

УДК 581.14

**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ
ОРГАНОВ ДИЦЕНТРЫ ВЕЛИКОЛЕПНОЙ
(*DICENTRA SPECTABILIS* (L.) LEM.)**

И. П. ИГНАТЬЕВА

(Кафедра ботаники)

Излагаются результаты исследования онтогенетического морфогенеза вегетативных органов травянистого поликарпика *Dicentra spectabilis* (L.) Lem. сем. *Fumariaceae*. Растениям свойственен короткий жизненный цикл (3—4 года). Выявлено, что причиной малой продолжительности жизни является быстро развивающийся процесс огмирания тканей стебля вегетативной части главного побега, распространяющийся как в базинетальном, так и в центробежном направлениях. Интенсивность развития этого процесса в значительной мере определяет структуру системы побегов, системы корней и продолжительность жизни растений.

Род *Dicentra* сем. *Fumariaceae* содержит 15 видов, представители которых дико произрастают в Северной Америке и Западном Китае [16].

Названные рода — *Dicentra* — происходит от греческих слов *dis* — два и *kentron* — шпора, что связано с характерным признаком цветка — наличием шпорцев у основания 2 лепестков [16]. Широко известно другое название рода — *Diclytra*, «укоренившееся даже кое-где в специальной литературе, представляет лишь недоразумение, основанное на простой опечатке» [13, с. 428].

В России культивируют 5 видов дицентры, из которых 4 интродуцированы из США — *D. canadensis*, *D. succularia*, *D. eximia* и *D. formosa*. Значительно более других распространена *D. formosa* — Д. красивая, невысокое (до 30 см) травянистое растение с прикорневой розеткой черенчатых, многократно рассеченных листьев и безлистных цветоносами, несущими соцветия малиново-красных цветков. Высоко ценится за продолжительный период цветения, длящийся с конца апреля до поздней осени, в течение которого образуется 150 — 200 соцветий [2, 5, 7, 9].

Объектом данного исследования является *D. spectabilis*, ввезенная в Россию из Северо-Западного Китая, где произрастает (рассеянно) в сырых лесах и на склонах гор до высоты 2400 м. В отечественной литературе первое упоминание о ней относится к 1810 г. [9]. В Европе описания этого вида появились позже — в 1816—1846 гг. [16].

Это красивое и очень любимое в парке растение используют в декоративном садоводстве для разнообразных целей — в одиночных посадках и группах на газонах, в миксбордерах и для зимней выгонки; срезанные побега — для цветочных аранжировок.

Латинское название *D. spectabilis* — Д. великолепная, подчеркивает неординарный по красоте внешний вид этого растения. Многочисленные народные названия отражают характерные особенности оригинальных сердцевидных цветков, висящих на тонких цветоножках. Наиболее часто встречающиеся названия «разбитое сердце» и «плачущее сердце» характеризуют своеобразную форму раскрывающегося цветка (рис. 1). Образны и другие названия: «пылающее сердце», «висящее сердце», «летающее сердце» и др. [1, 6, 10, 13—16, 18].

Ботаническое описание составлено на основе критического анализа и обобщения разрозненных литературных данных, обработка которых проведена с учетом современной ботанической терминологии [3, 4, 12—14]. Для уточнения и дополнения этих сведений использованы также результаты исследований автора.

Дицентра великолепная — крупное (60—90 см и высоту и в диаметре куста), хорошо ветвящееся растение с мясистыми корнями. Стебель побегов сочный, Красноовато-стекловидный, хрупкий, голый. Листья декоративные: длинночерешчатые, дважды трюимато-рассеченные, синевато-зеленые [1, 2, 6, 10—16, 19].

Соцветие простое кистевидное с длинной, изящно погнутой, дуговидной осью. Кисть многоцветковая, брактеозная. Цветки, висящие на коротких гонких цветоножках, располагаются на оси в очередном порядке, по поскольку они свисают вниз — кисть имеет вид односторонней (рис. 1, А).

Диаграмма цветка изображена на рис. 1, Н [6, с. 509]. Два крошечных чешуевидных чашелистика существуют лишь короткое время — у зеленых бутонов и опадают до наступления фазы бутонизации (рис. 1, Б, В.).

Венчик состоит из 4 лепестков в друг кругах. Два лепестка наружного круга, сплюснутые в вертикальной плоскости и плотно сомкнутые до раскрывания цветка, имеют сердцевидную форму. Они ярко- или бледно-розовые (реже белые), кожистые, килеватые, со шпорцами — мешковидными вместилищами нектара у основания в виде маленьких бугорков. Два лепестка внутреннего круга белые, узкие, ложковидные, слившиеся в расширенной верхней части, скрывающей пыльники и рыльца [1, 2, 10, 12, 14, 16, 17, 20].

При раскрывании цветка два наружных лепестка, оставаясь сомкнутыми в нижней части,

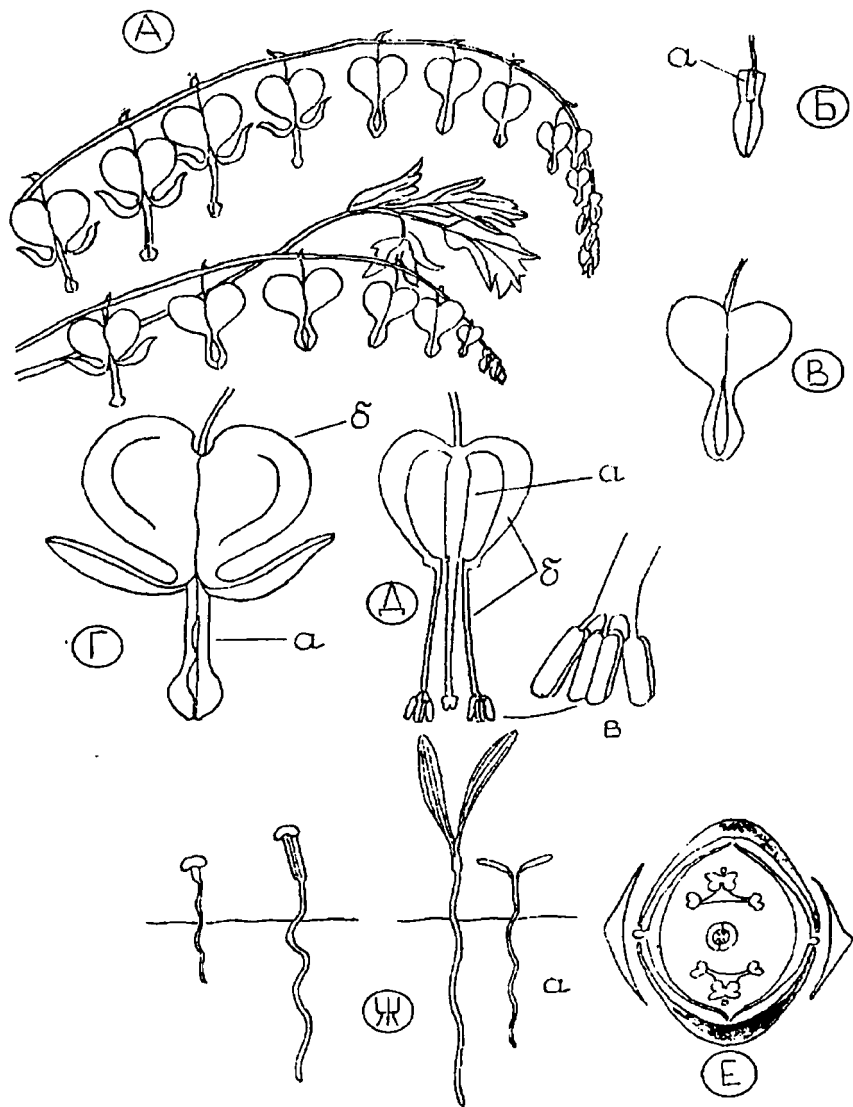


Рис. 1. Соцветия, цветки и проростки (увеличено).

А — верхние участки 2 соцветий; Б — зеленый бутон: а чашелистик; В — цветок в фазе бутोजпапии (ленетки окрашены); Г — раскрывшийся цветок: а — 2 внутренних лепестка; б — 2 наружных лепестка; Д — пестик и 2 тычинки: а — завязь, б — тычиночная нить; а — пыльники; Е — диаграмма цветка; Ж — этапы развития проростка: а — проросток в натуральную величину.

и верхней — расходятся, при этом их лопасти отгибаются в стороны вверх и открываются два белых внутренних лепестка, плотно прижатых друг к другу. Именно такое состояние цветка послужило поводом для названий растений «разбитое сердце» и «плачущее сердце» (рис. 1, Г).

Андроцей представлен 4 тычинками, расположенными в двух кругах. Но 2 тычинки внутреннего круга подверглись расщеплению до основания и нити их половинок по большей части длины (почти до пыльников) приросли с двух сторон к нитям 2 тычинок наружного круга. Вследствие этого фактически в цветке оказываются только 2 супротивно расположенные тычинки. Их широкие и изогнутые в нижней части тычиночные нити в плане имеют очертания удлинненного сердца; в верхней части они сильно сужены и несут по 3 пыльника, из которых средний 4-гнездный, боковые — 2-гнездные (рис. 1, Д, б, в).

