образуется первый генеративный монокарпический побег, который проходит с III по VIII этапы во внутривушечном состоянии. Замещающий побег возобновления формируется в пазухе второго листа. Таким образом, моноподиальное нарастание побега, длившееся 4.5 года, сменяется на симподиальное. В генеративном периоде нарастание луковицы симподиальное, надземный побег безрозеточный, в прегенеративном состоянии он розеточный. В онтогенезе *E. sibiricum* выделены 4 периода и 12 возрастных состояний. Продолжительность жизни материнского побега от семени до цветения составляет 69–72 мес., побега возобновления – 30–36 мес., включая внутривушечное и надземное развитие.

#### 3.4. РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА

Изучение строения зародышевого мешка *E. sibiricum*, особенность его формирования в процессе развития и семенного воспроизводства связаны с репродуктивной способностью этого вида. Для него характерны эфемероидность, подснежный ритм развития, вследствие чего экстремальные условия местообитания способствуют формированию адаптивных стратегий для сохранения его жизнедеятельности. Цитозембриологические сведения тоже способствуют этому и уточняют направление приспособительной эволюции луковичных геофитов рода *Erythronium*. Исследования *E. americanum*, *E. albidum*, *E. dens-canis*, *E. revolutum*, *E. sibiricum* проводились ранее в России и за рубежом (Schaffner, 1901; Smith, 1955; Романов, 1963; Имс, 1964; Петрова, 1967, 1968, 1970).

Строение зародышевого мешка изучали на постоянных препаратах. Температурную фиксацию материала проводили через 3, 6, 24, 48, 72, 96 ч от внутривушечного заложения генеративных органов до цветения. Использовали фиксаторы Карнуа: спирт + уксусная кислота (3:1). Материал обезвоживали и доводили до парафинирования по общепринятой цитологической методике (Прозина, 1960; Поддубная-Арнольди, 1976). Срезы окрашивали железным гематоксилином Гейденгайна с подкраской цитоплазмы лихтенгрюном, также использовали 1%-й ацетокармин. Препараты изучали на микроскопе марки Carl Zeiss при увеличении 10 × 60; 10 × 90. Основные понятия и термины использованы по справочнику (Эмбриология..., 1994).

Цветок к. сибирского одиночный, актиноморфный, обоеполюй. Завязь верхняя из трех плодолистиков, трехгнездная с тремя париетальными плацентами, на которых образуется небольшое число (20–30 шт.) семязачатков. Плод – коробочка, которая в течение мая, за 15–20 дней увеличивается от 0.5 до 10 см (рис. 10).

Семязачаток анатропный, тенуиницеллярный, с хорошо выраженными двумя интегументами битегмального типа (рис. 11). Развитие и дифференциация

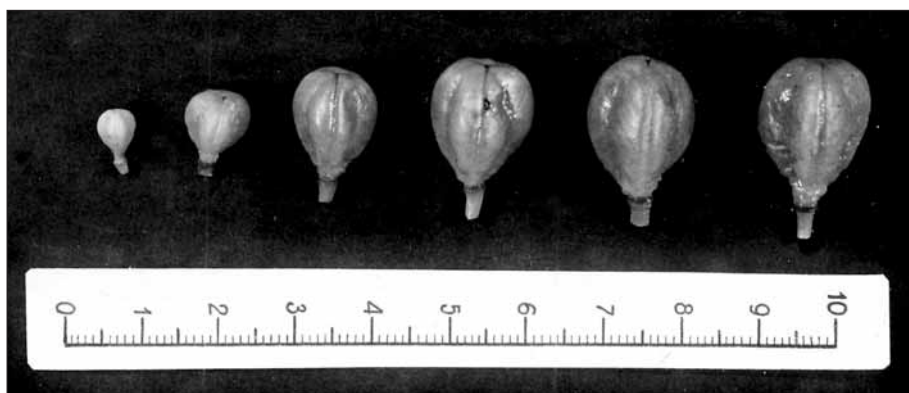


Рис. 10. Динамика развития завязи у *E. sibiricum* от бутонизации до плодоношения.

ция семязачатков у к. сибирского происходят до начала вегетации (в апреле), продолжают в период бутонизации, цветения (первая–вторая декады мая) и завершается после опыления (третья декада мая). Семязачатки возникают на краях плодолистика в виде бугорков. Из вершины бугорка формируется центральная часть семязачатка – нуцеллус, который двух-трехслойный, с нуцеллярным колпачком. В базальной области семязачатка формируется халаза. Нуцеллус имеет наружный и внутренний интегументы. В процессе развития семязачатка апикальные клетки нуцеллуса элиминируются, в базальной части наблюдаются интенсивные митотические деления клеток. Поэтому основание нуцеллуса многослойное и сильнее развито. Микропиле образуется только клетками внутреннего интегумента. Внешний интегумент состоит из трех, а внутренний – из двух слоев клеток (рис. 12). Фуникулус выражен слабо как на ранних, так и на поздних этапах развития.

Женский археспорий одноклеточный. Археспориальная клетка непосредственно преобразуется в мегаспороцит, и далее в результате мейоза возникают четыре мегаспоры (рис. 13), впоследствии три верхние отмирают, а из нижней образуется зародышевый мешок. Его полярность четко выражена на ранних этапах развития и основана на

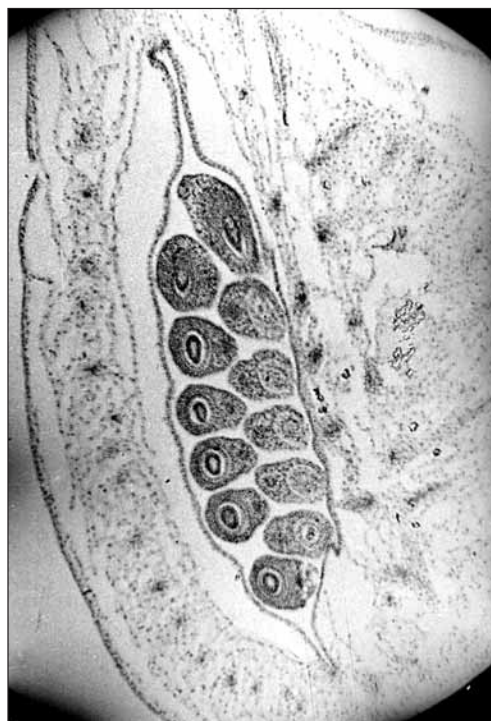
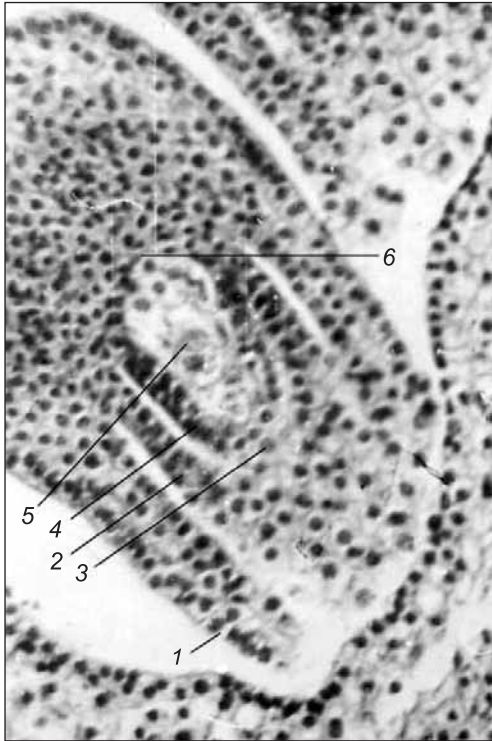
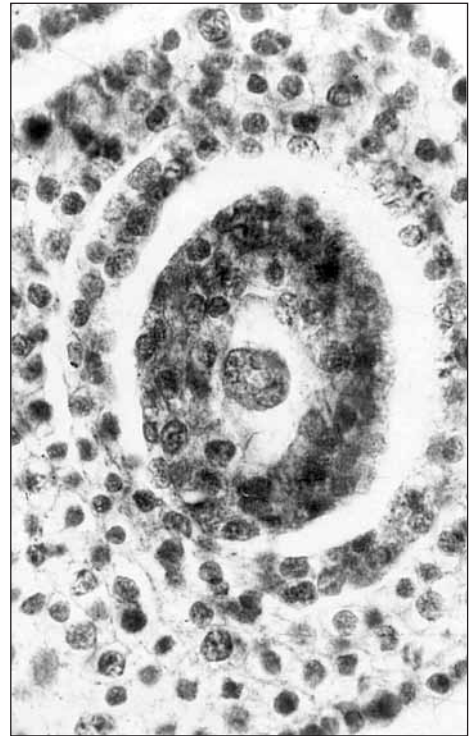


Рис. 11. Расположение семязачатков в завязи. Увел.  $\times 100$ .



**Рис. 12.** Строение анатропной семязпочки *E. sibiricum*. Увел.  $\times 600$ :

1 – наружный, 2 – внутренний интегумент; 3 – нуцеллярный колпачок; 4 – нуцеллус; 5 – зародышевый мешок; 6 – халаза.



**Рис. 13.** Материнская клетка мегаспор *E. sibiricum*. Увел.  $\times 900$ .

разнокачественности цитоплазмы и ядра в верхней и нижней частях. При дальнейшем развитии после первого и второго мейотического деления, к началу третьего происходит слияние трех халазальных ядер мегаспор. Формируется верхнее гаплоидное ядро и нижнее триплоидное (рис. 14, а, б; 15). После четвертого деления зародышевый мешок состоит из восьми ядер (рис. 16), из которых четыре микрополярных ядра гаплоидные и четыре халазальных – триплоидные. Четыре микрополярных ядра дают яйцевой аппарат и верхнее полярное ядро, а нижние – три антиподы и нижнее полярное ядро (рис. 17).

Причем верхнее и нижнее полярные ядра выражены довольно сильно. Три микрополярных и три антиподиальных ядра в первоначальный момент располагаются в центре зародыша и впоследствии расходятся к полюсам. Таким образом, к моменту оплодотворения в семязпочках наблюдали нормально сформированные зародышевые мешки *Fritillaria*-типа. Такие тетраспорические, восьмиядерные зародышевые мешки характерны для представителей сем. Liliaceae (Поддубная-Арнольди, 1976; Эмбриология..., 1994). Известно, что в зародышевом мешке к. сибирского действует физиологический градиент, связанный с полярностью микропиле–халаза зародышевого мешка. Отмечено, что клетки халазы в ходе развития семязпочки сохраняют свою первоначаль-



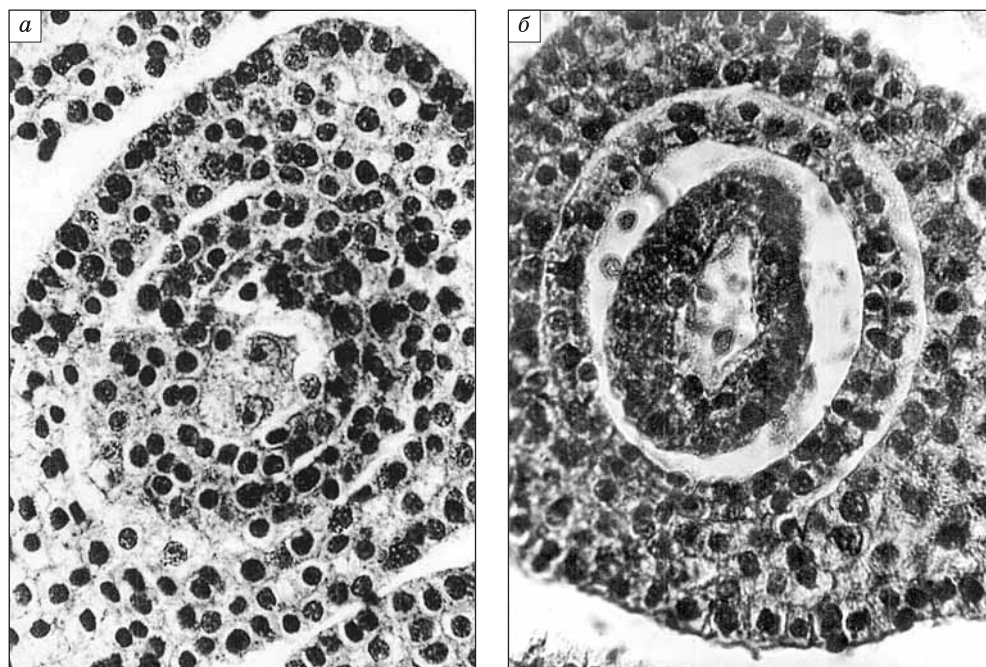


Рис. 14. Первое (а) и второе (б) деление материнского ядра. Увел.  $\times 600$ .

ную ориентацию и постоянно находятся напротив микропиле. Это объясняется свободнойядерной стадией, где наблюдается разнообразие ядер по морфологии, структуре и пloidности. Причина такого разнообразия, по мнению Т.Ф. Петровой (1968, 1970), связана с функциональной агглютинацией, т. е. липкостью хроматина, у которой выражен вертикальный градиент с усилением в направлении халазы. Нами отмечена депрессия халазального полюса зародышевого мешка у к. сибирского. Однако возникновение добавочных зародышей внутри одного и того же зародышевого мешка, вероятно, тоже допустимо, так как ранее наблюдалось у *E. americanum* и *E. revolutum* (Эмбриология..., 1994). Возможность формирования из зиготы нескольких зародышей объясняется ее неправильным делением.

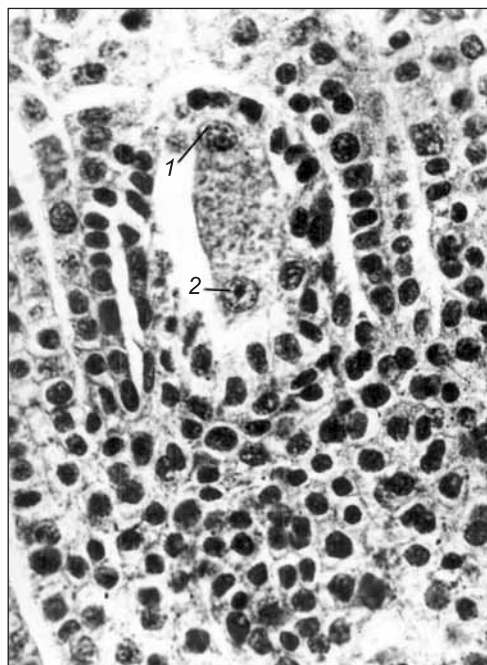


Рис. 15. Формирование семязпочки, третье деление. Увел.  $\times 900$ : 1 – гаплоидное, 2 – триплоидное ядро.

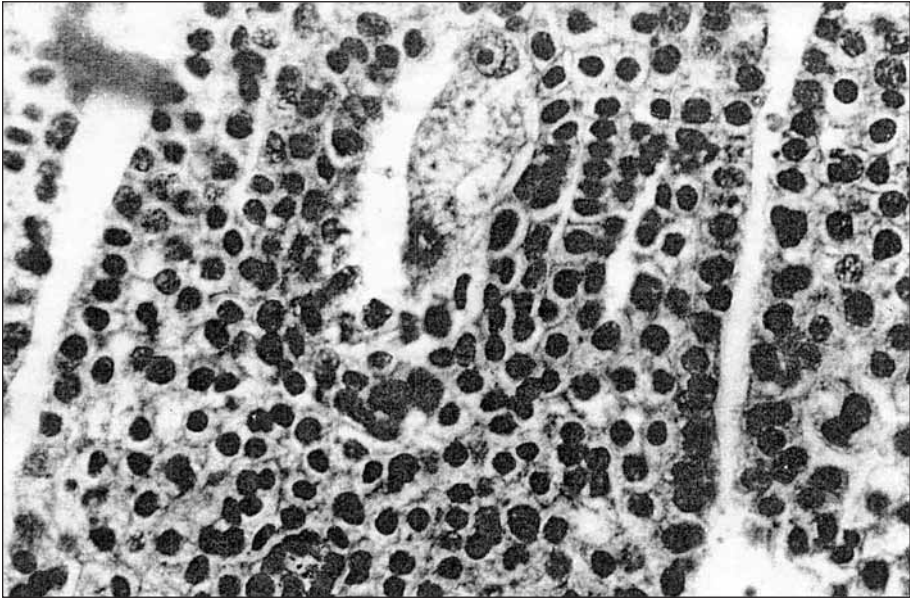
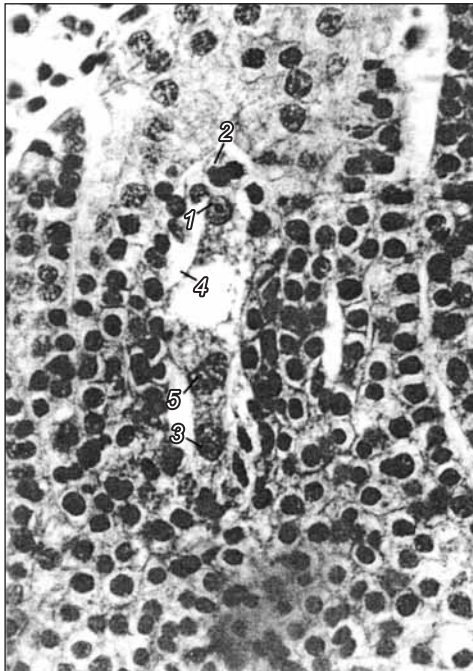


Рис. 16. Восьмиядерный зародышевый мешок *E. sibiricum*, четвертое деление. Увел.  $\times 900$ .

Адаптация нуцеллуса и археспория происходит одновременно и заключается в постепенной их редукции, что также свидетельствует о высокой специализации женского гаметофита у к. сибирского. Это, возможно, связано с приспособлением *E. sibiricum* к “подснежному” развитию и ранневесеннему ритму цветения, при котором оплодотворение осуществляется в условиях низких положительных среднесуточных температур 5–10 °С и даже возвратных весенних заморозков при –10 °С, с резкими колебаниями и повышением дневной температуры до 20 °С.



Зрелый зародышевый мешок у к. сибирского *Fritillaria*-типа характерен для большинства представителей сем. Liliaceae. При развитии зародышевого мешка по этому типу всегда после мейоза происходит слияние

Рис. 17. Зрелый зародышевый мешок *E. sibiricum*. Увел.  $\times 900$ :

1 – яйцеклетка; 2, 3 – полярное ядро: 2 – верхнее, 3 – нижнее; 4 – вакуоль; 5 – антиподы.

трех халазальных ядер мегаспор и формируется двухъядерный зародышевый мешок, в котором верхнее ядро гаплоидное, а нижнее – триплоидное. После третьего деления образуется четырехъядерный зародышевый мешок. Четвертое деление дает восьмиядерный зародышевый мешок, который содержит четыре ядра гаплоидных (микропиллярные) и четыре триплоидных (халазальные) (Устинова, 1965). Виды с зародышевым мешком *Fritillaria*-типа обычно занимают северные части ареала с умеренным климатом. Очевидно, температурный фактор, как отмечает И.Д. Романов (1963), оказывает существенное влияние на формирование зародышевого мешка у видов с эфемероидным типом развития. Известно о первичности образования зародышевого мешка *Fritillaria*-типа. Однако депрессию халазального полюса зародышевого мешка, проявляющуюся уже на ранних стадиях онтогенеза, ряд исследователей (Петрова, 1968, 1970; Поддубная-Арнольди, 1976) рассматривают как прогрессивный признак, имеющий, на наш взгляд, значение в процессе приспособления вида к условиям среды.

По-видимому, исторически сложившийся феноритмотип у мезофита *E. sibiricum*, для развития которого присуща мезотермность, в процессе эволюции сформировал адаптивные признаки уже с ранних этапов органогенеза, т. е. с начала развития женского и мужского гаметофита до плодоношения. Биологический потенциал их приспособления к крайне специфическим условиям практически проявляется в течение всего жизненного цикла развития, что особенно выражено в наличии двух периодов относительного покоя (летнем и зимнем), в “подснежном” развитии и внутритпочечном формировании генеративных органов.

У некоторых видов рода *Erythronium* (Эмбриология..., 1994) установлено несоответствие зародышевого мешка *Fritillaria*-типу и сходство его с *Adoxa*-типом, что указывает на его происхождение от *Adoxa*, который образуется в процессе первого и второго делений мейоза и одного митоза. В результате трех делений возникает двухполюсный восьмиядерный зародышевый мешок, такой тип развития крайне редкий и впервые описан из однодольных у некоторых видов тюльпанов (Устинова, 1965). Поэтому изменчивость в формировании зародышевого мешка у представителей рода *Erythronium* и наличие зиготической полиэмбрионии, очевидно, свидетельствуют о прогрессивных его преобразованиях с редуцированными формами *Fritillaria*-типа, что способствует сохранению генеративного способа размножения в процессе адаптации вида.

Таким образом, для *E. sibiricum* характерно развитие зародышевого мешка по *Fritillaria*-типу. Зародышевый мешок тетраспорический, восьмиядерный. Халаза в процессе развития от семязачатка до зрелого семени сохраняет первоначальную ориентацию и находится против микропиле. В зародышевом мешке действует вертикальный физиологический градиент, оказывающий влияние на его полярность (микропиле–халаза).

При образовании зародыша у *E. sibiricum* сначала формируется нуклеарная эндосперма, заполняющая полость зародышевого мешка в центральной части вакуолей, которая сохраняется достаточно долго, вплоть до конца его формирования. Затем с помощью поперечной перегородки происходит деле-



ние яйцеклетки, в дальнейшем этот процесс осуществляется неправильно. В результате образуется группа крупных клеток, но в зародыш развивается только одна.

Семяпочка к. сибирского со слабо выраженным нуцеллусом и двумя покровами является прогрессивным признаком, возникшим в результате постепенной редукции нуцеллуса. Такой тип семяпочки крайне редкий среди представителей однодольных и обнаружен лишь у высокоспециализированного сем. Orchidaceae.

Наличие недифференцированного зародыша у *E. sibiricum* – один из адаптивных признаков семян этого вида к летнему вынужденному периоду покоя, после которого возможно дальнейшее их развитие. Для его прорастания необходимо длительное воздействие на семена не только при низких положительных температурах, но и при микроусловиях, таких как наличие микоризы, которая необходима для прорастания семян многих геоэфемероидов с данным типом развития зародыша.

### 3.5. ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ И СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ В КУЛЬТУРЕ И ПРИРОДЕ

#### 3.5.1. Жизнеспособность пыльцы в культуре

Жизнеспособность пыльцы к. сибирского определяли ацетокарминовым методом, проращивание – методом Голубинского (Справочник..., 2004). Установлено, что пыльцевые зерна у *E. sibiricum* к моменту опыления (фаза начала цветения) одноядерные с интиной и экзиной. Оболочка пыльцевых зерен (спородерма) с одной дистальной бороздой и тонкой первичной экзиной. Пыльцевые зерна крупные –  $50 \pm 0.7$  мкм (рис. 18). У этого вида пыльца про-

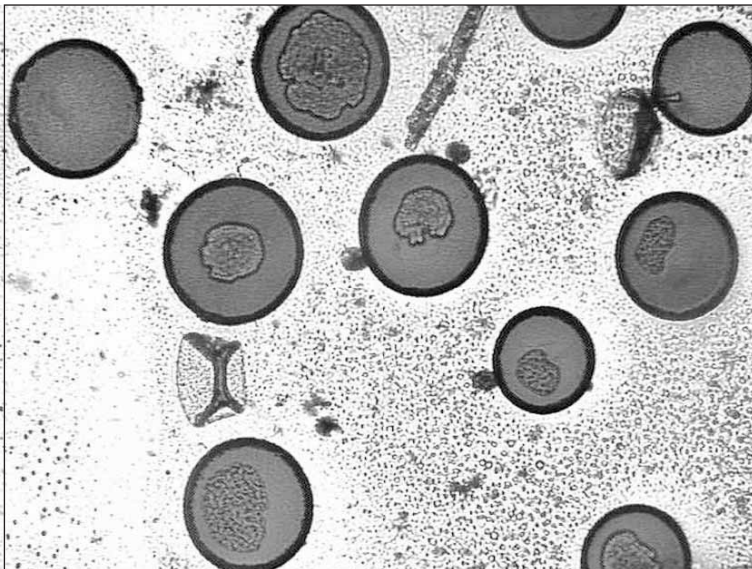


Рис. 18. Фертильная пыльца *E. sibiricum*. Увел.  $\times 70$ .

стая. Оболочка материнской клетки микроспор, окружающая тетраду, растворяется, и последняя распадается на отдельные клетки. Характерной особенностью представителей рода *Erythronium*, как установлено В.А. Поддубной-Арнольди (1976), служит то, что генеративная клетка пыльцы амебообразной формы. Прорастание пыльцы происходит непосредственно на семязпочке у *E. armeniacum* (Нагве, 1951).

Ранее Л.П. Зубкус (1957) установлено, что при использовании для прорастания пыльцы *E. sibiricum* 2–15%-й сахарозы и 0.5–2%-го агара наблюдается ее энергичное прорастание на среде с 10%-й сахарозой и 1.5%-м агаром. Автором отмечена зависимость прорастания пыльцы от температурного фактора. Так, при нулевой температуре проращивания пыльцы наблюдали единичное прорастание через 5–6 ч, а массовое – через 14–18 ч. При температуре 23–25 °С пыльца быстро претерпевает деление, и пыльцевые зерна “стареют” и отмирают.

