

УДК 582.992:581.14

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МОРФОГЕНЕЗ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ *SAMRANULA* L. В КУЛЬТУРЕ

Е. А. СУДАКОВА  
(Кафедра ботаники)

Цель работы, проводимой в плане онтоморфогенетических исследований И. П. Игнатъевой [2—7 и др.], — сравнительный анализ закономерностей образования системы побегов и корней, а также особенностей ритма развития у представителей разных жизненных форм на примере 12 видов колокольчиков (*Samranula alliariiifolia* Willd., *S. carpatica* Jacq., *S. cochleariifolia* Lam., *S. garganica* Ten., *S. glomerata* L., *S. lactiflora* Bieb., *S. latifolia* L. var. *macrantha* C. Mey., *S. persicifolia* L. var. *grandiflora*, *S. pascharskyana* Degen, *S. garunculoides* L., *S. sarmatica* Ker-Gawl., *S. trachelium* L.)<sup>1</sup>.

Подавляющее большинство ботанических исследований, касающихся *Samranula*, связано с систематикой этого рода (изыскания в области морфологии, палинологии, цитологии, хемотаксономии и т. п.).

Особенности сезонного развития значительного числа видов *Samranula* и типы их жизненных форм в связи с филогенетической системой рода освещены в работах Т. В. Шулькиной [29—31, 33]. Данные о морфогенезе вегетативных органов у представителей рода весьма немногочисленны [1, 9, 10, 12, 24, 35, 36 и др.].

Выбранные для изучения виды колокольчиков весьма разнообразны в морфологическом плане (по характеру нарастания, типу развития главного побега, особенностям перезимовки и пр.). Это дает возможность предположить, что полученные в процессе исследования данные расширят представление о жизненном цикле травянистых поликарпиков вообще. Вместе с тем знание особенностей жизненного цикла этих растений в культуре позволит создать научную основу для решения ря-

<sup>1</sup> Латинские названия растений приведены по [11].

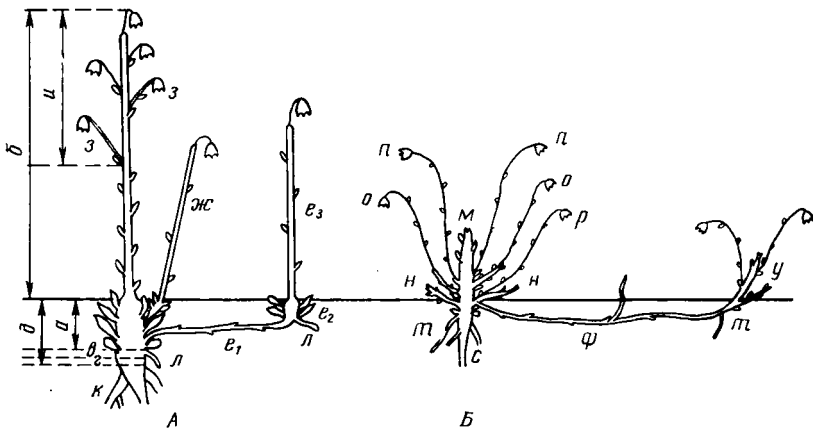


Рис. 1. Схемы симподиально (А) и моноподиально (Б) возобновляющихся розеткообразующих растений *Campanula*.

для А: а, б — соответственно вегетативная и репродуктивная части главного побега; в — гипокотиль; г — базальная часть главного корня; д — утолщенная подземная часть; е — побег 2-го порядка в пазухе семяздоли (е<sub>1</sub> — плагиотропная столоновидная или корневищная часть; е<sub>2</sub> — вегетативная, е<sub>3</sub> — репродуктивная часть побега); ж — побег 2-го порядка в пазухе 1-го листа вегетативной части главного побега (с ортотропной столоновидной частью); з — побеги 2-го порядка в пазухах листьев репродуктивной части главного побега; и — соцветие главного побега; к — боковой корень 2-го порядка; л — придаточный корень.

Для Б: м — главный побег, остающийся в вегетативном состоянии; н — вегетативный, о — дициклический побег 2-го порядка; п, р — моноциклические побеги 2-3-го порядков; с — главный, т — придаточный корни; у — парциальный куст; ф — столоновидное корневище.

да вопросов селекции и семеноводства, размножения, агротехники и интродукции ценных в декоративном отношении новых видов колокольчиков.

Экспериментальную часть работы проводили при кафедре ботаники Тимирязевской академии в 1966—1973 гг. Материалы о жизненном цикле большинства из указанных здесь видов колокольчиков опубликованы нами [13—15, 17—22].

При исследовании морфогенеза вегетативных органов растений была использована методика И. П. Игнатьевой, основой которой является изучение развития растений в культуре по фазам на выравненном фоне при оптимальных площадях питания.

На основе анализа онтоморфогенеза растений 12 видов колокольчиков нами были выделены группы по характеру возобновления, наличию розетки главного побега и особенностям перезимовки:

I. Симподиально нарастающие:

а) розеткообразующие летнезеленые — *C. trachelium*, *C. latifolia*, *C. alliariifolia*, *G. glomerata*, *C. rapunculoides*;

б) розеткообразующие зимнезеленые — *C. persicifolia*, *C. carpatica*;

в) безрозеточные летнезеленые — *C. lactiflora*.

II. Моноподиально нарастающие:

а) розеткообразующие летнезеленые — *C. sarmatica*;

б) розеткообразующие зимнезеленые — *C. gargarica*, *C. poscharskyana*, *C. cochlearifolia*.

В пределах каждой группы виды были расположены в определенном порядке (в виде эволюционного ряда) от стержнекорневых через рыхлокустовые к корневищным.