Цветки перекрестно опыляющиеся, нектароносные. У основания тычинок расположены железки, вырабатывающие нектар, который накапливается в шпорцах 2 наружных лепестков. Нектар доступен только длиннохоботковым пчелам (*Bombus hortorum*, *Anihopliora*), садовому шмелю и некоторым видам бабочек, способным, раздвинув в 2 тесно сближенных внутренних лепестка, проникнуть в глубь цветка к вместилищам нектара [6, 8, 18].

Гинецей паракарпный из 2 плодolistиков, с верхней завязью. Столбик длинный, топкий; рыльце — двулопастное (рис. 1, Д, а).

Цветение начинается в первых числах мая и длится 30—40 дней (в записи мости от погоды). В пределах соцветия цветки раскрываются в акропетальной очередности. Период плодоношения растянут обычно он завершается в конце июня начале июля.

Плод — верхняя одиогнездная паракарпная стручковидная коробочка с многочисленными семенами. Семена почковидные, мелкие, с обильным эндоспермом, содержащим белки и жиры; перисперм отсутствует. Характерно наличие присемянников — элайосом — выростов наружного интегумента. Они состоят из тонкостенных прозрачных клеток, содержащих жировые включения и при рассматривании под лупой «...напоминают диковинные восковые цветы, сидящие на семенном шве» [8, с. 220]. Сочная и маслянистая ткань элайосом привлекает муравьев, которые, растаскивая семена, осуществляют их диссеминацию (мирмекохория).

Зародыш рудиментарный — в зрелом семени не дифференцированный на органы. Вследствие этого семенам свойственен длительный период прорастания, связанный с медленными темпами доразвития зародыша. Прорастание семян надземное [4, 7, В].

Размножение и технология выращивания. Д. великолепную обычно размножают вегетативным путем: делением куста, побеговыми и корневыми черенками [2, 5, 16].

Деление куста рекомендуется делать в конце лета; черенкование проводят весной. В качестве черенков используют отрастающие

побеги, которые сажают в горшки и держат под стеклом до образования корней. При наступлении зимы горшки помещают в подвал ($1-2^{\circ}\text{C}$), а весной следующего года высаживают в открытый грунт. На корневые черенки режут крупные корни. Сажают такие черенки в ящики или непосредственно в открытый грунт.

Семенное размножение в технологическом отношении достаточно просто и во всех отношениях предпочтительно, но часто ограничивается бесплодием растений, которое распространено повсеместно. Причина этого явления, по-видимому, заключается в отсутствии перекрестного опыления (не климат, как считал Н. И. Кичунов [5, с. 75], так как особи, растущие на одном участке, обычно являются вегетативным потомством одного растения. Вполне достоверным подтверждением этого заключения можно считать следующее явление. У растений, выращиваемых в Дендрологическом саду ТСХА, все цветки после отцветания опадали. Однако они стали ежегодно приносить семена после того, как на этом участке зацвели сеянцы, выращенные из семян, выписанных из Польни.

Семена высевают осенью в ящики, которые устанавливают в холодном парнике или прикапывают на гряды. Весной сеянцы высаживают в грунт [18]. В средней полосе России растения выносят без укрытия самые суровые зимы. Они предпочитают легкую, богатую перегноем, умеренно влажную почву. На очень сырых участках, так же как и на слишком сухих, растения плохо развиваются

и быстро погибают. Для посадкам предпочтительны полутенистые места. И хотя здесь цветение наступает несколько позже, чем на открытых солнечных участках, период цветения более длителен. Естественное отмирание побегов наступает в августе, но в сентябре обычно отрастают новые и иногда наблюдается слабое вторичное цветение [1, 2, 11, 17, 18].

Из литературных источников известно, что Д. великолепная хорошо поддается зимней выгонке, при этом не только в оранжереях, но, что особенно важно, в комнатах [10, 11, 16]. М. Гесдёрфер пишет, что «Ландыш, готия и дикиитра из всех многолетних травянистых растений несомненно всего более достойны рекомендации для выгонки в комнатах» [1, с. 633].

Осенью, обычно в конце октября, растения, предназначенные для выгонки, выкапывают из почвы. Представление о том, какой посадочный материал следует использовать, неоднозначно. Одни считают, что это должны быть сильно развитые экземпляры с хорошей корневой системой [10, 16], другие рекомендуют использовать отрезки толстых мясистых «корневищ» (название не ботаническое), каждое из которых заканчивается верхушечной почкой [1], либо части «корневищ», полученных после деления выкопанного растения, а также молодые растения, выращенные из черенков [11].

Подготовленные растения или их части сажают в горшки, которые содержат вначале прикопанными в грунте; а с наступлением

холодов и до конца декабря — в прохладном безморозном помещении. В начале января горшки устанавливают в комнате на подоконнике. При температуре 15—20° С побеги развиваются очень быстро. В связи с этим растения поливают обильно и даже держат воду на поддонах.

Цветение начинается в феврале и длится около месяца. Окраска цветков обычно несколько бледнее, чем у растений в открытом грунте. После окончания цветения побеги срезают, растения переносят в прохладное помещение, а ранней весной высаживают в открытый грунт, где они быстро трогаются в рост и заплетают.

Цветующие побеги дицентры выглядят необыкновенно изящно при постановке в вазы. Для удлинения периода цветения их срезают в фазу бутонизации [1, 10, 11, 16].

Исследование морфогенеза вегетативных органов *D. великолепной* проводилось в течение 5 лет (1982—1986) в питомнике Деннологического сада им. Р. И. Шредера при кафедре ботаники Тимирязевской академии на основе методических разработок автора [3]. Выбор объекта основывался на полном отсутствии сведений о морфогенезе этого крайне своеобразного растения и о причине короткого жизненного цикла особей, который обычно ограничивается 3 годами.

Результаты экспериментальной работы

Семена были собраны с растений, цветение которых началось в I декаде мая и продолжалось около 30 дней. В пределах соцветий,

представленных длинными многоцветковыми кистями, цветки раскрывались в акропетальной последовательности. В этой же очередности формировались и созревали плоды. Период плодоношения завершился в начале июля. Стручковидные коробочки вскрываются 2 створками; семена мелкие, почковидные.

Посев семян производили 10 июля в посевные ящики, установленные в холодный парник. Массовые всходы появились спустя 9 мес в начале апреля следующего года. Длительный период от посева семян до появления всходов связан с медленным темпом доразвития рудиментарного зародыша.

Первый год жизни растений (рис. 1—3).

Первое описание и проведение в начале апреля (рис. 1, *жс*). Прорастание семян надземное. В рост трогаются гипокотиль и зародышевый корешок. Гипокотиль красновато-коричневый, прямой, около 1 см в длину и 0,1 см в диаметре. Он выносит на поверхность почвы семядоли, заключенными в семенную кожуру. По мере роста семядолей и их расхождения семенная кожура смещается вверх и сбрасывается.

Фаза семядолей наступила 8—10 апреля. Семядоли, достигшие предельных размеров, расположены под углом около 45° к вертикальной оси (рис. 1, *жс, а*). Черешки семядолей короткие (0,3 см), красноватые; пластинки продолговатые (1 см в длину), голые с четко выраженным жилкованием. Гипокотиль (1 см в длину)

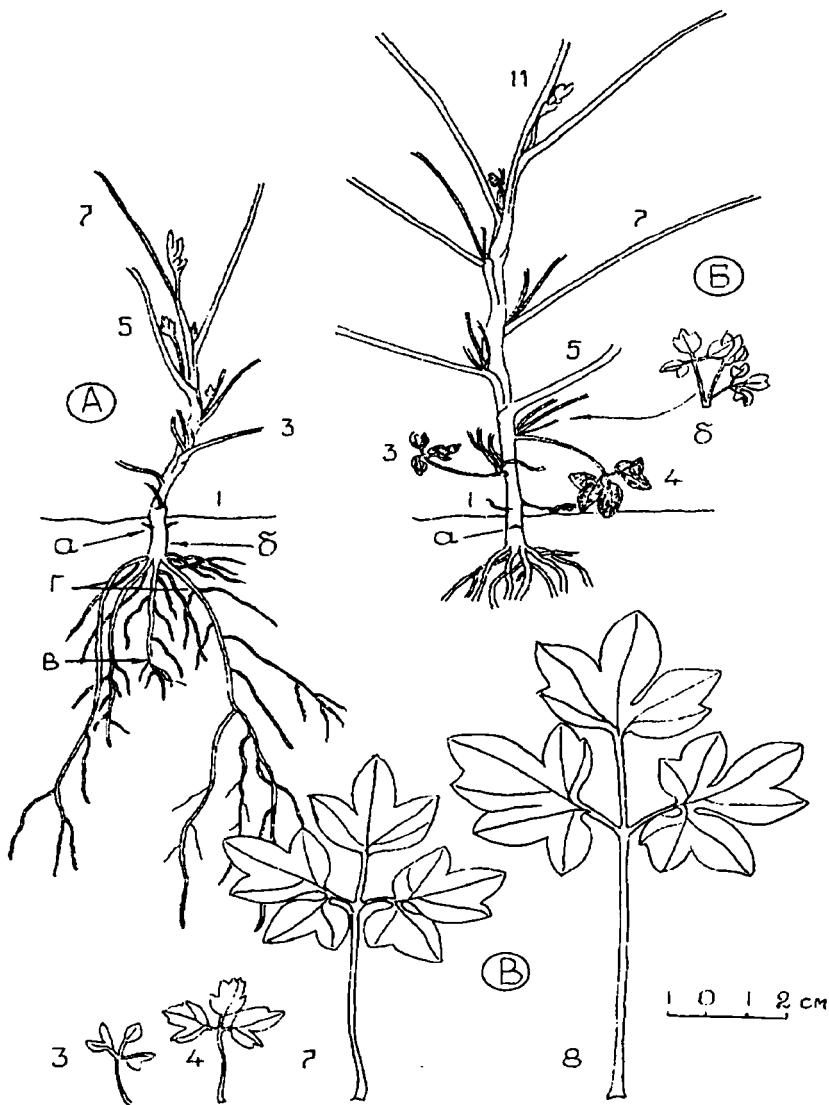


Рис. 2. Первый год жизни растений (июль, август).

