

УДК 582.671.12:581.3/.4(571.6)

<https://doi.org/10.25221/kl.73.3>

<https://elibrary.ru/zjsrcy>

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ *NELUMBO KOMAROVII* *GROSSH.* (NELUMBONACEAE)

Ю. А. Хроленко, Т. Ю. Горпенченко, М. С. Яцунская,
Т. А. Безделева

*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток*

В коллективной работе авторов показано своеобразие онтоморфогенеза и генеративной сферы *Nelumbo komarovii*, редчайшего вида на юге российского Дальнего Востока. Рассмотрено формирование семени и две фазы развития зародыша – проэмбриональная и эмбриональная. В течение первого года жизни у этого вида после латентного периода последовательно сменяются фаза первичного (главного) побега; системы “главного побега” и побегов закрепления; куртины; клубневидной структуры. На второй год жизни растение проходит фазу вегетативного ассимилирующего побега; вегетативно-генеративного побега и клубневидной структуры. Фазы онтоморфогенеза соотнесены с онтогенетическими состояниями особей. Показано развитие *Nelumbo komarovii* в течение двух календарных лет в условиях юга Приморского края. Окончание онтогенеза *N. komarovii* проследить сложно вследствие того, что растение вегетативно подвижное, способно к вегетативному размножению и омоложению потомков. В работе обсуждается сходство и различие в развитии и морфологии *N. komarovii* с другими представителями рода.

Ключевые слова: *Nelumbo komarovii*, семя, зародыш, морфогенез, сезонный ритм развития

ONTOGENETIC AND EMBRYOLOGICAL DEVELOPMENT'S FEATURES OF *NELUMBO KOMAROVII GROSSH.* (NELUMBONACEAE)

Yu. A. Khrolenko, T. Yu. Gorpichenko, M. S. Yatsunskaya,
T. A. Bezdeleva

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS,
Vladivostok, Russia*

The collective work of the authors shows the uniqueness of the ontomorphogenesis and generative sphere of the *N. komarovii*, the rarest species in the south of the Russian Far East. Two phases of *N. komarovii* embryo development are identified: blastomerization and embryonic phase. During initial year of life in this species, after a latent period, the phase of the primary (main) shoot is successively replaced; systems of “main shoot” and anchorage shoots; curtains; tuberous structure. In the next year plant moved across phase’s vegetative, vegetative-generative shoots and tuberous structure. The phases of morphogenesis correlate with periods of ontogenesis and age-related stages of individuals. The annual and seasonal dynamics of the *N. komarovii* population in the south of Primorsky Krai conditions are considered. It is difficult to trace the end of *N. komarovii* ontogenesis due to the fact that the vegetative mobile plants have the high degree of rejuvenation offspring and vegetative propagation. The comparative cross-species discussion into genus *Nelumbo* is given.

Keywords: *Nelumbo komarovii*, morphogenesis, seasonal rhythm, generative sphere, embryo formation

Nelumbo komarovii Grossh. (*N.nuciferum* auct. non Gaertn.) – лотос Комарова из сем. Nelumbonaceae – травянистое растение, аэрогидрофит. Данный вид распространен на Дальнем Востоке в Амурской, Еврейской автономной областях, Хабаровском и Приморском крае (Цвелёв, 1987). Реликт водной флоры, на сегодняшний день имеет статус охраняемого растения. Вид внесен в списки Красных книг Приморского края (2008), Хабаровского края (2008), Российской Федерации (2024). В настоящее время проблема сохранения биологического разнообразия приобрела мировой масштаб, в связи с этим весьма актуальны темы изучения и сохранения генофонда краснокнижных видов. По причине усиления антропогенной нагрузки подобные исследования не теряют своей значимости. В онтогенезе растений процессы репродукции считаются наиболее подверженными стрессу. В значительной мере уровень жизнеспособности вида определяется системой его размножения, благодаря которой вид возобновляется. При всем многообразии и изменчивости внешнего облика и кроющих структур генеративных органов, их внутреннее строение и процессы находятся под жесткой консервативной регуляцией для обеспечения правильного прохождения мейотического цикла и в дальнейшем оплодотворения, чтобы не допускать нарушения в процессе обмена генетической информацией. Таким образом, внутренняя часть генеративной сферы меняется в последнюю очередь, и стабильно повторяет этапы своего развития на протяжении длительного времени, что можно проследить на примере древних по происхождению видов, которые прошли длительный отбор. Поэтому выявление эмбриологических, онтогенетических особенностей развития реликтовых видов, в частности, *N. komarovii* будет способствовать стратегии его сохранения.

Группа под руководством Т.Б. Батыгиной изучала этапы формирования зародыша близкородственного вида *N. nucifera* (2014). Н.С. Снигиревская (1964) сделала работу по морфологии и анатомии *N. nucifera*. Ю.М. Мурдахаев описал некоторые особенности того же вида *N. nucifera* в условиях интродукции (материал из г. Нанкин (КНР)) в условиях Ботанического сада г. Ташкента (1973). Авторы Masuda et al. (2006) в виде схематического рисунка привели данные по онтогенезу *N. nucifera*, произрастающего в Японии в провинции Фукуока. Изучение структурной организации побега вида *N. nucifera* также было сделано в работе Н.П. Савиных с соавторами (2020). Ранее нами были представлены этапы прорастания семян *N. komarovii* в искусственных условиях (Хроленко и др., 2019). Сведений об особенностях формирования зародыша, развития в течение календарного года и онтогенеза *N. komarovii* нам неизвестны. В основу статьи положены данные, полученные авторами при изучении особенностей онтогенеза *N. komarovii* и его генеративной сферы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Семена и растения были собраны в сентябре 2010-2011 гг. М.С. Яцунской и Т.Ю. Горпенченко на озере о. Путятина. Семена хранились при температуре +2..+4. Также в работе использовались нативные растения из озера, находящегося в районе р. Богатая и ул. Лянчихинская (рис. 1), рядом с территорией бывшего Океанского фанерного завода.