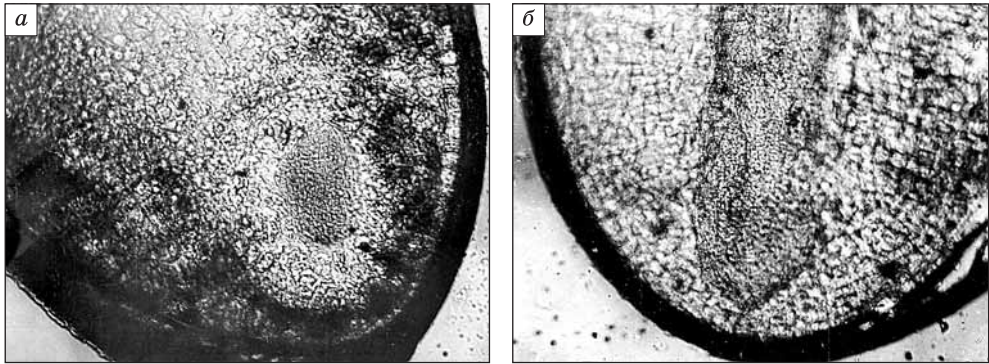
При исследовании фертильности пыльцевых зерен нами установлено, что прорастание пыльцы на питательной среде из 1%-го агар-агара + 5%-й сахарозы составляло 75–80 %. Однако наряду с гладкими пыльцевыми трубками у *E. sibiricum* наблюдаются спиралевидные трубки размером  $3400 \pm 51$  мкм. Рост пыльцевой трубки на среде иногда превышал натуральную величину столбика. О потенциальной возможности ее роста можно утверждать в большей степени, чем о реальной. Ее прорастание в чашках Петри на агаровой среде отмечено через 27 ч (Седельникова, 1996, 2002, 2004).

В работах отечественных и зарубежных ученых (Schaffner, 1901; Hruby, 1934; Романов, 1963; Smith, 1964; Захарьева, Макушенко, 1968; Petrova, 1969) рассмотрены особенности протекания мейоза в клетках мужского и женского гаметофита. Установлена асинхронность протекания мейоза в пыльниках. Описаны морфологические особенности строения хромосом у *E. sibiricum* с гаплоидным набором хромосом  $n = 12$ , что значительно расширяет представление о репродуктивной биологии данного вида.

### 3.5.2. Семенное размножение

Численности вида в природных популяциях способствует ряд причин, одной из которых является способность воспроизведения путем семенного и вегетативного размножения.

Для *E. sibiricum* характерно вегетативное и семенное размножение. Плод у него – локулицидная коробочка. Эндогенный тип покоя семян морфофизиологический (Б-В), глубокий (В<sub>3</sub>), эпикотильный, составляет 12–13 мес. (Николаева и др., 1985). Он связан с недоразвитым зародышем семян и вследствие этого с сильным физиологическим механизмом торможения развития эпикотиля, что обуславливает необходимость двухэтапной стратификации. Зародыш семени недифференцированный (рис. 19, а), осевой, по терминологии Е.С. Смирновой (1964). Эндосперм гелобиаальный, сохраняется в зрелом семени, в котором обнаружены запасные вещества, в основном крахмал, белки и жиры. При хранении семян в течение 10–12 мес. при комнатной температуре +18...+20 °С размер зародыша не изменялся. Подзимний способ хранения семян в полиэтиленовых мешках с песком в почве на глубине 5–10 см при



**Рис. 19.** Недифференцированный зародыш семени *E. sibiricum*, хранение при температуре: а – 18–20 °С, б – 0–5 °С. Увел. ×32.

температуре 0...+5 °С через 10–12 мес. показал увеличение размеров зародыша в 2 раза (см. рис. 19, б). Наличие недифференцированного зародыша у *E. sibiricum* – один из адаптивных признаков семян этого вида к летнему, вынужденному периоду покоя, после которого возможно дальнейшее их развитие. Для прорастания недифференцированного зародыша необходимо длительное воздействие на семена не только низких положительных температур, но и микроусловий, согласно Л.Г. Марковой (1957), таких как наличие микоризы, которая необходима для прорастания семян многих геоэфемероидов с данным типом развития зародыша. Такой симбиоз наблюдали в сырых и влажных местообитаниях вида в Кемеровской области.

Для прорастания корня необходимо держать семена во влажном песке в тепле в течение 4.5–5 мес. при температуре 18–20 °С. Для появления способности к росту побега далее нужна длительная холодная стратификация – 7.5–8 мес. при температуре +5 °С. Тип прорастания семян – надземный. Семядоли примитивного типа, так как задерживают свой кончик в семенной коже. Отмечены начальные стадии превращения кончика семядоли в гаусторию. При семенном размножении особь впервые зацветает только на шестой год (Седельникова, 2002, 2010).

Ареал *E. sibiricum* узколокальный, а в настоящее время при сильной антропогенной нагрузке он сокращается. Сведения о репродуктивной способности вида в природных местообитаниях отсутствуют, это послужило основанием для выполнения данного исследования. Нами изучены особенности семенного и вегетативного размножения *E. sibiricum* в Кемеровской области и Горном Алтае для использования и сохранения вида в природе и культуре. Материал собран в 2010–2011 гг. в результате экспедиционных работ в Новокузнецком, Промышленном и Таштагольском районах Кемеровской области и Горном Алтае.

В Кемеровской области ценопопуляции представлены в сообществах из ранневесенних эфемероидов и позже отрастающих летнецветущих многолетников. Сбор и анализ семян и луковиц *E. sibiricum* проведен на опушках березово-осиновых редколесий, в стороне от автомагистральных дорог на 300–600 м. Из ранневесенников доминировали *Anemonoides caerulea* (DC.) Holub,

Семенная продуктивность *E. sibiricum* в Кемеровской области и Горном Алтае

Местонахождение	h, м над ур. м.	с.ш.	в.д.	Размер коробочки (2), см	ПСП, шт.	РСП, шт.	k
<i>Кемеровская область</i>							
Листвяги	355	53°41'	87°27'	2.0 : 0.9	32.8	29.8	0.91
Подкатунь	443	53°20'	87°40'	2.0 : 1.5	18.0	15.0	0.83
Новокатунь, низина	446	53°17'	87°17'	3.0 : 1.7	59.2	52.0	0.88
Новокатунь, склон	458	53°17'	87°16'	2.0 : 1.0	31.3	29.1	0.93
Мундыбаш	458	53°13'	87°15'	2.0 : 1.4	22.7	20.7	0.91
Таштагол, Ключевой, Чулеш	541	52°50'	87°48'	1.6 : 1.0	51.1	43.1	0.84
Липовый остров	547	53°16'	81°20'	3.4 : 1.7	53.0	51.0	0.96
Каз, низина	545	53°06'	87°37'	2.5 : 1.0	39.7	37.5	0.94
Каз, склон	555	53°05'	87°37'	1.0 : 1.0	76.8	70.1	0.91
Шерегеш, вдоль ЛЭП	666	52°53'	87°57'	0.9 : 0.8	19.6	14.8	0.75
Шерегеш, у дороги	664	52°53'	87°58'	0.9 : 0.5	19.6	14.0	0.71
Предгорье горы Асалык	907	52°29'	87°32'	0.9 : 0.5	26.7	18.2	0.68
<i>Горный Алтай</i>							
Турочак	337	52°18'	87°15'	–	32.2	30.6	0.95
Камлак	375	51°37'	85°42'	–	33.3	28.0	0.84
Рудник Акташ	2500	50°21'	87°43'	0.8 : 0.5	27.0	9.0	0.33
Улаган	1821	50°16'	87°25'	1.0 : 0.8	34.0	12.0	0.35

*Примечание.* 2 – размер коробочки, длина : ширина, см; ПСП – потенциальная семенная продуктивность; РСП – реальная семенная продуктивность; k = РСП : ПСП.

*A. altaica* (С.А. Мей.) Holub, *Viola altaica* Ker-Gawl., *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem., *Caltha palustris* L., *Corydalis bracteata* (Stephan) Pers. В окрестностях поселков Листвяги и Новокатунь ценопопуляции представлены луговым разнотравьем с небольшой встречаемостью *Pinus sylvestris* L. В окрестностях поселков Каз, Шерегеш, Таштагол выражены елово-пихтовые сообщества с доминированием *Abies sibirica* Ledeb. и лесного разнотравья. Здесь ранней весной *E. sibiricum* сильно выделяется в лесном сообществе, растет повсеместно в сырых местах, на открытых лужайках, вдоль дорог и горных речек. Почвы в данном месте в основном суглинистые. При обследовании этих местообитаний (табл. 3) установлено, что коэффициент биологической продуктивности (k) в пределах таежной зоны Кемеровской области составлял 0.68–0.96. Отмечено, что в районе поселков Таштагол и Шерегеш этот коэффициент был высокий (0.90–0.96), а в местообитаниях поселков Мундыбаш, Новокатунь, Листвяги, Каз, ПП “Липовый остров” с более сильно выраженной антропогенной нагрузкой он равен 0.71–0.84. Выявлено, что у *E. sibiricum* варьируют длина и ширина плода – от 0.8 : 0.5 до 3.0 : 1.7 см в связи с поясностью зональности (рис. 20). Выявлено, что на высоте 2500 над ур. м. (Горный Алтай) размер плода был в 3 раза меньше по сравнению с местообитанием вида в

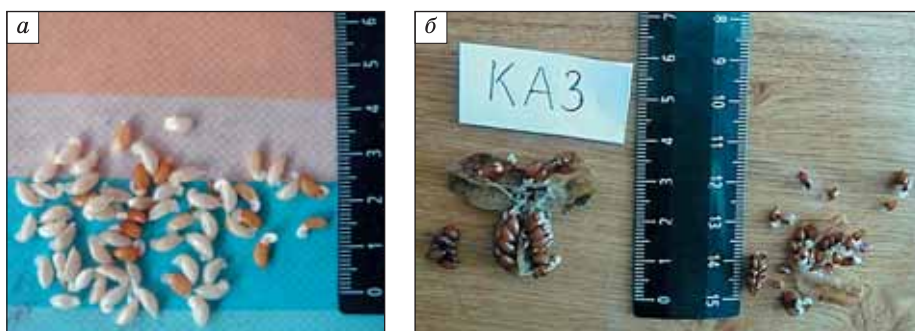


**Рис. 20.** Внешний вид коробочки *E. sibiricum* в различных местообитаниях Кемеровской области:

1 – Шерегеш, 2 – Таштагол, 3 – Мундыбаш, 4 – Листвяги, 5 – Новокатунь, 6 – ПП “Липовый остров”, 7 – пгт Каз.

низинных таежно-луговых сообществах на высоте 355–458 м над ур. м. (поселки Листвяги, Новокатунь, Подкатунь). Семенная продуктивность изменялась также в зависимости от местообитания *E. sibiricum*. Так, во влажных, низинных местах ПП “Липовый остров”, поселки Новокатунь и Каз РСР составляла 51–70 шт. семязачатков в коробочке (рис. 21).

В Республике Алтай (окрестности с. Улаган) этот показатель был в 5–6 раз ниже. Причем при сравнении семенной продуктивности в пределах местообитания вида, например, в районе пгт Каз, установлено, что в более влажных низинных местообитаниях завязывалось в 2 раза больше семязачатков, чем на высоких склонах оврага. При этом всхожесть семян была соответственно выше. Такая же закономерность выявлена и в других местонахождениях. Так, в пос. Листвяги в зоне смешанного леса число семязачатков в коробочке составляло 29.8–33.0 шт., а в зоне интенсивной вырубki, т. е. антропогенного вмешательства, их было 16.5–18.4 шт., причем размер плода был на 0.5 см



**Рис. 21.** Семена *E. sibiricum*:

*а* – молочная (белые), пос. Новокатунь, *б* – восковая (коричневые) спелость, пгт Каз.



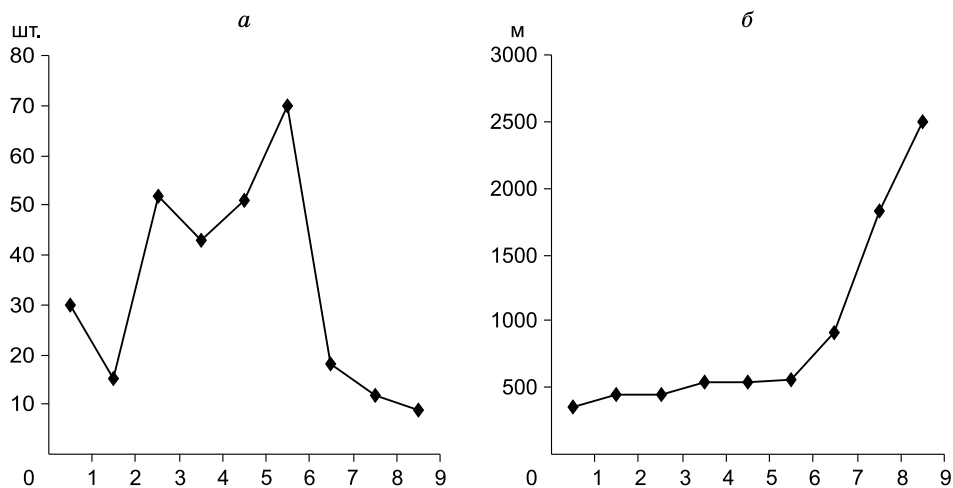


Рис. 22. Графики РСП (а) от местообитания (б) *E. sibiricum*:

1 – Листвяги, 2 – Подкатунь, 3 – Новокатунь, 4 – Таштагол, 5 – ПП “Липовый остров”, 6 – Каз, 7 – предгорье Асалык, 8 – Улаган, 9 – рудник Акташ.

меньше на открытых местах произрастания *E. sibiricum*. По дороге в пос. Шерегеш вдоль автомобильной трассы и линии ЛЭП отмечено сильное уничтожение вида вследствие техногенного вмешательства. Реальная семенная продуктивность была всего 14–14.8 шт. Таким образом, высокая семенная продуктивность отмечена в лесных и луговых местообитаниях *E. sibiricum* (поселки Новокатунь, Каз, ПП “Липовый остров”), расположенных 446–555 м над ур. м. В высокогорных субальпийских и альпийских лугах Горного Алтая на высоте 1800–2500 м над ур. м. семенная продуктивность низкая (рис. 22).

По сборам семян (23.06.75 г.) в Томской области также обнаружены различия. Так, в окрестностях кедрового леса около д. Мал. Протопопово семенная продуктивность составляла на 100 шт. коробочек  $35.65 \pm 0.74$ , а в низких местах (Лысая гора) она была выше –  $43.1 \pm 0.43$ .

В условиях интродукции (лесостепная зона Западной Сибири) семенная продуктивность *E. sibiricum* зависит от метеоусловий вегетации, а также возрастной изменчивости (рис. 23). Число семязачатков от 10 до 45 шт. При возделывании в культуре семена завязывались во все вегетационные периоды. Коэффициент биологической продуктивности варьирует от 0.70 до 0.95.

Установлено, что семенное возобновление *E. sibiricum* в 5–7 раз выше в ЦП Кемеровской области, чем в ЦП Горного Алтая. Реальная семенная продуктивность *E. sibiricum* в 2–4 раза выше в лесных мезофитных условиях, чем в высокогорных. Репродуктивная способность семенного возобновления у *E. sibiricum* выше вегетативного в природе и культуре.

Несмотря на то что по литературным сведениям плод у *E. sibiricum* трехгнездная коробочка, Г.В. Скакунов (1974) наблюдал в окрестностях лесостепи Ленинск-Кузнецкого и Беловского районов Кемеровской области особи с двух-четырёх-пятигнездными коробочками, где их от 15 до 70 шт. семян, масса одного семени 18–29 мг.



Рис. 23. Изменчивость формирования коробочек в 2012 г.

### 3.6. ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА И ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

В середине прошлого века известными российскими учеными (Серебряков, 1952; Ворошилов, 1960; Артюшенко, 1963; Серебрякова, 1972) исследованы жизненные формы покрытосеменных растений. Известно, что в процессе эволюции у многолетних растений формировались специализированные органы вегетативного возобновления и размножения в виде столонов, корневищ, клубней, луковиц и их переходных форм (Troll, 1954). По данным И.Г. Серебрякова (1952), луковица – филогенетически наиболее молодой орган вегетативного размножения. З.Т. Артюшенко (1970) считает, что у луковичных, клубнелуковичных и корневищных растений сем. Liliaceae формирование вегетативных органов происходило параллельно, но одновременно: “ранее возникли корневищные растения (из надземных лежащих корней), затем луковичные растения (из подземной части стебля, несущей низовые листья, превратившиеся в запасующие органы, или из надземной части стебля с укороченными междоузлиями, основания листьев которых видоизменились в запасующие чешуи” (с. 144). Позднее возникли клубнелуковицы (из нижних междоузлий подземной или надземной части стебля). Отмечено, что в природных местообитаниях *E. tuolumnense* (Э. туоламнийский) хорошо размножается луковичками, а у *E. multiscapoideum* (Э. многостебельного) луковица образует столоны. Луковица *E. grandiflorum* (Э. крупноцветкового) имеет короткое корневище. Луковичные эфемероиды представляют одну из жизненных форм растений, скелетная основа которых сведена до минимума. Для луковичных геофитов свойственна способность для выживания побега в неблагоприятные периоды покоя. Это результат адаптации и приспособления метаморфизированного побега к условиям сезонного климата, при котором сокращение и соматическая редукция его междоузлий привели к формированию биоморф с розеточным и полурозеточным типом нарастания (Седельни-



Рис. 24. Короткорневищно-луковичная биоморфа у разновозрастных особей.

кова, 2013а, 2014). Типичными луковичными эфемероидами являются представители из рода *Erythronium*.

Луковица к. сибирского является запасующим органом и органом вегетативного размножения. Запасные вещества находятся в питательной чешуе луковицы стеблевого происхождения. Луковица у *E. sibiricum* многолетняя, но относится к типу ежегодно возобновляемых, от яйцевидно-продолговатой до конической формы, которая зависит от условий местообитания, глубины залегания, возраста особи. Апикальная часть луковицы всегда имеет остроконечную верхушку, с верхним и нижним зубчиком запасующей чешуи туникатного типа. Базальная часть несимметрично утолщена и образует короткий членок корневища – остаток донца луковицы предыдущей генерации (рис. 24).

Коэффициент вегетативного размножения очень низкий, так как в ежегодно возобновляемой луковице практически не закладывается придаточная почка, а если и закладывается, то продолжительный пе-



Рис. 25. Биоморфа *E. sibiricum* с луковицами и коротким корневищем в условиях естественного обитания в Кемеровской области.



риод находится в спящем состоянии. Дочерние луковицы чаще формируются путем развития адвентивных почек на члениках корневищ. С возрастом развивается вегетативный клон из 3–5 луковиц и корневищ, что наблюдается в природных популяциях в Кемеровской области в районе поселков Каз и Шерегеш (рис. 25). Репродуктивная способность вида сильнее выражена в лесных мезофитных условиях, чем в высокогорных, где в клоне обнаружены одна-две луковицы.

Еще в середине 70-х годов прошлого века биоморфа *E. sibiricum* отнесена Г.В. Скакуновым (1974, 1977, 1985) к корневищно-луковичным геофитам, на что многие ботаники ранее не обращали внимания. Корневище в качестве запасающего и органа вегетативного размножения впервые выделено Г.В. Скакуновым в 1974 г., который в условиях природы установил наличие функционирующих годичных разветвленных или неразветвленных члеников корневищ, соединенных с луковицей. На них имеются спящие почки, развитие которых, по мнению автора, связано с условиями среды, а именно с богатой гумусом почвой при хорошем освещении и увлажнении, и с генотипической способностью особи к повышенному вегетативному размножению.

Позднее нами (Седельникова, 1995, 2002, 2013а, 2017б) установлено, что у *E. sibiricum* корневище закладывается путем вычленения из годичной замещающейся луковицы нижней ее части – донца, которое не отмирает, а функционирует с новой луковицей. Корневище состоит из 3–6 разновозрастных члеников междоузлий, которые особенно выражены у особей генеративного периода (рис. 26). Таким образом, у взрослой особи происходит ежегодное нарастание одного членика междоузлия со стороны новой луковицы и отмирание с противоположной стороны. Годичный членик корневища – это укороченная часть побега. Так формируется короткое утолщенное корневище. На членике корневища закладывается спящая (придаточная) почка (рис. 27), которая продолжительный период может находиться в состоянии относительного покоя, но при благоприятном агрофоне из нее развивается особь виргинильного состояния. Эта жизненная форма достаточно редкая и молодая в филогенетическом отношении.

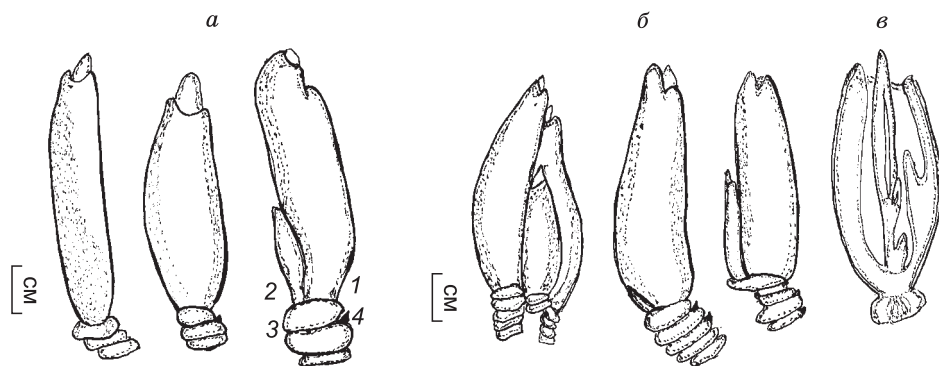


Рис. 26. Вегетативные органы *E. sibiricum*:

а – четырехлетние, б – шестилетние особи в природе; в – поперечный разрез луковицы в предзимний период; 1 – луковица; 2 – детка; 3 – корневище; 4 – адвентивная почка.

**Рис. 27.** Развитие придаточной почки на корневище.

Следует более подробно остановиться на строении члеников корневищ, которые четко прослеживаются и сохраняются у растений, достигших генеративного периода. Наши наблюдения показали, что со второго года жизни при замещении старой луковицы на новую на ней остается маленький членик – остаток побега предыдущего года жизни с корнями, сформировавшимися весной прошедшего вегетационного периода. За один вегетационный период формируется только один членик, который связан с члениками предыдущих лет при помощи очень короткого междоузлия. Членик формируется вертикально вниз от донца ортотропно нарастающей луковицы. У сеянцев виргинильного периода членики корневищ были слабые с небольшим запасом питательных веществ, поэтому они быстро погибали и засыхали в летний период относительного покоя луковиц. Жизнеспособные членики обычно формируются в генеративный период (рис. 28).

Установлено, что в генеративном состоянии у луковиц членики занимают боковое положение и корневище становится косоплагиотропным (см. рис. 26, б). Морфологически членик с одной, плоской по форме стороны соединен с новой луковицей, а с противоположной, выпуклой с остатками корневой



**Рис. 28.** Разновозрастные луковицы *E. sibiricum*.



системы он соединен с члеником предыдущего года вегетации. Нарастание члеников идет со стороны замещающей луковицы. Членики корневища многолетние и у взрослых растений их по 4–5 шт. На плоской стороне членика формируется боковая почка возобновления. Наши лабораторные опыты по наблюдению состояния члеников в чашках Петри с сентября по май при температуре 19 °С показали рост боковых почек. Отмечено, что при закладке члеников корневищ почка имела 0.2 см в длину и 0.1 см в ширину. В мае ее размер был в 6 раз больше и составлял 1.2 см в длину и 0.4 в ширину. Таким образом, из почки возобновления формировалась луковица виргинильного состояния. Морфологический анализ показал, что в апикальной части луковицы, сформировавшейся из боковой почки членика корневищ, заложен зачаток одного листа. Однако следует отметить, что развитие дочерних почек возобновления идет одновременно: сначала развиваются старые почки, затем молодые. Установлено, что у члеников, не имевших почек возобновления в момент закладки их в чашки Петри, новые почки в комнатных условиях не образовывались. Чтобы выявить поведение почек возобновления непосредственно в природе, одновременно нами был проведен эксперимент на опытном участке. Каждый членик был высажен в бумажный стаканчик в земельную смесь (перегной : дерново-подзолистая почва : песок – 1:1:1) под зиму. При анализе результатов в мае обнаружено, что, несмотря на холодную зиму, рост и развитие почек были несколько замедлены по сравнению с лабораторными испытаниями, их максимальный размер составлял 0.3 см в длину и 0.1 см в ширину. Таким образом, укороченное корневище-членик формируется из донца луковицы. Донце – недоразвитый укороченный стебель, что указывает на стеблевое происхождение членика корневища к. сибирского. У генеративных особей в члениках корневищ с возрастом формируется больше запасных веществ и они более приспособлены к выживанию, чем членики у особей ювенильно-виргинильного состояния.

Луковица к. сибирского многолетняя, но ее чешуя возобновляется ежегодно, имеет мезофитное происхождение, ксерофитные условия представляют для нее вторичное приспособление. Ежегодное возобновление чешуи луковиц и клубнелуковиц наблюдается у представителей родов *Tulipa* L., *Crocus* L., *Gladiolus* L. (Баранова, 1999; Седельникова, 2002). Эволюционно такая корневищно-луковичная биоморфа с ежегодно возобновляющимся органом луковицы и многолетним коротким корневищем более молодая. Поэтому геофиты с корневищно-луковичными биоморфами имеют, на наш взгляд, высокую адаптационную способность и выживаемость и в более аридных условиях по сравнению с их естественным местообитанием. Сохранение этого вида при введении в культуру даст возможность для селекционных исследований и ускоренного размножения вида *in vitro*.

