

УДК 581.14:582.675.1

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ПИОНА УКЛОНЯЮЩЕГОСЯ (*RAEONIA ANOMALA* L.)

И.П. ИГНАТЬЕВА

(Кафедра ботаники)

Приводятся результаты детального исследования онтогенетического морфогенеза вегетативных органов травянистого поликарпика *Raeonia anomala* L., относящегося к монотипному порядку *Raeoniales*, обнаруживающему ясно выраженные связи с наиболее примитивным порядком двудольных — *Magnoliales*. Экспериментальная работа проводилась в течение 12 лет. В статье представлены материалы за первые 5 лет жизни растений — от прорастания семян до вступления в репродуктивный период. Выявлено, что морфогенез марьяна корня весьма своеобразен и во многом отличается от морфогенеза травянистых поликарпиков, относящихся к более высокоорганизованным порядкам филогенетической системы. Основой работы являются рисунки, выполненные автором с натуры.

Род *Raeonia*, первоначально включенный в семейство *Ranunculaceae*, впоследствии был выделен в монотипное семейство *Raeoniaceae* (Rudolphi, 1830) и порядок *Raeoniales* (Nakai, 1949). Основанием для этого послужил ряд характерных особенностей рода, выявленных в результате цитологических, эмбриологических, биохимических, микро- и макроскопических исследований. К этим особенностям относят-

ся: уникальный тип эмбриогенеза (образование ценоцита), строение спермодермы, образование ариллуса, подземное прорастание семян, васкуляризация цветка, почти сидячие расширенные рыльца, мясистый нектарный диск (видоизмененная часть андроцея), центрифугальное развитие андроцея, остающиеся при плодах чашелистики, примитивное строение древесины (длинные членики сосудов с лестничной перфор-

рацией; преимущественно диффузная древесинная паренхима), отсутствие алкалоидов, свойственных Ranunculaceae, наличие углевода амилоида, который отсутствует у представителей последнего, и ряд других признаков [3, 7, 10, 14, 18, 24, 26, 28, 30, 33 и др.].

В филогенетическом отношении порядок *Raeoniales* обнаруживает ясно выраженные связи с наиболее примитивным порядком двудольных *Magnoliales* [24].

Семейство *Raeoniaceae* содержит около 40 видов, распространенных в Европе, Средиземноморье, в умеренных и отчасти субтропических областях Восточной Азии, из них 2 вида — аборигены западных штатов США [18, 24, 33 и др.]. Три наиболее примитивных вида — кустарники и полукустарники (*P. arborea*, *P. lutea*, *P. delavayi*). Они обитают в юго-западном и юго-восточном Китае, Японии и Восточных Гималаях в разреженных лесах и кустарниковых зарослях, где поднимаются до высоты 4000 м. Остальные виды представлены травянистыми поликарпиками, произрастающими также в основном в горных лесах, лишь более молодые виды (*P. tenuifolia* и др.) — обитатели степей и каменистых склонов.

Обширная литература о пионах относится главным образом к 2 видам — *P. lactiflora* и *P. officinalis*, а также к многочисленным сортам декоративных пионов, родоначальниками которых они являются. Значительно меньше число работ, содержащих сведения о дикорастущих пионах.

В литературных источниках, как правило, даются краткие морфологические описания цветков, плодов,

семян, побегов, реже корневой системы, при этом вне зависимости от возраста растений, порядка побегов и т.п. Экспериментальные исследования в основном посвящены вопросам ускоренного проращивания семян, методам вегетативного размножения и технологии выращивания растений [4—6, 8, 9, 15, 18, 23, 31 и др.].

Морфогенетические исследования охватывают небольшое число видов. Эти работы крайне неравноценны. Они различаются в методическом отношении, по продолжительности наблюдений, их объему (в некоторых — содержатся лишь фрагменты морфогенеза) и др. [2—4, 7, 9, 15, 17, 19, 28, 32].

Следует отметить, что в ряде работ как морфологических, так и морфогенетических используется не унифицированная, а иногда и непрофессиональная терминология, что затрудняет не только проведение сравнительной оценки материалов, но и понимание их сущности. Это касается трактовки формы листьев, строения почек, вегетативных и репродуктивных побегов, запасющих органов и др.

Ниже приводим некоторые, важные для нашей работы, данные из фундаментальной сводки Т.А. Федотовой [25], касающиеся детального исследования микроскопического строения семян и их биохимических особенностей, характерных для семейства *Raeoniaceae*.

Семенная кожура развивается из массивного многорядного наружного интегумента. Она состоит из экзотестальной палисады, механического субэпидермального слоя, многорядной мезотестальной паренхимы; эндотеста вместе с обитериро-

ванными остатками внутреннего интегумента входит в состав бесструктурной пленки, окружающей эндосперм.