На рис. 1 представлены схемы симподиально А и моноподиально Б возобновляющихся розеткообразующих растений.

Первые этапы развития семян. Прорастание семян (в условиях закрытого грунта) недружное и растягивается на 3—6 недель. У некоторых видов (*C. trachelium*, *C. alliariifolia*, *C. glomerata*, *C. persicifolia*) четко выделяются две группы по продолжительности периода прорастания: 1-я — семена прорастают через 11—17 дней после посева, 2-я — через 35—50 дней. Эта особенность — весьма полезное приспособление для жизни растений в природе. Изучался морфогенез растений, выращенных из семян 1-й группы.

Семядоли очень маленькие (длиной 0,1—0,3 см) с небольшой выемкой на верхушке; у *C. lactiflora* — без выемки. Характерно, что у *C. carpatica* и *C. sarmatica* эта выемка появляется не сразу, а в фазу 1-го листа. У некоторых видов единичные проростки имеют 3 семядоли. Трехлетние наблюдения за растениями *S. glomerata* с тремя семядолями показали, что они развиваются так же, как имеющие две семядоли.

У всех видов, за исключением безрозеточного *C. lactiflora*, проростки розеточного типа. Однако и у *C. lactiflora* при посеве в конце лета в условиях короткого дня тоже образуется розетка.

В пределах популяции каждого вида ритм развития разных растений в течение 1-го года неодинаков, причем различия особенно велики во 2-й половине сезона вегетации. У видов, остающихся в вегетативном состоянии, это выражается в разном числе листьев в розетке. У остальных видов, зацветающих в 1-й год жизни,

растения различаются по скороспелости.

Развитие корневой системы протекает достаточно сходно у растений обеих групп. Начало ветвления главного корня у всех видов коррелирует с появлением зачатка 1-го листа. Первые корни 3-го порядка образуются в фазу 2-го листа, 4-го порядка — в фазу 5—6-го (у *C. lactiflora* в фазу 4-го) листьев. Главный корень отчетливо выражен у всех видов и ветвится до 6-го порядка.

У *C. lactiflora*, *C. sarmatica* и *C. garganica* корневая система представлена системой главного корня; лишь у некоторых растений развиваются единичные придаточные корни. Характерно, что описанные О. М. Полетико [10] в естественных условиях обитания *C. lactiflora* «якорные» корни, служащие для закрепления растений этого вида в щебенястом субстрате, сохраняются и в культуре. Подобные корни обнаружены нами и у *C. garganica*. У остальных видов корневая система смешанная. Появление придаточных корней также связано с определенной, характерной для каждого вида фазой развития главного побега. Придаточные корни ветвятся до 4-го порядка.

У многих видов корни в системах главного и придаточных корней несут функцию запасаания. Для *C. latifolia* и *C. garunculooides* характерно образование придаточных корней трех типов: питающих, запасающих и опорных. Последние — это быстро одревесневающие короткие слабоветвленные корни, которые возникают на основании репродуктивных побегов высших порядков и поддерживают их в вертикальном положении. У *C. garunculooides* запасающие и опорные корни образуются преимущественно у партикул.

Вступление растений в цветение. Цветение большинства видов начинается на 2-й год жизни. В 1-й год зацветают все растения *C. sarmatica*, *C. lactiflora* и *C. cochleariifolia*, а также скороспелые растения *C. garunculooides* (70 %) и *C. cochleariifolia* (25 % популяции). Характерно, что на 2-й год все формы независимо от их скороспелости зацветают в одно время.

Вступление в цветение растений *C. sarmatica* продолжалось в течение 2—3-го и 4-го года жизни, причем 2 % растений и на 4-й год все еще оставались в вегетивном состоянии.

Таким образом, у подавляющего большинства видов в условиях культуры длина виргинильного периода составляет от 4,5 до 15 мес.

Развитие системы побегов. Начиная с 1-го года большинству видов (исключая *C. trachelium*, *C. latifolia*, *C. lactiflora*, *C. sarmatica* и *C. garganica*) свойственно образование побегов возобновления с подземной корневищной частью, которая может быть короткой и ориентированной ортотропно или удлиненной и плагиотропной. Эти побеги обычно возникают в пазухах низовых листьев нижних побегов 2-го порядка, базальная часть которых в результате геофилии оказывается в почве или, реже, в пазухах семядолей. Тенденция к образованию таких побегов с возрастом усиливается. Начало возникновения корневищных побегов в те-

чение онтогенеза, а также длина и ориентация корневищной части варьируют в пределах вида.

Так, у *C. garunculooides* в 1-й год жизни у большей части растений, преимущественно скороспелых, образуются побеги с плагиотропной корневищной частью, у остальных — с ортотропной, а на 2-й год у всех растений — с плагиотропной. У *C. glomerata* число растений, формирующих побеги с корневищной частью, увеличивается от 15 % в 1-й год до 75 % на 3-й год, но 25 % растений данной популяции *C. glomerata* вообще не образуют корневищных побегов.

Наземная часть растений описываемых видов представлена хорошо ветвящимся главным побегом (первичным кустом) и отличается компактной формой куста. У растений, образующих побеги с удлиненной корневищной частью, последние формируют парциальные кусты, составляющие куртину. В результате отмирания первичного куста у *C. garunculooides* и *C. cochleariifolia* на 2-й год, а у *C. persicifolia*, *C. sarmatica* и *C. glomerata* на 4-й год в центре куртины возникает оголенная площадка 5—20 см в диаметре.

Строение и развитие системы побегов у растений групп симподиально и моноподиально нарастающих весьма различны.