Для гистологического анализа плодики-орешки на разных стадиях развития фиксировали в ФСУ (70 % этиловый спирт, 40 % формалин, ледяная уксусная кислота, в соотношении 72:14:14). Заливку в парафиновые блоки и приготовление серийных срезов проводили по общепринятой методике (Паушева, 1988). Окраску срезов проводили по Н.А. Жинкиной и О.Н. Вороновой (2000). В качестве красителя использовали альциановый синий и ацетогематоксилин. Срезы зародыша семян фотографировали под микроскопом Axioskop-40 с помощью встроенной видеокамеры AxioCam HRc (Zeiss, Germany).

В работе использовали основные подходы: структурно-морфологический (Серебряков, 1962; Серебрякова, 1977) и онтогенетический (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Жукова, 1995). При описании морфологии растений применяли термины в соответствии с определениями, содержащимися в иллюстрированном словаре по биоморфологии растений (Жмылев и др., 2002). Растения для камеральной обработки откапывали, отмывали и проводили мониторинг изменений ~15 особей в течение пяти полевых сезонов (2017-2021 гг.). Поскольку вид имеет статус охраняемого растения, то часть наблюдений проводили на растениях, не откапывая их, а делая метки на листьях.

Для изучения оплодотворения и развития зародыша применяли мор-

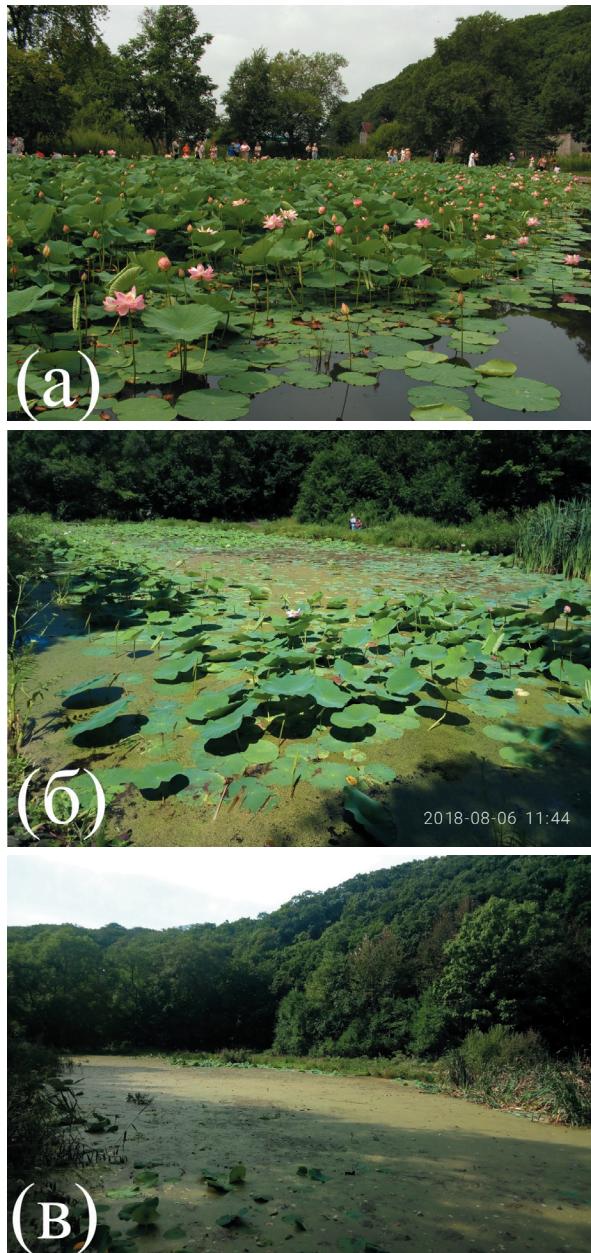


Рис. 1. Вид на озеро с лотосами: а) 9 августа 2005г., б) 6 августа 2018г., в) 5 сентября 2020г. [Fig.1. View of a lake with *Nelumbo komarovii* a) August 9, 2005; б) August 6, 2018; в) September 5, 2020].

фицированную методику обработки материала в просветляющих жидкостях с дальнейшей регистрацией автофлюоресценции на конфокальном микроскопе LSM 510 META (Zeiss, Германия). В качестве просветляющих жидкостей использовали метил салицилат (methyl salicylate (Sigma)) и дигидрофталат (dibutyl phthalate (Sigma)). При возбуждении аргоновым лазером 488 нм (4%) получали изображения, которые регистрировали широким эмиссионным фильтром 505 LP с использованием объективов ($\times 10$, $\times 40$). При обработке серийных оптических срезов применяли компьютерные программы LSM 510 Release 4.2 и ZEN 2009 Light Edition. Для изучения поверхности пыльцевых зерен была использована электронная сканирующая микроскопия. Пыльники, семена, плодики-орешки фиксировались в растворе 3% глютарового альдегида. Для регистрации изображений образцы отмывали от фиксатора проточной водой, высушивали, монтировали на специальные подложки, напыляли углеродом и исследовали под микроскопом Merlin (Carl Zeiss, Germany). Все полученные результаты обработаны статистически с использованием пакета “Statistica” версии 13.3.

Для получения фотографий почек лотоса использовали микроскоп Zeiss SteREO Discovery.V12 с цифровой видеокамерой AxioCam MRc и программное обеспечение CombineZM.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В течение первого года жизни после прохождения латентного периода у этого вида последовательно сменяются четыре фазы морфогенеза.

Латентный период. Плодики лотоса – орешки формируются в течение месяца, имеют твердую матовую поверхность бледно-коричневого цвета. Форма орешков (плодиков) овально-яйцевидная 1.6-2 см в длину и 0.8-0.9 см в диаметре. Плодик – орешек невскрывающийся, односемянный.