Обильный эндосперм нуклеарного типа. Запасные вещества эндосперма зрелых семян — жиры в дисперсном состоянии, белки в виде крупных алейроновых зерен и мелкозернистого белка, аминокислоты, аскорбиновая кислота, моно- и дисахара. Крахмал, имеющийся в тканях семязачатка и молодом семени, исчезает при созревании последнего.

В зрелых семенах эндосперм имеет твердую консистенцию; клетки его расположены плотно — без межклетников. В центре эндосперма в результате его недоразвития образуется полость, идущая от халазы к микропиле, в которой содержатся питательные вещества, усвояемые эндоспермом и зародышем. Представление о том, что в полости находится запас воздуха, обеспечивающего жизнеспособность зародыша [26], не имеет основания.

Зародыш дифференцирован на стеблевой апекс, 2 семядоли, гипокотиллярную часть и корневой апекс. Апекс стебля представлен группой меристематических клеток; развитие корневого апекса более продвинуто: прослеживается кора и центральный цилиндр. В зародыше содержится жиры, белки, сахара, аминокислоты, гетероауксины, неорганический фосфор, но в отличие от эндосперма нет аскорбиновой кислоты.

В данной статье отражены результаты изучения онтогенетического морфогенеза вегетативных органов *P.anomala* — пиона уклоняющегося, широко известного также под

названием марьин корень. Экспериментальная работа проводилась в течение 12 лет (1967—1978 гг.) в питомнике Дендрологического сада им. Р.И. Шредера при кафедре ботаники Тимирязевской академии, на основе методических разработок автора [11]. Из-за ограниченного объема статьи в ней приводятся материалы только за первые 5 лет жизни растений — от прорастания семян до вступления в репродуктивный период. Дальнейшие этапы развития, включая сенильный период, предполагается изложить в одном из следующих номеров журнала.

Выбор *P.anomala* в качестве объекта для изучения морфогенеза вегетативных органов травянистых пионов основывался прежде всего на филогенетическом положении семейства. Представлялось весьма вероятным, что морфогенез представителей этого вида может иметь некоторые особенности, несвойственные морфогенезу более высокоорганизованных травянистых двудольных [11; см. перечень статей]. Принималось во внимание и то, что *P.anomala* — пищевое и лекарственное растение (рекомендовано фармакологическим Комитетом Министерства здравоохранения к применению в медицинской практике), хороший медонос и красивый морозостойкий многолетник, широко распространенный в декоративных насаждениях Сибири и Алтая, а также встречающийся в других областях России, вплоть до юго-востока Кольского п-ва [1, 7, 17, 20 и др.].

Родина *P.anomala* — Западная Сибирь и Алтай, однако обитает он также в восточном Казахстане и в Средней Азии (в горах Тянь-Шаня и на Памире). Произрастает преимуще-

шественно на богатых гумусом почвах по опушкам и на разнотравных лугах в негустых хвойных, смешанных и березовых лесах; в высокогорьях доходит до границы леса [1, 7, 16, 21, 27]. Чаще растет в виде одиночных экземпляров или небольших групп, но известны и заросли, пригодные для проведения промышленных заготовок, на Алтае, Западном Саяне, в Туве и др. [1, 7, 27].

Лекарственным сырьем служат все части растения, как надземные, так и подземные, в которых содержатся углеводы (крахмал — до 78,5%, сахар — до 10%, амилоид), органические кислоты, эфирное масло, моно- и тритерпеноиды, стероиды, витамин С, дубильные вещества, флаваноиды, салицин, микроэлементы (хром, стронций, висмут и др.). Растение издавна используется в китайской, монгольской и тибетской медицине. Спектр применения широк. Препараты известны как успокаивающие, противосудорожные, обезболивающие, противовоспалительные, бактерицидные и тонизирующие. В китайской медицине растение входит в состав противоопухолевых сборов. В России официальное медицинское признание получила настойка из корневищ, корней и травы марьяна корня, применяемая при неврастенических состояниях, бессоннице, вегетативно-сосудистых нарушениях различной этиологии [7, 8, 20, 21 и др.].

Результаты экспериментальной работы

Первый год жизни. Работа проводилась с потомством одного растения — семена (около 250) были собраны у экземпляра марьяна кор-

ня, растущего в Ботаническом саду при кафедре ботаники МСХА.

Плод — многолистовка из 3—5 крупных листовок, у каждой из которых формируется до 10 семян. Семена созревают неодновременно — в период с середины июля до начала августа — и легко осыпаются. Они крупные (длина 0,8—0,9 см, диаметр 0,5—0,6 см), широкоэллиптические (рис. 1, А).

Семенная кожура состоит из 3 отчетливо выраженных слоев. Из них наружный — черный, плотный, блестящий; средний (наиболее широкий) — розовый, рыхлый, легко отделяющийся от предыдущего и внутренний — представленный желтоватой пленкой, тесно прилегающей к эндосперму.

Основной объем семени выполнен эндоспермом, в центральной части которого имеется узкая вертикальная полость (длина 0,2 см, диаметр 0,05 см), примыкающая непосредственно к семядолям зародыша. Ткань эндосперма белая, плотная, вокруг полости желтоватая.