Симподиально нарастающие. Возобновление растений осуществляется из пазушных почек, подземных зачаточных и розеточных побегов (у *C. sarmatica* — безрозеточных). В верхушечной почке розеточного побега соцветие не заложено. Изменение типа органов возобновления с возрастом растения, а именно постепенная смена розеточных (и безрозеточных) побегов подземными зачаточными побегами и почками, характерно для всех симподиально нарастающих видов, но у *C. glomerata* и *C. garunculooides* оно является менее отчетливо. Соответственно этому изменяется тип побега.

Тип развития побегов неодинаков у разных видов и может быть моноциклическим, озимым, дициклическим, трициклическим.

У розеткообразующих видов тип развития побегов в ходе онтогенеза изменяется: у *C. sarmatica* уменьшается количество озимых побегов за счет моноциклических; у *C. trachelium*, *C. latifolia*, *C. alliariifolia* преимущественно дициклический тип развития побегов сменяется моноциклическим; у *C. glomerata*, наоборот, увеличивается число трициклических побегов. В том случае, если растения этого вида образуют только трициклические побеги, возникает перерыв в цветении. Такое явление иногда наблюдается и у стареющих растений *C. persicifolia*.

У всех розеткообразующих видов (за исключением *C. sarmatica*) число листьев на вегетативной и репродуктивной частях, длина и диаметр стебля этих частей, число цветков в соцветии и его размеры уменьшаются с увеличением порядка побегов. Таким образом, наиболее мощным всегда является главный побег. У побегов одного порядка, но с разным типом развития эти величины уменьшаются от дициклических побегов через озимые к моноциклическим. У вырождающихся растений и партикул развитие побегов в зна-

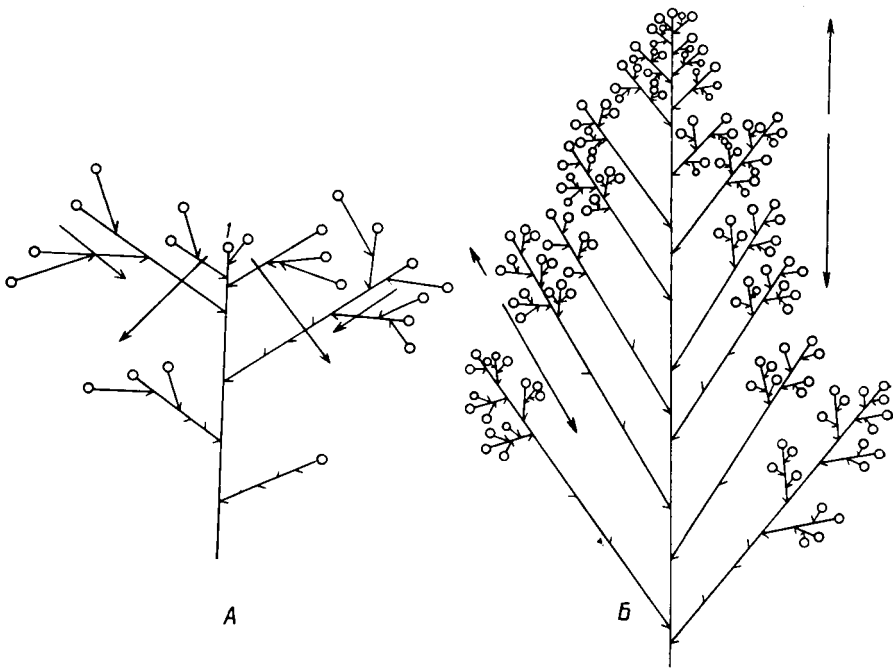


Рис. 2. Схема соцветия главного побега (А) и побега 3-го порядка (Б) *C. lactiflora*.

Единицей обозначены цветки, раскрывающиеся первыми в пределах соцветия; стрелки показывают направление цветения.

чительной мере определяется условиями их питания: у первых это зависит от степени нарушения связи между побегами и корнями, у последних — от величины сохранившейся части корневища, числа корней и т. д.

Главный побег *C. sarpatica* — полурозеточный, побеги последующих порядков — безрозеточные, но междуузлия базальной части у них удлинены незначительно<sup>2</sup>. Строение вегетативной части безрозеточных побегов одного порядка у этого вида зависит от типа развития побегов: у моноциклических побегов она короче и несет чешуевидные листья, у озимых — длиннее и несет зеленые листья, приближающиеся по форме к первым листьям главного побега. У данного вида нет четкой зависимости между порядком побега и длиной вегетативной части, а также числом имеющихся на ней срединных или чешуевидных листьев. Можно сказать лишь, что наибольшее число срединных листьев образуется на вегетативной части главного побега. Число листьев на репродуктивной части и длина ее стебля в среднем остаются одинаковыми у главного побега и побегов 2—5-го порядков, но диаметр стебля, ветвление (а значит, и число цветков) уменьшаются с увеличением порядка побегов, т. е. и у этого вида наиболее мощным является главный побег.

Число репродуктивных побегов у растений всех видов к 3-му году увеличивается (исключение составляют вырождающиеся

растения), однако величина их и размер соцветия, естественно, уменьшаются.

Следует отметить, что систематиками совсем не учитывается изменение признаков соцветия в онтогенезе. Так, во «Флоре СССР» [25] соцветие *C. garunculoides* описано как кистевидное с односторонним расположением цветков, между тем дициклические побеги низших порядков у растений этого вида имеют метельчатое соцветие, причем цветки на главной оси соцветия располагаются равномерно.