Фаза первичного (главного) побега

Фаза начиналась от прорастания семени. Подземное прорастание характеризовалось появлением первого листа. Гипокотиль не развит, эпикотиль 0.5–2.5 см в длину. Формирование корня (радикулы) как такового не происходит. Небольшой бугорок корешка, помещается в полости сросшихся в основании семядолей и в дальнейшем не развивается. Вслед за первым настоящим листом появляется второй, третий, все листья на длинных черешках. В это же время на узле первого, а чуть позже и второго листа формируется несколько придаточных корней. Одновременно с ростом четвертого листа трогается в рост длинное междуузлие плагиотропного побега. Листья, плавающие на поверхности воды, щитовидные. Сидячие чешуевидные листья полупрозрачные с параллельным жилкованием имели треугольную форму.

Фаза системы «главного побега» и побегов закрепления

Апикальная меристема дает приросты, каждый прирост состоит из одного короткого междуузлия, на котором формируется розетка, и одного

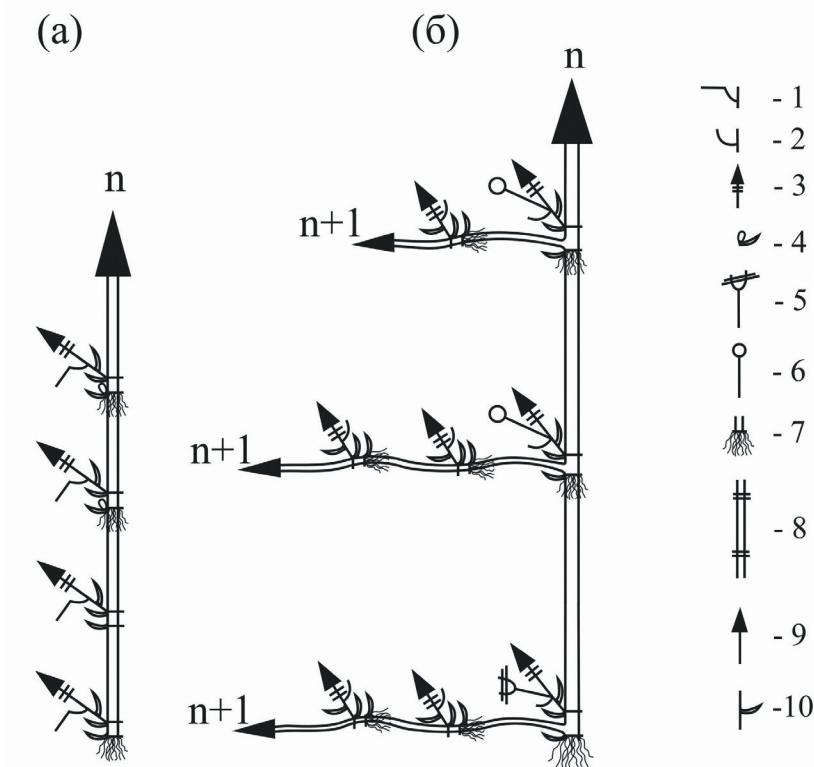


Рис. 2. Схемы строения побегов *Nelumbo komarovii* первого (а) и второго (б) года жизни. Условные обозначения: 1 – плавающий на поверхности воды лист; 2 – надводный лист; 3 – укороченный побег; 4 – почка; 5 – плод; 6 – цветок; 7 – придаточные корни; 8 – короткие и длинное междуузлия; 9 – вегетативный побег; 10 – чешуевидный лист; n , $n+1$ – порядки ветвления осей [Fig.2. Ontomorphogenesis of *Nelumbo komarovii* in the first (a) and second (б) years of life (diagram). Legend: 1 – floating leaf; 2 – aerial leaf; 3 – shortened shoot; 4 – bud; 5 – fruit; 6 – flower; 7 – adventitious roots; 8 – short and long internodes; 9 – vegetative shoot; 10 – scale-like leaf; n , $n+1$ – branching orders of the axes].

длинного междуузлия. Прирост состоит из розеточной и столоновидной частей. Розетка укореняется и несет 3-4 плёнчатых чешуевидных и один ассимилирующий лист (рис. 2а). Щитовидные листья (округлые, в диаметре 5-6 см) плавают на поверхности воды и имеют волнистые гладкие края. Главные жилки располагаются радиально, жилкование – пальчачо-сетчатое.

Фаза куртины

Апикальная меристема начинает закладывать новые листья. При дальнейшем развитии моноподия число приростов достигает 6-7, у растений появляются новые щитовидные плавающие листья в диаметре 15-17 см. Активизируются новые точки роста, формируется моноподий с боковыми побегами, часто число таких побегов достигает четырех. Со второй декады августа, когда длина светового дня сокращается, начинают формироваться клубневидные структуры. Главный побег начинает расти внутрь донного грунта и на глубине на его верхушках образуются междуузлия, которые располагаются горизонтально. За счет утолщения и паренхиматизации оси последних одного или двух плахиотропных участков столона формируется клубневидная структура.

Фаза клубневидной структуры

К наступлению холодного периода надземные и подземные структуры отмирали, сохранялись только зимующие клубневидные структуры.

Фаза вегетативного ассимилирующего побега

После зимнего периода покоя весной следующего года апикальные меристемы клубневидных структур начинали закладывать новые листья. На поверхности воды щитовидные листья появляются к концу июня. Верхушечная почка формирует укороченный розеточный прямостоячий побег, состоящий из двух плёнчатых и одного ассимилирующего листа. Далее терминальная почка продолжает рост и формирует длинное междуузлие, на верхушке которого вновь образуется укороченный розеточный побег. Таких приростов развивается до 10, плавающие листья в розетках в диаметре от 13 до 14 см с черешками длиной до 80 см и толщиной до 0.64 см. К середине июля в розеточных побегах на смену плавающим появляются надводные щитовидные листья в диаметре от 18 до 25 см, приподнятые над поверхностью воды на 20-40 см, с толстыми прямостоячими черешками. Длина черешка воздушного листа изменяется от 62 см до 75 см при его толщине от 0.7 до 0.8 см соответственно. Появление воздушных листьев сопровождает переход растения во взрослое виргинильное состояние. Перед началом цветения растение формирует до 10 (12) моноподиально нарастающих столонов, и над поверхностью воды можно наблюдать до 10 и более воздушных листьев.