А — строение растений на 15 июля; *а* — остатки отмерших семядолей; *б* — гипокотиль; *в* — главный корень; *в* — компактно расположенные корни 2-го порядка; *1—7* — порядковые номера листьев (здесь и на рис. *Б* пластинки удалены); *Б* — строение растений на 1 августа; *а* — рубец от семядолей; *б* — побег 2-го порядка; *1—4* — отмершие листья; *3—11* — зеленые листья; *В* — взрослые листья главного побега; *3—8* — порядковые номера листьев.

полностью находится над поверхностью почвы. Главный корень (4 см в длину) слабо извилистый.

Второе описание проведено 15 июля (рис. 2, Л). Растения находились в фазе 6—7-го листа. Семядоли и 1-й лист к этому времени отмерли. Главный побег полурозеточный. Первые 3—4 междоузлия относительно короткие (вегетативная часть), длина следующих увеличивается в акропетальном направлении (репродуктивная часть). Длина стебля не превышает 8 см.

Листья длинночерешчатые, тройчато-рассеченные у 2-х первых листьев и дважды тройчато-рассеченные у 3—7-го (рис. 2, В). В пазухах 3—7-го листьев появились зачатки побегов 2-го порядка.

У гипокотыля (0,8—1,2 см в длину и до 0,4 см в диаметре) лопаются и отслаиваются эпидерма.

Активно идет процесс геофилизации — семядольный узел, который при появлении всходов находился на высоте 1 см, втянут в почву на глубину 0,5 см.

Главный корень короткий и тонкий (до 5 см в длину и 0,2 см в диаметре), слабо ветвится (рис. 2, А, в). По большей части его длины равномерно расположены 8—10 коротких, тонких всасывающих корней 2-го порядка. От базальной части корня — на границе с гипокотилем — отходят 3—5 длинных (до 13 см), скученно расположенных корней 2-го порядка, играющих в дальнейшем главную роль в формировании системы главного корня (рис. 2, А, г). В середине июля они еще тонкие (0,1 см в диаметре), но ветвятся уже до 3—4-го порядка.

Третье описание проведено спустя 15 дней после второго — 1 августа (рис. 2, Б). Растения находились в фазе 11-го листа; отмерли 3-й и 4-й листья. Длина стебля главного побега 12 см, диаметр в наиболее толстой средней части 0,4 см.

Продолжается образование зачатков боковых побегов в пазухах верхних листьев главного побега и дальнейшее развитие зачатков, заложенных ранее в пазухах 3—7-го листьев, в побеге 2-го порядка. Поскольку междоузлия у последних еще не начали удлиняться, они имеют вид розеточных (рис. 2, Б, б).

Четвертое описание проведено через 3 месяца после третьего 30 октября (рис. 3). Надземная часть растений представлена главным побегом, который у большинства растений завершился зачатком соцветия (0,5 см в длину), у некоторых — сформировавшимся соцветием (до 7 см в длину). При этом, несмотря на прохладную погоду октября, в соцветии раскрылось 5—6 первых цветков и образовалось 1—2 зеленых плода. Однако полного развития соцветие в условиях средней полосы России в 1-й год жизни растений не достигает.

В пределах популяции длина стебля главного побега растений до соцветия значительно варьировала — от 20 до 42 см, диаметр — от 0,6 до 0,8 см. Стебель колленчатый-восходящий, угловатый. Несмотря на значительную разницу в длине главного побега, число листьев у растений почти одинаковое — 19—20, так как длина

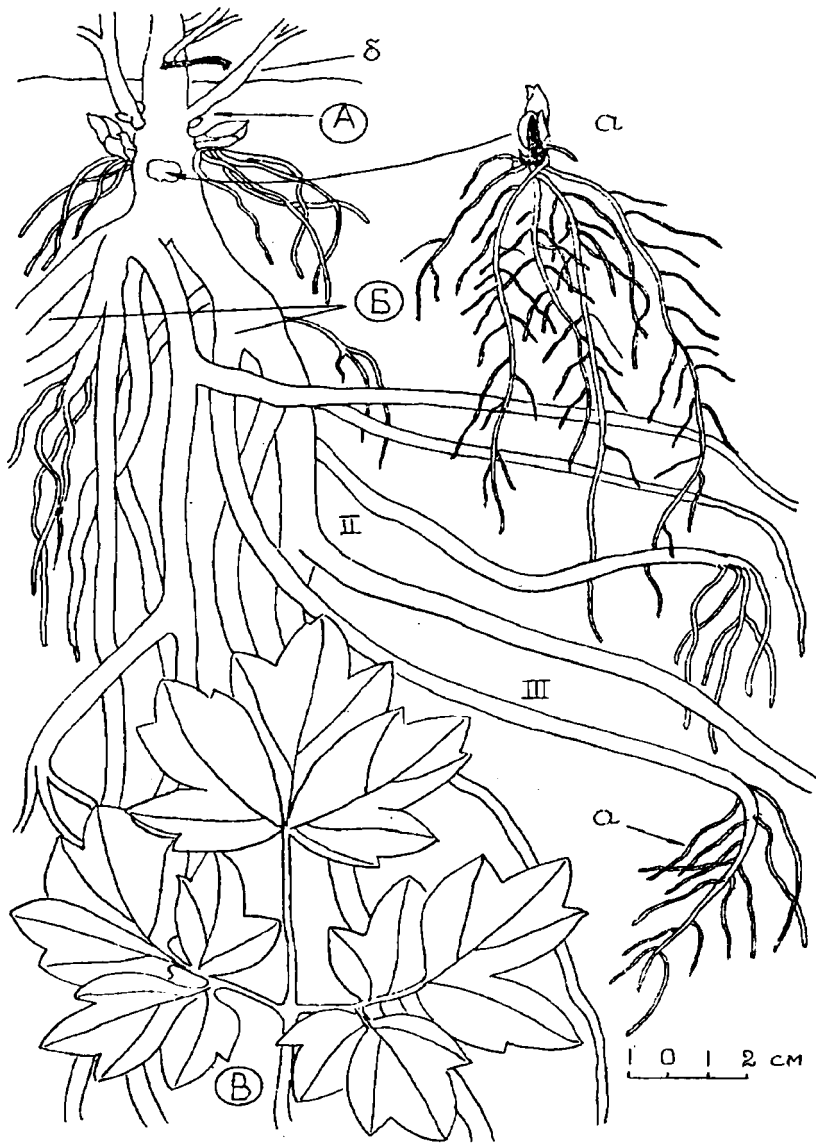


Рис. 3. Первый год жизни растений (конец октября).

A — базальная часть главного побега; *a* — почка возобновления (с придаточными корнями) в пазухе семядоли; *b* — побег 2-го порядка с ночками возобновления 3-го порядка; *B* — система главного корня; II — III — порядок боковых корней; *a* — пучок всасывающих корней; *B* — пластинка 16-го листа главного побега.

междоузлий различная. Первые 10—12 листьев отмерли.

Фрагменты листового ряда главного побега представлены на рис. 2 и 3. Листья низбегающие. Наибольшую расчлененность имеют 15—16-й листья (рис. 3, *B*). Длина черешка 14 см; хорошо выражены «черешочки». Черешки и черешочки полые начиная от основания. Листовая пластинка в очертании округло-яйцевидная. Боковые и верхушечные сегменты дважды тройчато-рассеченные, сегментики — лопастные, раздельные и рассеченные.

В пазухах 3—7-го листьев развиваются побеги 2-го порядка. Их длина в акропетальной последовательности изменяется без какой-либо закономерности (15—12—4—6—15 см). Все они находятся в вегетативном состоянии. Число листьев у этих побегов равнялось соответственно 9—6—4—8—9. Поскольку отмерших листьев у побегов 2-го порядка нет, растения, несмотря на оголенную нижнюю часть стебля главного побега, сохраняют декоративный вид.