В онтогенезе безрозеточного *C. lactiflora* наблюдаются совсем другие закономерности: длина и диаметр стебля репродуктивных побегов и число листьев наименьшие у главного побега и наибольшие у побегов 3-го порядка, т. е. происходит увеличение мощности развития побегов с увеличением их порядка. Вегетативная часть главного побега представлена только семядольным узлом, а у побегов 2—3-го порядков, развившихся в 1-й год, — очень короткой зоной (0,2—0,3 см), несущей чешуевидные листья. У побегов 3—4-го порядков, образовавшихся из почек возобновления, на вегетативной части уже до 2,5 см длиной развивается 6—12 относительно крупных, окрашенных в зеленоватый цвет низовых листьев, форма которых резко отличается от формы низовых листьев других видов.

Весьма примечательным является изменение формы соцветия с возрастом растения у *C. lactiflora*. В 1-й год соцветие главного побега цимозное — это типичный

<sup>2</sup> Ан. А. Федоров относит *C. sarpatica* к подсекции *Rotula*, не имеющей розеточных листьев [25].

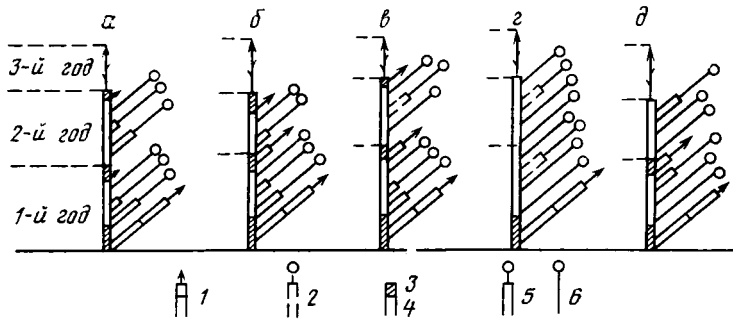


Рис. 3. Схема строения главного побега у зимнезеленых монопоидально нарастающих видов.

*а* — *S. garganica*; *С. poscharskyana*; *б* и *в* — позднеспелые растения соответственно 10 и 30 % популяции; *г* — средне- и скороспелые растения, 60 % популяции; *д* — *S. cochlearifolia*; 1 — вегетативный побег; 2 — вынужденно дициклический побег; 3 — вегетативная зона; 4 — репродуктивная зона; 5 — дициклический побег; 6 — моноциклический побег.

слаборазветвленный плейохазий; первым зацветает терминальный цветок, и далее цветение продолжается в базипетальном направлении (рис. 2, А). На 2-й год развивается сильноразветвленное правильное метельчатое соцветие рацемозного типа, при этом очередность раскрытия цветков резко меняется и становится дивергентной (рис. 2, Б).

На то, что в роде *Samrapula* эволюция соцветия идет от цимозного типа к рацемозному, указывает А. Л. Тахтаджян [23]. Но здесь такое изменение типа наблюдается в пределах одного вида на побегах разных порядков. Возможно, это связано с тем, что *S. lactiflora* является очень древним видом, палеоэндемиком [27, 28]. Таким образом, у *S. lactiflora* от главного побега к побегам 3-го порядка усиливается ветвление соцветия и увеличивается число цветков в нем, в то время как у розеткообразующих видов *Samrapula* наблюдается обратная зависимость.

Как известно, цитогенетическая характеристика *S. lactiflora* существенно отличается от таковой у других видов *Samrapula*. В связи с этим Т. Гаделла [34] в 1964 г. предложил выделить этот вид из рода *Samrapula*. Проведенные нами в 1968—1971 гг. исследования подтвердили данные цитогенетики [16]. В 1979 г. систематическое положение вида было уточнено Т. В. Шулькиной [32], и *S. lactiflora* был выделен ею в особый монотипный род *Gadellia lactiflora* (Bieb.) Schulkina. Доказывая целесообразность обособления вида с морфогенетической точки зрения, Т. В. Шулькина [31, 32] использует лишь один признак — безрозеточность главного побега, который, как мы убедились, является непостоянным. Повидимому, применяя данные морфогенеза в целях систематики, необходимо руководствоваться закономерностями развития растений, а не отдельными признаками.

Монопоидально нарастающие. У растений этих видов побеги четко дифференцированы на вегетативные и репродуктивные. Вегетативными всегда остаются главный побег, нижние побеги 2-го порядка, а также главные оси парциальных кустов. Вегетативные побеги разных

порядков нарастают монопоидально и имеют сходную структуру.

Репродуктивные побеги только боковые. Тип их развития у всех видов, кроме *S. sarmatica*, моно- и дициклический. У *S. sarmatica* наряду с моноциклическими и дициклическими побегами формируются также в небольшом числе три- и тетрациклические побеги.

В системе главного побега в течение трех лет развиваются вегетативные побеги четырех, лишь у *S. poscharskyana* — пяти порядков. Ветвление подземных корневищ, а следовательно, и образование парциальных кустов происходят до 6-го порядка. Однако парциальные кусты высших порядков бывают слаборазвиты, и обычно у них цветки или не развиваются, или отмирают в зачаточном состоянии. Корневища нарастают симподиально.

Число листьев и число вегетативных и репродуктивных побегов, образующихся на однолетних вегетативных побегах, уменьшаются с увеличением порядка побегов у всех перечисленных выше видов. Для *S. sarmatica* является типичным сильное варьирование числа репродуктивных побегов (от 1 до 50) как в 1-й, так и во 2-й год цветения.

Для зимнезеленых видов характерно уменьшение числа листьев на годичных побегах главного побега и длины их стебля от 1-го года к 3-му. В отличие от них у большинства растений *S. sarmatica* (у которых на 4-й год не проявились признаки вырождения) нарастание главного побега в течение четырех лет происходит относительно равномерно, т. е. число листьев и длина стебля годичных побегов остаются почти неизменными.