Ранее установленное Г.В. Скакуновым (1974) у к. сибирского короткое корневище на луковице вполне правомерно. Жизненную форму у этого вида можно рассматривать как короткорневищно-луковичную. Ежегодное замещение луковицы связано с переходом запасяющих веществ из питательной чешуи к донцу луковицы. В результате этого происходит разрастание и вычленение донца с образованием членика корневища за счет укороченного между-

узлия. Корневище представляет собой симподий, членики которого являются укороченными междоузлиями побегов последовательных порядков. На членике корневища закладывается боковая спящая почка, из которой впоследствии формируется молодая виргинильная луковица. Членик корневища стеблевого гипогеегенного происхождения. Скорее всего, это переходная форма к корневищным луковицам. Поэтому определение Г.В. Скакунова (1974) к. сибирского как корневищно-луковичного растения относится к особям, развившимся из семян. В процессе исследования обнаружено, что особи могут формироваться из боковых спящих почек корневищ. Поэтому биоморфу у к. сибирского можно рассматривать как короткокорневищно-луковичную, образование и развитие особей которых происходит из семян. Особи, сформировавшие луковицу значительно быстрее вегетативным путем из корневища, представляют луковично-короткокорневищную биоморфу.

Изучение к. сибирского на протяжении ряда лет в культуре (Седельникова, 2002) показало, что вегетативное размножение у вида слабое. В местообитаниях таежной зоны у него формируются корневищно-луковичные клоны, что менее выражено в условиях культуры лесостепной зоны. Луковица цилиндрическая, более или менее строго коническая, редко почти шарообразная, в поперечном сечении овальная, круглая или яйцевидная, от 30 до 90 мм в диаметре, масса от 1.5 до 21 г. Репродуктивные луковицы залегают глубоко в почву. При смыве почвы они короткокониические, при наносе – длинокониические (рис. 29).

Детальное изучение онтоморфогенетических особенностей *E. sibiricum* в условиях интродукции показало, что жизненная форма у него относится к короткокорневищно-луковичным геофитам с многолетней, но ежегодно замещающейся луковицей. Среди видов это крайне редкая жизненная форма и, по нашему мнению, достаточно молодая в филогенетическом отношении. Выше отмечалось, что во взрослом генеративном состоянии моноподиальное ветвление побега сменяется на симподиальное, побег безрозеточный, удлиненный. По мере увеличения возраста луковицы в нижней ее части сохраняются донца луковиц побегов прошлых генераций, которые формируют короткое утолщенное корневище. Причем особи семенного происхождения нами отнесены к корневищно-луковичным растениям, а луковицы, сформированные из пазушных почек, на наш взгляд, имеют луковично-корневищное происхождение, что, вероятно, ближе к термину “корневищная луковица”. Приро-



Рис. 29. Репродуктивная (1) и виргинильная (2) луковица *E. sibiricum*.



да этого формирования вегетативных органов требует более тщательного изучения, но, безусловно, интересна в филогенетическом отношении. По-видимому, исторически сложившийся коротковегетирующий феноритмотип у мезофита *E. sibiricum* в процессе эволюции сформировал адаптивные признаки уже с ранних этапов: короткий период от цветения до плодоношения, развитие недифференцированного зародыша, усиленное семенное возобновление, летний период покоя вегетативных органов. Биологический потенциал приспособления *E. sibiricum* к крайне специфическим условиям практически выражен в течение всего жизненного цикла развития.

### 3.7. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ

В 1977 г. Л.П. Зубкус, Л.Л. Седельникова впервые изучили анатомическое строение вегетативных органов к. сибирского. Позднее были описаны характерные признаки листовой пластинки, побега у этого вида из природной популяции Кузнецкого Алатау и Томска (Степанов, Стасова, 2014). Нами исследованы некоторые особенности строения вегетативных органов, рассмотренные ниже при интродукции в условиях лесостепной зоны Западной Сибири (г. Новосибирск). Строение вегетативных органов к. сибирского соответствует таковому однодольных растений сем. Liliaceae, но имеют индивидуальные черты, типичные для вида и варьирующие в зависимости от возраста.

**Корень.** В главном (стержневом) корне сеянцев первого года жизни выражены зоны коры и осевого цилиндра. У коры пять слоев клеток неспециализированной паренхимы (рис. 30, *а*). Ее клетки плотно прилегают друг к другу и имеют включения. Далее расположен однорядный слой перидикла, его клетки толстостенные и вытянутые. Центральный цилиндр состоит из основной ткани – паренхимы и проводящих элементов. На срезе корня виден центральный сосуд ксилемы, от него отходят сосуды в виде трех радиальных лучей (триархный тип). Флоэма находится между пучками ксилемы. Их окружают немногочисленные клетки основной паренхимы. Со второго года жизни у к. сибирского формируются придаточные корни. Отмечены некоторые изменения в анатомическом строении. Их кора состоит из четырех слоев паренхимных клеток с включениями и центрального цилиндра, вокруг которого имеются однорядные клетки перидикла. Проводящие крупные пучки распо-

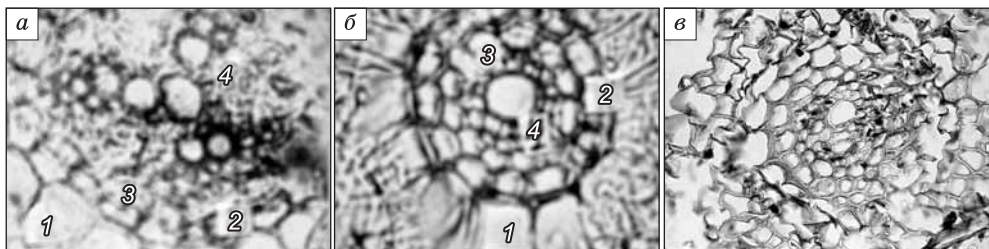


Рис. 30. Строение корня разновозрастных луковец:

1 – паренхима; 2 – перидикл; 3 – флоэма; 4 – ксилема. *а, б* – увел.  $\times 140$ ; *в* – увел.  $\times 70$ . *а-в* – см. в тексте.



ложены в центре среза (см. рис. 30, б). У корней 3–5-летнего возраста аналогичное анатомическое строение (см. рис. 30, в). Очевидно, ежегодно сменяясь, они не способны формировать элементы вторичного происхождения. Отмечено, что анатомическое строение главного корня проростка семени обеспечивает активное выполнение функции снабжения питательными веществами молодого проростка. Его кора и осевой цилиндр более многоклеточны, чем корневая система последующих лет. Проводящие пучки более развиты и представлены триархными радиальными лучами; паренхима пятислойная. Анатомическое строение корня со второго по пятый годы отличается менее выраженными проводящими сосудами и четырехслойностью коры, и существенных различий по годам жизни не имеет. Это связано с ежегодным отмиранием корней и переходом корневой системы со второго года жизни к мочковатому типу.

**Черешок листа (стебель)** сеянца первого года жизни имеет следующее строение клеток наружного слоя эпидермиса. Они вытянуты, плотно прилегают друг к другу, округлые, с включениями. Далее расположены клетки основной паренхимы овальной формы с тонкой оболочкой, с включениями. От периферии к центру черешка листа клетки основной паренхимы крупнее и имеются межклетники. Проводящие пучки находятся между клетками основной паренхимы по всему поперечному сечению. Ксилема состоит из двух-трехспиральных сосудов. Флоэма представлена ситовидными трубками – на срезе неправильной формы. У сеянца 2-го года черешок с 4 проводящими пучками. Их ткани более дифференцированы. У крупного пучка, расположенного в центре черешка, обнаружено 8 сосудов. Сердцевина отсутствует. Внешний слой эпидермиса однорядный. С возрастом особей число проводящих пучков черешка листа увеличивается. И к 5-му году их на срезе уже от 8 до 10 шт. Проводящие пучки находятся по всему поперечному сечению стебля, они закрытые, коллатеральные, так как клетки флоэмы ближе к адаксиальной стороне (рис. 31), а ксилемы – к центру, что характерно для представите-

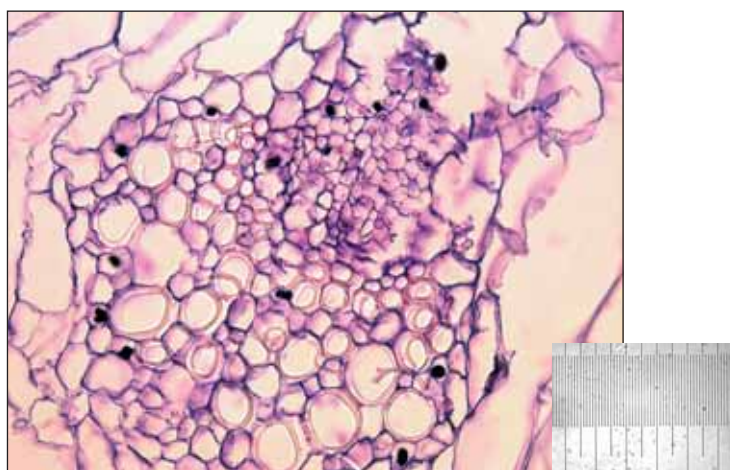


Рис. 31. Проводящий пучок стебля *E. sibiricum*. Увел. ×40.

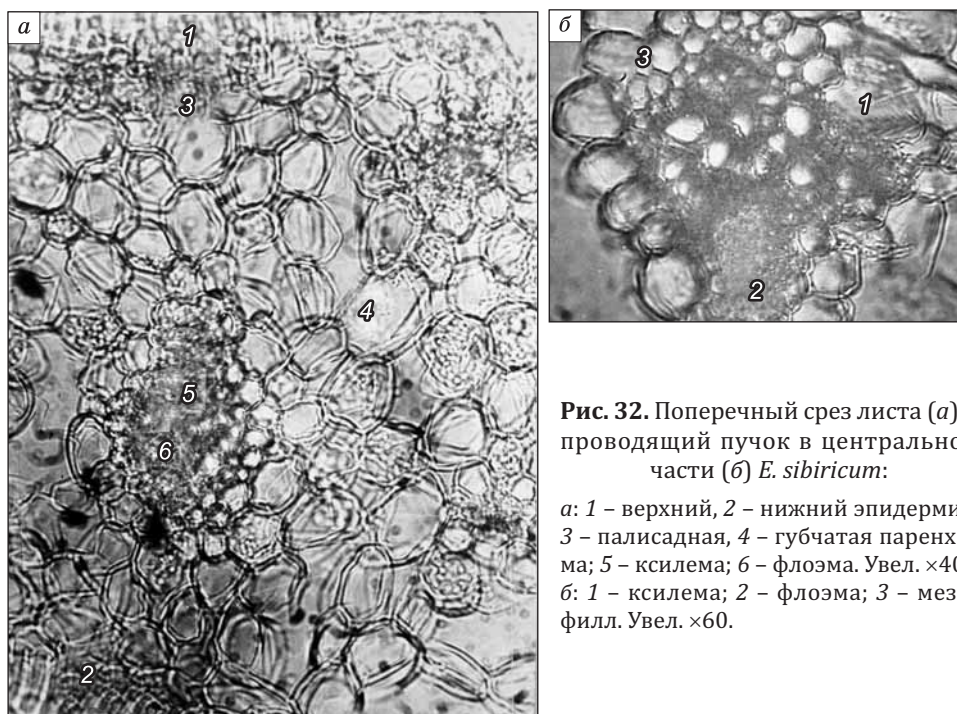


лей сем. Liliaceae. Трахеиды ксилемы довольно хорошо выражены, от мелких до крупных, что свидетельствует о хорошей проводящей способности от корня к листу по восходящей линии.

Черешок листа имеет свои особенности строения у разновозрастных семянцев. Установлено, что число проводящих пучков в первый год жизни особи меньше, чем в последующие. С возрастом растения происходит четкая дифференциация тканей. В строении черешка листа на поперечном срезе четко просматриваются наружный слой эпидермиса и основная паренхима, в которой расположены проводящие сосудисто-волокнистые пучки закрытого коллатерального типа V-образной формы. Также увеличивается их число, это способствует улучшению водного и органического обмена.

**Лист.** Поперечный срез семядольного листа к. сибирского первого года жизни состоит из клеток верхнего и нижнего эпидермисов, недифференцированного мезофилла с межклетными пространствами и тремя проводящими пучками. Это признаки листа примитивного типа. Лист второго года имеет четко выраженные ткани. Он состоит из однорядного слоя клеток верхнего эпидермиса, под ними – клетки палисадной паренхимы прямоугольно-овальной формы. Далее расположена губчатая паренхима. Ее клетки неправильной формы с межклетными пространствами. Проводящих пучков на поперечном срезе около 5. Сосуды ксилемы расположены ближе к верхнему эпидермису листа, а флоэма – ближе к нижнему. С возрастом размер листовой пластинки увеличивается, в связи с этим увеличивается число проводящих пучков. У семянцев 5-летнего возраста их 10–12 шт., что соответствует числу жилок листа. В центральной части листа сформирован крупный проводящий пучок, к краю листовой пластинки их размеры уменьшаются в 2–3 раза (рис. 32).

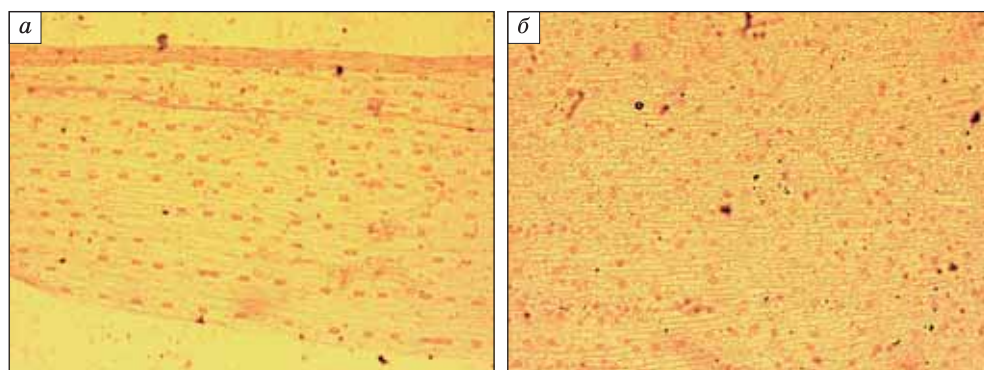
Поскольку лист к. сибирского ориентирован верхней стороной к свету, установлено, что на абаксиальной стороне устьиц почти в 2 раза больше ( $7.9 \pm 0.1/1 \text{ мм}^2$ ), чем на адаксиальной ( $4.2 \pm 0.05/1 \text{ мм}^2$ ) (рис. 33). Клетки нижнего эпидермиса листа с утолщенной оболочкой, прямоугольно-вытянутые, от четырех- до шестиугольной формы. Устьица расположены рядами, параллельными продольной оси листа на том же уровне, что и остальные эпидермальные клетки. В основном они одиночные, реже встречаются по 2–3 вместе. Клетки верхнего эпидермиса по форме четырех-пятиугольные, но с извилистыми краями, реже они ровные. Проекция смежных углов клеток от острых до прямых, они плотно располагаются друг к другу и без межклетных пространств. Компактное расположение клеток эпидермиса, тонкие оболочки, наличие устьиц, которые расположены на одном уровне с соседними эпидермальными клетками, свидетельствуют о мезоморфном происхождении вида. Устьица с верхней стороны листа также одиночные, но встречаются реже, расположены по три вместе на пластинке. Околоустьичные клетки отсутствуют на нижней и верхней сторонах листа. Согласно классификации устьиц однодольных растений (Paliwal, 1969), у к. сибирского они относятся к аперигенному типу. В целом лист этого вида принадлежит к амфистоматическому типу, поскольку устьица располагаются на обеих сторонах, что характерно для большинства однодольных растений. Поскольку многофункциональность эпидермальных тканей у цветковых растений отмечали многие авторы (Бо-



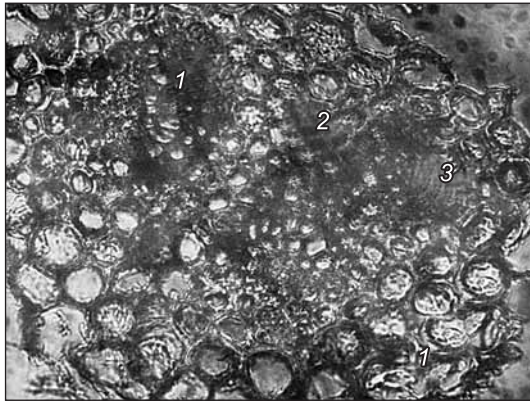
**Рис. 32.** Поперечный срез листа (а) и проводящий пучок в центральной части (б) *E. sibiricum*:

а: 1 – верхний, 2 – нижний эпидермис; 3 – палисадная, 4 – губчатая паренхима; 5 – ксилема; 6 – флоэма. Увел.  $\times 40$ .  
 б: 1 – ксилема; 2 – флоэма; 3 – мезофилл. Увел.  $\times 60$ .

родин, 1938; Александров, 1966; Эзау, 1969, 1980; Гамалей, 1990), можно утверждать, что в ранневесенний период ее клетки выполняют транспирационную и защитную функции от механических воздействий. Плотное расположение эпидермальных клеток создает покров, предохраняющий растения этого вида от избыточной потери воды, проникновения грибковых возбудителей, ведет к усилению синтеза фитонцидов и биологически активных веществ, среди которых антоцианы, что способствует устойчивости растений в экстремальных условиях.



**Рис. 33.** Строение нижнего (а) и верхнего (б) эпидермиса листа. Увел.  $\times 40$ .

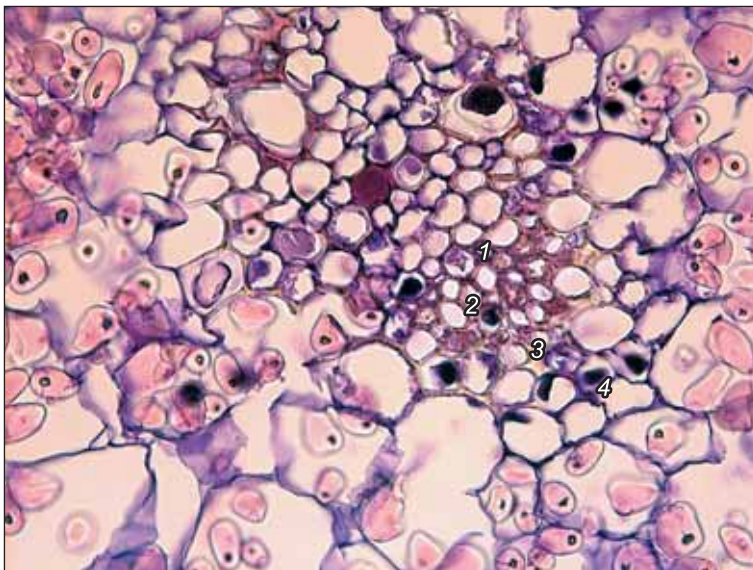


**Рис. 34.** Поперечный срез корневища: 1 – паренхима; 2 – склереиды; 3 – проводящие пучки. Увел.  $\times 60$ .

В анатомическом строении листа семянца первого года жизни отмечены примитивные черты – слабое жилкование и развитие мезофилла, особенно палисадной паренхимы. Однако с возрастом ассимиляционная способность у к. сибирского увеличивается, и в

строении листовой пластинки четко выделяются палисадная и хорошо развитая губчатая паренхимы, проводящие пучки, нижний и верхний эпидермисы.

**Укороченное корневище** по морфологическому строению имеет стеблевое происхождение, что видно на поперечном срезе корневища. Установлено, что членик имеет 2–3 проводящих концентрических пучка, которые относятся к амфивазальному типу: в центре пучка расположены элементы флоэмы и от нее к периферии – клетки ксилемы. Проводящие пучки окружают толстостенные одревесневшие паренхимные клетки – склереиды (рис. 34). В центральной части поперечного среза укороченного корневища видна сердцевина, состоящая из паренхимных клеток, она окружена клетками перицикла, в которых формируются зачатки будущих корней. Связь члеников корневищ между собой и луковичей происходит с помощью проводящих пучков. Далее рас-



**Рис. 35.** Поперечный срез базальной части молодой луковичи. Увел.  $\times 60$ : 1 – флоэма; 2 – ксилема; 3 – склеренхима; 4 – крахмальные зерна.

положены многослойные клетки запасующей ткани паренхимного происхождения, при окраске йодом в них хорошо видны крахмальные зерна. С внешней стороны членик корневища покрыт однослойным эпидермисом. Формирование тканей членика корневища происходило, на наш взгляд, из паренхимных и проводящих тканей луковицы. На поперечном срезе молодой луковицы в области базальной части донца четко выражены сосуды ксилемы и ситовидные трубки флоэмы (рис. 35). Их окружают клетки эпидермиса разных размеров и формы, от округлых до овальных, чередующихся с четырех-пятигранным сечением. Клетки эпидермиса содержат крахмальные зерна.

### 3.8. ЗАПАСНЫЕ И БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА В НАДЗЕМНЫХ И ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНАХ

Роль запасных и биологически активных веществ в устойчивости луковичных растений в процессе их жизнедеятельности существенна. Выявление адаптивных возможностей растений природной флоры Сибири особенно актуально и связано с биохимическими процессами, в частности с накоплением этих веществ в вегетативных органах. Среди них большой интерес представляет *E. sibiricum*. Исследования сравнительной характеристики содержания метаболитов основных групп веществ в луковицах и листьях этого вида проведены впервые. Установлена динамика накопления сахаров, крахмала, сапонинов, аскорбиновой кислоты, пектинов, протопектинов, катехинов, дубильных веществ в луковицах и листьях *E. sibiricum* (Седельникова, Кукушкина, 2013).

Первые сведения о пищевых свойствах луковиц *E. sibiricum* и наличии в них крахмала, белка и глюкозы известны из монографии В.И. Верещагина с соавторами (1959). По данным из работ (Bate-Smith, 1968; Клышев и др., 1978), в роде *Erythronium* отмечено содержание флавоноидов – кверцетина и кемпферола. Позднее в цветках *E. sibiricum* обнаружены изорамнетин и мирицетин, а также антоцианы и фенилкарбоновые кислоты (Астанкович, Минаева, 1976). Однако литературные сведения по динамике накопления запасных веществ в вегетативных органах *E. sibiricum* отсутствуют, что и послужило основанием для дальнейшего исследования совместно с сотрудниками лаборатории фитохимии ЦСБС СО РАН. Определяли количественный состав пектинов, катехинов, сахаров, крахмала, сапонинов, дубильных веществ и аскорбиновой кислоты в свежесобранном сырье (луковицы, листья) по методике, описанной в разд. 2.3. Состав веществ в листьях *E. sibiricum* в период короткой весенней

Таблица 4

#### Содержание запасных и биологически активных веществ (%) в листьях *E. sibiricum*

Вещество	2009 г.	2010 г.	2011 г.
	Влажность, %		
	81.2	87.8	88.7
Аскорбиновая кислота, мг%	134.0	104.6	64.7
Сахара	-	25.1	43.7
Флавонолы	2.6	2.5	2.1
Катехины	2.6	1.1	0.08
Пектины	0.29	0.81	0.81
Протопектины	4.82	3.36	4.6
Сапонины	1.15	9.87	13.3

Примечание. Прочерк – отсутствие вещества.



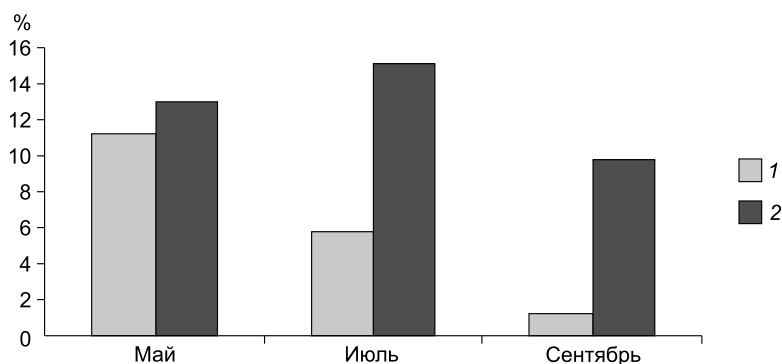
вегетации и массового цветения позволил установить наличие 7 компонентов (табл. 4). Отмечено высокое содержание аскорбиновой кислоты 64.7–134.0 мг% за все годы наблюдений. Однако в избыточно увлажненный вегетационный период (2009 г.) ее количество было в 2 раза больше по сравнению с сухим периодом вегетации (2011 г.). Такую же зависимость содержания катехинов от метеоусловий наблюдали в листьях, где их количество возрастало в 10–30 раз в 2010–2011 гг. Показания сахаров изменялись по годам: во влажный 2009 г. их не обнаружено, в умеренно увлажненный 2010 г. – 25.1 %, а в слабозасушливый 2011 г. – 43.7 %. Состав сапонинов в листьях *E. sibiricum* варьировал по годам наблюдений. Отмечено, что в весенний период 2010–2011 гг. их содержание было в 8–10 раз больше по сравнению с прохладным избыточно увлажненным периодом вегетации 2009 г. Среднее содержание флавонолов было стабильным (2.1–2.6 %). Доля пектинов – 0.3–0.8 %, протопектинов – 3.4–4.6 %. Обнаружено, что в листьях пектинов в 1.5–2 раза меньше, чем протопектинов (см. табл. 4). Содержание крахмала в листьях *E. sibiricum* не отмечено, а их влажность была достаточно высокая за все годы наблюдений (81–88.7 %).