Система главного корня имеет необычное строение. Главный корень короткий, тонкий и, как было отмечено выше, обычно рано отмирает. Но 3—5 корней 2-го порядка, скудно расположенных на его базальной части — на границе с гипокотилем, достигают больших размеров — до 30 см в длину и 1 см в диаметре (рис. 3, *B*). Корни 3-го порядка многочисленные — от 2 до 5 у каждого корня 2-го порядка. Они так же длинные, толстые (0,5—0,7 см в диаметре), мясистые

и очень хрупкие. Всасывающие корни 3-го и 4-го порядков (3 — 7 см в длину и 0,1 см в диаметре) в небольшом числе (4—15) дислоцированы на верхушке крупных корней в виде пучков (рис. 3, *B*, *a*). Корневые волоски отсутствуют.

Поверхность крупных корней гладкая; поперечные морщинки, характерные для контрактильных корней или свойственная таким корням скрученность отсутствует. Тем не менее геофилизация продолжается — семядольный узел (диаметр 1,8—2,0 см) находится в почве на глубине 2,5—3,0 см. Вследствие этого почки возобновления 2-го порядка, сформированные в пазухах семядолей и 2—3 первых листьев главного побега погружены в субстрат. Почки возобновления крупные: их длина в акропетальном направлении изменяется от 3,0 до 1,2 см.

В пазухах первых листьев нижних побегов 2-го порядка (рис. 3, *A*, *b*), базальная часть которых также находится в почве, развито по 1—2 почки 3-го порядка, длина которых не превышает 0,3 см.

Строение почки возобновления в пазухе одной из семядолей показано на рис. 3, *A*, *a*. Ее длина 2,8 см. Почка закрытая; число защитных чешуй — 7. Из них 3 первых отмерло, 3 следующих за ними — розовые, мясистые; 7-я чешуя имеет на верхушке зачаток редуцированной пластинки. Затем следуют зачатки 16 срединных листьев и зачаток соцветия, у которого невооруженным глазом видны зачатки прицветников (брактей) и цветков. В пазухах

2—6-й чешуй почки возобновления сформированы почки 3-го порядка (0,6—0,4 см в длину). Таким образом, у данного растения почка в пазухе семядоли в октябре

1-го года жизни представляет собой зачаток полностью сформированного побега.

Почки возобновления в пазухе 1—3-го листьев главного побега имеют сходное строение с семядольными почками. Отличие состоит в меньших размерах, меньшем числе кроющих чешуй (6—5) и зачатков срединных листьев (12—10). Зачаток соцветия сформирован у всех перечисленных почек.

Характерной особенностью почек возобновления 2-го порядка является хорошо развитые придаточные корни на стебле базальной части (рис. 3, 1, *a*). Число корней варьирует от 7 у семядольных почек до 4—5 у остальных; длина корней — соответственно от 14—16 до 10 см. Поскольку почки возобновления имеют собственную корневую систему, они обладают высокой степенью обособленности уже в конце 1-го года жизни растений. Однако такой тип развития почек свойствен лишь некоторым растениям. У других — почки в пазухах семядолей и первых листьев, наоборот, развиваются медленно, размеры их малы и придаточные корни не образуются.

Вегетация растений в 1-й год жизни продолжается до поздней осени и длится около 7 месяцев.

Второй год жизни растений (рис. 4, 5).

Первое описание проведено 10 апреля. В конце

ноября предыдущего года при наступлении морозов репродуктивная часть главного побега отмирает вынужденно. К весне полый стебель этой части в значительной мере разрушается и, как правило, отваливается на гниине с выполненным стеблем вегетивной части. На обнаженной поверхности последнего образуется неглубокая впадина, в которой накапливается вода, почва и органические остатки. На этом субстрате развивается микрофлора, в результате деятельности которой начинается разрушение тканей стебля вегетивной части и образованно открытой полости.

Длина сохранившегося к весне стебля вегетивной части главного побега растений варьировала от 1,7 до 4,5 см в зависимости от ее структуры (число метамеров) и интенсивности процесса отмирания (рис. 4, *A*, *A'*). Отмирание тканей стебля вегетивной части распространяется в первую очередь в базипетальном направлении и несколько позже — в центробежном. На продольном разрезе стебля, в центре его, виден узкий (0,2 см в диаметре) темно-коричневый тяж отмершей сердцевины, окружающая его ткань, находящаяся в начале отмирания, — рыхлая, оранжевая (рис. 4, *A*, *B'а*, *z*).

Побеги 2-го порядка, развившиеся в предыдущем году в пазухах 3—7-го листьев главного побега, к началу зимы оставались в вегетивном состоянии. Результаты перезимовки были неодинаковые и находились в прямой зависимости от структуры побегов,

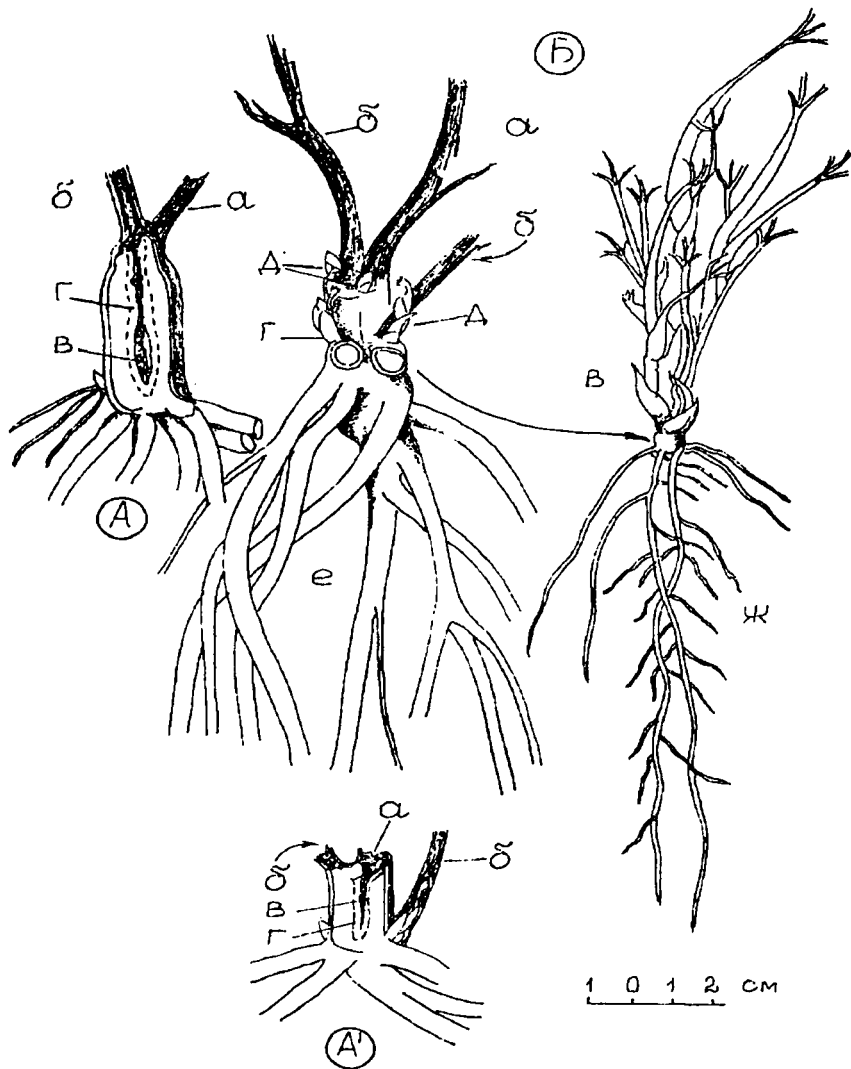


Рис. 4. Второй год жизни растений. Строение растений на 10 апреля.

А, А' — продольный разрез стебля перезимовавшей вегетативной части главного побега: в — остатки полностью отмерших побегов 2-го порядка; г, в — соответственно отмершая и отмирающая сердцевина; ж — внешний вид перезимовавшего слабо развитого растения; а, б — соответственно репродуктивная часть главного побега и двух побегов 2-го порядка; в — ветвящийся побег возобновления 2-го порядка; ? — почка 2-го порядка; θ — почки 3-го порядка; е — система главного корня; ж — придаточные корни побега возобновления.

которая, и свою очередь, определялась их местоположением. Два, реже три, верхних побега (в пазухах 5—7-го листьев), представленные только репродуктивной частью (длинные междоузлия, полый стебель), при наступлении морозов отмирали полностью (рис. 4, А, Б). У 2—3 побегов, расположенных ниже (в пазухах 3—5-го листьев), наряду с репродуктивной частью развивалась также вегетативная, которая несмотря на небольшие размеры (стебель 0,5—0,8 см в длину при диаметре 0,3—0,4 см) перезимовывала. В пазухах ее листьев развиты 1—2 почки 3-го порядка (рис. 4, Б, Д).

В текущем году надземная часть растений представлена побегами 2-го и 3-го порядков. Все побеги завершаются соцветиями.

Побеги 2-го порядка развиваются из почек, сформировавшихся к осени предыдущего года в пазухах семядолей и 3—4 первых срединных листьев главной побега. Эти почки представлены зачатками побегов с полным циклом развития (см. выше). Несмотря на относительно низкие температуры в I декаде апреля развитие зачатков происходит быстро: длина побегов к 10 апреля достигает 10—13 см (рис. 4, Б, Е). У развивающихся побегов одновременно с ростом в длину, при котором происходит увеличение числа междоузлий, начинается ветвление. При этом в пазухах 3 первых листьев почки развиваются медленно и не прорастают (резервные почки), в пазухах 3—4 следующих за ними листьев образованы небольшие побеги.