Эта фаза продолжалась ~ 1-1.5 месяца. Она включала возрастные состояния взрослого виргинильного растения. Часто к взрослым виргинильным растениям относят скрыто генеративные (g0) растения, у которых генеративные органы закладываются, но не развиваются.

Особенности структуры побега обуславливаются состоянием почек. Почки у *N. komarovii* отличаются как в разные периоды развития, так и у разных порядков ветвления (рис. 2). На рис. 3а-в приведены фото терминальной почки побега первого порядка ветвления, полученные в результате последовательного снятия чешуевидных листьев. Ёмкость этой почки определяют 12-13 листовых зачатков, включая 9-10 плёнчатых чешуевидных листьев. Почки крупные, сверху покрыты мясистым плёнчатым листом, охватывающим всё короткое междуузлие (рис. 3а, 1), которое было выявлено при удалении этого листа (рис. 3а, 4). После снятия следующего плёнчатого листа (рис. 3а, 2) в его пазухе обнаружили структуру из двух почек, покрытых общей чешуей (рис. 3б, 2.1) и генеративную почку в пазухе зачатка надводного листа срединной формации (рис. 3б, 2.2). Рядом, на нижнем узле короткого междуузлия в пазухе зачатка надводного листа располагается почка бокового побега (рис. 3в, 3.1), которая также была закрыта общей чешуей (рис. 3а, 3). В структуре из двух почек обнаружили более крупную терминальную (вегетативно-генеративную) почку (рис. 3в, 2.1), которая в дальнейшем реализуется в очередной прирост, состоящий из розеточной и столоновидной частей. Другая, меньшая почка – это пазушная почка с зачатком листа, далее она, очевидно, реализуется в побег обогащения.

Фаза вегетативно-генеративного побега

В конце июля или начале августа в каждом новом розеточном побеге трогается в рост генеративная почка, которая находится в пазухе подводного плёнчатого листа. Побег, который развивается из этой почки, можно назвать генеративным. В его основании образуются плёнчатые листья, надводный лист и завершается этот побег голым цветоносом с терминальным цветком. Цветоносы в толщину достигают от 1.15 до 1.27 см и имеют длинные плёнчатые листья в основании побега. По мере удлинения цветоноса эти листья тоже продолжают расти, защищая нераскрывшийся цветок. К началу цветения температура воды в верхнем слое достигла +23°C (рис. 3г), если температура ниже, то цветение не наступает. С наступлением цветения трогаются в рост боковые побеги розоватого цвета, более короткие и тонкие (от 16 до 20.5 см в длину и до 0.76 см в диаметре) по сравнению с приростами главной оси желто-белого цвета до 35 см в длину и до 1.3 см в диаметре. Происходит ветвление за счет формирования боковых побегов из пазушных почек, а дальнейшее нарастание боковых побегов идет по моноподиальному типу (рис. 2б). Боковые побеги с неполным циклом развития: у них нет генеративных почек и они не цветут, но обеспечивают закрепление и распространение (рис. 2б). Цветки *N. komarovii* до 20 см в диаметре, одиночные, гелиотропные. Надводные листья, формирующиеся на главной оси в период цветения, самые крупные до 45-50 см в диаметре, листья боковых побегов до 25-30 см в диаметре. К концу августа верхушечная почка и почки боковых побегов дают длинные геофильные приrostы, оканчивающиеся клубневидными

структурами, которые перезимовав, на следующий год дадут начало новым особям. Таким образом, фаза продолжительностью по времени $\sim 1.5\text{-}2$ месяца включает возрастные состояния скрытого генеративного и генеративного растения.

Фаза клубневидной структуры

Надземные и подземные структуры отмирали из-за раннего морфологического распада, сохранялись только зимующие клубневидные структуры и плодики-орешки.

В ходе цветения был исследован эмбриональный этап в развитии растения.

Эмбриональный этап онтогенеза *Nelumbo komarovii*. Продолжительность цветения одного цветка составляет от трех до пяти суток. Насекомые начинают посещать раскрывшийся бутон со второго дня цветения. Пыльцевые зерна у *N. komarovii* трехбороздные, шаровидные, экзина с сетчатой скульптурой, размеры составляли: экваториальный диаметр 51.53 ± 0.39 ; полярная ось 48.75 ± 0.31 мкм (рис. 3д). В пыльниках также наблюдалась дефектная пыльца (рис. 3д). Основную массу дефектной пыльцы составляли пыльцевые зерна неправильной формы, редко наблюдались пыльцевые зерна маленького размера. После попадания пыльцы на рыльце она удерживалась сосочкообразными удлиненными клетками, выстилающими микропилярный канал за счет обволакивающего секрета, ярко окрашенного альциановым синим в голубой цвет, что свидетельствует о наличии в нем мукополисахаридов (рис. 3е). Далее пыльцевая трубка прорастает, входит в ткани столбика и достигает семязачатка. Происходит слияние гамет и образуется зигота и эндосперм. Завязь одногнездная, канал рыльца выстлан крупными сосочкообразными клетками с большим количеством слизи. Семязачаток лотоса антропный, крассинуцеллятный, битегмальный, как у других представителей этого семейства. Длинное микропиле образовано только внутренним интегументом. Зародышевый мешок *Polygonum*-типа удлиненной формы, в микропилярной части расширен. В семязачатке дифференцируется нуцеллярный колпачок, состоящий из 4-7 слоев клеток с утолщенными оболочками. К сожалению, все стадии формирования зародышевого мешка проследить не удалось, т.к. зародышевый мешок формировался до цветения.