Зародыш (длина 0,1 см) расположен на микропиллярном конце семени вблизи рубчика, относительно которого он обычно несколько сдвинут вбок. У зародыша четко различимы две части (рис. 1, Б). Нижняя из них расширенная округлая — это гипокотиллярная часть и корешок, составляющие единое целое; граница между ними незаметна. Верхняя часть — апекс стебля и 2 семядоли, представленные сидячими, обратнотягивными, мясистыми, плотными сомкнутыми лопастями. С внутренней стороны лопасти плоские, с наружной — выпуклые.

При посеве семян в грунт сразу после созревания (28 июля) боль-

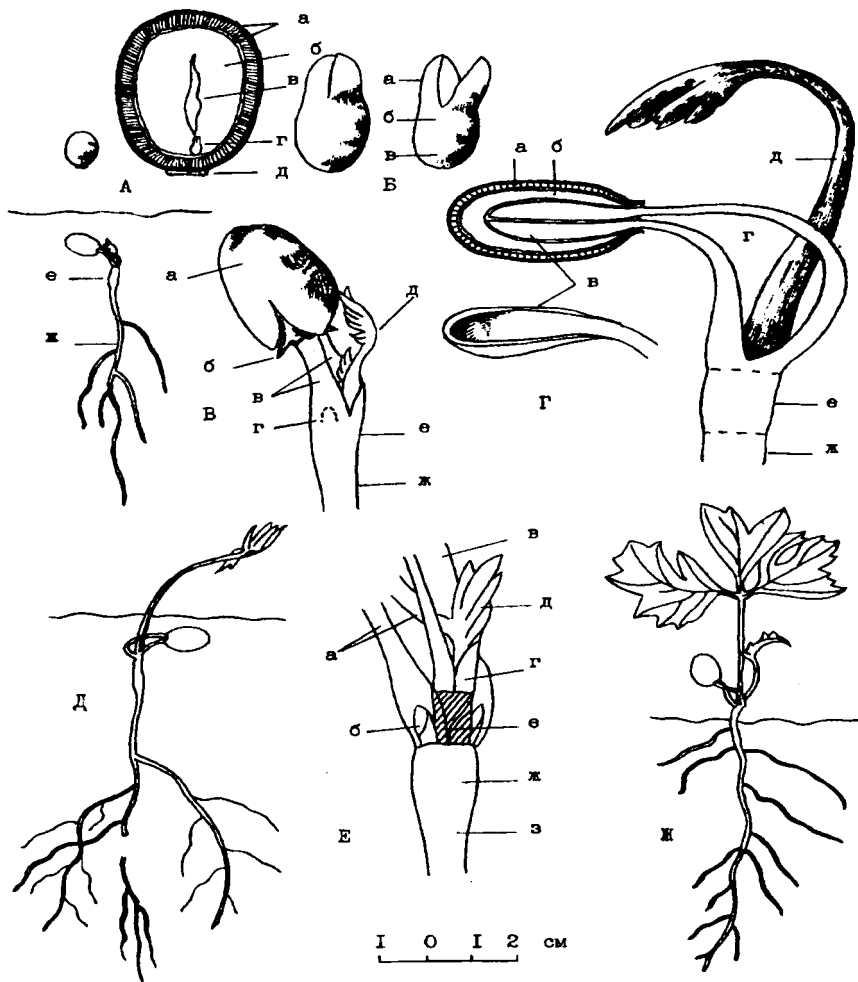


Рис. 1. Строение семени и проростка.

А — внешний вид и продольный разрез семени (увеличено); а — семенная кожура; б — эндосперм; а — полость; г — зародыш; д — рубчик; Б — зародыш *слева* — семядоли сомкнуты, *справа* — раздвинуты (увеличено); а — семядоли; б — гипокотиллярная часть; в — корневой апекс; В — строение проростка в начале ноября 1-го года жизни (*слева* — натуральная величина, *справа* — увеличено); а — наружный слой семенной кожуры; б — «воротничок»; в — черешки семядолей; г — почка в пазухе семядолей; д — зачатки 1-го и 2-го листьев; е — гипокотиль; ж — главный корень; Г — состояние проростка на 20 апреля (увеличено); семя показано на продольном разрезе; а — семенная кожура; б — эндосперм; в — гаусториальные пластинки семядолей (на разрезе семени показана поверхность пластинок семядолей, ниже — ложковидная форма пластинок); г — черешки семядолей; д — зачаток 1-го листа; е — гипокотиль; ж — главный корень; Д — появление 1-го листа на поверхности почвы (начало мая 2-го года жизни); Е — фаза начала раскрытия пластинки 1-го листа (увеличено); а — черешки семядолей; б — почка в пазухе семядолей; в, г — черешок и влагалище 1-го листа; д — зачаток 2-го листа; е — эпикотиль (заштрихован); ж — гипокотиль; з — главный корень; Ж — фаза начала раскрытия пластинки 2-го листа.