У каждого из отрастающих побегов 2-го порядка имеется 4—

7 придаточных корней, более крупные из которых ветвятся по 2-го порядка. Корни 2-го порядка выполняют функцию всасывания — они короткие, тонкие и расположены равномерно по всей длине придаточного корня (рис. 4, Б, Ж).

Структура системы главного корня, описание которой дано на 30 октября предыдущего года, заметных изменений не претерпела. Следует отметить, что число, длина и диаметр образующих ее боковых корней 2-го порядка, так же как порядок и интенсивность их ветвления у растений популяции, значительно различаются.

В связи с начавшимся весенним утолщением корневой первичная кора базальной части более крупных из них растрескивается по длине 5—7 см.

Второе описание проведено спустя 50 дней после первого 29 мая. У побегов 2-го и 3-го порядков заканчивалось цветение. Растения находились в фазе зеленых плодов. Ось соцветий (15—18 см в длину) несет 13—15 зеленых плодов и завершается несколькими раскрывшимися или увядающими цветками.

У побегов возобновления 2-го и 3-го порядков сердцевина стебля базального участка вегетативной части плотная желтоватая, выше (по длине до 4 см) — зеленоватая стекловидная; сердцевина стебля репродуктивной части в основном разрушена и стебель полый.

В результате продолжающегося отмирания тканей стебля вегетативной части главного побега тяж отмерших тканей в централь-

ной части стебля достиг семядольного угла, а его диаметр увеличился до 0,4 см.

Третье описание проведено через 40 дней после второго — 8 июля.

В конце июня наступила фаза массового плодоношения. В I декаде июля стручковидные коробочки вскрывались (двумя створками) и семена высыпались. Растения сильно различались по темпу и мощности развития. Ниже приводится описание одного из наиболее крупных растений (рис. 5).

Длина стебля вегетативной части главного побега 3,5 см, диаметр 3,0 см. Продолжается отмирание сердцевины стебля. Отмершие ткани, по-прежнему, имеют вид тяжа в его центральной части (рис. 5, Б, а).

Система побегов возобновления представлена тремя побегами 2-го порядка и тремя — 3-го (рис. 5, А, б, в).

Три побега 2-го порядка развились из резервных почек возобновления, сформированных в пазухах семядолей и 1-го срединного листа к осени первого года жизни растений. Длина стебля этих побегов до соцветия — 72—65 см, диаметр 1,1—0,5 см. Структура побегов отличается от таковой главного побега наличием листьев низовой формации — чешуй, число которых 5—6. Это кроющие почечные чешуи, которые не только не опадают при раскрывании почек, но их размеры увеличиваются в процессе развития побега. Они остаются жизнедеятельными длительное время и отмирают только к началу толя. Число листьев срединной

формации изменяется в акропетальной последовательности от 12 до 9 (из них отмерших 1—2); общее число мегамеров — от 18 до 14.

Три побега 3-го порядка развились из почек перезимовавшей вегетативной части 2 побегов 2-го порядка, которые осенью предыдущего года находились в вегетативном состоянии (см. выше). Репродуктивная часть в зимний период у них отмерла. У нижнего из них образовалось 2 побега 3-го порядка, у верхнего 1. Размеры и структура этих побегов в акропетальной последовательности изменяются незначительно. Длина стебля колебалась в пределах 65—70 см, диаметр — 0,8—0,7 см, число чешуй — 4—3, число срединных листьев — 9—8 и общее число мегамеров — 13—11.

Таким образом, длина стебля репродуктивной части до соцветия у побегов 2-го порядка лишь немногим больше, чем у побегов 3-го порядка, соответственно 65—72 и 61—70 см, то же относится и к диаметру — 0,8—1,1 и 0,8—0,7 см. Число чешуй сокращается от 6—5 у побегов 2-го порядка до 4—3 у побегов 3-го порядка; число срединных листьев — от 12—9 до 9—8 и общее число мегамеров — от 18—14 до 13—11. Изменение структуры побегов 3-го порядка по сравнению с таковой побегов 2-го порядка согласуется с закономерностью, выявленной для ряда представителей травянистых двудольных полнкарпиков, а именно — сокращением числа мегамеров вегетативной и репродуктивной частей побегов с возрастанием их порядка [3].

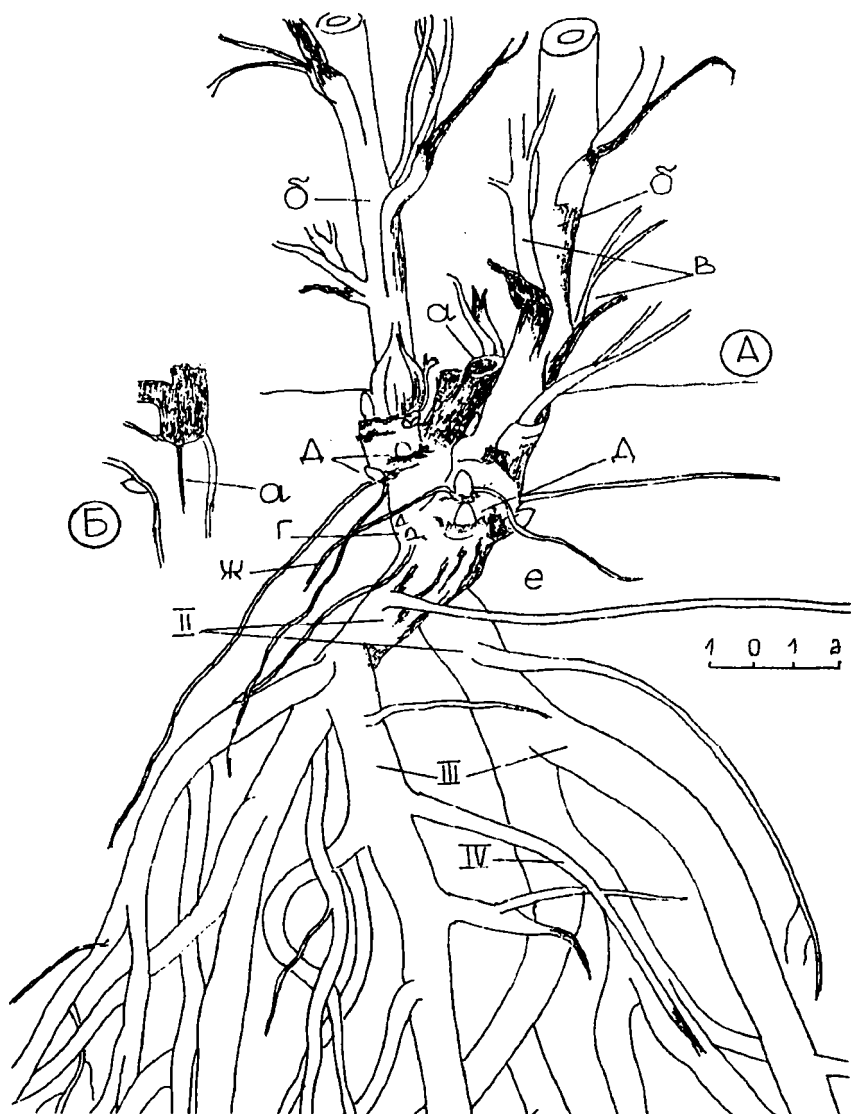


Рис. 5. Второй год жизни. Строение хорошо развитого растения на 8 июля.

А — внешний вид растения; а — пенек от отмершей репродуктивной части главного побега; б — побег возобновления 2-го порядка; α — побеги 3-го порядка; γ — почки 2-го порядка; δ — почки 3-го порядка в пазухе отмерших чешуй; ε — система главного корня; II — IV — порядок боковых корней; Б — продольный разрез вегетативной части главного побега: а — тяж отмершей сердцевины.

Система главного корня достигает 40 см и длину и 35 см в диаметре. Основой ее являются 2 корня 2-го порядка — 1,5 см и 2,3 см в диаметре базальной части (рис. 5, П). Число корней 3-го порядка — 9,4-го — 13 и 5-го — 4; общее число корней 2 — 5-го порядков — 28. Все перечисленные корни обладают положительным геотропизмом. Слабо изгибаясь, они располагаются в занимаемом объеме почвы относительно равномерно. Корни цилиндрические, толстые и по большей части длинны «голые» — без тонких боковых корней. Специализированные всасывающие корни сосредоточены только на их верхушке и находятся, таким образом, на глубине 30—35 см. Они короткие, тонкие (0,1 см в диаметре) и расположены скученно в виде пучков, состоящих из 8—20 корней. При таком необычном строении корневой системы поглощение почвенных растворов осуществляется, по-видимому, не только апикальной зоной растущих корней 3—5-го порядков и пучков корней на их верхушках, но также поверхностью толстых корней, или, по крайней мере, их верхней более молодой зоны.