По длине главного побега у всех зимнезеленых видов (*S. garganica*, *S. poscharskyana*, *S. cochlearifolia*) отчетливо видно чередование коротких зон (с меньшим числом междоузлий), где формируются вегетативные побеги, и удлиненных (с большим числом междоузлий), где формируются репродуктивные побеги; длина междоузлий в обеих зонах примерно одинакова (рис. 3).

У *S. garganica* (рис. 3, а) в репродуктивных зонах дициклические побеги в акропетальном направлении сменяются мо-

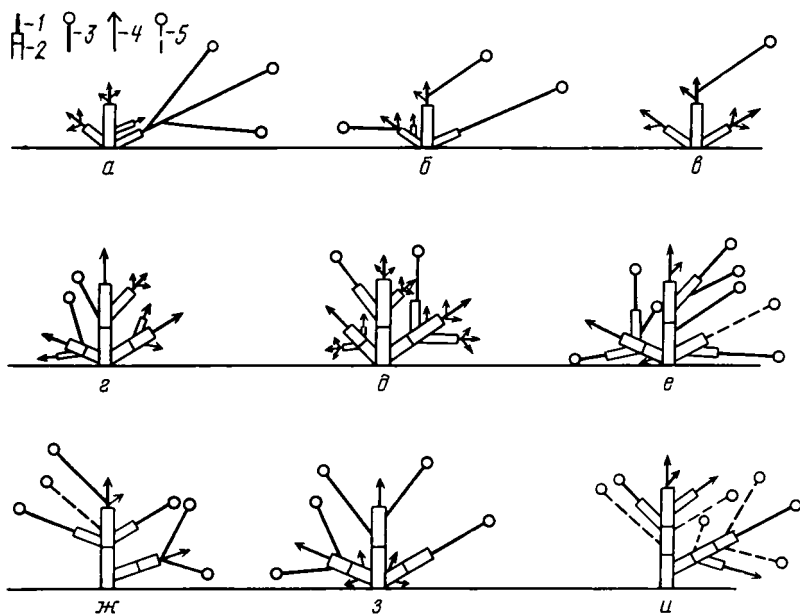


Рис. 4. Схема строения цветущих растений *C. sarmatica*.

а, б, в — различные варианты побегообразования, 2-й год жизни; г—з — то же, 3-й год; и — 4-й год; 1 — годичный побег текущего года; 2 — побеги предыдущих лет; 3 — репродуктивный, 4 — вегетативный побеги; 5 — отмерший репродуктивный побег предыдущих лет.

ноциклическими. Вегетативные побеги 2-го порядка на базальной части прироста 1-го года, т. е. в 1-й вегетативной зоне, развиты хорошо; во 2-й вегетативной зоне они остаются в зачаточном состоянии. У 40 % растений 1—3 побега в пазухах первых листьев годичного побега 2-го года зацветают уже на 2-й год, развиваясь по типу моноциклических, т. е. происходит сокращение цикла развития побегов по длине главного побега в акропетальном направлении.

Позднеспелые растения *C. poscharskyana*<sup>3</sup>, составляющие 40 % популяции, приближаются к *C. garganica* по строению главного побега, однако вегетативные побеги у них имеют нормальное развитие как в 1-й, так и во 2-й вегетативных зонах. Характерно, что смена дициклических побегов моноциклическими в 1-й и 2-й репродуктивных зонах наблюдалась в данной популяции лишь у 10 % растений (рис. 3, б). У остальных позднеспелых растений (в) во 2-й репродуктивной зоне чередуются моноциклические и вынужденно дициклические побеги, т. е. цикл развития сокращается.

У скороспелых и среднеспелых растений *C. poscharskyana* (60 %) вегетативными являются лишь самые нижние побеги на годичном побеге 1-го года (рис. 3, г). Все остальные побеги на годичных побегах 1—3-го года — репродуктивные. Таким образом, вегетативной зоной является базальная часть годичного побега 1-го года, а вся расположенная выше часть главного побега представляет собой репродуктивную зону, где развиваются только моноциклические и вынужденно дициклические

ские побеги (т. е. побеги, перезимовавшие с заложившимся соцветием). В дальнейшем после отмирания репродуктивных побегов эта часть оголяется.

У *C. cochleariifolia* последовательность чередования репродуктивных побегов в репродуктивной зоне иная: сначала моноциклические, затем дициклические побеги (рис. 3, д). У некоторых растений в верхней части годичного побега 1-го года развиваются единичные вегетативные побеги 2-го порядка (2-я вегетативная зона). Значительно чаще развитие таких побегов во 2-й вегетативной зоне наблюдается у нижних вегетативных побегов 2-го порядка.

Таким образом, наибольшей «вегетативностью» у всех видов отличается базальная часть главного побега. У растений *C. garganica*, *C. cochleariifolia*, среднеспелых и скороспелых растений *C. poscharskyana* происходит отчетливое уменьшение «вегетативности» и нарастание «репродуктивности» по длине главного побега в акропетальном направлении. Подавляющее большинство растений данной популяции обнаружило тенденцию к смене дициклических побегов моноциклическими. У парциальных кустов *C. poscharskyana* и *C. cochleariifolia* с увеличением порядка вегетативных осей происходит увеличение их репродуктивности.

У летнезеленого вида *C. sarmatica* наибольшей «вегетативностью» также отличаются базальная часть главного побега, но у него нет такого отчетливого чередования зон вегетативных и репродуктивных побегов, как это наблюдается у трех

<sup>3</sup> Позднеспелые растения остаются 1-й год в вегетативном состоянии, среднеспелые — к концу периода вегетации 1-го года находятся на разных этапах формирования репродуктивной части.