При исследовании запасных и биологически активных веществ в луковичках *E. sibiricum* в период массового цветения, летнего покоя и предзимья определено 7 компонентов: сахара, крахмал, пектины, протопектины, катехины, сапонины, аскорбиновая кислота, 5 из них представлены в табл. 5. В луковичках *E. sibiricum* наблюдали высокое содержание крахмала – от 32.99 до 49.77 % (2010 г.), от 32.9 до 44.75 % (2011 г.). Причем отмечено, что динамика накопления в луковичках крахмала достаточно стабильная как в течение одного года вегетации, так и в разные вегетационные периоды. Количество сахаров в луковичке составляло в 2010 г. 7.6–11.4 %, а в более сухой период 2011 г. их было в 2 раза меньше. Обнаружено, что их показатели были в 1.5–2 раза больше в весенний период, чем в предзимье, т. е. когда происходило интенсивное возобновление луковички и начало формирования в ней зачатков генеративных органов следующего года вегетации. Увеличение содержания крахмала как нерастворимого полисахарида и сахара способствует ускорению метаболиче-

Таблица 5

**Сравнительные показатели содержания биологически активных и запасных веществ (%) в луковичках *E. sibiricum* в условиях Новосибирска за 2010, 2011 гг.**

Месяц	Пектины	Протопектины	Катехины	Сахара	Крахмал
2010 г.					
Май	0.65	5.54	1.72	11.42	32.99
Июль	0.46	14.47	0.11	7.63	37.78
Сентябрь	0.55	24.35	0.06	9.25	49.77
2011 г.					
Май	2.31	14.62	0.10	6.54	44.75
Июль	0.63	4.2	0.03	12.77	41.29
Сентябрь	1.55	4.18	0.04	3.53	32.90



**Рис. 36.** Гистограмма распределения содержания сапонинов (% от абсолютно сухой массы сырья) в луковицах *E. sibiricum*:

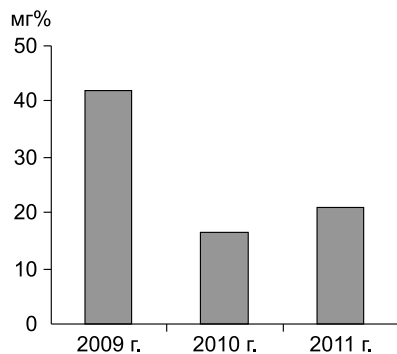
1 – 2010 г., 2 – 2011 г.

ских процессов в тканях запасующих органов луковиц, что обуславливает их значительную морозоустойчивость и усиливает адаптационные возможности в период перезимовки.

Установлено, что в период цветения (май) содержание пектинов (0.65–2.31 %) в луковицах *E. sibiricum* в 1.5–2 раза больше, чем осенью (сентябрь). Однако обнаружено, что количество протопектинов весной в 7–8 раз больше по сравнению с пектинами. Также отмечено, что в период цветения в течение трех лет наблюдалось самое высокое содержание катехинов (0,10–1.72 %), несмотря на то, что их количество уменьшалось к предзимью в 2 раза. Относительно количественного соотношения сапонинов выявлено варьирование этого показателя по годам. Самое высокое содержание сырого сапонина (13.02–15.00 %) было весной, во время цветения и в период летнего покоя *E. sibiricum*, в 2011 и 2010 г. – 11.2 и 5.76 % соответственно (рис. 36). Их содержание понижалось в сентябре почти в 10–15 раз.

Количественные показатели аскорбиновой кислоты в луковицах *E. sibiricum* в мае были самыми высокими и соответствовали по годам наблюдений: 2009 г. – 42.07 мг%, 2010 г. – 16.5 мг%, 2011 г. – 21.06 мг% (рис. 37). Причем в период вегетации ее количество было стабильным, а к предзимью незначительно уменьшалось. Дубильных веществ и флавонолов в луковицах не обнаружено. Влажность луковиц во все годы наблюдений имела самые высокие показатели в весенний период – 70.12–83.63 %.

Анализ результатов исследования распределения метаболитов в период сезонного развития в луковицах и листьях *E. sibi-*



**Рис. 37.** Содержание аскорбиновой кислоты (мг% от сырой массы сырья) в луковицах *E. sibiricum* в мае.



*сум* позволил установить индивидуальные и общие закономерности динамики их накопления. Нами впервые обнаружено, что количественное содержание крахмала в луковицах *E. sibiricum* в течение трех вегетационных периодов увеличивалось с весны к предзимью, а сахаров – снижалось. Для коротковегетирующего эфемероида с продолжительностью 1.5–2 мес. и цветением в I–II декадах мая характерно высокое содержание в листьях аскорбиновой кислоты и флавоноидов. Очевидно, высокая устойчивость и жизнеспособность ежегодно заменяющейся многолетней луковицы *E. sibiricum*, которая функционирует как однолетняя и видоизмененный побег в течение годового цикла развития, обеспечены за счет высокого содержания в ней крахмала, сахаров, аскорбиновой кислоты. Наличие таких компонентов, как пектины, протопектины, катехины и сапонины, способствует усилению активного энергетического обмена для сохранения зачаточных вегетативно-генеративных органов в период относительного летнего и зимнего покоя. По-видимому, вторичные метаболиты обеспечивают адаптационные возможности в течение морфогенеза луковиц и их выживание в крайне экстремальные периоды существования. Пищевая ценность луковиц обусловлена наличием в них крахмала, сахаров, аскорбиновой кислоты. Морфобиохимические процессы, происходящие при формировании видоизмененных побегов, в частности у ежегодно замещающейся луковицы к. сибирского, взаимосвязаны и проявляются на органообразовательном уровне.

Таким образом, листья и луковицы *E. sibiricum* содержат 7 компонентов, из них 6 общих: сахара, аскорбиновая кислота, катехины, пектины, протопектины, сапонины; в луковицах не обнаружены флавонолы; в листьях – крахмал. Высокое содержание крахмала (33.0–44.8 %), сахаров (6.54–11.42 %), сапонинов (10.5–13.0 %), аскорбиновой кислоты (40–44 мг%) наблюдается в луковицах весной, в период массового цветения *E. sibiricum*. К предзимью количество пектинов, катехинов, сапонинов понижается. Динамика накопления вторичных метаболитов в луковицах связана с годовым циклом формирования вегетативных и генеративных органов *E. sibiricum*.



## ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ *ERYTHRONIUM SIBIRICUM* В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

---



### 4.1. ТОМСКАЯ ОБЛАСТЬ

Исследование онтогенетической структуры ценопопуляций растений природной флоры Сибири актуально и необходимо в связи с сильным возрастанием антропогенной и техногенной нагрузки на окружающую среду в данном регионе. Строительство магистральных дорог, вырубка лесных массивов и расширение частных предприятий требует усиления природоохранных мер для сохранения растений с узколокальным типом ареала, к которым относится *E. sibiricum*. Анализ возрастной структуры ценопопуляций дает ценную информацию о положении к. сибирского в фитоценозе. Возрастной состав в местах произрастания этого вида практически не изучался, все работы сведены к обследованию состояния и сбору гербарного материала.

Возрастной состав ценопопуляций *E. sibiricum* изучали в таежной зоне на юге Томской области, которая является северной границей его ареала. Обследование проводили в окрестностях г. Томска в 7 ЦП со 2 по 4 июня 2010 г. В каждой ценопопуляции закладывали пять пробных площадок по 1 м<sup>2</sup> для учета состава разновозрастных особей.

Исследования проводили в районе Синий Утес (ЦП 1), между Синим Утесом и д. Аникино (ЦП 2), д. Аникино (ЦП 3), в окрестностях пос. Заварзино (ЦП 4–6) и д. Бол. Протопопово (ЦП 7). Первые три ценопопуляции находились в сообществах смешанного березово-соснового, березово-осинового, сосново-березового леса с доминированием злаков *Poa pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Agrostis alba* L. и ранневесенних эфемероидов *Anemonoides caerulea* (DC.) Holub, *A. altaica* (С.А. Мей.) Holub, *Viola altaica* Ker-Gawl., *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem., *Caltha palustris* L., *Corydalis bracteata* (Stephan) Pers., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Trollius asiaticus* L., *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Ranunculus longicaulis* С.А. Мей. и др. Ценопопуляция 4 обнаружена на лужайке березово-елового леса; ЦП 5 и 6 – на открытых местах сосново-кедрово-елового сообщества с преобладанием *Pinus sylvestris* L. и *Piceae obovata* Ledeb.; ЦП 7 – на опушке темнохвойного леса из кедра сибирского – *Pinus sibirica* (Loud.) Mayr, с подлеском *Sorbus sibirica* Held., *Rosa acicularis* Lindl., *Padus racemosa* (Lam.) Gilib. В период исследования травяной ярус включал в основном раннецветущие эфемероиды, гемизэфемероиды и летнецветущие многолетники (*Fragaria vesca* L., *Stellaria bungeana* Fenzl s.l., *Geum revale* L. и др.). Рельеф местности, где проведены наблюдения, находился на высоте от 129 до 176 м над ур. м. с координатами 56°20'–56°28' с.ш. и 84°58'–85°11' в.д. Эти ценопопуляции входят в состав богаторазноотравных лесных сообществ, расположенных на склонах, лужайках, открытых местах на расстоянии 200–500 м от проезжих дорог.



Таблица 6

**Онтогенетическая структура ценопопуляций *E. sibiricum* в Томской области, %**

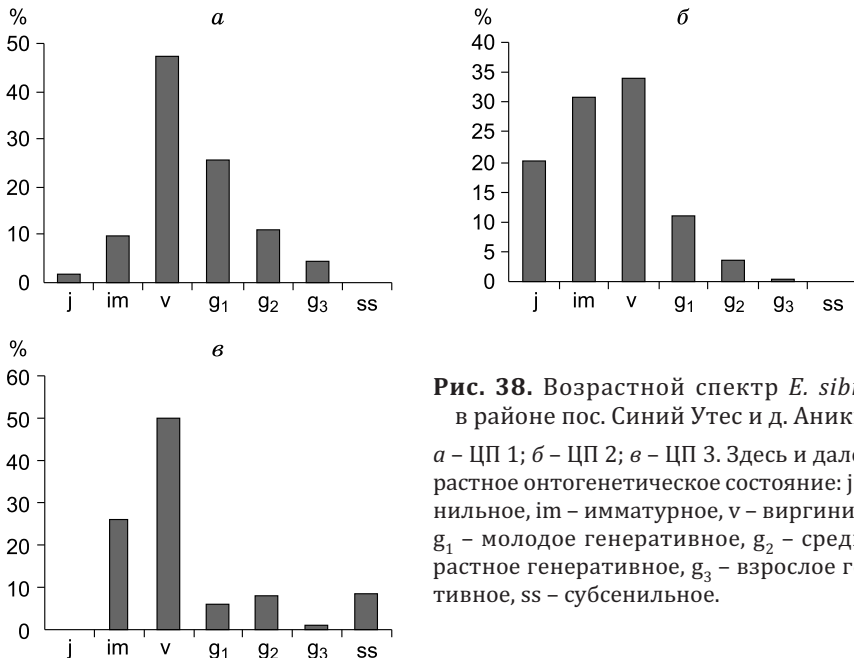
Номер ЦП	Возрастное состояние							Период		
	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	V	G	S
1	1.64	9.84	47.54	<b>25.45*</b>	11.28	<b>4.25</b>	-	59.02	<b>40.98</b>	-
2	<b>20.2</b>	30.85	34.04	10.82	3.68	0.39	0.01	85.1	14.89	0.01
3	0.58	<b>63.53</b>	27.83	2.45	0.43	-	5.18	91.94	2.88	5.18
4	2.56	12.82	<b>74.36</b>	10.03	0.23	-	-	89.74	10.26	-
5	-	-	52.94	13.26	<b>31.14</b>	2.66	-	52.94	47.06	-
6	-	26.08	50.01	5.81	8.25	1.17	<b>8.68</b>	76.09	15.23	<b>8.68</b>
7	-	<b>50.41</b>	42.28	6.03	1.29	-	-	<b>92.69</b>	7.32	-
**	3.58	27.63	47.02	10.55	8.04	1.21	1.98	78.21	19.80	1.99

Примечание. Здесь и далее прочерк – отсутствие особей данного возрастного состояния или периода.

\* Полужирным шрифтом выделены максимальные значения возрастного состояния и периода.

\*\* Усредненное значение.

Анализ возрастных состояний спектров изученных ЦП Томской области (табл. 6) показал, что большинство имеют левосторонний спектр (ЦП 2–4, 6, 7). В ценопопуляциях с левосторонним онтогенетическим спектром абсолютный максимум приходится чаще на особи молодого прегенеративного периода (от 9.84 до 63.53 % имматурных особей и от 27.83 до 74.36 % виргинильных особей 3–5-летнего возраста). Эти ценопопуляции – молодые, переходные



**Рис. 38.** Возрастной спектр *E. sibiricum* в районе пос. Синий Утес и д. Аникино: а – ЦП 1; б – ЦП 2; в – ЦП 3. Здесь и далее возрастное онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g<sub>1</sub> – молодое генеративное, g<sub>2</sub> – средневозрастное генеративное, g<sub>3</sub> – взрослое генеративное, ss – субсенильное.

и зреющие. Причем ЦП 1, 3–5, 7 – нормальные, но неполноценные, в них отмечены выпадения отдельных состояний: из прегенеративного периода (ювенильное, имматурное), генеративного (средневозрастное) и постгенеративного (субсенильное). Ценопопуляции 2 и 6 – нормальные, полночленные. Соответственно они являются стабильными и равномерно восполняющими возрастной состав *E. sibiricum*.

Отмечено, что ЦП 1, расположенная на открытой лужайке березово-соснового леса, имела централизованный, переходный онтогенетический спектр (рис. 38, а) с обилием особей 5-летнего и генеративного возраста. В березово-осиновом лесу ЦП 3 была молодой, со зреющим составом (см. рис. 38, б), а ЦП 2, обитающая на склоне оврага, – полночленная со всеми возрастными особями, с преобладанием виргинильных 3–5-летнего возраста (см. рис. 38, в).

Установлено, что возрастной спектр *E. sibiricum* в ЦП 4 и 6, расположенных в низине склона, – левосторонний, но ЦП 4 – неполночленная и значительно более молодая, а ЦП 6 – полночленная, с равномерным распределением особей виргинильного, генеративного, сенильного периодов (рис. 39, а, в). Особи *E. sibiricum* в ЦП 5, обитающие на вершине склона, где более сухое место, по нашим наблюдениям, имели бимодальный спектр (см. рис. 39, б). Это переходная зреющая ЦП с хорошо выраженными виргинильными особями 5-летнего и молодого генеративного возраста.

В тенистом кедровом бору, расположенном около д. Бол. Протопопово (ЦП 7), отмечены особи с преобладанием виргинильного состояния (см. рис. 39, г). Однако на пробных площадках наблюдали генеративные растения,

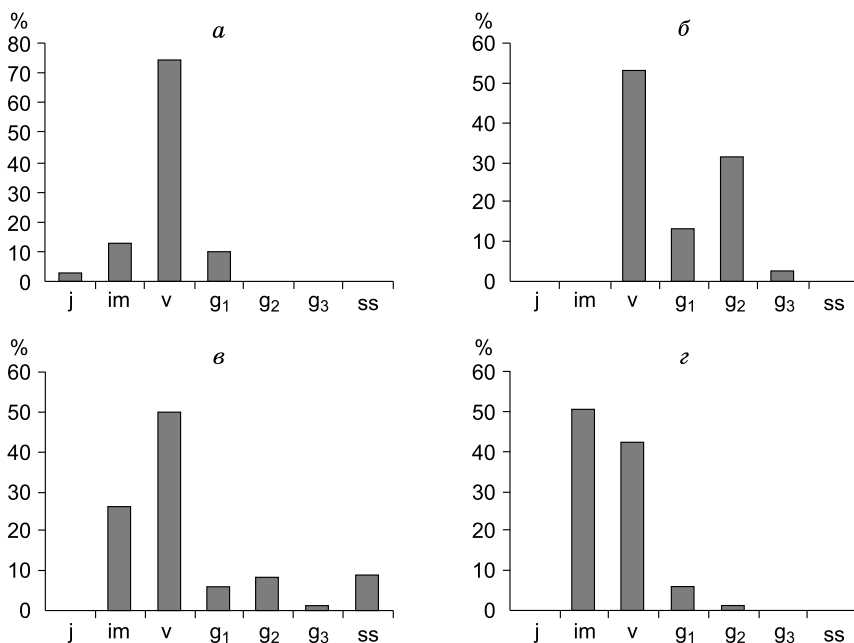
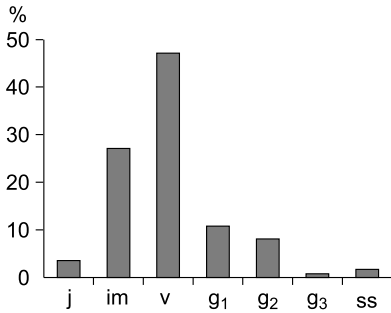


Рис. 39. Возрастной спектр *E. sibiricum* в окрестностях пос. Заварзино:

а – ЦП 4; б – ЦП 5; в – ЦП 6 и д. Бол. Протопопово (г – ЦП 7). Возрастное состояние см. на рис. 38.



**Рис. 40.** Усредненный онтогенетический спектр ценопопуляций *E. sibiricum* в Томской области.

В ЦП 1 (пос. Синий Утес, березово-сосновый бор) – 60.5 экз./м<sup>2</sup>.

но их число было в 2–3 раза меньше, чем в ЦП 5 и 6, ЦП 1 и 2, т. е. в смешанных березово-сосновых и березово-осиново-сосновых редколесьях.

Усредненный спектр исследованных ценопопуляций в таежной зоне юга Томской области *E. sibiricum* одновершинный, левосторонний, в нем представлены особи всех онтогенетических состояний. Максимум приходится на особи виргинильного онтогенетического состояния (рис. 40). Причем усредненный спектр совпадает с характерными спектрами ценопопуляций, это свидетельствует о том, что экологические и фитоценотические условия изученной территории благоприятны для произрастания исследуемого вида.

Отмечено, что в сырых местообитаниях *E. sibiricum*, где условия способствуют семенному возобновлению, эти ЦП молодые. Однако плотность особей в ЦП Томской области сильно варьировала в зависимости от местообитаний. Так, во влажных местах и склонах оврагов она была в 20–30 раз больше, чем в возвышенных. В ЦП 5, 7 от 17.1 до 123.3 экз./м<sup>2</sup>, в ЦП 1–3 на южной экспозиции оврага плотность особей составляла 521.0 экз./м<sup>2</sup> (табл. 7). В окрестностях пос. Заварзино (кедрово-сосново-еловый лес) плотность особей составляла 34.1 экз./м<sup>2</sup>, спектр полночленный, с редким проявлением генеративных особей.

Отклонения онтогенетического спектра конкретной ценопопуляции от характерного зависят от эколого-фитоценотических, климатических условий, темпов развития особей, антропогенных факторов. Так, в более мезофитных лесных местообитаниях с березово-осиновым составом и разнотравьем в окрестностях пос. Синий Утес и д. Аникино *E. sibiricum* в ранневесенний период проявляет себя как эдификатор лесного сообщества, где среди особей генеративного состояния наблюдалось большое количество виргинильных особей. Тогда как в кедрово-сосново-еловых лесах вблизи пос. Заварзино и

Таблица 7

**Плотность особей разных возрастных групп, экз./м<sup>2</sup>**

Номер ЦП	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	Всего
1	5.3	9.2	21.5	19.5	5.5	–	61.0
2	19.0	28.9	32.9	7.8	5.2	1.1	94.9
3	29.6	331.1	145.1	14.1	1.1	–	521.0
4	1.1	5.3	28.9	2.5	1.5	–	39.3
5	–	–	8.9	2.2	4.9	1.1	17.1
6	–	12.1	27.3	4.1	3.2	–	46.7
7	–	61.8	51.6	8.5	1.4	–	123.3

д. Бол. Протопопово встречаемость виргинильных особей менее выражена. Влажные местообитания способствуют естественной стратификации семян *E. sibiricum* в природных условиях и их прорастанию, которое значительно затруднено из-за наличия недифференцированного зародыша. В возрастном спектре исследованных нами ценопопуляций *E. sibiricum*, только в двух присутствовали особи всех возрастных состояний. Сенильных и отмирающих особей не обнаружено в пяти ценопопуляциях. Они характеризуются особенностями биологии *E. sibiricum*, которые состоят в длительном прегенеративном периоде (5 лет), обильном семенном возобновлении в природных условиях и слабом вегетативном размножении. Это свидетельствует о крайне специфической и благоприятной экологической нише для роста и развития *E. sibiricum* как лесного мезофита в природных местообитаниях. Однако антропогенное воздействие ведет к резкому сокращению вида, который обитает в Западной и Восточной Сибири и на Алтае.

Онтогенетическая структура ценопопуляций на северной границе ареала *E. sibiricum* в южно-таежной зоне в окрестностях г. Томска представлена тремя типами спектров: левосторонним (5), центрированным (1), бимодальным (1). Ценопопуляции нормальные, неполночленные, реже полночленные, большинство из них молодые и переходные. Воспроизведение особей в ценопопуляциях *E. sibiricum* осуществляется путем семенного возобновления. Численность виргинильных растений в 20–30 раз выше в мезофитных условиях обитания (пос. Синий Утес, д. Аникино), чем в более сухих (пос. Заварзино, д. Бол. Протопопово). Усредненный спектр полночленный, левосторонний, с обилием особей прегенеративного периода и меньшей численностью генеративных растений, что свидетельствует о необходимости усиления охраны в период цветения *E. sibiricum*.

#### **4.2. КЕМЕРОВСКАЯ ОБЛАСТЬ**

В настоящее время на юге этой области так же, как и в Томской, наблюдается усиление антропогенной и техногенной нагрузки. За последнее десятилетие здесь широко развивается не только индустриальная, но и туристическая зона. Сохранение *E. sibiricum* требует природоохранных мер. Данные о возрастной изменчивости к. сибирского в ценопопуляциях на юго-западе Кемеровской области, численности этого редкого вида в местах естественного обитания отсутствуют, что послужило основанием для проведения исследований.

В Кемеровской области изучены ценопопуляции в окрестностях поселков Инской (ЦП 1), Листвяги (ЦП 2), Тайжина (ЦП 3 и 4), г. Осинники (ЦП 5), Кузеево (ЦП 6 и 7), Каз (ЦП 8 и 9), Таштагол (ЦП 10), Шерегеш (ЦП 11). Эти ценопопуляции (ЦП 1–5) обнаружены в сообществах лугового разнотравья из ранневесенних эфемероидов и с последующим отрастанием летнецветущих многолетников. Они расположены на пологих склонах преимущественно восточной и юго-восточной экспозиций (рис. 41). Сбор и анализ *E. sibiricum* проведены на опушках березово-осиновых редколесий на расстоянии 300–600 м от автомагистральных дорог и по склонам оврагов, находящихся на высоте 325–355 м над ур. м. с координатами 53°41' с.ш. и 87°27' в.д. Из ранневесенни-

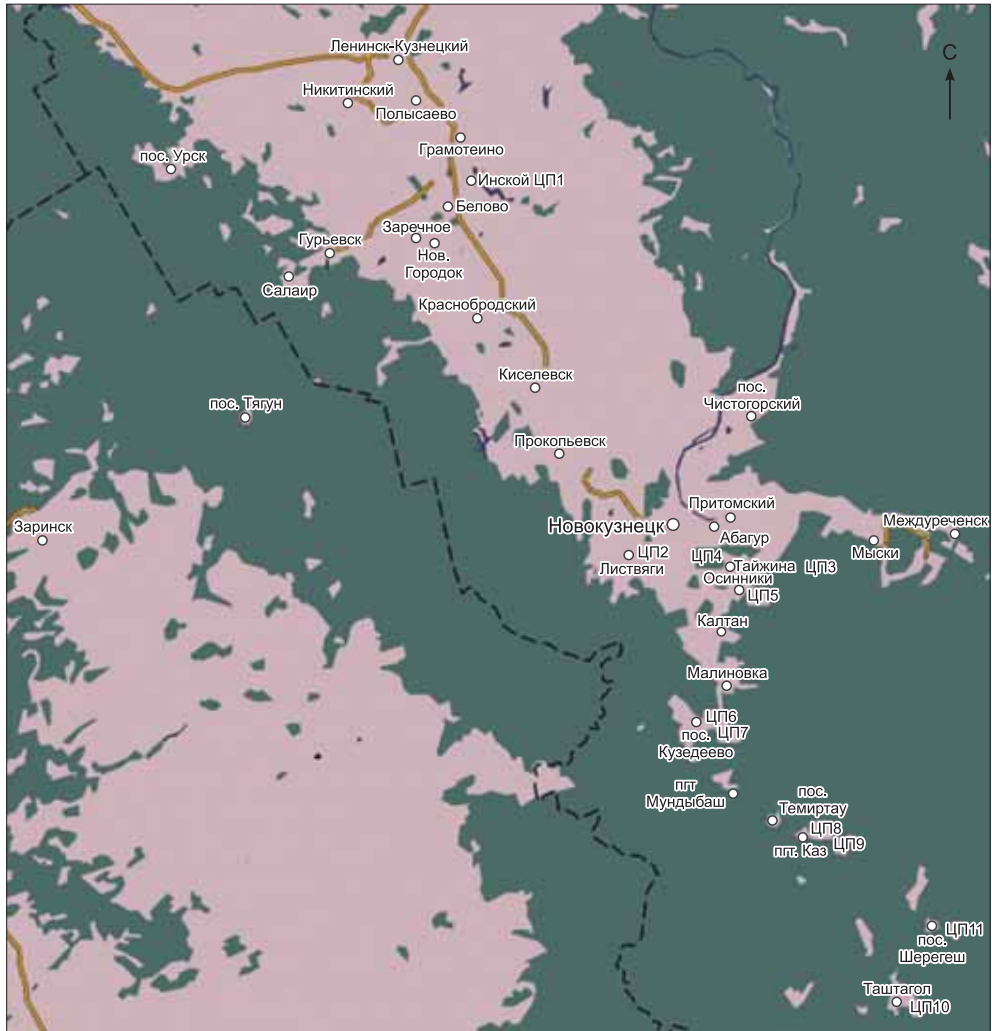


Рис. 41. Районы исследования ценопопуляций *E. sibiricum* в Кемеровской области.