шинство всходов появляется на поверхности почвы в конце апреля следующего года (через 8 месяцев), другие — также в конце апреля, но позже на 1 или 2 года. Размеры семян, пролежавших в почве более 2 лет, остаются такими же, как у только что созревших. Семена не усыхают и не набухают, но поверхность семенной кожуры становится матовой, эндосперм серым, а полость исчезает.

Прорастание семян подземное. В рост трогаются гипокотиль и зародышевый корешок. Последний прорывает семенную кожуру в области рубчика, при этом ее внутренний слой выпячивается в виде «воротничка». К началу ноября (спустя 3 месяца после посева) в почве формируется проросток (рис. 1, В), у которого развивается главный корень (длина до 7 см) и 3—4 корня 2-го порядка (длина до 2,5 см). Поскольку у главного корня к этому времени образуется перидерма и его поверхность покрывается пробкой, он хорошо отличим от белого с неопробковешей поверхностью гипокотыля. Семядоли, представленные у зародыша сидячими лопастями, в процессе развития становятся черешчатыми. Пластинки семядолей, размеры которых сильно увеличиваются, мясистые, желтоватые, с гладкой поверхностью. Они остаются внутри семени и выполняют функции гаусториев; черешки развиваются путем интеркалярного роста. В пазухах семядолей становятся заметными почки.

Формируется зачаток 1-го листа, влагалище которого прикрывает зачаток 2-го листа и верхушечную почку. В процессе развития проростка значительная часть запасных

веществ эндосперма используется и его ткань видоизменяется. Становятся хорошо различимы 2 слоя: узкий стекловидный периферийный и значительно более широкий, представленный белой рыхлой тканью, прилегающей к пластинкам семядолей.

Поскольку в описанном состоянии проростки марьяна корня целиком находятся в почве (рис. 1, В), прикрытой лесной подстилкой и опавшими листьями, они в значительной мере защищены от морозов и хорошо переносят зиму.

Второй год жизни. Фаза появления всходов наступает 20—25 апреля (рис. 1, Г, Д, Е). На поверхности почвы показывается черешок 1-го листа, который вначале растет дугообразно, а затем выпрямляется и вытягивает неразвернувшуюся буровато-красную пластинку из почвы.

Форма гаусториальных пластинок семядолей (длина 0,5—0,7 см, ширина 0,25—0,30 см), находящихся в эндосперме, вследствие извлечения из них запасных веществ изменяется и становится ложковидной (рис. 1, Г, е). В результате этого между пластинками образуется полость (у зародыша их внутренняя сторона плоская и они плотно прижаты друг к другу). В эту фазу пластинки семядолей еще мясистые. С их выпуклой поверхностью тесно соприкасаются крупные, узкие, рыхло расположенные клетки эндосперма.

У большинства сеянцев гипокотиль и семя остаются в почве (рис. 1, Д), но у некоторых гипокотиль вместе с семенем появляется на ее поверхности (рис. 1, Ж). В последнем случае черешки семядолей (длина 0,7 см) могут быть изогнутыми и тогда семя висит на их конце, или

они прямые и семя расположено почти вертикально. У обеих семядолей пазушные почки имеют длину 0,05 см.

Гипокотиль обычно выражен четко (длина 0,2—0,4 см, диаметр 0,2 см), так как базальная часть корня имеет меньший диаметр, но иногда эта граница незаметна.

Удлинение эпикотилия и развитие зачатка 1-го листа происходят одновременно. При длине черешка зачатка 1-го листа около 1 см и еще не развернувшейся пластинке (длина 0,5 см) длина эпикотилия в зависимости от особенностей растений варьирует от 0,06 до 0,5 см (рис. 1, Е). В пазухе зачатка 1-го листа становится заметной почка (длина 0,03 см).

Главный корень (длина 7,5 см, диаметр 0,15 см) продолжает ветвиться, и число корней 2-го порядка увеличивается до 10—12. В отдельные годы у ряда проростков верхняя часть главного корня (по длине 1/4—1/3) оказывается оборванной в результате процесса выщипывания, происходящего в зимний период. Обычно выше места обрыва остаются 2—3 корня 2-го порядка, у которых развиваются корни 3-го порядка (рис. 1, Д), что несвойственно растениям с сохранившимся главным корнем, ветвление которого ограничивается 2-м порядком (рис. 1, Ж).

В начале мая у большинства растений наступает фаза 1-го листа (длина пластинки 2,5—3,0 см, ширина 4,5—5,0 см, длина черешка 3,5 см), у немногих через 12—14 дней после появления всходов начинает разворачиваться пластинка 2-го листа (рис. 1, Ж). Листья черешчатые, голые, с хорошо выраженным влагилицем. Пластинка простая, трехпальчато-

рассеченная; сегменты неравномерно разделенные, реже рассеченные, с характерным суженным черешчатовидным основанием; жилкование сегментов перисто-сетчатое.