описанных выше зимнезеленых видов. Нижние побеги 2-го порядка на годичном побеге 1-го года у этого вида, как правило, остаются вегетативными и продолжают нарастать моноподиально. Однако у 10 % растений единичные из этих побегов 2-го порядка развиваются по типу дициклических, у 5 % — по типу трициклических и у 2 % растений — по типу тетрациклических. На годичном побеге 2-го года развиваются как вегетативные, так и репродуктивные побеги (ди- и моноциклические); на годичном побеге 3-го года — преимущественно репродуктивные.

Привлекает внимание значительное варьирование растений *C. sarmatica* по ряду признаков: длине виргинильного периода, типу развития побегов, числу репродуктивных побегов. Расположение вегетативных и репродуктивных побегов по длине главного побега не упорядочено и индивидуально для каждого растения, т. е. полиморфизм по структуре чрезвычайно велик (рис. 4). А. В. Фомин [26], отмечая склонность эндемиков к варьированию, связывает это с их относительно недавним происхождением. По-видимому, указанное можно отнести и к *C. sarmatica*.

Возобновление растений моноподиально нарастающих видов идет из верхушечных почек вегетативных побегов, реже — из пазушных почек, у корневищных видов — преимущественно за счет парциальных кусков.

Всем изученным видам свойственна геофилия. Самое высокое положение относительно поверхности почвы семядольный узел занимает в фазе семядолей или 1-го листа, в дальнейшем он постепенно втягивается в почву.

Отмирание побегов и партикуляция. Отмирание репродуктивных побегов происходит естественно после завершения плодоношения или вынужденно в результате наступления морозов.

У моноподиально нарастающих видов моноциклические побеги отмирают полностью, дициклические тоже отмирают или у них сохраняется нижняя зона вегетативной части длиной 0,1—0,3 см (1—4 узла). Исключение составляют дициклические и трициклические побеги 2-го порядка *C. sarmatica*, расположенные в пазухах первых листьев главного побега. Вегетативная часть этих побегов сохраняется полностью, и на ней в дальнейшем формируются розеточные или моноциклические репродуктивные побеги следующего порядка.

У зимнезеленых моноподиально нарастающих партикуляции не наблюдается. У 47 % растений летнезеленого *C. sarmatica* с 3-го года происходит отмирание верхушек главного побега, а также вегетативных побегов 2-го порядка, которое в дальнейшем распространяется в базипетальном направлении. В результате этого процесса около 5 % растений к осени 3-го года распадаются на партикулы.

У симподиально нарастающих лишь у *C. lactiflora* и *C. sarpatica* отмирание побегов ограничивается репродуктивной частью, причем у главного побега и нижних побегов 2-го порядка сохраняется также базальный участок репродуктивной части. У остальных видов отмирание пе-

реходит на вегетативную часть побегов, в результате чего в ее стебле образуется полость, стенки которой обычно опробковываются, и отмирание временно приостанавливается. Только у *C. persicifolia* оно продолжается непрерывно в базипетальном направлении, а при отмирании тканей утолщенной подземной части к концу сезона вегетации 3-го года жизни около 75 % растений распадается на партикулы, на 4-й год — все остальные. Естественное отмирание отдельных растений этого вида начинается в середине лета 4-го года жизни (после цветения).

У остальных видов отмирание вегетативной части главного побега (или побегов 2-го порядка) возобновляется — у некоторых растений *C. lactiflora* на 2-й год; у *C. sarpatica* и *C. alliariifolia*, а также у единичных растений *C. trachelium* — в течение 3-го года жизни; у *C. latifolia* и 70 % растений *C. glomerata* (как компактных, так и корневищных) — в течение 4-го года.

В связи с этим у части растений *C. sarpatica*, *C. latifolia* и единичных растений *C. glomerata* в том же году наступает партикуляция. Судя по структуре, на 4-й год должны происходить партикуляция и у *C. alliariifolia*, но растения этого вида мы наблюдали лишь в течение трех лет.

У *C. sarpatica* на 4-й год жизни, так же как и у *C. persicifolia*, начинается естественное отмирание небольшого числа растений.

У растений *C. garunculoides*, с 1-го года жизни формирующих побеги с удлинённой корневищной частью, партикуляция наступает уже в конце сезона вегетации 2-го года, у остальных растений — на 3-й год. Партикулы продолжают существовать по типу симподиальных корневищных растений. Они сохраняют способность к дальнейшему вегетативному возобновлению и репродуктивному воспроизведению. Характерно, что запасящие придаточные корни веретеновидной формы, которые В. Трольз называет «рапоидами» [37], образуются только у партикул. Здесь следует отметить, что изучение онтогенеза *C. garunculoides* не дало возможности отнести его к корнеотпрысковым растениям, каковым его считают многие авторы, в том числе Т. В. Шулькина [33]. У партикул этого вида развитие пазушных почек на корневище происходит преимущественно вблизи от уже сформированного запасящего корня (рис. 5, з). После отмирания репродуктивного побега (δ) или участка корневища может создаться ошибочное впечатление, что почки образуются на верхушке запасящего корня (рис. 5, в, з). Именно так дано описание у С. А. Котта [8], который считает, что корень формирует вертикальные и горизонтальные корневища.

Таким образом, партикуляция, происходящая в результате продолжающегося отмирания главного побега и тканей утолщенной подземной части, наблюдается у всех симподиально нарастающих видов как с компактной, так и с корневищной формой роста. Однако вегетативное размножение в результате партикуляции наступает лишь у растений, имеющих специальные органы вегетативного размноже-



Рис. 5. Отдельные партикулы *C. garunculoides* 3-го года жизни. а — корневище; б — репродуктивные, в — вегетативные побеги; г — почки возобновления; д — базальная часть отмершего репродуктивного побега; е — опорный придаточный корень; ж — запасующий придаточный корень; з — молодой запасующий корень.