Проэмбриональная фаза (blastomerизация), также, как и у большинства видов начинается с деления зиготы. Зигота крупная, округлой формы. Перегородка, образующаяся в результате первого деления, разделяет апикальную и базальную клетки проэмбрио и располагается наклонно к оси зародыша. Дочерние клетки получаются неравными: апикальная клетка меньше базальной. Вскоре формируются многоклеточный глобулярный проэмбрио (рис. 3ж). Одновременно происходит деление эндосперма, который развивается по целлюлярному (клеточному) типу. Долгое время при развитии зародыша и эндосперма наблюдаются остатки нуцеллуса. В основании разви-

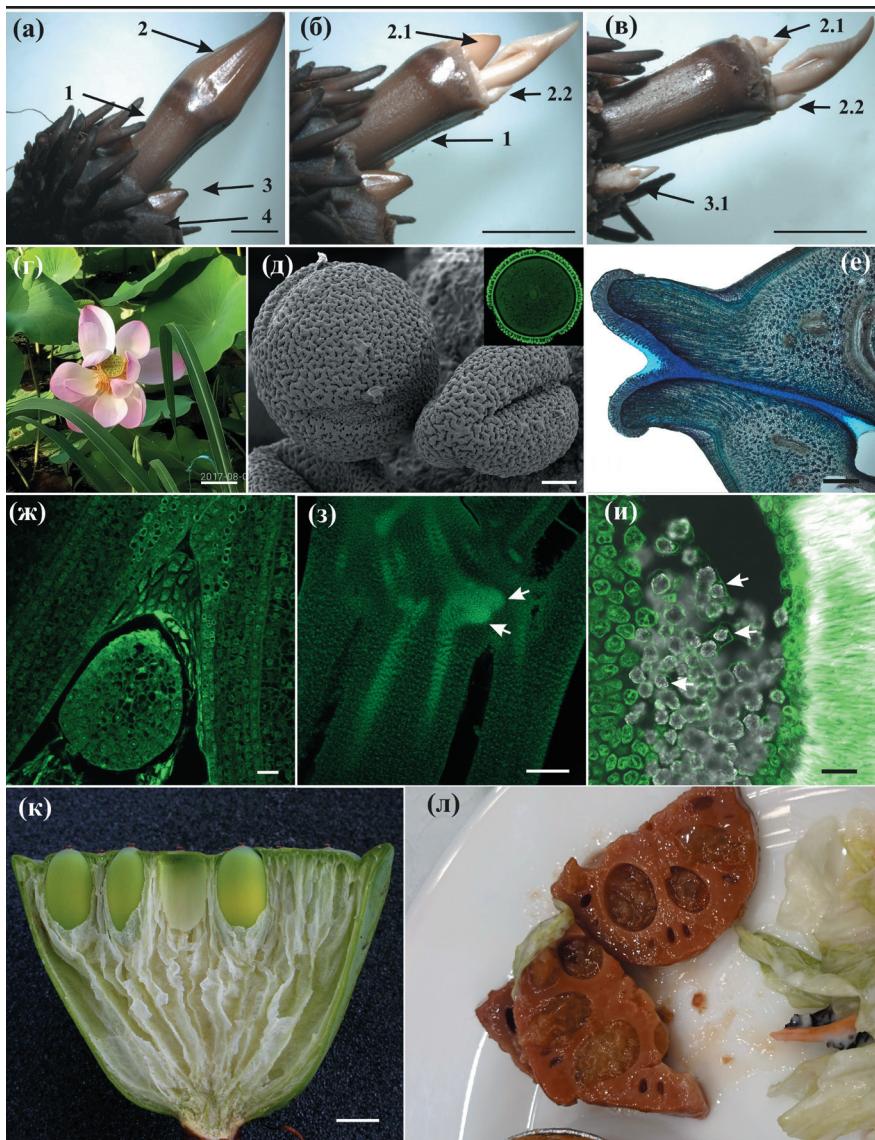


Рис.3 Особенности строения пыльцевых зерен, вегетативных и генеративных органов и эмбриональных структур *Nelumbo komarovii*: а-в – почки со снятыми чешуевидными листьями: а) 1 – короткое междуузлие; 2 – почки, покрытые чешуевидным листом; 3 – почка бокового побега, закрытая чешуей; 4 – остатки мясистого чешуевидного листа, линейка 1 мм; б) 2.1 – структура из двух почек, покрытая общей чешуей; 2.2 – генеративная почка в пазухе зачатка надводного листа срединной формации, линейка 2 мм; в) 2.1 – терминальная почка (вегетативно-генеративная) и меньшая почка после снятия общей чешуи; 3.1 – почка бокового побега после снятия чешуи, линейка 2 мм; г) цветущее генеративное растение; д) пыльцевые зерна справа дефектное, линейка 10 мкм, на врезке ультратонкий срез пыльцевого зерна; е) продольный срез рыльца, линейка 200 мкм; ж) сердечковидный зародыш, линейка 200 мкм; з) заложение апикальной меристемы придаточных корней (указано стрелкой), линейка 200 мкм; и) идиобласты в клетках околоплодника (указаны стрелками), линейка 200 мкм; к) плод в разрезе, линейка 5мм; л) блюдо, приготовленное из кусочков клубневидных структур. [Fig.3. Structural features of pollen grains, vegetative and generative organs and embryonic structures in *Nelumbo komarovii*: a-b – buds with removed scale-like leaves: a) 1 – short internode; 2 – buds covered by a scale-like leaf; 3 – lateral shoot bud covered by a scale; 4 – remains of a fleshy scale-like leaf, Bar=1 mm; б) 2.1 – structure of two buds covered by a common scale; 2.2 – generative bud in the axil of the primordium of an aerial median formation leaf , Bar=2 mm; в) 2.1 – terminal bud (vegetative-generative) and smaller bud after removal of the common scale; 3.1 – lateral shoot bud after scale removal, Bar=2 mm; г) flowering generative plant; д) pollen grains on the right defective, Bar=10 μ m, inset – ultrathin section of pollen grain; е) longitudinal section of stigma, Bar=200 μ m; ж) cordate embryo, Bar=200 μ m; з) initiation of apical meristem of adventitious roots (indicated by arrow), Bar=200 μ m; и) idioblasts in pericarp cells (indicated by arrows), Bar=200 μ m; к) cross-section of fruit, Bar=5 mm; л) dish prepared from pieces of tuberous structures].