ков доминируют *Anemonoides caerulea* (DC.) Holub, *A. altaica* (C.A. Mey.) Holub, *Viola altaica* Ker-Gawl., *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem., *Caltha palustris* L., *Corydalis bracteata* (Stephan) Pers. В ранневесеннем разнотравье окрестностей г. Осинники (ЦП 5) преобладает *E. sibiricum*. Ценопопуляции 6, 7 произрастают в сообществах лугового разнотравья с небольшой встречаемостью *Pinus sylvestris* L. Местонахождения расположены на высоте 292 м над ур. м. с координатами 53°19' с.ш. и 87°07' в.д. Ценопопуляции 8–11 входят в состав елово-пихтовых сообществ с доминированием *Abies sibirica* Ledeb. и лесного разнотравья. Ранней весной *E. sibiricum* сильно выделяется в лесном сообществе, растет повсеместно в сырых местах, на открытых лужайках, вдоль дорог и горных речек. Ценопопуляции 10 и 11 найдены на высоте 541 м над ур. м.

Таблица 8

**Онтогенетическая структура ценопопуляций *E. sibiricum*  
в Кемеровской области, %**

Номер ЦП	Возрастное состояние							Период		
	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	V	G	S
1	–	–	40.05	4.12	1.22	–	4.61	40.05	5.34	54.61
2	–	10.64	6.38	12.45	17.02	30.10	23.41	17.02	59.57	23.41
3	4.23	35.92	50.0	8.71	0.94	0.21	–	90.15	9.86	–
4	–	20.74	68.08	10.45	1.35	0.05	–	88.82	11.85	–
5	4.02	8.03	48.59	15.08	3.51	0.09	18.79	60.64	19.68	18.79
6	11.8	17.65	70.58	–	–	–	0.01	99.99	–	0.01
7	–	5.55	50.0	3.46	10.24	25.19	5.56	55.55	38.89	5.56
8	–	23.49	72.29	2.02	1.68	0.34	–	95.78	4.22	–
9	11.9	14.35	61.72	4.23	6.52	0.21	0.01	88.03	11.96	0.01
10	–	28.57	64.29	5.49	1.51	0.14	–	92.86	7.14	–
11	8.19	20.49	53.28	16.28	1.21	0.54	0.01	81.96	18.03	0.01
*	3.65	13.42	53.20	7.48	4.11	5.17	4.76	73.71	16.96	9.31

Примечание. Прочерк – отсутствие особей данного возрастного состояния или периода.

\* Усредненное значение.

у подножия Кузнецкого Алатау, с обилием склонов, низин, где скапливаются талые воды и весной наблюдается сильная влажность почвы. В этот период вегетации *E. sibiricum* как доминант произрастает повсеместно на заливных лугах и склонах, в пихтово-елово-осиновом сообществе. Почвы в этом месте в основном суглинистые.

Анализ возрастных спектров изученных ценопопуляций Кемеровской области (табл. 8), показал, что большинство из них имеют левосторонний спектр. В ценопопуляциях с левосторонним онтогенетическим спектром абсолютный максимум приходится чаще на особи молодого прегенеративного состояния (от 10.64 до 35.92 % имматурных особей и от 48.59 до 72.29 % виргинильных особей 3–5-летнего возраста). Эти ценопопуляции молодые, переходные и зреющие. Причем ЦП 4, 6, 8, 10, 11 нормальные, левосторонние, молодые, но не полночленные (рис. 42), а ЦП 1 и 5 отнесены нами к нормальным, полночленным (рис. 43). Их возрастные спектры одновершинные, левосторонние, с пиком на виргинильных особях, что указывает на самоподдержание вида в природных условиях. Однако их спектр отличается от спектра ЦП 4, 6, 8, 10, 11, так как в них отмечены особи только с онтогенетическими периодами развития (V, G, S). Плотность особей ЦП 5, произрастающих в более влажных местообитаниях, в 2 раза выше, чем в ЦП 1, особи которых росли на открытых луговых разнотравных местах. Их плотность в среднем составляла 249 экз./м<sup>2</sup>. В районе пгт Каз в низком месте склона оврага (ЦП 8) и на его вершине (ЦП 9) онтогенетический спектр полночленный, с пиком на виргинильных особях (рис. 44). Плотность особей 105–173 экз./м<sup>2</sup>. В ценопопуляциях произрастали разновозрастные особи. Однако в них преобладали особи виргинильного периода. Только в ЦП 8 стареющих особей не обнаружено.

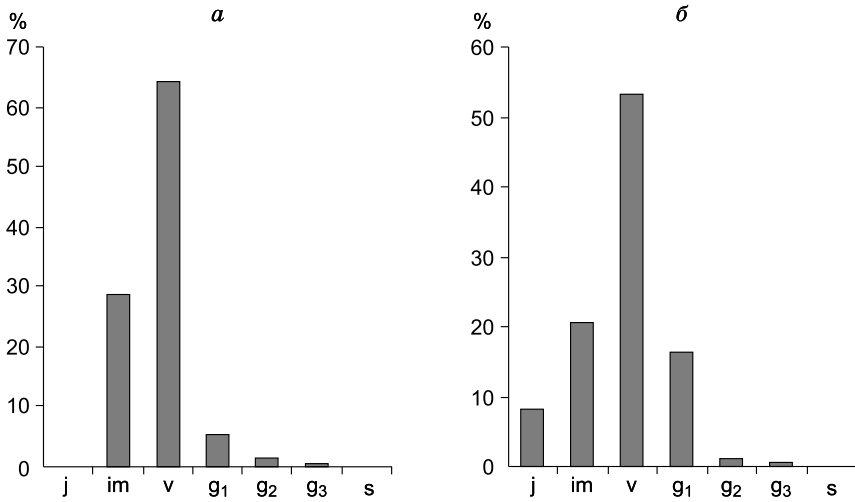


Рис. 42. Возрастной спектр *E. sibiricum* в окрестностях г. Таштагол (а – ЦП 10) и пос. Шерегеш (б – ЦП 11).

Причем отмечена закономерность варьирования возрастного состава ценопопуляции *E. sibiricum* в зависимости от экологических условий даже в пределах относительно близких местообитаний. Так, в окрестностях пос. Тайжина ЦП 3 находилась в открытом лесном сообществе на вершине оврага, а ЦП 4 – в низине. Ценопопуляция 3 правосторонняя, переходная, зреющая, полночленная, а ЦП 4 – левосторонняя, молодая, неполночленная (рис. 45), с обилием виргинильных особей. Аналогичная возрастная структура *E. sibiricum* отмечена в окрестностях пос. Кузедеево, где в ЦП 6 этот вид произрастал в более сырых местообитаниях – в низине оврага, а в ЦП 7 – на его высоких склонах (рис. 46). Причем ЦП 6 левосторонняя, молодая неполночленная, а ЦП 7 – двувершинная, зреющая, полночленная. Влажные местообитания спо-

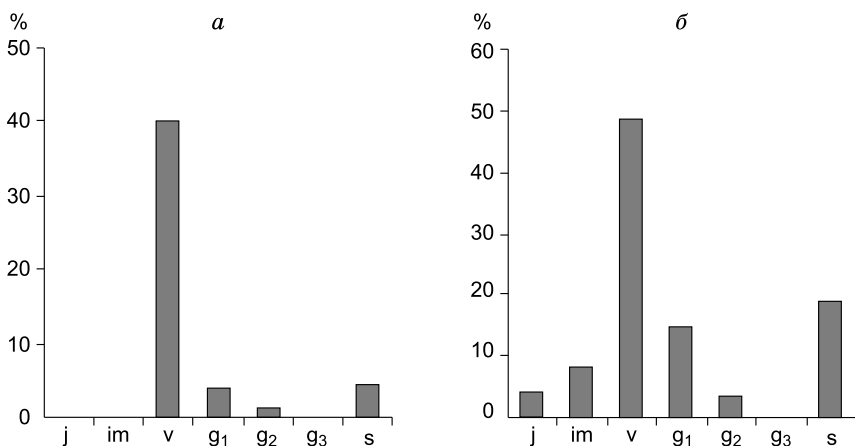


Рис. 43. Возрастной спектр *E. sibiricum* в окрестностях пос. Инской (а – ЦП 1) и г. Осинники (б – ЦП 5).



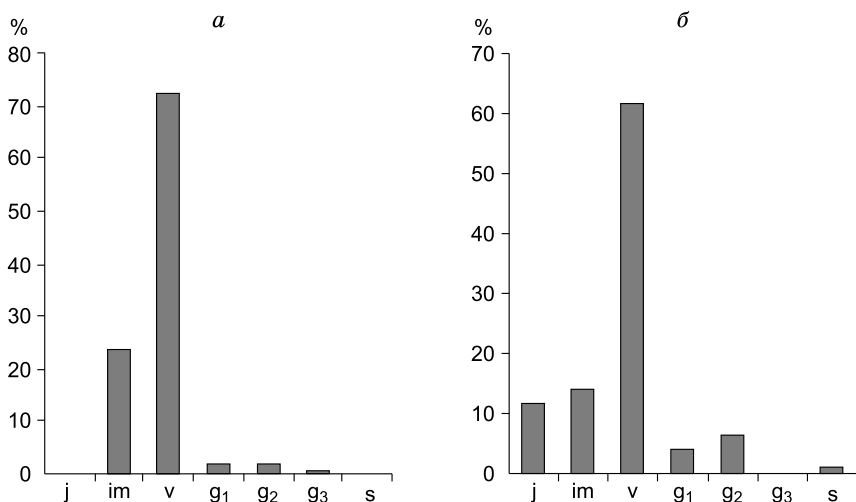


Рис. 44. Возрастной спектр *E. sibiricum* в окрестностях пгт Каз:

а - ЦП 8, б - ЦП 9.

способствуют хорошему прорастанию и естественной стратификации семян *E. sibiricum* в этих природных условиях.

В березово-осиновом лесном сообществе пос. Листвяги по склонам оврага ЦП 2 имела центрированный спектр, молодая и близкая к переходной (рис. 47). Средние значения биометрических показателей для генеративных особей составляли: длина листьев 15.7 см, ширина – 4.3–6.2 см; длина черешка листа 4.6–4.7 см, длина генеративного побега 17.9–22.0 см.

Усредненный спектр 11 исследованных ценопопуляций Кемеровской области *E. sibiricum* одновершинный, левосторонний, в нем представлены особи всех онтогенетических состояний (рис. 48). Максимум приходится на особи виргинильного онтогенетического состояния. Причем усредненный спектр ценопопуляций совпадает с характерными спектрами, это свидетельствует о

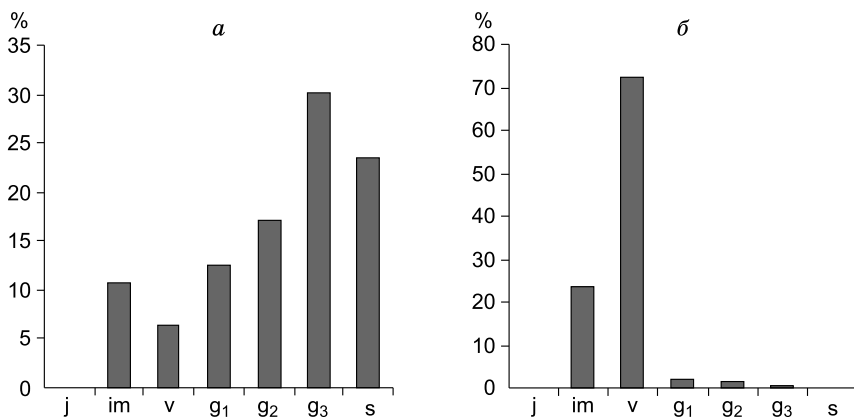


Рис. 45. Возрастной спектр *E. sibiricum* в окрестностях пос. Тайжина:

а - ЦП 3, б - ЦП 4.

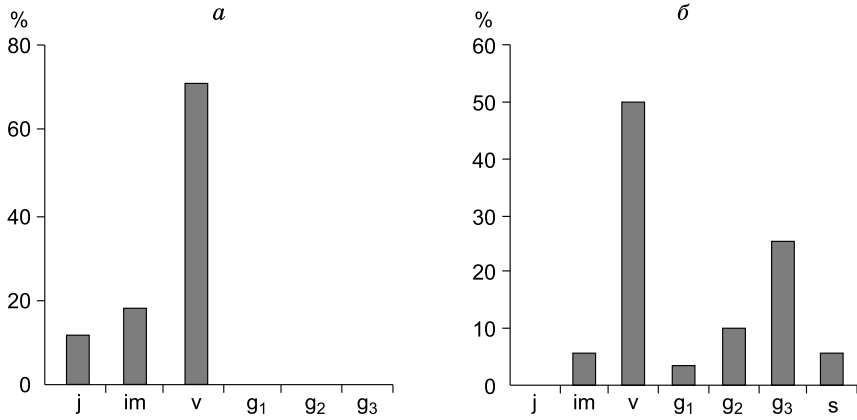


Рис. 46. Возрастной спектр *E. sibiricum* в окрестностях пос. Кузедеево:  
а – ЦП 6, б – ЦП 7.

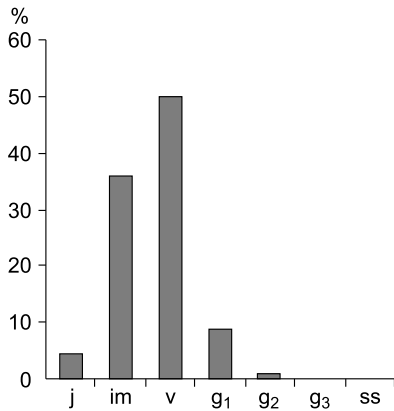


Рис. 47. Возрастной спектр *E. sibiricum* в окрестностях пос. Листвяги.

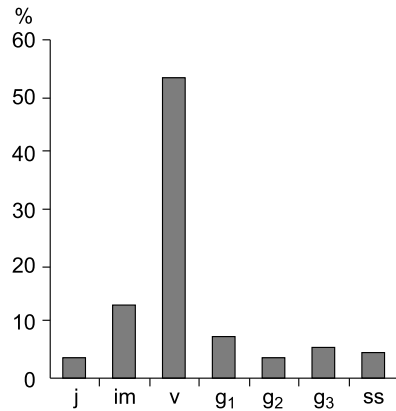


Рис. 48. Усредненный спектр ценопопуляций *E. sibiricum* в Кемеровской области.

том, что экологические и фитоценотические условия изученной территории благоприятны для произрастания исследуемого вида.

Отмечено, что обилие плотности и семенного возобновления значительно выражено во всех ценопопуляциях Кемеровской области. Однако плотность особей в популяциях сильно варьировала в зависимости от местообитаний.

Таблица 9

**Плотность особей разных возрастных групп, экз./м<sup>2</sup>**

Номер ЦП	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	Всего
5	9.4	19.5	120.7	68.9	31.4	-	249.9
9	24.7	29.9	128.5	9.5	15.6	1.1	209.3
11	9.8	24.9	65.6	20.3	1.05	1.05	122.7

Во влажных местах и на склонах оврагов она была в 2 раза больше, чем на возвышенных местах, и составляла от 209.3 до 249.9 экз./м<sup>2</sup> (табл. 9). Во всех ценопопуляциях, кроме ЦП 4, 7, 8, 10, не наблюдали состояние проростка *E. sibiricum*. Возможно,

это связано с погодными условиями 2010 г., ранней весной и быстрым нарастанием суммы положительных температур.

Анализ возрастной структуры ценопопуляций дает ценную информацию о положении этого вида в фитоценозе. В возрастном спектре исследованных нами ценопопуляций *E. sibiricum* только в четырех присутствовали все возрастные состояния. Сенильных и отмирающих особей не обнаружено в семи ценопопуляциях. Большинство из них молодые, с нормальным неполночленным типом. Очевидно, это связано с особенностями биологии *E. sibiricum*, которые состоят в длительном прегенеративном периоде (5 лет), переходе в генеративное состояние с двумя листовыми пластинками полурозеточного типа, обильном семенном возобновлении в природных популяциях и более слабом вегетативном размножении. Отклонения онтогенетического спектра в конкретных изученных ценопопуляциях (ЦП 1–11) от характерного зависят от эколого-фитоценологических, климатических условий, темпов развития особей, антропогенных факторов. Так, в более мезофитных лесных местообитаниях с березово-осиновым составом и разнотравьем в окрестностях поселков: Осинники, Тайжина, Таштагола, Шерегеша, Каз, Кузедеево, Листвяги, *E. sibiricum* в ранневесенний период проявляет себя как эдификатор лесного сообщества.

В целом установлено, что онтогенетическая структура изученных ценопопуляций представлена четырьмя типами спектров: левосторонними (8), центрированными (1), правосторонними (1) и бимодальными (1). Популяции являются нормальными, неполночленными, реже полночленными. Их можно отнести к молодым и переходным, с обильным цветением в ранневесенний период. Это свидетельствует о крайне специфической и благоприятной экологической нише для роста и развития *E. sibiricum* – лесного мезофита, который в основном обитает только в Западной и местами Восточной Сибири и на Алтае.

Таким образом, большинство ценопопуляций *E. sibiricum* в юго-западном районе Кемеровской области левосторонние, молодые, с хорошим семенным возобновлением. Во влажных местообитаниях (пгт Каз и г. Осинники) ценопопуляции *E. sibiricum* нормальные, полночленные с прогрессирующим переходом в генеративное состояние. Обитание *E. sibiricum* на возвышенных местах (пос. Тайжина) свидетельствует о преобладании особей генеративного состояния, но менее выраженном семенном возобновлении, что может привести к постепенному исчезновению вида в данном местонахождении. Усредненный спектр *E. sibiricum* полночленный, центрированный, с обилием особей виргинильного и генеративного состояний. В ранневесенний период этот вид в 10 местообитаниях (ЦП 2–11) проявляет себя как прогрессирующий эдификатор.

#### **4.3. НОВОСИБИРСКАЯ ОБЛАСТЬ**

По данным Гербария ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск, NS), *E. sibiricum* зарегистрирован в 1967–1970 гг. сотрудниками И.М. Красноборовым, Л.П. Зубкус, В.В. Рубцовой, Г. Якутиной. Вид обнаружен в осиново-сосновых и березовых лесах в окрестностях пос. Маслянино, с. Бажинск и д. Отчиха (N 54.68 291', E 84.63°761') Маслянинского района. Позднее (1972–1975 гг.) вид зарегистрирован А. Ронгинской, Н. Лацинским, Л. Шляковой в Тогучинском районе в окрестностях поселков Которово (N 54.63 450', E 84.75 936') и Мирный. В преде-



лах Новосибирской области вид обитает узколокально, координаты 54°23' с.ш. и 84°27' в.д. В лесной зоне предгорий Салаирского кряжа имеет ареал ленточного типа, простирающийся до юго-востока Кемеровской области и Алтайского края. Как отмечалось, к. сибирский встречается в высокогорьях и лесном поясе, на опушках, лугах и в тундре в Западно-Сибирской (Западно-Сибирская гемибореальная провинция) и Среднесибирской (Алтае-Енисейская горно-гемибореальная провинция) подобластях бореальной области (Конспект флоры..., 2012). Возрастной состав ценопопуляций данного вида в Новосибирской области не исследован, это послужило основанием изучения возрастной изменчивости *E. sibiricum* на юге области, в местах естественного обитания для определения характерного спектра.

В 2010–2011 гг. обследование проводили в окрестностях с. Верх-Ики Маслянинского района в четырех природных ценопопуляциях в лесной зоне на юго-востоке области. В каждой ценопопуляции закладывали три пробные площадки по 1 м<sup>2</sup> для учета состава разновозрастных особей. При этом ЦП 1 располагалась в западной части села по нижнему склону оврага, ЦП 2 – с южной стороны на средней части склона, ЦП 3 – с восточной стороны на высокой части склона оврага, ЦП 4 – в открытом луговом сообществе с северной стороны села.

Первые три ценопопуляции представлены в сообществах с лесным разнотравьем в осиново-березовом лесу, с подлеском из *Rosa acicularis* Lindley, *Crataegus sanguinea* Pallas, *Rubus idaeus* L., с доминированием *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Veratrum nigrum* L., *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata, *Bupleurum longifolium* L., *Polemonium caeruleum* L., *Alchemilla mollis* (Buser) Rothmaler, а также травостоя из злаков, эфемероидов и геоэфемероидов: *Poa pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Agrostis alba* L., *Dactylorhiza maculata* L., *Anemonoides altaica* (C.A. Mey.) Holub, *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem., *Corydalis bracteata* (Stephan) Pers., *Trollius asiaticus* L., *Stellaria media* (L.) Vill s.l., *Ranunculus longicaulis* C.A. Mey. и др. В сообществе, где произрастает ЦП 4, отсутствовал подлесок. Все ценопопуляции расположены в 30–40 км от дорог второстепенного значения. Местность, где проводились наблюдения, находится на высоте от 129 до 176 м над ур. м. с координатами 54°20'–54°23' с.ш. и 84°27'–84°58' в.д.

Анализ возрастных состояний изученных ценопопуляций в окрестностях с. Верх-Ики показал, что все они имеют левосторонний онтогенетический спектр. Причем в ЦП 2, расположенной на склоне южной экспозиции, наблюдается наибольшее число особей молодого прегенеративного периода (68.6 %). Тогда как в ЦП 1, 3, 4 особей этого возрастного периода было меньше на 3–8 %. Все ценопопуляции молодые, переходные, так как старые особи в них составляют от 0.01 до 6.6 %. Причем последних больше отмечено в ЦП 4, которая находилась на северном склоне. По возрастным состояниям наблюдали незначительную изменчивость. Так на северном склоне (ЦП 4) было больше особей виргинильного состояния (54.7 %), на западном – 45.7 % (ЦП 1), южном – 31.4 % (ЦП 2), а на восточном (ЦП 3) в 2 раза меньше. Что касается особей ювенильного возраста, то наоборот их было в 2 раза больше в ЦП 2. Ценопопуляции 1, 2, 4 нормальные, полночленные. Соответственно они являются стабильными и равномерно восполняющими возрастной состав

Таблица 10

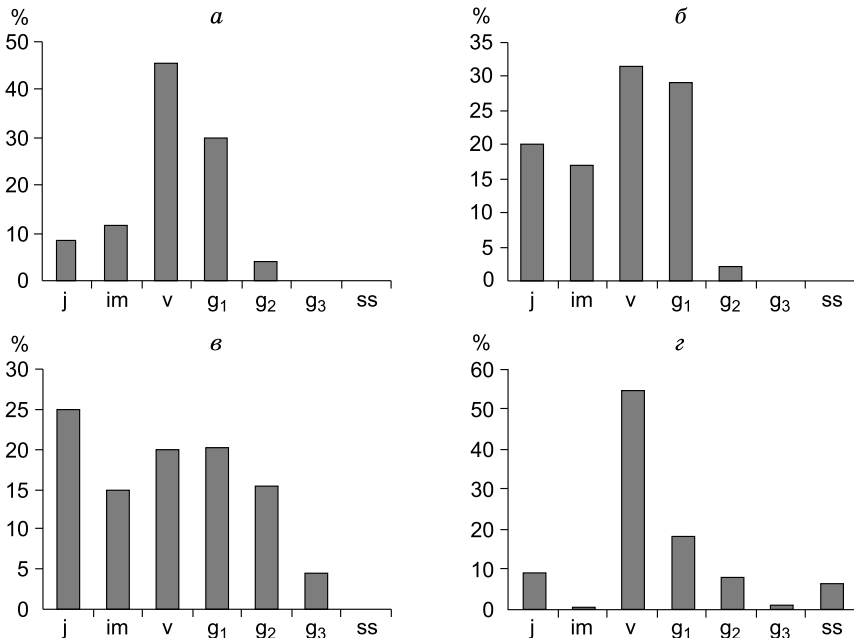
**Онтогенетическая структура ценопопуляций *E. sibiricum* в с. Верх-Ики, %**

Номер ЦП	Возрастное состояние							Период		
	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	V	G	S
1	8.57	11.43	45.71	30.08	4.15	0.05	0.01	65.71	34.28	0.01
2	20.0	17.14	31.42	29.2	2.2	0.03	0.01	68.56	31.43	0.01
3	10.0	13.33	26.67	11.1	5.0	1.56	—*	50.0	16.66	—
4	9.43	0.75	54.72	18.5	8.5	1.46	6.6	64.9	28.5	6.6
*	15.75	6.79	37.96	24.46	5.07	1.48	1.65	60.5	33.45	1.65

Примечание. Прочерк – отсутствие особей данного возрастного состояния или периода.