ния — побеги с удлиненной корневищной частью (*C. garunculoides*, *C. persicifolia*, корневищная форма *C. glomerata*, растения *C. carpatica*, формирующие парциальные кусты).

Вырождение растений и насаждения. Популяции всех изученных нами видов *Sampanula* полиморфны по продолжительности жизненного цикла растений в культуре. У *C. garunculoides* и *C. cochleariifolia* признаки вырождения растений наблюдаются начиная со 2-го года жизни; у *C. trachelium*, *C. latifolia*, *C. alliariifolia*, *C. persicifolia*, *C. carpatica*, *C. garganica*, *C. poscharskyana*, *C. sarmatica* — с 3-го года; у *C. glomerata* — с 4-го года жизни.

Вырождение растений проявляется в том, что запаздывают и растягиваются фазы развития; уменьшается продолжительность цветения; уменьшаются размеры побегов и соцветия (иногда также размер листьев и диаметр цветков); разваливаются кусты и выламываются побеги; у моноподиально нарастающих отмирают верхушки вегетативных побегов; в центре куста образуется оголенная площадка; растения переходят в вегетативное состояние. Все это является следствием наступления сенильного периода в жизни растений [6].

Признаки вырождения отмечаются как у растений с непрерывно идущим (*C. persicifolia*) или возобновившимся процессом отмирания тканей утолщенной подземной части (*C. alliariifolia*, *C. carpatica*, *C. glomerata*), так и у растений с неразрушенной вегетативной частью до начала этого

процесса (*C. trachelium*, *C. latifolia*, отдельные особи *C. glomerata*). Представляется интересным отметить, что у корневищных партикул *C. garunculoides* признаки вырождения не проявляются.

Жизненная форма. Жизненная форма *C. sarmatica*, *C. garganica* и *C. lactiflora* не меняется в процессе онтогенеза. Это стержнекорневые растения. У остальных видов жизненная форма в процессе онтогенеза изменяется от стержнекорневых к стержне-кистековым (*C. trachelium*, *C. latifolia* — с компактным кустом, *C. alliariifolia* — с рыхлым кустом) или к корневищным стержне-кистековым (*C. poscharskyana*, *C. cochleariifolia*, *C. persicifolia*, *C. carpatica* и *C. garunculoides*). В популяции *C. glomerata* 25% растений являются стержне-кистековыми, 75% — корневищными стержне-кистековыми. У единственного растения изучаемой популяции *C. glomerata* наблюдалось образование придаточных почек на корнях 2-го порядка весной 2-го года жизни<sup>4</sup>.

После отмирания первичного куста у *C. poscharskyana* и *C. cochleariifolia* парциальные кусты, составляющие клон, относятся к жизненной форме корневищно-кистековых. Партикулы *C. latifolia*, *C. persicifolia*, *C. carpatica*, *C. glomerata*, *C. garunculoides* имеют особенности кистековой или корневищной кистековой жизненной формы.

Выше уже указывалось, что в пределах популяций таких видов, как *C. glomerata*, *C. garunculoides*, *C. persicifolia*, *C. carpatica*, *C. poscharskyana* и *C. cochleariifolia*,

<sup>4</sup> По устному сообщению Н. П. Писковацковой (1971), в природных условиях придаточные почки у *C. glomerata* образуются у растений, произрастающих в определенных экологических условиях — на влажных поймах с рыхлой плодородной почвой.



наблюдается варьирование растений по наличию и особенностям развития корневищных побегов, а также срокам начала их образования. В связи с этим в оптимальных условиях культуры структура популяции у данных видов с возрастом непрерывно изменяется по соотношению типов жизненных форм, причем одновре-

менно сосуществуют различные жизненные формы.

В природе, по-видимому, в результате отбора в конкретных почвенно-ценологических условиях продолжают развиваться растения лишь той жизненной формы, которая наиболее подходит к данным экологическим условиям, остальные — отмирают.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. — Тр. Центр.-чернозем. гос. зап.-вост. Воронеж. Изд-во Воронежск. ун-та, 1962, вып. 7, с. 48—147. — 2. Игнатьева И. П. Некоторые закономерности образования побегов у стержнекорневых и кистекарпневых травянистых поликарпиков. — Докл. ТСХА, 1963, вып. 88, с. 555—558. — 3. Игнатьева И. П. Некоторые закономерности развития корней у стержнекорневых и кистекарпневых травянистых поликарпиков. — Докл. ТСХА, 1963, вып. 93, с. 175—178. — 4. Игнатьева И. П. Образование побегов и вторичное цветение у стержнекорневых и кистекарпневых травянистых поликарпиков. — Бот. журн., 1965, № 1, т. 50, с. 16—28. — 5. Игнатьева И. П. О жизненном цикле стержнекорневых и кистекарпневых травянистых поликарпиков. — Бот. журн., 1965, № 7, т. 50, с. 903—916. — 6. Игнатьева И. П. Причины «вырождения» некоторых декоративных травянистых многолетников. — Бот. журн., 1966, № 3, т. 51, с. 426—430. — 7. Игнатьева И. П. Особенности исследования популяций травянистых растений в природных условиях и в культуре. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1978, № 2, с. 203—217. — 8. Котт С. А. Биологические особенности сорняка колокольчика репчатоловидного (*Sampanula garunculoides* L.) и меры борьбы с ним. — Докл. ВАСХНИЛ, 1952, вып. 1, с. 33—37. — 9. Писковецкова Н. П. Возрастные состояния колокольчика сборного (*Sampanula glomerata* L.). — Науч. докл. Высш. школы, биол. науки, 1972, № 8, с. 69—75. — 10. Полетико О. М. Два кавказских вида колокольчика в природе и в культуре. — В кн.: Интродукция растений и зеленое строительство. Вып. 2. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 272—286. — 11. Полетико О. М., Мишенкова А. П. Декоративные травянистые растения открытого грунта. Справоч. по номенклатуре родов и видов. — Л.: Наука, 1967, с. 46—48. — 12. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1952, с. 83—273. — 13. Судакова Е. А. Морфогенез вегетативных органов колокольчика ложечницелистного. — Озеленение городов. Науч. тр. Акад. коммун. хоз-ва, М., 1971, вып. 82, № 9, с. 44—61. — 14. Судакова Е. А. Морфогенез вегетативных органов колокольчика рапушцелистного. — Там же, с. 62—81. — 15. Судакова Е. А. Морфогенез вегетативных органов колокольчика крапиволистного. Там же, вып. 86, № 11, с. 63—68. — 16. Судакова Е. А. Онтогенетический морфогенез некоторых представителей рода *Sampanula* L. в условиях культуры и при-