вающегося эндосперма в момент значительной редукции нуцеллуса, все еще можно наблюдать мощную гипостазу.

Эмбриональная фаза (гистогенез и органогенез). Развития супензора не происходит он продолжает состоять из одной базальной клетки, которая остается активной. Процесс гистогенеза характеризуется началом дифференциации эмбриодермы. Дифференциация зародыша на две семядоли и точку роста (зародыш на стадии сердечка) характеризует начало этапа органогенеза. После выделения апикального участка клеток происходит дальнейшее развитие органов зародыша: закладывается примордий первого листа почечки, дифференцируются элементы проводящей системы в семядолях, резко сокращается размер эндосперма, основная масса которого сохраняется у верхушек семядолей и между ними в виде тонкого тяжа клеток. Заслуживает внимания тот факт, что заложение примордия 3-го листа, как и 2-го, коррелирует с торможением роста зародыша. Зародыш изогнутый, ось корешка находится под наклоном к стеблевой части зародыша, при этом небольшой бугорок корешка, помещается в полости сросшихся в основании семядолей и в дальнейшем не развивается. На последних этапах созревания семени, меристематические бугорки на узле первого листа почечки хорошо идентифицируются и впоследствии разовьются в придаточные корни (рис. 3з). Окончательное формирование и становление физиологической зрелости зародыша сопровождается дегенерацией тканей семязачатка (нуцеллуса и интегумента). Незрелые семена окружены мягким перикарпом (стенкой плодика), слитым с семенной кожурой, плодики-орешки охотно поедают животные.

Зрелое семя лотоса содержит крупный зародыш с массивными семядолями и почечкой, состоящей из двух зеленых листьев и одного примордия. В области рыльца, в тканях семенной кожуры, со стороны семядолей формируется группа клеток (идиобласти) с кристаллами внутри (рис. 3и). Показано, что идиобласти иногда встречаются в листьях водных растений. Остатки эндосперма образуют в зрелом семени тонкую сухую пленку. Сверху семя покрыто плотной оболочкой плодика серо-коричневого цвета. Зрелые семена формируются в течение месяца после оплодотворения, в цветоложе развивается от 31 до 43 одиночных односемянных погруженных плодиков (рис. 3к). Необходимо отметить, что, несмотря на разницу в размере отдельных плодиков, стадии развития зародышевого мешка проходили практически синхронно, и формирование семян зависело от прохождения процесса оплодотворения. Поэтому, развитие плодиков с семенами на одном цветоложе происходит в разное время, иногда семена не развиваются. Так как развитие плодов асинхронное, одновременно в начале сентября наблюдались и бутоны, и крупные зелёные плоды с плодиками-орешками.

ОБСУЖДЕНИЕ

Термин онтогенез подразумевает развитие индивидуального организма, а понятие морфогенез относится к образованию и дифференциации органов и тканей. Таким образом, события морфогенеза вложены в события онтогенеза (Журавлев, Омелько, 2008; Хроленко и др., 2015). Растения, как модульные организмы, характеризуются повторяющимся (циклическим) морфогенезом. У лотоса на уровне организма цикличность проявляется и в том, что к осени формируются клубневидные структуры, которые и зимуют, а летние побеги отмирают.

По классификации В.Г. Папченкова (1985) *N. komarovii* – аэрогидрофит с подводными, плавающими на поверхности воды и надводными листьями. Выделение возрастных состояний и фаз морфогенеза отчетливо прослеживается по строению ассимилирующих листьев. Молодые вегетативные растения имеют только плавающие на поверхности воды листья, взрослые растения формируют приподнятые над поверхностью воды листья. Одновременного нарастания в укореняющейся розетке и воздушных, и плавающих листьев, как показано на рисунке в работе А.Л. Тахтаджяна (1974), у *N. komarovii* не наблюдается. Н.А. Литвиновой (2015) отмечено, что преобладание надводных листьев над плавающими считается благополучным признаком для популяции лотоса и наоборот. В нашей работе это прослеживается визуально на фотографиях (рис. 1б, в), подтверждая неблагополучное состояние популяции.

Из литературы известно, что существуют разные взгляды на тип строения побега для видов рода *Nelumbo*. Для *N. nucifera* Ю.М. Мурдахаев (1973) определил, что «весенне корневище состоит из длинных (до 60 см) и коротких (до 0.3 см) чередующихся междуузлий, диаметр их не превышает 2.2 см»; чередование двух элементарных модулей выделили Н.П. Савиных с соавтор. (2020), определив побег у лотоса как полурозеточный. Однако, в полурозеточной модели выше розетки должны быть листья на стебле (цветонос). По нашему мнению, у *N. komarovii* побег розеточный, т.к. у него выше розетки голый цветонос с терминальным цветком, более того, если следовать по назначению производных верхушечной и боковой меристем, оси *N. komarovii* соответствуют моноподиальной розеточной модели Т.И. Серебряковой (1977). Вероятно, авторы (Савиных и др., 2020) отнесли формирование таких осей у *N. nucifera* к моноподиальной полурозеточной модели по длине междуузлий. Сами междуузлия, находящиеся между розетками на столоне, у *N. nucifera* длинные до 70 см (Мурдахаев, 1973) и даже до 1м (Савиных и др., 2020), в то время как у *N. komarovii* 30-35 см.