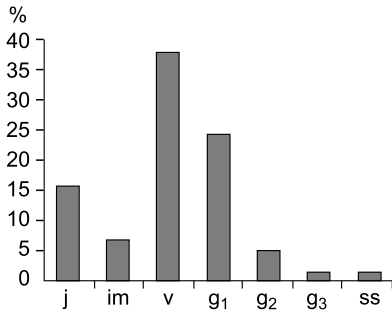
\* Усредненный спектр ценопопуляций.

*E. sibiricum*, ЦП 3 – неполночленная, так как в ней не обнаружены особи субсенильного состояния (табл. 10). Ценопопуляции 1 и 2 левосторонние, с преобладанием особей прегенеративного периода (рис. 49, а, б). В ЦП 3 (см. рис. 49, в) установлено одинаковое число особей виргинильного и молодого генеративного состояний (20–21 %); ЦП 4, расположенная в открытом луговом сообществе, имела в 2 раза больше виргинильных особей, чем генеративных (рис. 49, г). Усредненный онтогенетический спектр ценопопуляций (см.



**Рис. 49.** Возрастной спектр *E. sibiricum* в окрестностях с. Верх-Ики Новосибирской области:

а – ЦП 1, б – ЦП 2, в – ЦП 3, г – ЦП 4.



**Рис. 50.** Усредненный спектр ценопопуляций *E. sibiricum* в окрестностях с. Верх-Ики Новосибирской области.

рис. 50) полночленный, левосторонний, с равномерным распределением особей всех возрастных состояний.

Сравнение онтогенетических спектров ценопопуляций *E. sibiricum* в окрестностях

с. Верх-Ики Маслянинского района Новосибирской области со спектрами в Томской и Кемеровской областях (Седельникова, 2011, 2012, 2013в) показало, что во всех перечисленных регионах он полночленный, и данный вид в ранневесенний период является доминантом эфемероидной синузидии. В Кемеровской области *E. sibiricum* имеет наибольшую численность с центрированным усредненным спектром с обилием особей виргинильного и генеративного состояний. В Томской области усредненный спектр ценопопуляций левосторонний, с обилием особей прегенеративного периода и меньшей численностью генеративных растений. Что касается возрастной структуры ценопопуляций *E. sibiricum* в Маслянинском районе, то они левосторонние, зреющие, с небольшим числом генеративных особей. В Кемеровской области встречаются обильно, Томской – средне, Новосибирской – удовлетворительно.

Таким образом, исследование в Маслянинском районе окрестностей с. Верх-Ики *E. sibiricum* показало, что на северных увлажненных склонах особей прегенеративного состояния в 2–3 раза больше, чем на южных. Усредненный спектр центрированный, переходный; онтогенетический – полночленный, левосторонний, с равномерным распределением особей всех возрастных состояний. В переходной юго-восточной части на границе ареала *E. sibiricum* в Новосибирской области, где вид обитает узколокально, плотность особей в 5–6 раз меньше, чем в ценопопуляциях Кемеровской, и 3–4 раза меньше, чем Томской областях. Отмечено, что плотность особей более выражена в ЦП Кемеровской области. Плотность особей в популяциях Кемеровской и Томской областей значительно варьировала в зависимости от местообитаний, во влажных местах и на склонах оврагов она была в 20–30 раз больше, чем на возвышенных участках. В Кемеровской области плотность особей составляла от 122.7 до 249.9 экз./м<sup>2</sup> (поселки Шерегеш, Каз, Осинники). В Томской – от 17.1 (пос. Заварзино) до 123.4 экз./м<sup>2</sup> (д. Бол. Протопопово) и только в ЦП 12, на северной экспозиции оврага она была 521.1 экз./м<sup>2</sup> (д. Аникино) (табл. 11).

По системе оценки редкости вида в природных популяциях (Красная книга..., 1975) к категории 0 относят исчезающие виды, 1 – находящиеся под угрозой исчезновения, 2 – редкие, 3 – сокращающиеся, 4 – неопределенные. Состояние *E. sibiricum* оценивалось как категория 3 – сокращающийся вид в природных популяциях. Для северной части Казахстана это редкий вид с категорией 2 (Байтенов, 1986). Согласно новой классификации редких видов (Красная книга Алтайского края..., 2006), к категориям отнесены виды: 1 – исчезающие (E), 2 – уязвимые (V), которые сокращают ареал (Va), и виды с огра-

Таблица 11

**Сравнение плотности особей разных возрастных групп  
в Кемеровской и Томской областях, экз./м<sup>2</sup>**

Местонахождение	j	im	V	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	Всего
Осинники	9.4	19.5	120.7	68.9	31.4	–	249.9
Каз	24.7	29.9	128.5	9.5	15.6	1.1	209.3
Шерегеш	9.8	24.9	65.6	20.3	1.05	1.05	122.7
Аникино	29.6	331.1	145.1	14.1	1.1	–	521.1
Заварзино	–	–	8.9	2.2	4.9	1.1	17.1
Бол. Протопопово	–	61.8	51.6	8.5	1.4	–	123.4

ническим ареалом на территории России (Vb), 3 – редкие (R), узколокальные эндемики, 4 – неопределенные (In). Поэтому к. сибирский в пределах ареала можно считать уязвимым видом с ограниченным ареалом на территории России (2 – Vb) и редким узколокальным эндемиком (3 – R).

Анализ возрастной структуры ценопопуляций дает ценную информацию о положении к. сибирского в фитоценозе. В возрастном спектре 22 исследованных нами ценопопуляций *E. sibiricum* присутствовали все возрастные состояния. Сенильных и отмирающих особей не обнаружено в 8 ценопопуляциях. Большинство из них это ценопопуляции с нормальным неполночленным спектром. Они характеризуются особенностями биологии *E. sibiricum*: длительным прегенеративным периодом (5 лет), обильным семенным возобновлением в природных популяциях и слабым вегетативным размножением. Отклонения онтогенетического спектра конкретной ценопопуляции от характерного зависят от эколого-фитоценологических, климатических условий, темпов развития особей, антропогенных факторов. Так, в более мезофитных лесных местообитаниях с березово-осиновым составом и разнотравьем в Кемеровской области (г. Осинники, пос. Тайжина, г. Таштагол, пос. Шерегеш, пгт Каз, поселки Кузедеево, Листвяги) *E. sibiricum* в ранневесенний период проявляет себя как эдификатор лесного сообщества. В таежной зоне Томской области (пос. Заварзино, д. Мал. и Бол. Протопопово) вид представлен особями генеративного состояния (ЦП Заварзино). В целом онтогенетическая структура изученных ценопопуляций представлена 4 типами спектров: левосторонним, реже центрированным, правосторонним и бимодальным. Популяции являются нормальными, неполночленными, реже полночленными. Их можно отнести к молодым и переходным.

Для сохранения редких видов в условиях интродукции создаются искусственные фитоценозы. При создании искусственного ценоза черневой тайги Н.П. Лубягиной (1977, 1980, 1984, 1989) в 1967 г. на территории ЦБС был выбран участок 4.8 га в долине небольшой р. Зырянка с прилегающим к ней южным склоном с расчлененным микрорельефом. Почвенный покров этого участка характеризуется серыми и дерново-подзолистыми почвами супесчаного механического состава (Лубягина, Дьяконова, 1977). Растительность представлена осиново-сосново-березовым лесом, свойственным для всей ле-



**Возрастные и усредненный спектры *E. sibiricum*  
в окрестностях р. Зырянка, %**

Номер площадки	Возрастное состояние, год						Период	
	pl	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	V	G
1	–	40.0	17.5	12.5	17.5	<b>12.5</b>	87.5	<b>12.5</b>
2	–	37.5	27.5	20.0	10.0	5.0	95.0	5.0
3	–	<b>40.5*</b>	10.9	22.5	0.96	0.92	74.86	0.92
4	–	7.6	26.9	<b>26.9</b>	<b>30.7</b>	7.6	92.1	7.6
5	–	36.5	<b>29.09</b>	20.0	10.9	3.6	<b>96.49</b>	3.6
**	–	41.8	5.09	2.2	16.6	5.93	89.17	5.93

*Примечание.* Прочерк – отсутствие особей данного возрастного состояния или периода.

\* Полуужирным шрифтом выделены максимальные значения возрастного состояния и периода.

\*\* Усредненное значение.

состепной части области (Куминова, 1973). Были сделаны посадки древесных растений – *Abies sibirica* Ledeb., *Tilia cordata* Mill., *Pinus sibirica* (Loud) Mayr., а также травянистых растений, среди них был ранневесенний эфемероид *Erythronium sibiricum*, который уже к 1985 г. образовал полночленную популяцию.

В 2015–2016 гг. нами исследован возрастной состав искусственно созданной популяции *E. sibiricum* в пойме р. Зырянка на территории ЦСБС СО РАН, возраст которой около 50 лет (Седельникова, 2017а). Установлено, что ЦП *E. sibiricum* молодая, с преобладанием особей имматурной и виргинильной онтогенетических групп (табл. 12). На пяти опытных площадках преобладали в среднем особи прегенеративного периода (89.17 %). Массовое цветение у особей генеративного периода наблюдали 5 мая. Цветки имели значительную фенотипическую изменчивость по окраске и форме. Начало плодоношения отмечено 31 мая.

В результате многолетних исследований выявлено, что при создании искусственного фитоценоза без нарушения естественного покрова с правильно подобранными микроклиматическими условиями *E. sibiricum* лучше адаптируется и размножается во влажных условиях, чем на открытых участках.

#### 4.4. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПРИРОДЕ И КУЛЬТУРЕ

Исследования к. сибирского в разных эколого-географических зонах показали, что в природе наблюдается фенотипическая изменчивость внешних признаков цветка и его окраски, особенно на границе ареала. Так, Г.В. Скакуновым (1977) отмечено, что наибольшая изменчивость морфологических признаков обнаружена в популяциях, находящихся ближе к экологической и географической границам ареала этого вида. Им установлена морфологическая изменчивость вегетативных и генеративных органов *E. sibiricum* в лесостепной части Ленинск-Кузнецкого и Беловского районов, в смешанном лесу



холмистых предгорий восточного склона Салаирского кряжа, в черневой тайге Кузнецкого Алатау на высоте 1000 м (хр. Поднебесные Зубья). Описано, что в окраске кроющих чешуй луковицы, наряду с чешуями коричневато-сероватого цвета, встречаются луковицы с пурпурово-красными пятнами на верхней чешуе. Наблюдается изменчивость в окраске листа от зеленого до темно-бурого и даже коричневого. Описаны особи, имеющие два генеративных побега. Отмечены особи с 3–5 листьями, расположение которых изменчиво относительно поверхности почвы и может быть очередным или супротивным. Значительная изменчивость найдена в природе по окраске околоцветника – лилово-розовой с разными оттенками. Л.П. Зубкус (1973) высказано предположение, что усиление лиловых оттенков цветка к. сибирского объясняется изменением реакции клеточного сока в более щелочную, а пурпурово-розовых – в кислую.

В окрестностях д. Бол. Протопопово в Томской области встречены единичные белоцветковые формы *E. s. f. albiflora*, что, по мнению Л.П. Зубкуса (1973), имеет как химическое, так и физическое происхождение. В первом случае растения не способны синтезировать антоциан, во втором – что объясняется наличием многочисленных внутренних воздушных полостей в клетках лепестков, содержащих антоциан, которые представляются нам белыми. Луковицы от белоцветковых форм были высажены нами на экспозиции ЦСБС в 1980–1986 гг., некоторое время они цвели, а потом исчезли. Белоцветковая форма была обнаружена еще в 1946 г. на Алтае А.П. Конусовым (по гербарным данным ЦСБС). Позднее *E. s. f. albiflora* была найдена Г.В. Скакуновым (1977). Во время экспедиционных работ в 2010 г. в районе пгт Каз Кемеровской области белоцветковая форма была обнаружена вблизи ЛЭП д-ром биол. наук О.Ю. Васильевой. Встречены формы с трехцветными лепестками – основание бледно-желтое, поперечная полоса фиолетовая, верхняя часть нежно-лиловая, почти голубая.

В условиях лесостепной зоны Западной Сибири исследованы особи из естественных местообитаний: 1 – Томской (окрестности деревень Бол. и Мал. Протопопово, Аникино, пос. Заварзино), 2 – Кемеровской (поселки Листвяги, г. Осинники, Тайжина, Каз, Шерегеш), 3 – Новосибирской (с. Верх-Ики, вдоль р. Зырянка в окрестностях ЦСБС) областей, 4 – Горного Алтая (села Турочак, Камлак). Выявлено разнообразие окраски и формы цветка у растений из разных популяций. Образцы из Полярно-альпийского ботанического сада (г. Кировск) в условиях Новосибирска цветут на 8–12 дней позднее по сравнению с особями из томской, новосибирской и новокузнецкой популяций. Нами описаны формы рыльца: от трех- до шестираздельного, с короткими и длинными лопастями (рис. 51, а). Форма долей околоцветника с заостренной и овальной верхушкой: овально-продолговатая, с расширением в средней либо нижней части; продолговато-коническая; узкоконическая (см. рис. 51, б). Форма пятна: зубчатая, линейная, копьевидно-зубчатая, копьевидно-дугообразная, серповидная, ромбовидная. Пятно расположено в 1/3 части от основания лепестка разной тональности – от светло- до темно-вишневого, со светло-зеленой, белой, желтой штриховкой. Форма цветка: цикламеновидная с широкими, сред-

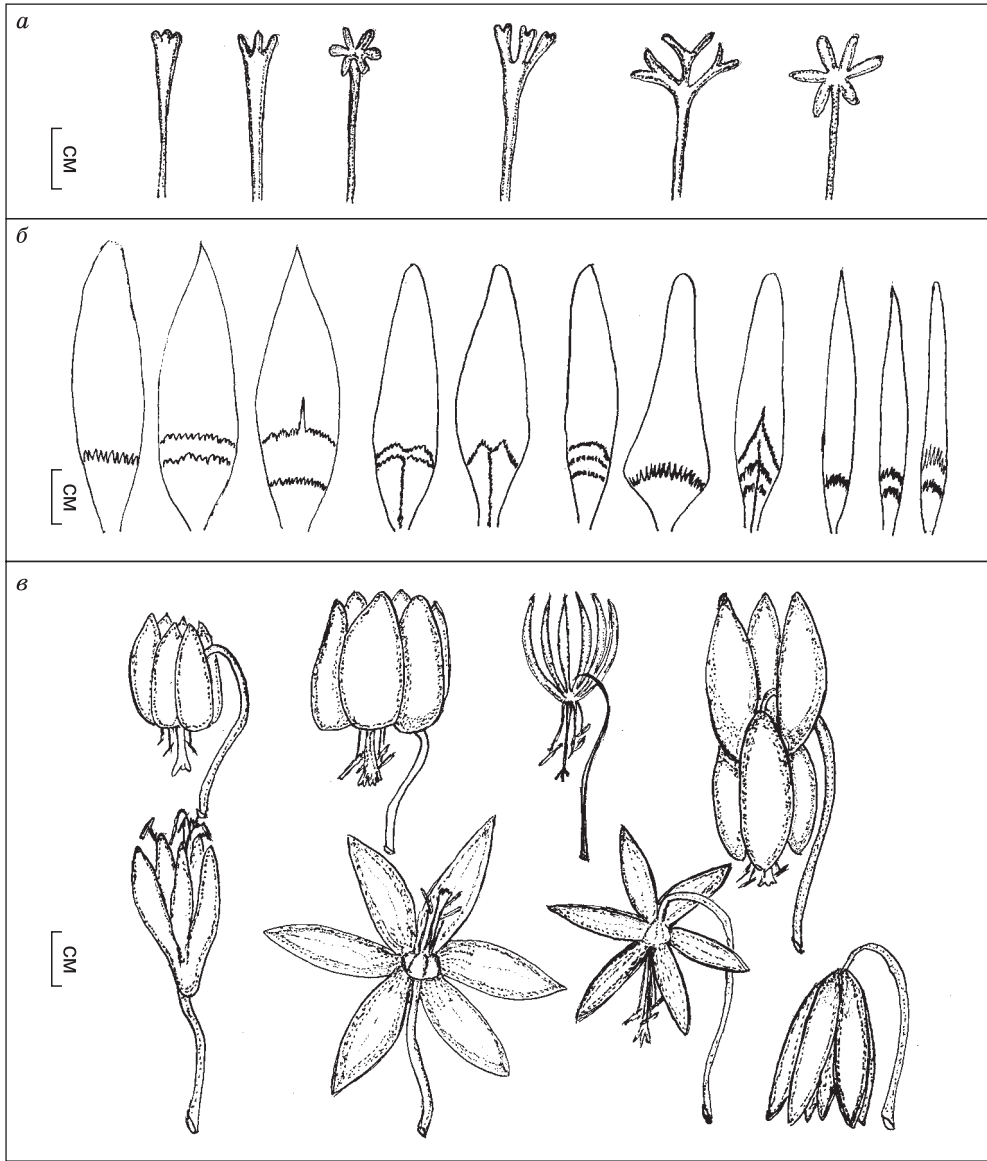


Рис. 51. Фенотипическая изменчивость *E. sibiricum*: а-в – см. в тексте.

ними и узкими лепестками и долями околоцветника, отогнутыми поочередно вверх и вниз; чашевидная и лилиевидная с лепестками, направленными у одних цветков вверх, у других – вниз; поникающая и непоникающая, тюльпановидная, махровая, узко- и широколепестковая (см. рис. 51, в). Относительно формы долей околоцветника мы предполагаем о возможности махровых форм цветка. Две из них – тюльпановидная и галантусовидная – Г.В. Скакуновым были найдены в природе в 1960–1975 гг.



**Рис. 52.** Изменчивость формы и окраски пятна у интродуцентов: а-в – см. в тексте.

Отмечена фенотипическая изменчивость по окраске и форме цветка, форме пятна и долей околоцветника (рис. 52) как в естественных местообитаниях, так и в условиях интродукции (Седельникова, 2015, 2018). Нами описаны цветки с малиновой, светло-, темно-малиновой, бордовой, розовой, лилово-розовой, светло-розовой, фиолетово-розовой с различными оттенками окраской (рис. 53). В природе встречаются белоцветковые формы. Отмечены цветки с поникающим или непоникающим околоцветником. Введение в культуру этого вида дает возможность для отбора, селекционных исследований и использования современных методов биотехнологии для создания новых форм методом *in vitro*.



**Рис. 53.** Кандык сибирский из разных местообитаний:

*а* – Томская обл., д. Бол и Мал. Протопопово; *б* – Томская обл., д. Аникино; *в* – Горный Алтай, с. Акташ; *г* – Кемеровская обл., г. Таштагол; *д* – Кемеровская обл., пгт Каз; *жс* – Новосибирская обл., с. Верх-Ики.



## ОСОБЕННОСТИ ВОЗДЕЛЫВАНИЯ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

---

Кандык сибирский – перспективное ранневесеннее, морозоустойчивое декоративное растение, один из наиболее ранних медоносов в Сибири. Луковицы имеют пищевую ценность и используются в народной медицине.

**Научные и народные названия.** Кандык – *Scandix cerefolium* (Преображенский, 1959), по П.С. Палласу – эритрониум (от греч. *erythros* – красный, по окраске цветка). У некоторых народностей отдельные виды называли: *Kandik* (чеш.), *Violette, erythronier* (фр.), зуб-трава, гадючий язык, лиловый собачий зуб (англ.), собачий зуб, зуб-лилия (нем.). На Алтае – кровяница, гнилые корни, в Киргизии – бэк, Татарстане – бесс, России – собачки, собачий клык (Бугачев, 2010).

**Народная медицина и косметология.** Согласно сведениям народной медицины, луковицы к. сибирского издавна употребляют в пищу в сыром и вареном виде. Они содержат слизь, жирные кислоты, ализатические спирты, около 51 % крахмала, 5 % белка и 9.5 % глюкозы. Их можно использовать в пищу весной и поздней осенью. Алтайцы готовят из них маринады и приправы к овощным и мясным блюдам, жители Кемеровской области – опьяняющий напиток, заменитель пива. Высокое содержание крахмала и глюкозы позволяет местным жителям сушеные луковицы употреблять в пищу как конфеты, свежие помогают при малокровии, упадке сил, заживлении язв, лечении коллик, эпилепсии и для рассасывания опухолей (Иллюстрированная энциклопедия..., 2009). Высушенные луковицы в зимнее время хорошо поднимают тонус: одну столовую ложку заваривают кипятком (0.5 литра) и пьют 3 раза в день до еды. Мед, собранный с цветков к. сибирского, используют при лечении печени (гепатит), панкреатита, он благотворно влияет на работу желудочно-кишечного тракта, помогает при простуде, укрепляет иммунную и сердечно-сосудистую систему. В косметологии крем из него хорошо влияет на кожу, угревую сыпь, благотворен в качестве борьбы с лихорадкой. Выкопка луковиц и их заготовка грозят массовому уничтожению вида.

**Декоративное применение.** С середины 50-х годов прошлого века к. сибирский был рекомендован для озеленения городов и сел Сибири. Однако повсеместного его использования пока нет. Среди цветоводов-любителей он вызывает большой интерес, и каждый из них желает иметь это растение на своем приусадебном участке. Мы рекомендуем использовать его для оформления ранней весной цветников с другими ранневесенниками: мышинным гиацинтом (мускари), пролеской, хионодоксой, крокусами, подснежником, белоцветником. Очень хорош к. сибирский для оформления каменистых горок и рокариев. Декоративность ему придают не только малиновые цветки, но и листья, которые ранней весной имеют контрастные антоциановые пятна на листовой поверхности. Окраска листа может варьировать от светло- до



темно-зеленой. Хороши кандыки среди газона под пологом древесных растений. Его куртины очень привлекательны вдоль искусственных ручейков и на лужайках.

**Селекция.** Как показал опыт отечественных любителей-селекционеров, у к. сибирского есть сорта, которые в основном принадлежат частным коллекциям. Известны сорта к. сибирского, полученные селекционером Г.В. Скакуновым: 'Белый царь' – чисто-белый с малиновым центром, окантованным красноватыми точками, цветок чалмовидной формы, лист ярко-зеленый; 'Белый клык' – чисто-белый с желтоватым центром, цветок крупный – до 6 см в диаметре, лист зеленый; 'Люцина' – светло-малиновый с малиновым ободком; 'Ольга' – сиреневато-розовый, покрытый темно-розовыми точками с белой окантовкой долей, лист буро-зеленый с зеленой полоской по краям. Эти сорта *E. sibiricum* в условиях Сибири цветут с 12 апреля по 6 мая. Известен сорт, полученный американскими селекционерами, – 'Blednolicii'. В европейской части России селекционером Е. Климовым выведены два сорта: 'Гармония' – розовый, к основанию белый, центр светло-желтый, окантованный красными точками, лист буро-зеленый, позднее его окраска становится темно-зеленой; 'Алый' – ярко-малиновый, с чисто-белым пятном в виде кольца и малиновыми точками, к центру желтоватый, листья бурые с зеленоватым краем, на вершине они зеленые. Цветут с 23 апреля по 4 мая. По последним сведениям (Баранова, 2013, с. 190), выделен гибридный вид – Эритрониум гибридный (*E. hybridum hort.*). Его цветки лососево-розовые, коричневые у основания, с широколанцетными листьями с бурыми пятнами. По литературным данным известны сорта некоторых видов: к. калифорнийского – cv. 'Pagoda', cv. 'White Beauty', к. европейского – культивары: 'Snow Flake', 'Perfection', 'Rose Queen'\*.

Введение в культуру к. сибирского дает новые возможности для селекционных исследований и ускоренного размножения этого вида *in vitro*. На наш взгляд, приемы биотехнологии значительно сократят длительность прегенеративного периода, который в условиях природы и культуры довольно длительный и при семенном выращивании составляет 5 лет. Разработка сред для эксплантов из соматических тканей луковиц и органов цветка значительно повысит коэффициент вегетативного размножения луковиц, что обеспечит более широкое использование этой культуры в практике декоративного цветоводства. Особенно значимо и необходимо исследование этого редкого сибирского вида для сохранения его *ex situ* нашим потомкам и создания новых форм со скрытыми рецессивными признаками, такими как махровость, двуцветность, которые встречаются в гомологическом ряду признаков рода *Erythronium*.

**Выгонка.** Кандык сибирский можно выращивать к зимне-весенним праздникам в домашний условиях и в теплице. Для выгонки необходимо использовать крупные луковицы. Их выкапывают в начале сентября, в течение недели держат в тепле при температуре 15–20 °С. Далее высаживают в плошки или ящики на глубину 10–15 см, поливают и ставят в холодное место при температуре +3...+5 °С. При таком режиме они находятся с октября по декабрь. Для выгонки к Новому году, к 23 февраля или 8 марта луковицы достают из холодильника за 15–20 дней, ставят в теплое и светлое место, поливают. Рас-

\* Официально зарегистрировано 15 сортов (The Plant List, 2013).