чины их «вырождения». — Автореф. канд. дис. М., 1973. — 17. Судакова Е. А. Морфогенез вегетативных органов колокольчика широколистного. — Строительство городских зеленых насаждений, уход за ними и промышленное цветоводство. Науч. тр. Акад. коммун. хоз-ва, 1976, вып. 126, с. 79—87. 18. Судакова Е. А. Морфогенез вегетативных органов колокольчика персикелистного. — Новые приемы озеленения городов. Науч. тр. Акад. коммун. хоз-ва, 1978, вып. 156, с. 47—57. — 19. Судакова Е. А. Особенности развития колокольчика гарганского, используемого в озеленении. — Соврем. приемы озеленения городских территорий. Науч. тр. Акад. коммун. хоз-ва, 1979, вып. 171, с. 43—53. — 20. Судакова Е. А. Особенности развития колокольчика скученного. — Совершенствование технологии озеленения городов. Науч. тр. Акад. коммун. хоз-ва, 1980, вып. 181, с. 48—59. — 21. Судакова Е. А. Особенности развития колокольчика пожарского. — Повышение эффективности и качества работ в городском озеленении хоз-ве в различных климатических зонах РСФСР. Науч. тр. Акад. коммун. хоз-ва, 1981, вып. 192, с. 61—72. — 22. Судакова Е. А. Особенности развития колокольчика карпатского. — Вопросы совершен. агротехники в зеленом строительстве и хоз-ве. Науч. тр. Акад. коммун. хоз-ва, 1982, вып. 198, с. 50—61. — 23. Тахтаджян А. Л. Морфолог. эволюция покрытосеменных. М.: Изд-во МОИП, 1948, с. 179—196. — 24. Федоров Ал. А. Особенности цветения и степень изменчивости некоторых колокольчиков. — В кн.: Вопр. эволюции, биогеогр., генет. и селек. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 289—301. — 25. Федоров Ал. А. Семейство колокольчиковых. — В кн.: Флора СССР, т. 24, М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 162—322. — 26. Фомин А. В. Cucurbitaceae Sampanulaceae флоры Кавказа. — Критич. системат.-географич. исслед. Юрьев, 1907, с. III—XVIII, 6—38. — 27. Харадзе А. Л. Географические расы и их таксономический ранг в связи с некоторыми вопросами истории флоры Кавказа. — Ин-т бот. АН ГССР. Замет. по сист. и геогр. раст., 1969, вып. 27, с. 114—127. — 28. Харадзе А. Л. К флорогенезу кавказских колокольчиков. — Ин-т бот. АН ГССР. Замет. по сист. и геогр. раст., 1970, вып. 28, с. 89—102. — 29. Шулкина Т. В. Морфология проростков у представителей рода *Sampanula* L. флоры СССР. — Бот. журн., 1974, № 3, т. 59, с. 439—447. — 30. Шулкина Т. В. Особенности сезонного развития некоторых видов рода *Sampanula* L. — Бот. журн., 1975, № 1, т. 60, с. 109—117. —

31. Шулькина Т. В. Типы жизненных форм и их значение для систематики *Campanula* L. — Бот. журн., 1977, № 8, т. 62, с. 1102—1114. — 32. Шулькина Т. В. К вопросу о систематическом положении *Campanula lactiflora* Vieb. — Новости систематики высших растений, 1979, т. 16, с. 175—179. — 33. Шулькина Т. В. Географическое распространение жизненных форм колокольчиков секции *Campanula* флоры СССР. — Бюл. МОИП, 1980, вып. 1, т. 85, с. 73—87. — 34. G ad e l l a T. W. J. — Cytotaxonomic studies in the genus *Campanula*. Amsterdam, 1964, p. 42—54. — 35. L u k a s i e w i c z A. Morphologizno-rozwoyowe typu bylin. — Poznan, Prace Komis. biol., 1962, t. 27, n. 1, s. 309—319. — 36. Scharfetter R. — Biographien von Pflanzensippen. Wien, 1953, S. 373—382. — 37. T r o l l W. — Die Infloreszenzen. Bd 2, N. 1, Jena, 1969, S. 286—293.

*Статья поступила 5 апреля 1982 г.*

#### SUMMARY

A comparative analysis is given of the laws of shoots and roots formation, as well as of development rythm peculiarities with 12 monopodially and sympodially growing species of bell-flower. Morphogenesis of non-rosetting *C. lactiflora* differs considerably from that of rosette-forming species. Monopodially growing winter-green species are characterized by alternation of zones according to the length of the main shoot, i. e. short zones where vegetative shoots form and elongated ones where reproductive shoots form.