Через 2 месяца после появления всходов (20—25 июня) большинство растений по-прежнему находится в фазе 1-го листа и хотя зачаток 2-го листа сформирован у всех растений, однако он обычно не трогается в рост и постепенно отмирает. Характерным является длительный рост 1-го листа, который достигает предельных размеров только через 1,5 месяца — к середине июня, при этом длина пластинки становится равной 7,0—8,5 см, ширина — 13,0—13,5 см и длина черешка 5,5—6,5 см.

Продолжается развитие почек в пазухах семядолей — их длина возрастает в 5—6 раз (0,25—0,30 см). Так как гипокотиль (длина 1—1,2 см) утолщается быстрее эпикотилия (их диаметр соответственно 0,6 и 0,3 см), создается впечатление, что почки в пазухах семядолей как бы сидят на гипокотиле (рис. 2, А). При утолщении гипокотилия его эпидерма разрывается и слущивается; верхняя часть отмерших черешков семядолей отпадает вместе с семенем (рис. 2, Б, а), однако их основания сохраняются у растений длительное время (рис. 2, А—Г). Запасные вещества эндосперма и пластинок семядолей к этому времени реализуются почти полностью. На продольном разрезе опавшего семени заметен лишь тончайший (толщина 0,05 см) постенный слой стекловидного эндосперма; отмершие сморщенные пластинки семядолей свободно лежат в полости семени (рис. 2, Б, б).

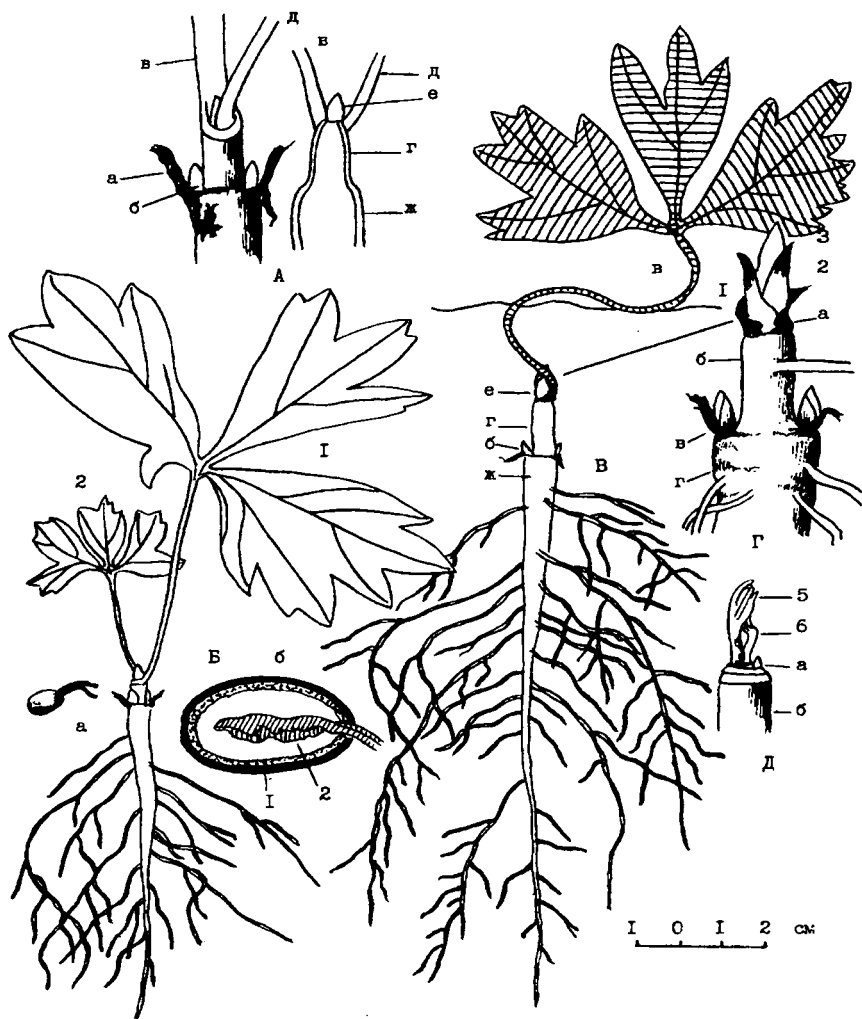


Рис. 2. Строение растений 2-го года жизни.