тения быстро трогаются в рост, сначала появляется лист, затем цветок. Лучше использовать цветочные горшки, и вместе с кандыком можно вырастить на выгонку крокус, мускари, хионодоксу. Продолжительность цветения такого букета 10–15 дней.

**Аранжировка.** Использование к. сибирского в живых букетах на выставках и экспозициях ранней весной приносит много радости нашим цветоводам. Всплеск эмоций всегда вдохновляет людей разных поколений, особенно после суровых сибирских зим. Нами ранее организовывались выставки ранневесенников в некоторых институтах СО РАН и Доме ученых Академгородка (рис. 54), где посетители разного возраста проявляли повышенный интерес к ним, в том числе и к. сибирскому. В настоящее время очень популярно составление



Рис. 54. Композиции из кандыка сибирского с хионодоксой, пролеской, мускари.



сухих букетов и оформление цветочных панно из них. Цветки к. сибирского прекрасно сохраняют окраску при естественной сушке и под прессом. Возможность их применения в ручном рукоделии бесценна.

**Отношение к экологическим факторам.** Кандык сибирский по происхождению мезофит, растение увлажненных местообитаний. Поскольку он эфемероид, цветет и вегетирует ранней весной, когда в почве еще достаточно влаги. Зацветает сразу из-под снега, переносит возвратные весенние заморозки. При его выращивании желательно использовать влажные тенистые места, но не низинные, где ранней весной скапливается много влаги.

Кандык растет на разных почвах, от слабоподзоленных до черноземов, даже обитает на суглинистых. Однако в условиях культуры он хорошо разбивается на богатых гумусом почвах. Поэтому во время посадки в почву необходимо внести торф или перегной.

**Приемы выращивания.** Во время вегетации, цветения и летнего покоя луковиц необходимо рыхление почвы, особенно почв суглинистых, для обеспечения их хорошей аэрацией. Внесение удобрений желательно после отцветания (июнь) и осенью (сентябрь), перед уходом растения в зимний покой.

Обычно рекомендуем использовать комплексное удобрение – аммиачная селитра : калийная соль : суперфосфат в отношении 1:1:2 (июнь) и 1:2:3 (сентябрь), 15–20 г на 1 м<sup>2</sup>, что способствует хорошему формированию луковиц и улучшает их устойчивость во время зимовки. Полив, как правило, летом проводят только в достаточно сухой вегетационный период, но обильно в июле–августе 2–3 раза в месяц. В этот период идет закладка и формирование генеративных органов, поэтому полив и подкормка необходимы. Отмечено, что луковицы в сухие летние вегетационные периоды при неглубоком залегании в почве иногда не формируют генеративные органы.

Растения можно выращивать на одном месте в течение 10 лет и более. Выкопку луковиц для пересадки на другое место желательно осуществить во второй–третьей декадах июня. В этот период уже сформированы семена, лист начинает желтеть. Выкапывать лучше с надземной массой. Дать растениям подсохнуть в тенистом месте в течение 7–10 дней. Луковицы можно высаживать в первой–второй декадах июля. Почву предварительно перекопать, внести перегной или удобрения. Высаживать их желательно на глубину 10–15 см в зависимости от размера; луковицы небольших размеров – на глубину 5–8 см. После посадки почву нужно хорошо полить водой и замульчировать опилками или опавшей листовой подстилкой. Посадку луковиц можно проводить произвольно: в лунки по несколько штук для создания куртин, в рядки на расстоянии от 5 до 10 см, зигзагами или волнами в зависимости от композиции цветника. Под древесно-кустарниковыми породами также высаживают ранневесенники, но в 2–3 м от главного ствола. Лучше возделывать в тенистых, чем на солнечных и открытых местах.

**Болезни и вредители.** Кандык сибирский – устойчивое к болезням и вредителям растение. Среди болезней на луковицах встречается фузариозная гниль (*Fusarium oxysporum* Schl.). Поэтому их нельзя выращивать в низких местах и на тяжелых глинистых почвах. Среди вредителей отмечены личинки майского жука и проволочника. Луковицы также поедаются кротами. Меры борьбы в условиях приусадебных участков однотипны – обработка и уход, не



**Рис. 55.** Бурая ржавчина на листьях в период плодоношения.



допускающие сильного задержания почв. На листьях в период влажных и холодных вёсен наблюдается проявление бурой ржавчины (рис. 55).

**Лимитирующие факторы.**

Хозяйственная деятельность человека, освоение новых земель, вырубка и раскорчевка леса, строительство новых автомагистралей наносят значительный ущерб численности к. сибирского. Сбор цветов на букеты ранней весной и выкопка луковиц также снижают семенную продуктивность и вегетативное размножение. Если обилие цветения позволяет в некоторых местообитаниях Кемеровской и Томской областей относить *E. sibiricum* к статусу 3 как редкий вид (рис. 56), то в Новосибирской области, на Алтае, в Красноярском крае он причислен к уязвимому виду со статусом 2 и 2 (U), а в Хакасии и Северо-Восточном Казахстане – к исчезающему (статус 1). Требуется охраны и сохранения в заповедных зонах и ботанических садах.



**Рис. 56.** Кандык сибирский в природных популяциях Кемеровской (а) и Томской (б) областей.



---

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

---

В Сибири, ранней весной  
Зацветает кандык лесной.  
Первая радость и жизнь после сна,  
Малиновым полем бурлит она!!!

*Л.Л. Седельникова*

Кандык сибирский – эндемик, имеет южно-сибирский ареал в пределах России. Эколого-географические условия сыграли решающую роль в формировании жизненной формы этого вида, ритме развития, распространении, приспособлении к определенным местообитаниям. В результате совершенствовались важные биологические качества, что определило его в группу эфемероидов. Эфемероидность связана с фотосинтетической активностью к. сибирского, способного за короткий период вегетации (1.5–2 мес.) пройти путь от цветения до плодоношения. В летний период относительного покоя при подземном существовании луковицы, в ней формируются зачатки вегетативных и генеративных органов будущего года вегетации. Поэтому как геофит данный вид приспособился не только к перенесению неблагоприятных условий, но и к “подснежному” ритму развития.

Исследование жизненного цикла развития к. сибирского в условиях интродукции способствовало выявлению морфологических признаков разновозрастных семян, которые служат диагнозом возрастного состояния вида в природе. Наличие длительного 5-летнего прегенеративного периода развития связано с особенностями формирования луковицы, туникатная чешуя которой ежегодно возобновляется. Моноподиальное нарастание побега луковицы характерно для особей виргинильного периода и всех его состояний. В генеративный период нарастание побега сменяется на симподиальное. Получены сведения об особенностях формирования побега в различные периоды онтогенеза растений. В генеративный период у к. сибирского закладываются всегда 2 листа и 1 цветок.

Установлено, что луковица как подземный побег с уплощенным стеблем (донцем) с возрастом формирует в базальной части короткое корневище, где закладываются придаточные почки. Выявлено, что луковица развивается двумя путями – из семян и придаточной почки короткого корневища. Тем самым к. сибирский можно рассматривать как растение с луковично-корневищной или корневищно-луковичной биоморфой, достаточно молодой в филогенетическом становлении. Короткое корневище гипогенного происхождения. Луковица служит для вегетативно-генеративного возобновления и размножения.

Анатомическое строение вегетативных органов к. сибирского подтверждает мезофитное происхождение вида. Оно соответствует строению однодольных растений сем. Liliaceae, но имеет индивидуальные черты, определяемые видовыми и возрастными особенностями.

Адаптивные признаки к. сибирского проявляются на морфобиологическом, онтогенетическом, анатомо-биохимическом уровнях. Биологический потенциал приспособления *E. sibiricum* к крайне специфическим условиям выражен в течение всего жизненного цикла развития. Скелетная основа луковицы сведена до минимума. Короткое корневище представляет собой симподий, членики которого являются укороченными междоузлиями побегов луковицы последовательных порядков. Образование корневищно-луковичной биоморфы – результат адаптации вида к условиям существования. Ежегодное формирование побега возобновления за 2 года до надземного развития и дифференциация его конуса нарастания на органы цветка за год до цветения (июль–август) – свидетельство высокой специализации сохранения репродуктивной способности к. сибирского как в холодно умеренных условиях существования, так и более аридных. Динамика накопления вторичных метаболитов связана с годичным циклом формирования вегетативно-генеративных органов к. сибирского и гидротермическими условиями вегетационных периодов.

Кандык сибирский – редкий вид, внесенный в Красную книгу Новосибирской, Томской, Кемеровской областей, Красноярского края, Республики Тыва, Горного Алтая, Казахстана, Алтайского края. Преимущественно лесной мезофит, однако на границе ареала обитает в высокогорьях Алтая, степях Хакасии и Восточного Казахстана. Несмотря на узколокальный ареал, имеет широкую экологическую амплитуду обитания. Ранневесенний медонос, используется как декоративное растение, имеет пищевые свойства, известен в народной медицине при лечении ряда заболеваний.

Знание эколого-географических и анатомо-морфобиологических особенностей способствует сохранению к. сибирского в естественных местообитаниях и культуре, а также его использованию в лесопарках и ландшафтных группах садов и парков, заложенных на естественных массивах, что придаст им сибирский колорит. Автор надеется, что результаты работы позволят расширить сведения о биологии, распространении, использовании к. сибирского.



## ЛИТЕРАТУРА

**Аврорин Н.А.** Декоративные растения для Крайнего Севера / Н.А. Аврорин. – М.: Наука, 1958. – 207 с.

**Александров В.Т.** Анатомия растений: учеб. для вузов. 4-е изд., испр. и доп. / В.Т. Александров. – М.: Высш. школа, 1966. – 430 с.

**Алехин В.В.** Методика полевого изучения растительности и флоры / В.В. Алехин. – М.: Наркомпрос, 1938. – 208 с.

**Амельченко В.П.** Изучение редких и исчезающих растений Томской области в Сибирском ботаническом саду при ТГУ / В.П. Амельченко, Л.А. Малахова, Г.А. Маркова // Тез. докл. 7 Делегатского съезда Всесоюз. бот. о-ва (Донецк, 11–14 мая.). – Л., 1989. – С. 275.

**Артамонов В.И.** Редкие и исчезающие растения. Кн. 1. По страницам Красной книги СССР / В.И. Артамонов. – М.: Агропромиздат, 1989. – 383 с.

**Артюшенко З.Т.** Развитие луковичных и клубнелуковичных растений в связи с их интродукцией / З.Т. Артюшенко // Морфогенез растений. – М.: Изд-во МГУ, 1961. – Т. 2. – С. 154–157.

**Артюшенко З.Т.** Луковичные и клубнелуковичные растения для открытого грунта / З.Т. Артюшенко. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 60 с.

**Артюшенко З.Т.** Амариллисовые (Amarillidaceae Jaume St.-Hilaire) СССР / З.Т. Артюшенко. – Л.: Наука, 1970. – 179 с.

**Артюшенко З.Т.** Ранневесенние декоративные растения природной флоры Советских Карпат / З.Т. Артюшенко, С.С. Харкевич // Бот. журн. – 1956. – Т. 41, вып. 11. – С. 1604–1616.

**Астанкович Л.И.** Накопление флавонолов в монокарпическом побеге кандыка сибирского / Л.И. Астанкович // Интродукция растений Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск: Наука, 1983. – С. 138–143.

**Астанкович Л.И.** К изучению флавоноидов цветков кандыка сибирского *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey) Kryl. / Л.И. Астанкович, В.Г. Минаева // Актуальные вопросы ботанического ресурсосведения в Сибири. – Новосибирск: Наука, 1976. – С. 168–171.

**Байтенов М.С.** В мире редких растений / М.С. Байтенов. – Алма-Ата: Кайнар, 1986. – 176 с.

**Баканова В.В.** Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта / В.В. Баканова. – Киев: Наук. думка, 1984. – 154 с.

**Баранова М.А.** Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений / М.А. Баранова: Долож. на 38-м ежегод. Комаров. чтении, 24 февр. 1986 г. – Л.: Наука, 1990. – 69 с.

**Баранова М.В.** Луковичные растения семейства лилейных / М.А. Баранова. – СПб.: Наука, 1999. – 229 с.

**Баранова М.В.** Многолетние травянистые растения класса однодольные в коллекции открытого грунта ботанического сада Петра Великого БИН РАН / М.В. Баранова. – СПб.: Росток, 2013. – 318 с.

**Березовская Т.П.** О некоторых декоративных растениях дикорастущей флоры / Т.П. Березовская, А.Ф. Чигаева // Бюл. Сиб. бот. сада. – Томск, 1952. – Вып. 3. – С. 54–63.

**Борисова И.В.** Ритмы развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана / И.В. Борисова // Биология и экология целинных растений районов Казахстана: Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. Сер. 3, вып. 17. – М.; Л.: Наука, 1965. – С. 64–99.

**Бородин И.П.** Курс анатомии растений: учебник. 5-е изд., пересмотр, и доп. / И.П. Бородин. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1938. – 312 с.

**Бугачев И.В.** Научные и народные названия растений и грибов: 2-е изд., перераб. и доп. / И.В. Бугачев. – Томск: ТМЛ-Пресс, 2010. – 688 с.

**Верещагин В.И.** Список растений окрестностей Барнаула / В.И. Верещагин // Алт. сб. – Барнаул, 1930. – Т. 12. – С. 30–57.

**Верещагин В.И.** Полезные растения Западной Сибири / В.И. Верещагин, К.А. Соболевская, А.И. Якубова. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. – 663 с.

**Верещагина И.В.** Грунтовое цветоводство на Алтае / И.В. Верещагина. – Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1960. – 111 с.

**Верещагина И.В.** Цветы в Сибири / И.В. Верещагина. – Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1972. – 295 с.

**Верещагина И.В.** Зеленое чудо Алтая: Книга о редких и исчезающих растениях Алтайского края / И.В. Верещагина. – Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1983. – 153 с.

**Власова Н.В.** Agaseae–Orhidaseae / Н.В. Власова // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1987. – Т. 4. – С. 103, 199.

**Ворошилов В.Н.** Ритм развития у растений / В.Н. Ворошилов. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – 136 с.

**Гамалей Ю.Ф.** Флорема листа / Ю.Ф. Гамалей. – Л.: Наука, 1990. – 143 с.

**Головкин Б.Н.** Интродукция луковичных растений в условиях Субарктики / Б.Н. Головкин // Переселение растений на Полярный Север. – Л.: Наука, 1967. – Ч. 2. – С. 220–243.

**Государственная фармакопея СССР** / под ред. чл. кор. М.Д. Мошковского. – М.: Медицина, 1987. – Вып. 1. – С. 286–287.

**Гроссгейм А.А.** Анализ флоры Кавказа / А.А. Гроссгейм. – Баку: Изд-во АН АзССР, 1936. – 260 с.

**Гудошников С.В.** Использование для озеленения дикорастущей флоры окрестностей Томска / С.В. Гудошников // Растительные ресурсы Сибири, Урала и Дальнего Востока. – Новосибирск, 1965. – С. 370–377.

**Декоративные** травянистые растения для открытого грунта (Liliaceae–Zingiberaceae) / под ред. Н.А. Аврорина. – Л.: Наука, 1977. – Т. 2. – 458 с.

**Денисова Л.В.** Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР / Л.В. Денисова, Л.В. Заугольнова, С.В. Никитина. – М.: Наука, 1986. – 34 с.

**Доспехов В.А.** Методика полевого опыта / В.А. Доспехов. – М.: Колос, 1979. – 416 с.

**Дьяконова А.А.** Водный режим почвы и метеорологические условия ЦСБС / А.А. Дьяконова, А.П. Киселева // Новые и полезные растения Сибири (интродукция и акклиматизация). – Новосибирск: Наука, 1965. – С. 190–204.

**Ерохин Н.Д.** Приусадебное цветоводство / Н.Д. Ерохин. – Кострома: Костром. кн. изд-во, 1961. – 256 с.

**Животовский Л.А.** Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация ценопопуляций / Л.А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.

**Жизненный** цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. – 1950. – Сер. 3, Геоботаника, вып. 6. – С. 7–197.



**Жмылев П.Ю.** Основные термины и понятия современной биоморфологии растений / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпущина. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – 147 с.

**Заугольнова Л.Б.** Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга / Л.Б. Заугольнова: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб., 1994. – 70 с.

**Захаревич С.В.** К методике описания эпидермиса листа / С.В. Захаревич // Вестн. Ленингр. ун-та. – 1954. – Т. 4. – С. 65–75.

**Захарьева О.И.** Хромосомные числа некоторых дикорастущих видов цветковых растений Средней Азии / О.И. Захарьева, Л.М. Макушенко // Докл. АН ТаджССР. – 1968. – Т. 11, № 11. – С. 72–75.

**Зернов А.С.** Растения российского Западного Кавказа / А.С. Зернов. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. – 448 с.

**Зубкус Л.П.** Некоторые особенности роста и развития кандыка сибирского – *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. в природе / Л.П. Зубкус // Труды Бот. сада ЗСФ АН СССР. – 1956. – Вып. 1. – С. 33–38.

**Зубкус Л.П.** Об особенностях прорастания пыльцы кандыка сибирского / Л.П. Зубкус // Бюл. ГБС. – 1957. – Вып. 27. – С. 81–85.

**Зубкус Л.П.** Декоративные растения / Л.П. Зубкус // Растительные богатства Новосибирской области. – Новосибирск, 1961. – С. 161–162.

**Зубкус Л.П.** Дикорастущие травянистые растения Западной Сибири, пути их изучения и введения в культуру / Л.П. Зубкус // Растительные ресурсы Сибири, Урала и Дальнего Востока. – Новосибирск, 1965. – С. 359–364.

**Зубкус Л.П.** Декоративные качества и формирование цветка кандыка сибирского / Л.П. Зубкус // Интродукция декоративных растений для цветников и газонов Сибири. – Новосибирск, 1968а. – С. 205–210.

**Зубкус Л.П.** Кандык сибирский в Западной Сибири / Л.П. Зубкус // Совещание по вопросам изучения освоения растительных ресурсов СССР. – Новосибирск, 1968б. – С. 306–307.

**Зубкус Л.П.** Изучение особенностей формирования отдельных органов растения как путь к разработке научных основ преодоления биологических барьеров при интродукции (на примере кандыка сибирского) / Л.П. Зубкус // Ритм роста и развития интродуцентов. – М., 1973. – С. 42–43.

**Зубкус Л.П.** Формирование коробочки и динамика накопления азота и фосфора в отдельных органах кандыка сибирского / Л.П. Зубкус, Л.И. Астанкович // Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства. – Новосибирск, 1972. – С. 188–194.

**Зубкус Л.П.** Кандык сибирский – *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. / Л.П. Зубкус, Л.И. Астанкович // Биология растений, нуждающихся в охране. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 27–45.

**Зубкус Л.П.** Анатомо-морфологические особенности ювенильно-виргинильных растений кандыка сибирского / Л.П. Зубкус, Л.Л. Седельникова // Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 55–72.

**Зубкус Л.П.** Итоги и пути изучения дикорастущих декоративных растений Сибири / Л.П. Зубкус, К.А. Соболевская // Совещание по вопросам изучения и освоения растительных ресурсов СССР. – Новосибирск, 1968. – С. 298–299.

**Иващенко А.** Тюльпаны и другие луковичные Казахстана / А. Иващенко. – Алматы: Две столицы, 2005. – 191 с.

**Ильин В.Б.** Биогеохимия и агрохимия микроэлементов в южной части Западной Сибири / В.Б. Ильин. – Новосибирск: Наука, 1973. – 389 с.

**Иллюстрированная** энциклопедия растительного мира Сибири / под ред. В.П. Седельникова. – Новосибирск: Арта, 2009. – 387 с.

- Имс А.** Морфология цветковых растений / А. Имс. – М.: Мир, 1964. – 497 с.
- Имс А. Дж.** Введение в анатомию растений / А. Дж. Имс, А. Г. Мак-Даниэльс. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. – 332 с.
- Киселева А. П.** Некоторые особенности метеорологических условий в районе ЦСБС СО АН СССР за 1968–1971 гг. / А. П. Киселева, Л. П. Свидрицкая // Изменчивость, формообразование и устойчивость пищевых растений при интродукции. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 130–141.
- Киселева А. В.** Биологически активные вещества лекарственных растений Южной Сибири / А. В. Киселева, Т. А. Волхонская, В. Е. Киселев. – Новосибирск: Наука, 1991. – 135 с.
- Клышев Л. К.** Флавоноиды растений / Л. К. Клышев, В. А. Бандюкова, Л. С. Алюкина. – Алма-Ата: Наука. КазССР, 1978. – 218 с.
- Конспект флоры Азиатской России. Сосудистые растения** / под ред. К. С. Байкова. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 619 с.
- Конспект флоры Сибири. Сосудистые растения** / под ред. К. С. Байкова. – Новосибирск: Наука, 2005. – 361 с.
- Коряк А. Д.** Биология развития кандыка сибирского / А. Д. Коряк // Изв. Алт. отделения Всесоюз. геогр. о-ва. – 1969. – Вып. 9. – С. 126–130.
- Кошурникова Н. М.** Пробуждение природы (Первые весенние экскурсии в природу). Березово-осиновый лес в окрестностях местечка Степановка / Н. М. Кошурникова // Весенние ботанические экскурсии в окрестностях города Томска. – Томск, 1929. – С. 12–30.
- Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений** / под ред. Р. В. Камелина, А. И. Шмакова. – Барнаул: ОАО “ИПП “Алтай”, 2006. – Т. 1. – 262 с.
- Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране** / под ред. А. Тахтаджяна. – Л.: Наука, 1975. – 202 с.
- Красная книга Казахской ССР** / под ред. акад. Б. А. Быкова. – Алма-Ата: Наука. КазССР, 1981. – Т. 2. – 262 с.
- Красная книга Кемеровской области. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2-е изд., перераб. и доп.** / под ред. д. б. н. А. Н. Куприянова. – Кемерово: Азия принт, 2012. – 206 с.
- Красная книга Красноярского края: В 2 т. Т. 2. Редкие находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов** / под ред. Н. В. Степанова. – Красноярск: Изд-во Сиб. фед. ун-та, 2012. – 572 с.
- Красная книга Новосибирской области** / под ред. З. И. Гладковой, В. М. Доронькина. – Новосибирск: Наука, 1998. – 143 с.
- Красная книга. Редкие, исчезающие растения и животные, нуждающиеся в охране** / под ред. д. б. н. А. Н. Куприянова. – Кемерово: КРЭОО “Ибрис”, 2011. – Вып. 2. – 140 с.
- Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы** / под ред. В. Д. Голованова и др. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 854 с.
- Красная книга Республики Хакасия. Редкие и исчезающие виды растений и грибов** / под ред. к. б. н. Е. С. Анкипович. – Новосибирск: Наука, 2012. – 287 с.
- Красная книга Томской области** / под ред. д. б. н., проф. А. С. Ревушкина. – Томск: Печат. мануфактура, 2013. – 501 с.
- Крашенинников И. М.** Род *Erythronium* / И. М. Крашенинников // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – Т. 4. – С. 364–365.
- Крылов П. Н.** Флора Западной Сибири / П. Н. Крылов. – Томск, 1929. – Вып. III. – С. 641–642.



**Крылова И.Л.** Об эволюции морфологических структур и ритмов развития эфемероидов / И.Л. Крылова // Материалы 5-го Моск. совещ. по филогении растений. – М.: Наука, 1976. – С. 83–84.

**Крылова И.Л.** Морфологические структуры и возможные пути прохождения эфемероидов / И.Л. Крылова, Н.Б. Беянина // Филогения высших растений. – М.: Наука, 1985. – С. 77–79.

**Крылова И.Л.** О связи морфологических структур и ритмов развития эфемероидов / И.Л. Крылова, Н.Б. Беянина // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1995. – Т. 100, вып. 6. – С. 54–60.

**Крюков А.С.** Горно-Алтайская автономная область / А.С. Крюков. – Горно-Алтайск, 1963. – 120 с.

**Куклина А.Г.** Биологические особенности кандыка сибирского / А.Г. Куклина // Охрана среды и рациональное использование растительных ресурсов. – М.: Наука, 1976. – С. 53–54.

**Кукушкина Т.А.** Манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.) как источник лекарственных средств / Т.А. Кукушкина, А.А. Зыков, Л.А. Обухова // Актуальные проблемы создания новых лекарственных препаратов природного происхождения: материалы VII Междунар. съезда. – СПб., 2003. – С. 64–69.

**Куминова А.В.** Растительность Кемеровской области: Ботанико-географическое районирование / А.В. Куминова. – Новосибирск: Полиграфиздат: ОГИЗ, 1950. – 167 с.

**Куминова А.В.** Формирование геоботанических комплексов на стыке подтаежных и лесостепных районов Приобья // Растительность Приобья и ее хозяйственное использование. – Новосибирск: Наука, 1973. – С. 79–97.

**Куперман Ф.М.** Единство онтогенетического морфогенеза (правила органогенеза) побегов покрытосеменных растений / Ф.М. Куперман // Экспериментальный морфогенез цветковых растений. – М., 1972. – С. 24–29.