Четвертое описание растений проведено 1 н о я б р я. Репродуктивная часть побегов 2-го и 3-го порядков отмерла, спустя месяц по окончании плодоношения — в августе, естественным путем, т. е. период вегетации растений на 2-й год жизни сократился до 5 мес. (в 1-й год она продолжалась 7 мес и побега отмирали вынужденно при наступлении низких температур).

У побегов 2-го порядка в пазухах первых низовых чешуевидных листьев вегетативной части, отмерших к этому времени, сформированы 1—2 почки возобновления 3-го порядка. Первая — нижняя почка (2,2 см в длину и 0,6 см в диаметре) имеет 11 чешуй, из них 9 отмерших светло-коричневых и 2 живых розовых. В пазухах чешуй развиваются почки 4-го порядка, размер которых возрастает в акропетальной последовательности от недифференцированного бугорка 0,2 см в длину и до сформированных почек. Последние имеют 3 чешуи и 5 зачатков срединных листьев. Почки 4-го порядка, образовавшиеся в пазухах 2 верхних живых розовых чешуй, низовых чешуевидных листьев не имеют — они представлены только репродуктивной частью.

Вторая почка 3-го порядка, расположенная выше, имеет 7 отмерших чешуй. В их пазухах сформированы почки 4-го порядка, длина которых в акропетальной последовательности изменяется от 0,1 до 0,3 см. Живая розовая чешуя — одна. В ее пазухе почка 4-го порядка представлена микроскопически малым бугорком. Вслед за 8-ю чешуями следует 7 зачатков срединных листьев и зачаток соцветия. На базальной части стебля развиты 7 придаточных корней (2 — 15 см в длину), из которых 4 ветвятся до 2-го порядка.

Третья (верхняя) почка 3-го порядка имеет 6 отмерших чешуй, 3 живых розовых, 6 зачатков срединных листьев и зачаток соцветия. Почки 4-го порядка микроскопически малы.

Третий год жизни растений (рис. 6, А, В).

Характерной особенностью растений в текущем году является быстро развивающийся процесс отмирания тканей стебля вегетативной части главного побега, распространяющийся как в базипетальном, так и в центробежном направлениях. Интенсивность развития этого процесса в значительной мере определяет структуру системы побегов, системы корней и продолжительность жизни растений.

Первое описание проведено 10 апреля. Открытая полость в стебле вегетативной части главного побега (центральная полость) достигает 1,5 см в глубину и 2,2—2,5 см в диаметре, при этом, поскольку перидерма не образуется, процесс отмирания тканей продолжается.

В предыдущем году было развито 2—3 побега 2-го порядка, образовавшихся из почек вегетативной части главного побега. В конце августа того же года репродуктивная часть этих побегов отмерла аналогично тому, как это происходило у главного побега. Процесс отмирания охватил сердцевину и внутренние слои ксилемы стебля вегетативной части. Образовавшаяся полость соединилась с центральной полостью. От центральной полости процесс отмирания тканей распространялся в базипетальном направлении на сердцевину гипокотилия и ксилему базальной части толстых корней 2-го порядка системы главного корня, в центральной части которых образовалась ткань отмерших тканей (4,5—7,5 см в длину). Кроме того по значи-

тельной длине этих корней возникли локальные очаги отмерших тканей в виде узких продольных тяжей.

Побеги 3-го порядка, развившиеся в предыдущем году из почек верхней тоны вегетативной части побегов 2-го порядка, по окончании плодоношения отмерли полностью, так как вегетативная часть у них не образовалась или была очень мала.

К 10 апреля из почек нижней зоны стебля вегетативной части побегов 2-го порядка (диаметр стебля 2,8—3,0 см), где уже шел процесс отмирания тканей, развилось 3—4 побега возобновления 3-го порядка. Кроме того из нижних почек вегетативной части главного побега, развитие которых шло замедленно, образовалось 1—2 побега 2-го порядка. Все побеги 2-го и 3-го порядков имели придаточные корни на стебле вегетативной части, число которых различно — от 2 до 9. Корни ветвились до 2-го порядка.

У развившихся побегов возобновления одновременно с ростом в длину, т. е. с увеличением числа метамеров, формировались пазушные почки и побеги. Так, у побегов 3-го порядка на нижнем участке вегетативной части (по длине 1 см) в пазухах чешуй расположено 8 почек, длина которых в акропетальной направлении возрастает от 0,2 до 0,5 см. У каждой из почек сформированы 1—2 тонких придаточных корня. Следующие за ними 7 почек, в пазухах срединных листьев, развились в побеги, которые представлены только репродуктивной частью и придаточных корней не имеют.

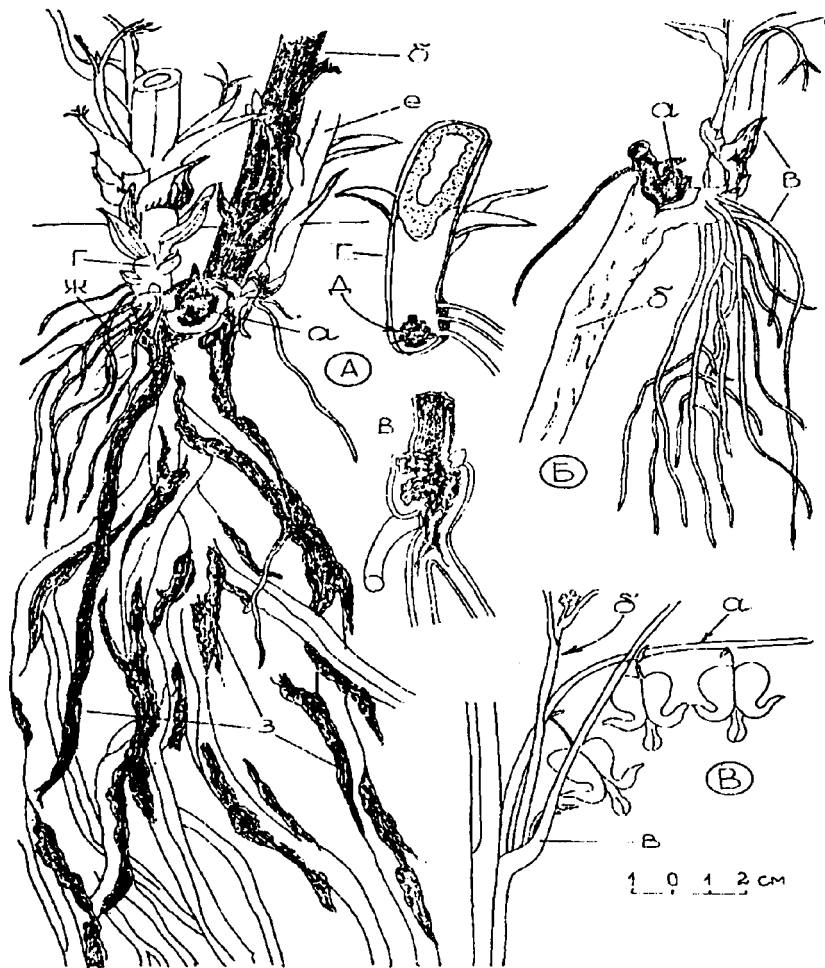


Рис. 6. Третий год жизни растений. Стрѐние растений на 10 июня.

A — одна из 2 частей, на которые развалилось растение при выкопке; *a* — центральная полость в стебле вегетативной части главного побега; *b* — побег 2-го порядка предыдущего года с отмершей репродуктивной частью; *b* — слияние отмерших тканей побега 2-го порядка с центральной полостью; *z* — побег возобновления 2-го порядка; *d* — отмерший базальный участок стебля вегетативной части (см. текст); *e* — побег 3-го порядка; *ж* — придаточные корни базальной части побега; *з* — слущивающаяся корка у боковых корней системы главного корня; *B* — Четвертый год жизни растений. Стрѐние парткулы на 10 июня: *a* — центральная полость; *в* — кореш. 2-го порядка после слущивания корки (видны вмятины); *в* — побег возобновления с придаточными корнями; *B* — сериальное расположение побегов (*a*, *b*) в пазухе 6-го листа (*в*).

По мере отмирания тканей стеб-ля вегетативной части побегов 2-го порядка побеги 3-го порядка постепенно теряют связь с корнями системы главного корня.

Второе описание проведено 10 июня (рис. 6, *А, Б*). Фаза начала цветения была отмечена 28 мая, фаза массового цветения — 10 июня. В качестве модельных растений для описания были выбраны 2, различающихся по мощности развития.

Растение № 1 — одно из наиболее крупных. У него развиты 1 побег 2-го порядка и 3 побега 3-го порядка.

Побег возобновления 2-го порядка (рис. 6, *А, в*). Стебель вегетативной части (4,5 см в длину и 1,2 см в диаметре) несет 10 листьев низовой формации, представленных крупными желтовато-коричневыми чешуями. В пазухах нижних чешуй — небольшие почки 3-го порядка, развитие которых идет замедленно; в пазухах 10-й чешуи сформирован зачаток побега; выше — в пазухах срединных листьев образовались небольшие побеги. Стебел, вегетативной части выполнен плотной стекловидной желтоватой тканью. Однако в его базальной части — в области сердцевинки образовался очаг отмерших тканей (рис. 6, *А, д*), который возник в результате распространения процесса отмирания от центральной полости в акропетальном направлении (снизу вверх), т. е. в обратном тому, которое происходит при естественном отмирании побегов в конце периода вегетации (рис. 6, *А, в*).