В Китае и других странах Южной Азии лотос культивируют более тысячи лет. Подготовив сообщение по редкому краснокнижному *Nelumbo komarovii* для участия в конференции в г. Хэйхэ (КНР), авторы были очень

удивлены, найдя свой доклад в секции плодово-ягодных культур (Хроленко и др., 2017). Объясняется это тем, что целью культивирования лотоса являются именно клубневидные структуры, которые собирают в октябре-ноябре. Эти структуры лотоса, богатые крахмалом (Guo et al., 2021), являются деликатесом в японской и китайской кухне, их маринуют, тушат, карамелизируют и т.д. Блюда выглядят очень красиво из-за воздухоносной ткани – аэренихи, которая проходит через все клубневидные структуры. Аэренихма придает «ажурность» ломтикам, нарезанным поперек оси этих структур (рис. 3л). Наряду с интересом к лотосу, как к источнику пищевого сырья, не ослабевает внимание к нему любителей флористов и ландшафтных дизайнеров, а, именно, к его эффектному и продолжительному цветению. Из клубневидных структур *N. komarovii* цветки появляются в год посадки, в то время как из семян только на следующий год. Растения *N. nucifera*, выращенные из орешка, зацветали в первый год жизни и в провинции Фукуока (Япония), и в интродукции ботанического сада г. Ташкента (Мурдахав, 1973; Masuda et al., 2006). В тоже время *N. komarovii* зацветает только на второй год жизни, даже в условиях интродукции Воронежской области (Гордиенко и др., 2023).

До настоящего времени вопрос об объёме рода *Nelumbo* остается спорным, так, например, американские исследователи рассматривают только вид *N. nucifera* с двумя подвидами, различающимися окраской цветка *Nelumbo nucifera* ssp. *nucifera* Gaertn., и *Nelumbo nucifera* ssp. *lutea* (Willd.) Pers. (Hayes et al., 2000). Вместе с тем и китайские исследователи принимают все лотосы на территории Китая и России за один вид *N. nucifera* (Li et al., 2020; Yang et al., 2024). Следует отметить, что Н.П. Савиных с соавтор. (2020), судя по приведенному ими ареалу *N. nucifera*, дальневосточный вид *N. komarovii* относят к его синонимам. Принятые названия и синонимы, представленные в базе данных POWO <https://powo.science.kew.org/> (дата обращения 3 февраля 2025г.), также включают *N. komarovii* как синоним *N. nucifera*.

В то же время, наши данные показывают, что размер пыльцевых зерен у *N. komarovii* (51.53 ± 0.39 ; полярная ось – 48.75 ± 0.31 мкм) почти в два раза меньше, чем у *N. nucifera*. Т.Б. Батыгина и И.И. Шамров (1983) описывают пыльцевые зерна у *N. nucifera* размером 100.8 – 102.4 мкм. У взрослых растений *N. komarovii* междуузлия главной оси между розетками длинные, но короче в 2-2.8 раза, чем у *N. nucifera*. Цветущие растения *N. nucifera* могут формироваться из орешков в первый год жизни, в то время как у *N. komarovii* только на второй год жизни. *N. komarovii* от *N. nucifera* отличается большим числом орешков на цветоложе, в нашей работе их число достигало 43. У *N. nucifera* по разным источникам от 22 до 30 (Hayes et al., 2000; Yang et al., 2024). Орешки *N. komarovii* длиннее и меньше в диаметре, чем орешки *N. nucifera* на 14% и 18% соответственно. Такие существенные различия не позволяют объединять эти виды в один, однако необходимы дополнительные исследования на большем материале.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенного исследования нами установлено, что виду характерна моноподиальная розеточная модель побегообразования, т.е. *N. komarovii* многолетний летнезелёный травянистый моноподиально нарастающий поликарпик с розеточным побегом. Побеговая система взрослых растений представлена полициклическими поликарпическими (из-за многочисленного асинхронного цветения в течение вегетации) моноподиальными осьями с вегетативно-генеративными побегами. На верхушках столонов развиваются розеточные побеги, начиная с перезимовавшей клубневидной структуры. Корневая система *N. komarovii* представлена стеблеродными придаточными корнями, которые формируются на узлах розеточных участков побегов. Ко второй декаде августа верхушечная почка и почки боковых побегов дают длинные геофильные приrostы, оканчивающиеся клубневидными структурами, которые перезимовав, на следующий год дадут начало новым особям. Поскольку наблюдается ежегодное отмирание побеговой системы и вегетативное размножение, растение можно отнести к вегетативным малолетникам – вегетативно-подвижный аэрогидрофит с разрушающимися в холодный период побегами и возобновляющийся за счет клубневидных структур. Семенное размножение также характерно для вида. В связи с интенсивным вегетативным размножением проследить завершение онтогенеза *N. komarovii* очень затруднительно.

Представлены этапы формирования зародыша *N. komarovii* и измерены пыльцевые зерна. Размеры пыльцевых зерен от 49 до 51 мкм. Для растения характерно наличие плодов с большим числом плодиков-орешков до 43 штук. Становление фаз развития зародыша – проэмбриональной и эмбриональной, совпадает с другими представителями семейства, различия наблюдаются во временных сдвигах и размерах генеративных структур. Дегенерация тканей семязачатка сопровождает становление физиологической зрелости зародыша. Семя в зрелом состоянии содержит зародыш с массивными семядолями и почечкой, состоящей из двух зелёных листьев и одного примордия. Орешки *N. nucifera* более длинные и меньшего диаметра, чем орешки *N. komarovii*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200181-4).