А — фаза 2-го листа (18 июня); *слева* — внешний вид, *справа* — продольный разрез (увеличено); а — основание отмершего черешка семядоли; б — почка в пазухе семядоли; е — 1-й лист; з — эпикотиль; д — 2-й лист; ж — гипокотиль; Б — фаза 2-го листа (1, 2 — порядковый номер листьев); а — опавшее семя с отмершими черешками семядолей; б — продольный разрез семени (увеличено); видны: постенный слой стекловидного эндосперма (1) и в полости — отмершие пластинки семядолей (2); В — строение растений на 25 августа (заштрихован отмирающий 1-й лист; обозначения те же, что на рис. А); Г — строение главного побега, находящегося в почве (на 27 октября; увеличено); а — остатки отмершего 1-го листа; 1—3 — порядковый номер чешуевидных листьев верхушечной почки; б — эпикотиль с придаточным корнем; е — отмершие основания черешков семядолей и пазушные почки; з — гипокотиль; Д — зачатки 5-го и 6-го листьев верхушечной почки (чешуи почки удалены; увеличено); а — почка в пазухе верхней чешуи; б — эпикотиль.

Размеры эпикотилия увеличиваются (длина 0,4—0,5 см, диаметр 0,3 см). Главный корень достигает длины 12—13 см, его базальная часть заметно утолщается (0,6—0,7 см). Поскольку утолщение главного корня происходит синхронно с гипокотилем, на этом этапе образуется ортотропная структура — клубень корнеплода [12], в состав которого эпикотиль на этом этапе не входит вследствие слишком большой разницы между ними в диаметре. У некоторых растений главный корень клубня утоньшается постепенно и имеет коническую форму (рис. 2, Б), у других — базальная часть утолщена по длине лишь около 1 см, а затем ее диаметр внезапно уменьшается до 0,3—0,2 см. В дальнейшем эти особенности развития главного корня сохраняются, определяя возникновение форм с длинным и коротким клубнем корнеплода. Число корней 2-го порядка 15—25; по длине главного корня они расположены равномерно. У более старых корней 2-го порядка, на базальной части главного корня, имеются короткие (не длиннее 3 см) всасывающие корни 3-го порядка.

В конце августа, через 4 месяца после появления всходов, у многих растений единственный лист, развивающийся в течение периода вегетации (редко их два), желтеет, у других — к этому времени отмирает и засыхает; т.е. после достижения предельных размеров (20—25 июня) 1-й лист функционирует 2 месяца.

Благодаря геофилизации основание главного побега втягивается в почву и семядольный узел находится на глубине 2,5—4,0 см. В связи с этим при отмирании единственного листа (или 2) на ее поверхности к

концу августа — началу сентября от растений не остается и следа — они целиком находятся в почве (рис. 2, В).

Длина эпикотилия по сравнению с таковой при предыдущем описании увеличивается путем интеркалярного роста; на 20 июня его длина составляет 0,4—0,5 см, на 25 августа — 0,8—1,5 и до 2,5 см (диаметр соответственно 0,3 и 0,5 см). Его поверхность покрывается пробкой и внешне становится неотличимой от поверхности гипокотилия и главного корня.

Размеры верхушечной почки главного побега возрастают примерно в 2 раза (длина на 20 июня и 25 августа — соответственно 0,4 см и 0,9—1,0 см, диаметр — 0,2 и 0,4—0,5 см).

В состав верхушечной почки входят 3 (реже 4) чешуи и 2—3 зачатка листьев. Наружная чешуя белая, тонкая, 2-я и 3-я — розовые, мясистые, сомкнутые в виде колпачков, плотно облегающих листовые зачатки (края чешуй несросшиеся). Размеры листовых зачатков и степень их дифференциации уменьшаются в акропетальном направлении: длина зачатка 1-го листа — 0,8 см, 2-го — 0,4 см, 3-го — 0,1 см. У всех зачатков листьев различимы основание, пластинка и черешок; степень надрезанности пластинки находится в прямой зависимости от порядкового номера зачатка (рис. 2, Д). В пазухе последней — 3-й чешуи перед зачатком 1-го листа будущего года сформирована почка (рис. 2, Д, а).

Корневая система представлена системой главного корня. Длина последнего увеличивается мало — на 3—4 см и достигает 15—16 см; диа-

метр базальной части равен 0,7 см. Корни 2-го порядка имеют хорошо развитую мочку из недлинных (2—3 см), но многочисленных корней 3-го порядка; появляются единичные корни 4-го порядка. Боковые корни желтоватые, толстые, твердые, слабоизвилистые.

К концу октября (спустя 6 месяцев после появления всходов) размеры почек в пазухах семядолей почти не изменяются (длина 0,3—0,4 см). У некоторых растений около их основания все еще сохраняются отмершие остатки черешков семядолей, у основания верхушечной почки — остатки влагалища 1-го листа (рис. 2, Г).

Третий год жизни. Возобновление главного побега у всех растений моноподиальное. В середине или в конце апреля, в зависимости от погоды, вследствие удлинения междоузлий (главным образом эпикотили) на поверхности почвы появляется верхушечная почка (длина 1,0 см, диаметр 0,4—0,5 см). Зачаток 1-го листа верхушечной почки занимает ортотропное положение (рис. 3, А). Он имеет пластинку, у которой сформированы доли сегментов, тесно прилегающие друг к другу, округлый черешок с желобком с внутренней стороны и основание, представленное коротким влагалищем. Через отверстие влагалища проходит зачаток 2-го листа (рис. 3, А, г).