Дальнейшее расширение этого очага в центростремительном направле-

нием приводит к парушению связи вполне здорового побега 2-го порядка с корнями системы главного корня. Вследствие нарушения связи происходит отмирание корней системы главного корня, так как прекращается поступление органических веществ, вырабатываемых побегами. Таким образом, на следующий (4-й год), несмотря на наличие почек 3-го порядка в пазухах чешуй вегетативной части, возобновление становится возможным лишь при образовании у развивающихся побегов собственных придаточных корней.

Стебель репродуктивной части побега 2-го порядка этого растения несет 10 срединных листьев; соцветие верхушечное. Длина побега до соцветия 57 см, длина соцветия 18 см. В пазухах всех листьев репродуктивной части сформированы боковые побеги, длина которых в акропетальном направлении возрастает от 6 до 28. Верхние из них завершаются соцветиями.

На рис. 6, *В* показан участок репродуктивной части этого побега. Стебель полый, листья низбегающие — нижняя часть черешка по значительной длине срощена со стеблем. Черешок в месте отхождения от стебля вздутый, мясистый.

Обычно в пазухе листа формируется одна почка, по в текущем году у крупных побегов — несколько почек, которые закладываются в виде нисходящего ряда (рис. 6, *В, а, б*). Первым развивается побег ближайший к стеблю (*а*), затем следующий за ним по направлению к листу (*б*) и далее иногда 3-й. В пазухах верх-

них листьев, расположенных ниже, все сериальные побеги вегетативные. За счет последних значительно увеличивается фотосинтезирующая поверхность растения.

Побеги возобновления 3-го порядка различаются. Два нижних из них имеют размеры и структуру, аналогичные таковым побегу 2-го порядка. У слабо развитого третьего верхнего побега (*e*) (8 чешуй, 6 срединных листьев) почки одиночные. Боковой вегетативный побег только один — в пазухе 5-го листа, в пазухах других — почки только трогаются в рост.

Система главного корня достигает 50 см в длину. Внешний вид ее своеобразен. По всей длине толстых корней 2—5-го порядков (кроме верхушки) слущивается тонкая, хрупкая темно-коричневая корка, которая у выкопанных растений свисает в виде лент (рис. 6, *a*, *з*). Поверхность корней, освобожденная от корки, гладкая, желтоватая с небольшими впадинами (рис. 6, *Б*, *б*). Сбрасывание корки, связанное непосредственно с весенним утолщением корней, наблюдалось у всех выкопанных растений. По-видимому, освобождение от корки оказывает благоприятное воздействие на процесс всасывания почвенных растворов поверхностью толстых корней (анатомическое исследование не проводилось).

Произошло изменение формы толстых корней — в поперечном сечении они уже не округлые, как это было в предыдущие 2 года, а округло-квадратные или округло-ромбические. У многих корней появилась слабо выраженная свилеватость.

Короткие тонкие корни, расположенные на верхушке толстых корней и в виде пучков, выполнявшие в течение 2 предыдущих лет функцию всасывания почвенных растворов, стали толще (0,2—0,3 см в диаметре), при этом у них сформировались новые всасывающие корни двух-трех порядков (0,1 см в диаметре).

Растение № 2 — слаборачв и т о е. Его надземная часть представлена одним побегом, по-видимому, 2-го порядка (если судить по отмершим остаткам в 1-й год был развит главный побег, на 2-й год 1 побег 2-го порядка, который после плодоношения полностью отмер). Небольшой участок основания стебля вегетативной части главного побега, имеющий вид валика, сохранился в жизнедеятельном состоянии. Именно здесь из сохранившейся почки сформировался единственный побег вочобновления 2-го порядка текущего года и расположены 2 небольшие почки этого же порядка.

Побег 2-го порядка предыдущего года полностью отмер. Отмирание распространилось на ткани базальной части единственного толстого корня 2-го порядка, который достиг 32 см в длину при диаметре 1 см и ветвится до 4-го порядка. На верхушках 3 корней 3—5-го порядков имеются пучки коротких тонких всасывающих корней, о которых уже упоминалось ранее. По большей части длины цилиндрических корней 3-5-го порядков происходит слущивание корки.

Описываемый побег возобновления текущего года имеет 56 см в длину при диаметре 1 см. Его

структура подтверждает предположение, что это побег 2-го порядка: число чешуй — 7, число срединных листьев — 17, общее число метамеров — 24. В пазухах нижних чешуй сформированы почки возобновления. На вегетативной части этого побега имеются толстые придаточные корни — до 10 см в длине, ветвящиеся до 2-го порядка. В связи с процессом отмирания, распространяющегося от центральной полости на базальную часть стебля вегетативной части единственного побега в акропетальном направлении и образовании очага отмирания тканей, почки возобновления, попадающие в эту зону, не могут реализоваться в побеге. Жизненный цикл таких растений близится к завершению.

Четвертый год жизни растений (рис. 6, Б). Модельное растение находится в фазе цветения. Надземная часть представлена 2 побегами. Число побегов, вегетировавших в предыдущем году, определить невозможно, поскольку вследствие разрушения тканей от них не осталось четких следов.

Размеры полости, образовавшейся в результате разрушения тканей стебля вегетативной части главного побега, гипокотля и базальной части 2 корней системы главного корня, значительно увеличились. При нахождении в грунте куст представлял собой единое целое. Однако при выкапывании растений даже те из них, у которых стенки полости отмерли еще не полностью, разваливаются обычно на 2 части под тяжестью побегов. Полная естественная партикуляция происходит к концу периода вегетации.

Каждая из двух партикул описываемого растения состоит из побега 2-го порядка и одного крупного корня 2-го порядка системы главного корня (рис. 6, Б). Связь между побегом «в» и корнем «б» на время описания еще существует, но будет нарушена при полном отмирании стенки полости. Прекращение связи между побегом и корнем влечет за собой постепенное отмирание корня, лишённого поступления органических веществ, и новообразование у побега собственной корневой системы. Последняя представлена группой из 7 — 9 придаточных корней (до 15 см в длину при диаметре 0,2 см).

Быстро развивающийся процесс отмирания тканей вегетативной части приводит к окончанию жизненного цикла большинства растений осенью 4-го или весной 5-го года.

Заключение

Система побегов. *Dicentra spectabilis* (L.) Lem. травянистый поликарпик с надземным прорастанием семян. При посеве семян непосредственно по окончании фазы плодоношения (в конце июля) массовые всходы появляются спустя 9 мес. — в апреле следующего года. Длительный период от посева до появления всходов — следствие медленного темпа доразвития rudimentарного зародыша.

Растениям свойствен короткий жизненный цикл — 3—4 года.

В первый год развивается главный побег, в следующие — побеги 2-го и 3-го порядков. Всепобеги моноциклические

Главный побег полурозеточный, хотя структура его вегета-

тивной части отличается от типичной прикорневой розетки: размеры ее малы (семядольный узел и 3—4 первые метамера), а междоузлия относительно длинные. Характерным для прикорневой розетки является строение стебля, которое четко отличается от такового репродуктивной части. Стебель вегетативной части выполненный (ткани плотные) в отличие от полого стебля репродуктивной части, рыхлая сердцевина которого быстро разрушается. Продолжительность жизни листьев вегетативной части — 3—3,5 мес, к концу июля их отмирание заканчивается.

Длина главного побега, развивающегося в первый год жизни растений, до 42 см. В конце октября несмотря на низкие температуры у большинства особей формируется зачаток соцветия (0,5 см в длину); у некоторых — соцветие (до 7 см в длину), при этом успевают раскрыться 5—6 первых цветков и образоваться 1—2 зеленых плода. Однако полного развития соцветия в условиях средней полосы России не происходит.

Наиболее крупные размеры свойственны побегам 2-го порядка на 2-й год жизни растений (длина стебля — 65—72 см, диаметр — 0,8—1,1 см).

Период вегетации главного побега (1-й год жизни) длится около 7 мес — до конца октября — начала ноября. С наступлением морозов происходит вынужденное отмирание репродуктивной части, которая в течение зимы постепенно разрушается.

Период вегетации побегов 2-го и 3-го порядков (2-й и 3-й годы жизни) сокращается до 5 мес. Это

происходит вследствие того, что они развиваются из почек возобновления, которые к осени предыдущего года представляют собой чача чок побега с хорошо развитыми придаточными корнями. Отмирание репродуктивной части побегов возобновления происходит естественным путем (в отличие от главного) и заканчивается в августе.

Общее число метамеров варьирует от 18—14 у главного побега до 13—11 у побегов 3-го порядка. Число низовых чешуевидных листьев сокращается от 6—5 у побегов 2-го порядка до 4—3 у побегов 3-го порядка, число срединных листьев — соответственно от 12—9 до 9—8. У побегов 2-го и 3-го порядков ось соцветия имеет 15—18 см в длину, число плодов обычно 13—15.