**Куперман Ф.М.** Морфофизиология растений / Ф.М. Куперман. – 3-е изд., доп. – М.: Высш. шк., 1977. – 288 с.

**Лапина Е.С.** Декоративные качества и содержание хлорофилла в листьях кандыка сибирского / Е.С. Лапина // Растения природной флоры для зеленого строительства. – Новосибирск, 1972. – С. 194–198.

**Лубягина Н.П.** Ритмы развития эфемероидов черневой тайги Кузнецкого Алатау в связи с интродукцией / Н.П. Лубягина // Ритм роста и развитие интродуцентов: тез. Всесоюз. совещ. – М.: Изд-во АН СССР, 1973. – С. 73–76.

**Лубягина Н.П.** К биологии прорастания семян кандыка сибирского и лука низкого / Н.П. Лубягина // Бюл. ГБС. – 1974. – Вып. 91. – С. 72–74.

**Лубягина Н.П.** Развитие эфемероидов в черневой тайге Кузнецкого Алатау и в условиях интродукции / Н.П. Лубягина // Бюл. ГБС. – 1977. – Вып. 103. – С. 51–84.

**Лубягина Н.П.** Интродукция неморальных реликтов черневой тайги в искусственно создаваемый ценоз, как один из путей их сохранения / Н.П. Лубягина: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1980. – 18 с.

**Лубягина Н.П.** Изучение популяций эфемероидов черневой тайги в связи с их охраной и интродукцией в искусственный ценоз / Н.П. Лубягина // Бюл. ГБС. – 1984. – Вып. 131. – С. 82–86.

**Лубягина Н.П.** Создание искусственных растительных сообществ // Бюл. ГБС. – 1989. – Вып. 152. – С. 3–8.

**Лучник З.И.** Декоративные растения Горного Алтая / З.И. Лучник. – М.: Сельхозиздат, 1951. – 223 с.

**Маркова Л.Г.** Развитие зародыша у некоторых весенних геоэфемероидов / Л.Г. Маркова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1957. – Т. LXII (1). – С. 65–71.



**Мартьянов Н.М.** Флора южного Енисея / Н.М. Мартьянов. – Минусинск, 1923. – 184 с.

**Мартьянов Н.М.** Материалы для флоры Минусинского края / Н.М. Мартьянов: тр. О-ва естеств. при Казан. ун-те. – 1932. – Т. 11, вып. 3. – 184 с.

**Методические** указания по семеноведению интродуцентов / под ред. В.Ф. Войтенко, Л.Л. Еременко, Р.Е. Левиной и др. – М.: Наука, 1980. – 64 с.

**Методические** указания по химико-технологическому сортоиспытанию овощных, плодовых и ягодных культур для консервной промышленности / В.Я. Бородова, Э.С. Горенков, О.А. Ключева и др. – М., 1993. – С. 64–65.

**Методы** биохимического исследования растений / А.И. Ермаков, В.В. Арасимович, Н.П. Ярош и др. – Л., 1987. – 429 с.

**Методы** определения всхожести // Семена и посадочный материал сельскохозяйственных культур. – М.: Изд-во стандартов, 1977. – С. 266–280.

**Мирославов Е.А.** Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений / Е.А. Мирославов. – Л.: Наука, 1974. – 120 с.

**Мордак Е.В.** Семейство Лилейные (Liliaceae) / Е.В. Мордак // Жизнь растений. – М., 1982. – Т. VI. – С. 72–91.

**Наумов Н.А.** Основы ботанической микротехники / Н.А. Наумов, В.И. Козлов. – М.: Сов. наука, 1954. – 312 с.

**Николаева М.Г.** Справочник по проращиванию семян / М.Г. Николаева, В.Н. Разумова, В.Н. Гладкова. – Л.: Наука, 1985. – 347 с.

**Одум Ю.** Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.

**Паушева З.П.** Практикум по цитологии растений / З.П. Паушева. – М.: Колос, 1974. – 288 с.

**Петрова Т.Ф.** Изменение основных частей семязачки при развитии семени у некоторых представителей Lilioideae / Т.Ф. Петрова // Бот. журн. – 1967. – Т. 52, № 8. – С. 1187–1193.

**Петрова Т.Ф.** Цитозембриологические исследования Lilioideae / Т.Ф. Петрова: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1968. – 16 с.

**Петрова Т.Ф.** Метод приготовления тотальных эмбриологических препаратов эндосперма / Т.Ф. Петрова // Бот. журн. – 1970. – Т. 55, № 11. – С. 1662–1665.

**Поддубная-Арнольди В.А.** Цитозембриология покрытосеменных растений / В.А. Поддубная-Арнольди. – М.: Наука, 1976. – 507 с.

**Полетико О.М.** Декоративные травянистые растения открытого грунта / О.М. Полетико, А.П. Мишенкова. – Л.: Наука, 1967. – 207 с.

**Положий А.В.** Эколого-географический анализ некоторых дикорастущих декоративных видов растений, взятых для зонального испытания / А.В. Положий, В.П. Горкина // Растения природной флоры для зеленого строительства. – Новосибирск, 1972. – С. 21–26.

**Попов М.Г.** Флора Средней Сибири / М.Г. Попов. – М.; Л., 1959. – Т. 2. – 368 с.

**Попов М.Г.** Основы флорогенетики / М.Г. Попов. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 135 с.

**Преображенский А.Г.** Этимологический словарь русского языка / А.Г. Преображенский. – М.: ГИС. – 1959. – 255 с. Репродуцировано с выпусков 1910–1914 гг. и выпуска 1949 г.

**Прозина М.Н.** Ботаническая микротехника / М.Н. Прозина. – М.: Высш. шк., 1960. – 191 с.

**Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. БИН АН СССР. – М.; Л., 1950. – Сер. 3, вып. 6. – С. 71–111.

**Растения** Красной книги России в коллекциях ботанических садов и дендрариев / под ред. А.С. Демидова. – М.: ГБС РАН; Тула: ИПП “Гриф и К”, 2005. – 143 с.



**Редкие** и исчезающие растения Сибири / под ред. Л.И. Малышева, К.А. Соболевской. – Новосибирск: Наука, 1980. – 223 с.

**Романов И.Д.** Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. I. Виды рода *Rhinopetalum* и *Erythronium sibiricum* / И.Д. Романов // Цитология. – 1963. – Т. 5, № 6. – С. 623–629.

**Сапожников В.В.** По Алтаю. Дневник путешествия 1895 года / В.В. Сапожников. – Томск: Паровая типо-лит. П.И. Макушина, 1897. – [8], VIII. – 127 с.

**Сапожников В.В.** Монгольский Алтай в истоках Иртыша и Кобдо / В.В. Сапожников: Путешествия 1905–1909 гг. – Томск: Типо-литография т-ва печатного дела, 1911. – 408 с.

**Сапожников В.В.** По русскому и Монгольскому Алтаю / В.В. Сапожников. – М.: Географиз, 1949. – 579 с.

**Седельникова Л.Л.** Кандык сибирский в природе и культуре / Л.Л. Седельникова // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. – Томск, 1995. – С. 161–162.

**Седельникова Л.Л.** Жизнеспособность пыльцы у представителей семейства *Liliaceae* L. и *Iridaceae* Juss. / Л.Л. Седельникова // Проблемы репродуктивной биологии растений: тез. докл. симп. – Пермь, 1996. – С. 172–174.

**Седельникова Л.Л.** Биоморфология геофитов в Западной Сибири / Л.Л. Седельникова. – Новосибирск: Наука, 2002. – 307 с.

**Седельникова Л.Л.** Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных геофитов при интродукции в лесостепную зону Западной Сибири / Л.Л. Седельникова: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Новосибирск, 2004. – 32 с.

**Седельникова Л.Л.** Развитие зародышевого мешка у кандыка сибирского / Л.Л. Седельникова // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 2008. – № 7. – С. 35–41.

**Седельникова Л.Л.** Морфогенез кандыка сибирского в условиях интродукции / Л.Л. Седельникова // Тр. ТГУ. Ботан. сады. Проблемы интродукции. – 2010. – Сер. биол. – Т. 274. – С. 338–341.

**Седельникова Л.Л.** Онтогенетическая структура ценопопуляций *Erythronium sibiricum* (Liliaceae) в Кемеровской области / Л.Л. Седельникова // Вестн. КрасГАУ. – 2011. – № 10. – С. 46–52.

**Седельникова Л.Л.** Возрастной состав ценопопуляций *Erythronium sibiricum* (Liliaceae) в Томской области / Л.Л. Седельникова // Учен. зап. ЗГГПУ. Сер. Естеств. науки. – 2012. – № 1 (42). – С. 37–42.

**Седельникова Л.Л.** К биологии *Erythronium sibiricum* (Liliaceae) / Л.Л. Седельникова // Вестн. КрасГАУ. – 2013а. – № 7. – С. 106–114.

**Седельникова Л.Л.** Продуктивность *Erythronium sibiricum* (Liliaceae) в природных популяциях Кемеровской области и Горного Алтая / Л.Л. Седельникова // Вестн. Иркут. ГСХА. – 2013б. – Вып. 57. – С. 77–85.

**Седельникова Л.Л.** *Erythronium sibiricum* (Liliaceae) в Новосибирской области / Л.Л. Седельникова // Вестн. Иркут. ГСХА. – 2013в. – Вып. 56. – С. 62–67.

**Седельникова Л.Л.** Онтогенез у представителей рода *Chionodoxa* (Hyacinthaceae) при интродукции // Вестн. КрасГАУ. – 2014. – № 8. – С. 51–56.

**Седельникова Л.Л.** Кандык сибирский в природе и культуре / Л.Л. Седельникова // Цветоводство. – 2015. – № 2. – С. 19–21.

**Седельникова Л.Л.** Возрастной состав *Erythronium sibiricum* в искусственном фиитоценозе / Л.Л. Седельникова // Вестн. КрасГАУ. – 2017а. – № 5. – С. 137–142.

**Седельникова Л.Л.** О жизненной форме кандыка сибирского / Л.Л. Седельникова // Междунар. конф. “Современные проблемы биоморфологии” (Владивосток, 3–9 окт. 2017). – Владивосток, 2017б. – С. 169–172.

**Седельникова Л.Л.** Изменчивость окраски цветка у *Erythronium sibiricum* / Л.Л. Седельникова // Проблемы Южной Сибири и Монголии: 17 Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 2018. – С. 505–508.

**Седельникова Л.Л.** Ареал и местообитание *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. / Л.Л. Седельникова, Л.И. Астанкович // Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 73–76.

**Седельникова Л.Л.** Запасные вещества в вегетативных органах *Erythronium sibiricum* (Liliaceae) / Л.Л. Седельникова, Т.А. Кукушкина // Раст. мир Азиатской Росии. – 2013. – № 2. – С. 115–118.

**Семенова Г.П.** Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана / Г.П. Семенова. – Новосибирск: Академ. изд-во “Гео”, 2007. – 470 с.

**Сергиевская Л.П.** Фито-фенологические наблюдения, произведенные в г. Томске и его окрестностях в 1919–1921, 1923–1925 гг / Л.П. Сергиевская. – Томск: Изд-во ТГУ, 1927. – 125 с.

**Сергиевская Л.П.** Итоги изучения растительности Сибири за 50 лет ботаниками Томского университета / Л.П. Сергиевская // Науч. конф. ТГУ по изучению и освоению производительных сил Сибири: тез. докл. – Томск, 1939. – С. 23–24.

**Серебряков И.Г.** Морфология вегетативных органов высших растений / И.Г. Серебряков. – М.: Сов. наука, 1952. – 391 с.

**Серебрякова Т.И.** Учение о жизненных формах на современном этапе / Т.И. Серебрякова // Итоги науки и техники: Ботаника. – М., 1972. – Т. 1. – С. 84–169.

**Скакунов Г.В.** К познанию запасующих подземных органов кандыка сибирского / Г.В. Скакунов // Экология. – 1974. – № 1. – С. 34–40.

**Скакунов Г.В.** Изменчивость кандыка сибирского в природе / Г.В. Скакунов // Декоративные растения и их интродукция в Западную Сибирь. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 76–87.

**Скакунов Г.В.** Драгоценные травы / Г.В. Скакунов. – Кемерово: Кн. изд-во, 1985. – 157 с.

**Скрипчинский В.В.** Годичные циклы морфогенеза некоторых видов лилейных Ставрополя и их значение для теории онтогенеза / В.В. Скрипчинский, Вл.В. Скрипчинский // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1965. – Т. 71, вып. 1. – С. 85–102.

**Скрипчинский В.В.** Морфогенез монокарпического побега и его связь с сезонами года у луковичных, корневищных и клубневых геофитов Ставропольской флоры / В.В. Скрипчинский, Вл.В. Скрипчинский, Г.Т. Шевченко и др. // Тр. Ставро. НИИС. – 1970а. – Вып. 10, ч. 2. – С. 16–125.

**Скрипчинский В.В.** Методика изучения и графического изображения морфогенеза монокарпических побегов и ритмов сезонного развития травянистых растений / В.В. Скрипчинский, Ю.А. Дударь, Вл.В. Скрипчинский, Г.Т. Шевченко // Тр. Ставро. НИИС. – 1970б. – Вып. 10, ч. 2. – С. 12–26.

**Смирнова Е.С.** Морфологические типы семян однодольных растений / Е.С. Смирнова // Бюл. ГБС. – 1964. – Вып. 55. – С. 71–81.

**Соболевская К.А.** Растительность Тувы / К.А. Соболевская. – Новосибирск: Наука, 1950. – 140 с.

**Соболевская К.А.** Конспект флоры Тувы / К.А. Соболевская. – Новосибирск: Изд-во Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 1953. – 244 с.

**Соболевская К.А.** Исчезающие растения Сибири в интродукции / К.А. Соболевская. – Новосибирск: Полиграфиздат, 1984. – 216 с.

**Соболевская К.А.** Интродукция растений в Сибири / К.А. Соболевская. – Новосибирск: Наука, 1991. – 182 с.



**Сонникова А.Е.** Сосудистые растения Саяно-Шушенского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР / А.Е. Сонникова. – М., 1992. – 104 с.

**Справочник** по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р.П. Барыкина, Т.Д. Веселова, А.Г. Девятков и др. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.

**Степанов Н.В.** О новом таксоне рода кандык (*Erythronium* – Liliaceae) из Западного Саяна / Н.В. Степанов, В.В. Стасова // Вестн. КрасГАУ. – 2011. – № 8. – С. 58–63.

**Степанов Н.В.** Анатомо-морфологические особенности сибирских кандыков *Erythronium sibiricum* и *Erythronium sajanense* / Н.В. Степанов, В.В. Стасова // Вестн. КрасГАУ. – 2014. – № 8. – С. 68–77.

**Сюзев П.В.** Новые данные для флоры окрестностей г. Томска / П.В. Сюзев // Журн. Рус. бот. о-ва. – 1921. – Т. VI. – С. 148–149.

**Тахтаджян А.Л.** Основы эволюционной морфологии покрытосеменных / А.Л. Тахтаджян. – М.; Л.: Наука, 1964. – 236 с.

**Тахтаджян А.Л.** Система магнолиофитов / А.Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.

**Ткаченко К.** Сад от снега до снега / К. Ткаченко, В. Рейнвальд. – СПб.: Нева, 2004. – 286 с.

**Токарский А.Ф.** Декоративные растения природной флоры Горного Алтая и интродукция их в северной части Украины / А.Ф. Токарский // Совещание по вопросам изучения и освоения растительных ресурсов СССР. – Новосибирск, 1968. – С. 316–317.

**Толмачев А.И.** Основы учения об ареалах / А.И. Толмачев. – Л., 1962. – 100 с.

**Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.

**Устинова Е.И.** Эмбриология покрытосеменных растений с основами цитологии / Е.И. Устинова. – М.: Изд-во МГУ, 1965. – 191 с.

**Флора Казахстана** / под ред. И.В. Павлова. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1958. – Т. 2. – 290 с.

**Флора Красноярского края** / под ред. В.В. Ревердатто. – Новосибирск: Наука, 1967. – Вып. IV–V. – 124 с.

**Флора Сибири. Т. 4. Araceae–Orhidaceae** / под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 248.

**Фомина Т.И.** Биологические особенности декоративных растений природной флоры в Западной Сибири / Т.И. Фомина. – Новосибирск: Академ. изд-во “Гео”, 2012. – 179 с.

**Хромосомные числа** цветковых растений / под ред. Ан.А. Федорова. – Л.: Наука, 1969. – 927 с.

**Ценопопуляции** растений (основные понятия и структура) / под ред. к.б.н., проф. А.А. Уранова, д.б.н., проф. Т.И. Серебряковой. – М.: Наука, 1976. – 217 с.

**Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств / С.К. Черепанов. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 990 с.

**Чопик В.И.** Род *Erythronium* L. – Эритрониум, или кандык / В.И. Чопик, Н.А. Аврорин // Декоративные травянистые растения. – Л.: Наука, 1977. – Т. 2. – С. 83–89.

**Шорина Н.И.** К биологии кандыка / Н.И. Шорина, А.Г. Куклина // Бюл. ГБС. – 1976. – Вып. 102. – С. 88–95.

**Шумилова Л.В.** Ботаническая география Сибири / Л.В. Шумилова. – Томск: Изд-во ТГУ, 1962. – 439 с.

**Эзау К.** Анатомия растений / К. Эзау. – М.: Мир, 1969. – 564 с.

**Эзау К.** Анатомия семенных растений: В 2 томах / К. Эзау. – М.: Мир, 1980. – Т. 2. – 400 с.

**Эмбриология** цветковых растений. Терминология и концепции: В 3 томах / под ред. Т.Б. Батыгиной. – СПб.: Мир и семья, 1994. – Т. 1. Генеративные органы цветка. – 508 с.

**Anderson E.B.** The genus *Erythronium* // J. Roy. Hort. Soc. – 1958. – V. 83, No. 3. – P. 103–110.

**Bate-Smith E.C.** The phenolic constituents of plants and their taxonomic significance / E.C. Bate-Smith // J. Linn. Soc. (Bot.). – 1968. – V. 60, No. 383. – P. 325–329.

**Brummitt R.K.** Vascular Plant families and genera / R.K. Brummitt. – Kew: Royal Bot. Gardens, 1992. – 804 p.

**Cooper D.C.** Development of megagametophyte in *Erythronium albidum* / D.C. Cooper // Bot. Gaz. – 1939. – V. 100, No. 4. – P. 862–867.

**Haque A.** The embryo sac of *Erythronium americanum* / A. Haque // Bot. Gaz. – 1951. – V. 112, No. 4. – P. 495–500.

**Hobhouse P.** Farbe in Garten / P. Hobhouse. – Stuttgart: Ulmer, 1986. – 240 S.

**Hruby K.** A contribution to the cytology and embryology of *Erythronium dens-canis* L. / K. Hruby // Bull. Int. Acad. Tcheco Sci. Mat. et Med. Prague. – 1934. – V. 35. – P. 124–132.

**Irmisch T.** Morphologie der monokotylyischen Knollen- und Zwiebelgewächse / T. Irmisch. – Berlin: Reimer. 1850. – 284 S.

**Kirchner O.V.** Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas / O.V. Kirchner, E. Loew, C. Schröter. – Abteilung, 1934. – Lieferung 10, Bd. 1, 3. Bogen 3–8. – 704 S.

**La Cour L.F.** Technic for studying chromosome structure / L.F. La Cour // Stain. Tech. – 1935. – V. 10, 1. – P. 57–60.

**Linnaei C.** Codex botanicus Linneenus. Systema, genera, species plantarum / C. Linnaei. – Lipsiae, 1840. – V. 1. – 1102 p.

**Loew E.** *Liliaceae* / E. Loew, O. Kirchner // Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. – Stuttgart, 1909. – Bd. 1, Abt. 3.

**Meads M.E.** The range of variation in species of *Erythronium* / M.E. Meads // Bot. Gaz. – 1893. – V. 18, No. 4. – P. 134–138.

**Paliwal G.S.** Stomatal ontogeny and phylogeny. I. Monocotyledons / G.S. Paliwal // Acta Bot. Neerl. – 1969. – V. 18, No. 5. – P. 654–668.

**Parks C.R.** Yellow *Erythronium* of the Eastern United States / C.R. Parks, J.W. Hardin // Brittonia. – 1963. – No. 15, 3. – P. 245–259.

**Pickett F.L.** The length of *Erythronium stamens* / F.L. Pickett // Torrea. – 1917. – V. 17, No. 4. – P. 58–60.

**Petrova T.F.** L'agglutination de la chromatine au cours des mitoses dans l'albumen chez *Erythronium sibiricum* / T.F. Petrova // Rev. Cytol. Biol. Veget. – 1969. – No. 32. – P. 391–396.

**Rix M.** The Bulb Book: A Photographic Guide to over 800 Hardy Bulbs / M. Rix, R. Phillips. – London: Pub. by Pan Books Ltd., 1981.

**Rosendahl C.O.** Variations in the flowers of *Erythronium popullans* Gray // Torrea. – 1919. – V. 19, No. 3. – P. 43–47.

**Ruksans J.** Buried Treasures: Finding and Growing the World's Choicest Bulbs / J. Ruksans. – Publisher: Timber Press, Incorporated, 2007. – 460 p.

**Sato D.** Karyotype alteration and phylogeny in *Liliaceae* and allied families / D. Sato // Jap. J. Bot. – 1942. – V. 12, No. 1–2. – P. 57–161.

**Schaffner J.H.** A contribution to the life history and cytology of *Erythronium* / J.H. Schaffner // Bot. Gaz. – 1901. – V. 31, No. 6. – P. 369–387.

**Smith E.B.** Chromosome numbers of Kansas flowering plants / E.B. Smith // Trans. Kansas Acad. Sci. – 1964. – V. 67, No. 4. – P. 818–819.

**Smith F.H.** Megagametophyte development in five species of *Erythronium* / F.H. Smith // Amer. J. Bot. – 1955. – V. 42, No. 3. – P. 213–234.



**Speta F.** Zwiebeln – verteckte Vielfalt in einfacher Form / F. Speta // Linz. Biol. Beitr. Jahrgang. – 1984. – Hf. 1, 16. – April. – S. 3–44.

**Troll W.** Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Ein Hilfsbuch für den botanischen Unterricht and für das Selbststudium / W. Troll. – Jena: Fisher, 1954. – Bd. 1. – Der vegetative Aufbau. – 258 S.

**Vierhapper F.** Beiträge zur Kenntnis der Flora Kretas / F. Vierhapper // Österreichische Bot. Zeitschrift. – 1915. – Bd. 65, No. 3/4. – S. 140–152.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

---

<b>Предисловие</b> .....	5
<b>Глава 1.</b> Краткие сведения о роде <i>Erythronium</i> и история его изучения ..	6
1.1. Ботаническая характеристика рода <i>Erythronium</i> .....	–
1.2. Виды рода <i>Erythronium</i> , их географическое распространение и экологическая приуроченность .....	–
1.3. История интродукции <i>Erythronium sibiricum</i> .....	14
<b>Глава 2.</b> Природно-климатические условия, местообитания <i>Erythronium sibiricum</i> , методы изучения .....	17
2.1. Ареал и характеристика местообитания <i>Erythronium sibiricum</i> ....	–
2.2. Физико-географические условия района интродукции .....	22
2.3. Методы и методика исследования .....	23
<b>Глава 3.</b> Биоморфология <i>Erythronium sibiricum</i> в условиях интродукции	27
3.1. Сезонный ритм развития .....	–
3.2. Онтогенез <i>Erythronium sibiricum</i> .....	28
3.3. Особенности органогенеза .....	35
3.4. Развитие зародышевого мешка .....	38
3.5. Жизнеспособность пыльцы и семенная продуктивность в культуре и природе .....	44
3.5.1. Жизнеспособность пыльцы в культуре .....	–
3.5.2. Семенное размножение .....	45
3.6. Жизненная форма и вегетативное размножение .....	50
3.7. Анатомическое строение вегетативных органов .....	56
3.8. Запасные и биологически активные вещества в надземных и подземных органах .....	61
<b>Глава 4.</b> Возрастной состав <i>Erythronium sibiricum</i> в природных популя- циях Западной Сибири .....	65
4.1. Томская область .....	–
4.2. Кемеровская область .....	69
4.3. Новосибирская область .....	75
4.4. Фенотипическая изменчивость в природе и культуре .....	80
<b>Глава 5.</b> Особенности возделывания и практическое использование ....	85
<b>Заключение</b> .....	90
<b>Литература</b> .....	92

Тематический план выпуска  
изданий СО РАН на 2018 г.

*Научное издание*

**Людмила Леонидовна Седельникова**

**КАНДЫК СИБИРСКИЙ**  
**Биология, распространение, использование**

*Утверждено к печати Ученым советом  
Центрального сибирского ботанического сада СО РАН*

Редактор *З.В. Белоусова*  
Художественный редактор *Н.Ф. Суранова*  
Оформление обложки *Л.Н. Ким*  
Корректор *Н.А. Митарновская*  
Компьютерная верстка *Н.М. Райзвих*

---

Подписано в печать 04.07.2018. Формат 70×100<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Гарнитура Cambria.  
Печать офсетная. Усл. печ. л. 8,4. Уч.-изд. л. 7,8. Тираж 300. Заказ № НФ 2657.

---

ООО «Академическое издательство «Гео»  
630055, Новосибирск, ул. Мусы Джалиля, 3/1  
Тел. (383) 328-31-13, <http://www.izdatgeo.ru>  
Отпечатано в типографии ООО «Печатный дом-НСК»  
630084, Новосибирск, ул. Лазарева, 33/1  
Тел. (383) 271-01-30