В пазухе рубца от 1-го листа, опавшего в конце августа предыдущего года, есть крошечная почка. У растений, имевших в предыдущем году 2 листа, почки развиваются в пазухах обоих листьев. В пазухах семядолей почки имеют прежнюю длину (0,3—0,4 см), но встречаются растения, у которых одна из них значи-

тельно меньше другой (соответственно 0,3—0,4 и 0,1—0,2 см). В последнем случае структура почек неодинаковая: большая из них имеет 3 чешуи и 2 листовых зачатка, меньшая — только 3 чешуи.

Спустя месяц после появления верхушечной почки на поверхности почвы (25.05) формируется годичный прирост главного побега (рис. 3, Б). Стебель прироста несет 3 чешуи, 2 взрослых срединных листа и 1 (реже 2) листовой зачаток (длина 0,15—0,5 см). Междоузлия годичного прироста очень короткие — обычно как между чешуями, так и между листьями их длина около 0,1 см.

В пазухе 1-й чешуи почка незаметна, 2-й имеет длину 0,06—0,1 см, 3-й — 0,3 см, т.е. наиболее быстро развивается почка в пазухе верхней чешуи (рис. 3, А, д), ближайшей к 1-му листу 3-го года жизни растений (порядковый номер листьев в этом году и в каждом следующем обозначается начиная с 1-го). В пазухе 1-го листа предыдущего года почка закрытая (1 чешуя и 2 листовых зачатка), реже открытая (2 листовых зачатка). Размеры пазушных почек семядолей остаются неизменными. Длина эпикотили у растений по-прежнему варьирует в пределах от 0,8 до 2,5 см.

У ряда растений наблюдаются отклонения от типичного развития, показанного на рис. 3, Б. Например, у растений развивается 2 срединных листа: но один — это лист главного побега, другой — побега в пазухе семядолей (рис. 3, В).

У некоторых растений годичный прирост главного побега, так же как у типичных растений, имеет 2 листа, но, кроме того, развиваются побеги

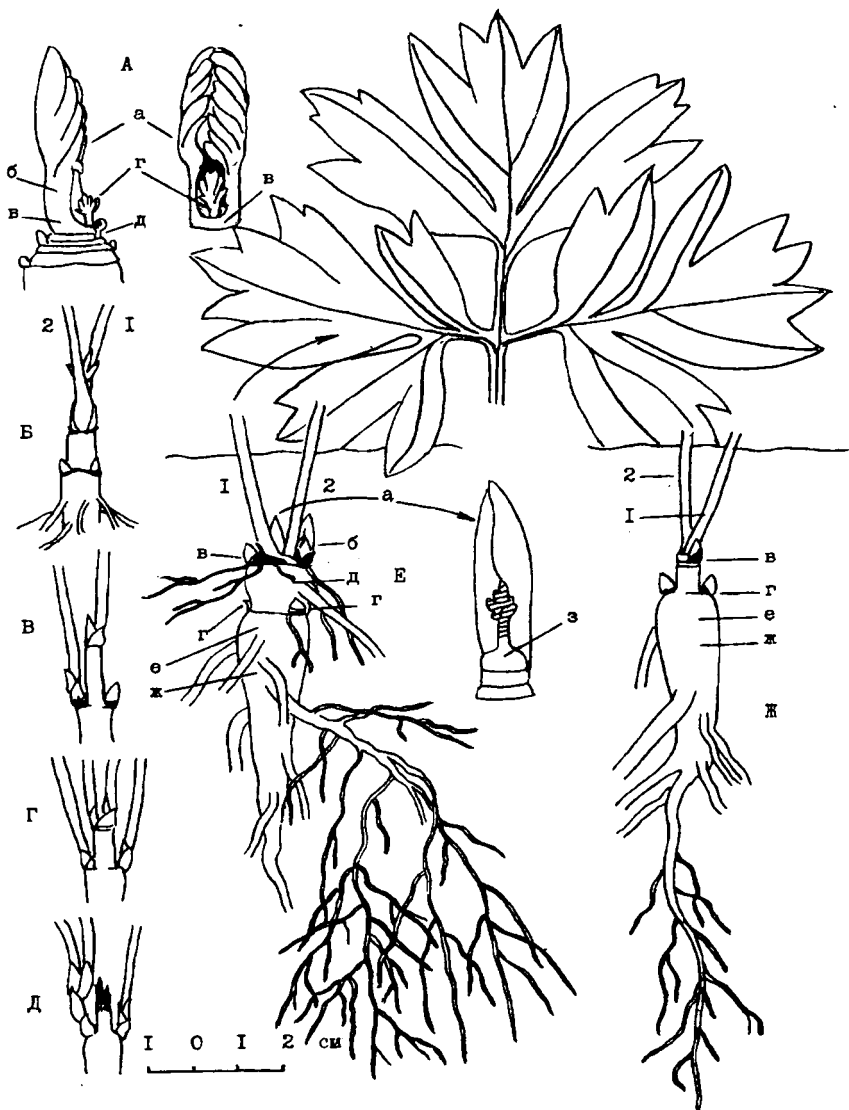


Рис. 3. Строение растений 3-го года жизни.