Листья низбегающие, черешчатые, дважды тройчато-рассеченные. Сегменты листьев с хорошо выраженными «черешочками», сегментики — лопастные, раздельные и рассеченные.

Как главный побег, так и побеги возобновления обильно ветвятся, при этом верхние боковые побеги завершаются соцветием, нижние вегетативные. Обычно в пазухе листа формируется один боковой побег, по у крупных побегов возобновления, развивающихся на 3-й год жизни, побеги сериальные — в пазухе листа формируется 2—3 боковых побега, образующих нисходящий ряд.

Почки возобновления крупные. Они развиваются в конце периода вегетации и представляют собой зачаток полностью сформированного побега. Он состоит из стебля с очень короткими междоузлиями, зачатков низовых

и срединных листьев и зачатка соцветия. В пазухах низовых листьев развиты пазушные почки, на базальной части стебля почек — придаточные корни. Успешная зимняя выгонка растений в значительной мере связана с осенним заложением почек и особенностями их строения.

Листья низовой формации побегов возобновления 2-го и 3-го порядков — чешуевидные. Характерной особенностью их является значительная продолжительность жизни — около 3 мес, в течение которых они значительно увеличиваются в размерах. Междоузлия в зоне низовых листьев короткие. В пазухах нижних чешуевидных листьев образуются почки возобновления.

Геофилизация начинается вскоре после появления всходов. В фазу 6—7-го листа семядольный узел, который в фазу семядолей возвышался над поверхностью почвы на 1 см, втянут в почву на глубину 0,5 см, к концу октября

1-го года — на 2,5—3,0 см, на 3-й год — до 4,5 см. Корни не имеют внешних признаков контрастных (поперечные морщинки, скрученность) — их поверхность остается гладкой. В результате геофилизации почки возобновления 2-го и 3-го порядков к концу октября первого периода вегетации и в следующие 2 года оказываются погруженными в почву.

Характерной особенностью Д. великоколенной являются ускоренный темп развития и отмирания вегетативных органов. Быстро формируются и быстро отмирают листья, а также ткани вегетативной части побегов и базальной части корневой системы главного корня.

Отмирание стебля вегетативной части главного побега начинается вследствие вынужденного (при наступлении низких осенних температур) отмирания его репродуктивной части. Оно происходит в базипетальном и цен' тробежном направлениях быстро и перерывно, так как перидермы не образуются. Это приводит вначале к образованию все увеличивающейся полости в стебле вегетативной части главного побега, с которой впоследствии объединяются полости, возникающие в стебле вегетативной части побегов 2-го и 3-го порядков. А затем отмирание распространяется на гипокотил и базальную часть корневой системы главного корня.

В конце 3-го года жизни связь между побегами и корнями прекращается. Почки 4-го порядка, как правило, не реализуются в побеге, так как оказываются заблокированными отмершими тканями вегетативной части побегов 2-го порядка и главного побега. Заключительным этапом процесса отмирания тканей является естественная партикуляция растений осенью 4-го года или к весне 5-го.

Таким образом, продолжительность жизни растений, выращенных из семян, ограничивается 3, реже 4 годами, вследствие интенсивно развивающегося процесса отмирания тканей. Партикулы, даже обладающие хорошо развитыми придаточными корнями, недолговечны — их жизнь длится 1—2 года.

Корневая система. Корневая система растений смешанная. Она состоит из системы главного корня и системы придаточных корней. Главный корень обеспе-

чивает корневое питание сеянцев на первых этапах развития. Он короткий и толстый (5 см в длину и 0,2 см в диаметре), слабо ветвится до 2-го порядка и отмирает по большей части своей длины в базипетальном направлении к концу лета.

Главную роль в формировании корневой системы главного корня играют корни 2-го порядка, развивающиеся в течение первого периода вегетации на его базальной части. Обычно — это 3—5 корней, скудно расположенных на границе с гипокотилем. Зачатки этих корней появляются в апреле. К концу первого периода вегетации их длина возрастает до 30 см, диаметр — до 1 см. Немногочисленные корни 3-го порядка также длинные и толстые, хрупкие.

К середине лета 3-го года система главного корня достигает 50 см в длину и в диаметре. Толстые боковые корни 3—5-го порядков почти по всей длине остаются голыми — тонкие боковые корни у них не образуются. В первые 2 года жизни толстые корни цилиндрические — в поперечном сечении округлые. На 3-й год их форма изменяется: поперечное сечение становится округло-квадратным или округло-ромбическим. У многих корней появляется слабо выраженная свилеватость.

Функцию всасывающих корней выполняют специализированные тонкие корни (0,1 см в диаметре), расположенные в виде пучков на верхушке толстых корней. На 3-й год они утолщаются до 0,2—0,3 см в диаметре и у них формируются новые всасывающие корни 2—3 порядков.

Очевидно, что корневая система с такими особенностями строения способна обеспечить растения почвенными растворами только на почвах с регуляторным и достаточным увлажнением. Это подтверждается приуроченностью дикорастущим Д. великолепной к местообитаниям в сырых лесах.

На 3-й год при несении утолщения корней происходит слущивание корки почти по всей даине. Корка коричневая, топкая, хрупкая отслаивается в виде продольных лент. Поверхность корней, освобожденных от корки, гладкая с неглубокими впадинами. Если предположить, что всасывание почвенных растворов происходит не только специализированными всасывающими корнями, сосредоточенными на верхушке толстых корней, но также и поверхность толстых корней 3—5-го порядков, становится очевидным, что сбрасывание корки оказывает благоприятное воздействие на этот процесс.

Система главного корня обеспечивает развитие главного побега в первый период вегетации. У побегов 2-го и 3-го порядков, развивающихся на 2-й и 3-й годы жизни растений, усиливается, а затем становится преобладающим корневое питание, обеспечиваемое придаточными корнями этих побегов. На 3-й год они уже играют основную роль в связи с тем, что отмирание ткани стебля вегетативной части главного побега и гипокотили прерывают связь между системой главного корня и побегами. Это приводит к прекращению снабжения корней органическими веществами и отмиранию системы главного корня.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гесдёрфер М.* Коматное садоводство, ч. 5. Выгонка цветов. — С.-Пб.: Изд-во Девриена, 1904. — 2. *Золотарев П. И.* Флора садоводства. 2-е изд. М.: Изд-во Кушнарев и К°, 1896. — 3. *Игнатьева И. И.* Онтогенетически Морфогенез вегетативных органов травянистых растений. 2-е изд. — М.: МСХА, 1989. — 4. *Ильина Г. М.* Семейство Fumariaceae. Сравнительная анатомия семян, т. 2. Л.: Наука, 1988. — 5. *Кичутов Н. И.* Многолетники. Л.: Сельхозгиз, 1936. — 6. *Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А.* Систематика растений. М.: Гос. учеб.-педагог. изд-во Мин. просвет. РСФСР, 1962. — 7. *Левченко М. Ф.* Морфогенез вегетативных органов некоторых представителей порядка Rhodales Engl. (Макоцветные) в условиях культуры. — Автореф. канд. дис., ТСХА, 1973. — 8. *Морозова Н. С.* Семейство маковые (Papaveraceae) Жизнь растений, т. 5, ч. 1. М.: Просвещение, 1980. — 9. *Полетико О. М., Миненкова А. П.* Декоративные травянистые растения открытого грунта. Справочник по номенклатуре родов

и видов. Л.: Наука, 1967. — 10. *Резель Э.* Содержание и воспитание растений и комнатах, ч. 1. Отдел общий и выгонка, 7-изд. С.-Пб.: изд-во Риккера К. Л., 1898. —

11. *Сухина З.* Дицентра цветет зимой. — Цветоводство, 1972, № 9, с. 28. — 12. *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М. — Л.: Наука, 1966. — 13. *Федоров А. А., Артюшенко З. Т.* Атас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука, 1975. 14. *Федоров. А. А., Артюшенко З. Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 15. *Шуман К., Гильг. Э.* Мир растений. С.-Пб.: Изд-во Брокгауз-Ефрон, 1906. 16. *Bölmig F.* Schmittblumen. Leipzig: Neumann Verlag, 1962. — 17. *Goritz H.* Blumen im Garten. II Auflage. Berlin: VEB Dentscher Landwirtschafts-verlag, 1967. — 18. *Grunert Ch.* Garten blumen von A bis Z. Leipzig: Neumann Verlag, 1964. — 19. *Lukasiewicz A.* Morfoligiczno-roswojowe typu bylin. Posnan: Polskiej akademii nauk, 1962. — 20. *Urania pflanzenreich.* Höhere Pflanzen. Bande 1. Leipzig — Jena — Berlin: Urania Verlag, 1975.

Статья поступила 19 мая 1998 г.

SUMMARY

Results of investigations of ontogenetic morphogenesis in vegetative organs of grass polycarp *Diцентра spectabilis* (L.) Lem sem. Fumariaceae are described. The plants have short life cycle (3-4 years). It has been found that such short lifetime is caused by quickly developing process of dying off of stem tissues in vegetative part of the main shoot which is spread both in basipetal and centrifugal directions. Intensity of development of this process defines to a great extent the structure of the system of shoots, the systems of roots and the lifetime of plants.