Авторы выражают искреннюю благодарность коллегам, студентам, друзьям за помощь и поддержку при проведении работы. Отдельную благодарность выражаем В.А. Хроленко за организацию поездок на полевые исследования. Авторы благодарят к.б.н., с.н.с. сектора микреклонального

размножения растений О.В. Наконечную за консультации по различиям молекулярных данных видов рода *Nelumbo*. Микроскопическое оборудование было предоставлено Центром коллективного пользования “Биотехнология и генетическая инженерия” ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток.

ЛИТЕРАТУРА

- Батыгина Т.Б.** Биология развития растений. Симфония жизни. СПб.: Изд-во ДЕАН, 2014. 764 с.
- Батыгина Т.Б., Шамров И.И.** Эмбриология нимфейных и лотосовых. Строение пыльцевого зерна (некоторые особенности сопряженного развития пыльцевого зерна и стенки пыльника) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 9. С. 1177–1183.
- Гордиенко И.М., Лепешкина Л.А., Воронин А.А., Клевцова М.А.** Эколо-
го-биологические особенности локальной популяции *Nelumbo komarovii* Grossh. во вторичном лесостепном ареале // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского Биология. Химия. 2023. Т. 9 (75). № 1. С. 38–52.
- Жинкина Н.А., Воронова О.Н.** К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн., 2000. Т. 85, № 6. С. 168–171.
- Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А.** Биомор-
фология растений: иллюстрированный словарь. Уч. пособие. М.: Гриф и Ко., 2002. 240 с.
- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК Ланар, 1995. 224 с.
- Журавлев Ю.Н., Омелько А.М.** Морфогенез у растений *in vitro* // Физиол. раст. 2008. Т. 55. № 5. С. 643–664.
- Красная книга Российской Федерации: Растения и грибы /** Отв. ред. Д.В. Гельтман. М.: ВНИИ «Экология», 2024. 944 с.
- Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов.** Владивосток: АВК “Апельсин”, 2008. 688 с.
- Красная книга Хабаровского края.** Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Хабаровск: Приамурские ведомости, 2008. 632 с.
- Литвинова Н.А.** 2015. Разработка методики косвенного учёта урожайности зарослей лотоса орехоносного // Научные исследования редких видов растений и животных в заповедниках и национальных парках Российской Федерации за 2005–2014 гг. / отв. ред. Д. М. Очагов. Вып. 4. М.: ВНИИ Экология, С. 31–34.
- Мурдахаев Ю.М.** Некоторые вопросы биологии и морфологии лотосов, ин-
тродуцированных Ботаническим садом АН УзССР // Интродукция и ак-

- климатизация растений. Ташкент: ФАН, 1973. Вып. 10. С. 95–99.
- Папченков В.Г.** О классификации макрофитов водоемов и водной растительности // Экология. 1985. № 6. С. 8–13.
- Паушева З.П.** Практикум по цитологии растений. – М.: Агропромиздат, 1988. 271 с.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.-Л.: Наука, 1950. 176 с.
- Савиных Н.П., Коновалова И.А., Шаклеина М.Н., Лелекова Е.В.** Структурная организация *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) на северной границе ареала // Биология внутренних вод. 2020. № 3, с. 253-259.
- Серебряков И.Г.** Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебрякова Т.И.** Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 112–128.
- Снигиревская Н.С.** Материалы к морфологии и систематике рода *Nelumbo* Adans. // Флора и систематика высших растений. Сер. 1. Вып. 13. М.; Л.: Наука, 1964. С. 104–172.
- Тахтаджян А.Л.** Жизнь растений: в 6 -ти томах. — М.: Просвещение. 1974.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. М.: Наука, 1975. № 2. С. 7–34.
- Хроленко Ю.А., Музарок Т.И., Горпенченко Т.Ю., Журавлев Ю.Н.** Анатомо-морфологические особенности организации побега *Filipendula camtschatica* (Rosaceae) в культуре *in vitro* // Turczaninowia. 2015. Т. 18. № 1. С. 90–98.
- Хроленко Ю.А., Яцунская М.С., Горпенченко Т.Ю.** Особенности онтогенеза *Nelumbo komarovii* (Nelumbonaceae) // Охрана экологической среды и рациональное использование мелкоягодных ресурсов: Материалы IX междунар. форума (Хэйхэ, 19–21 июня 2017г.). Хэйхэ, 2017. Ч. 1. С. 342–345.
- Хроленко Ю.А., Яцунская М.С., Горпенченко Т.Ю., Безделева Т.А.** Развитие *Nelumbo komarovii* Grosssh. (Nelumbonaceae) из семян в культуре // Биология внутренних вод. 2019. № 2-2, стр. 20-27.
- Цвелёв Н.Н.** Сем. Кабомбовые – Cabombaceae. Сем. Кувшинковые – Nymphaeaceae. Сем. Лотосовые – Nelumbonaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Ленинград: Наука, 1987. Т. 2. 444 с.
- Hayes V., Schneider E.L., Carlquist S.** Floral Development of *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) // Int. J. Plant Sci. 2000. V. 161. № S6. P. 183-191. <https://doi.org/10.1086/317577>

- Li Zhi-Zhong, Islam Md. Rabiul, Huang Shi-Xu et al.** Genetic diversity comparisons of wild populations of *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) in Russia and China using microsatellite markers // Plant Syst. Evol. 2020, V. 306. № 5. P.1-12.
- Masuda J., Urakawa T., Ozaki Y., Okubo H.** 2006. Short photoperiod induces dormancy in lotus (*Nelumbo nucifera*) // Ann. Bot. V. 97. P. 39–45.
- Guo L., Plunkert M., Luo X. et al.** Developmental regulation of stolon and rhizome // Curr. Opin. Plant Biol. 2021. V. 59. P. 101970. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2020.10.003>
- Yang H., He S., Feng Q. et al.** Lotus (*Nelumbo nucifera*): a multidisciplinary review of its cultural, ecological, and nutraceutical significance // Bioresources and Bioprocessing. 2024. 11:18. DOI: 10.1186/s40643-024-00734-y