А — зачатки листьев верхушечной почки (20—25 апреля; увеличено); а, б, в — пластинка, черешок и влагалище зачатка 1-го листа; г — зачаток 2-го листа; д — почка в пазухе 3-й чешуи; Б — типичное развитие растения; В, Г, Д — отклонения от типичного развития (см. текст); Е — строение типичного растения на 6 июля; 1, 2 — порядковый номер листьев текущего года; а — верхушечная почка; б, в, г — почки в пазухах соответственно 3-й чешуи и 1-го листа 2-го года жизни и семядолей; д — эпикотиль с придаточными корнями; е, ж — гипокотиль и главный корень (клубень корнеплода); з — зачаток 3-го листа (заштрихованы отмирающие пластинки и черешок); Ж — строение нетипичного растения на 6 июля (отставание в развитии эпикотиля и клубня корнеплода).

в пазухах обеих семядолей, которые имеют по 1 листу и зачаток 2-го (рис. 3, Г).

У единичных растений верхушечная почка главного побега в течение зимы отмирает. В этом случае в пазухах семядолей. Они имеют разное строение: у одной из них сформированы 4 чешуи и 2 листа, у другой — 3 чешуи и 1 лист (рис. 3, Д).

Описание растений, проведенное 6 июля (через 2,5 месяца после отрастания), показало следующее (рис. 3, Е). У типичных растений развито 2 листа прикорневой розетки главного побега. Листовая пластинка темно-зеленая и плотная. Размеры листьев значительно увеличиваются по сравнению с таковыми у прошлогодних (длина пластинки 10 см, ширина 15 см, длина черешка 12 см), а форма усложняется; зачаток 3-го листа замирает на ранних этапах развития и постепенно отмирает (рис. 3, Е, з).

Продолжительность жизни листьев неодинаковая: у одних особей начинается пожелтение 13—15 августа, и к концу месяца они отмирают, у других — это происходит позднее: пожелтение — в конце августа, отмирание — в первой половине сентября.

Развитие главного побега снова завершается образованием верхушечной почки, которая имеет 3 чешуи и 3—4 зачатка листьев.

Клубень корнеплода значительно утолщается — идет интенсивное накопление запасных веществ (диаметр гипокотилия и базальной части главного корня 1,3—1,4 см). У многих растений изменяется структура клубня — в его состав входит также эпикотиль (рис. 3, Е, д), диаметр

которого к этому времени достигает 1,6 см при длине 1,1 см. Однако это характерно не для всех растений (рис. 3, Ж).

Главный корень ветвится до 5-го порядка; появляются 1—2 тонких придаточных корня вблизи почек в пазухах семядолей. От эпикотилия отходит один крупный придаточный корень; 5—6 небольших придаточных корней приурочены к вышерасположенным почкам (3, Е, б, в). Глубина втягивания семядольного узла в почву в среднем 3,5—3,7 см.

Четвертый год жизни (рис. 4). Продолжается моноподиальное нарастание главного побега, вегетативная часть которого состоит из 2 годичных приростов (2-го и 3-го периодов вегетации). В конце апреля из верхушечной почки главного побега развивается 3-й годичный прирост. У одних растений он является продолжением прикорневой розетки — имеет короткие междоузлия, 3—4 зачатка листьев и заканчивается конусом нарастания. У других — формируется годичный прирост с относительно длинными междоузлиями (1,0—0,3 см) — происходит образование репродуктивной части главного побега [11, с. 32—35].

Первая чешуя верхушечной почки к этому времени отмирает, 2-я и 3-я — живые, розовые, мясистые (иногда с подсыхающей верхушкой) — охватывают нижние части зачатка. Вверху чешуи раздвинуты плотно сжатыми пластинками зачатков развивающихся листьев (рис. 4, А). В пазухах 1-й чешуи почка 2-го порядка незаметна, в пазухе 2-й она имеет одну мясистую чешую и 2 листовых зачатка, в пазухе 3-й почка открытая (чешуй нет),



Рис. 4. Строение растений 4-го года жизни.

А — зачаток репродуктивной части главного побега (25 апреля); слева — с почечными чешуями, справа — чешуй удалены; а, б — 1-е и 2-е междоузлия репродуктивной части; в — зачатки листьев; г — придаточные корни около почек в пазухах семяндолей; Б — репродуктивная часть главного побега с неполным циклом развития в конце мая — начале июня (5-й лист и верхушечная почка отмерли); а, б, в — «рахис», «черешочки» и один из 3 сегментов 3-го листа; В — строение растения в начале октября; а — вегетативная часть главного побега; б — почка в пазухе семяндоли; в, г — отмершие репродуктивные части главного и 2 боковых побегов 2-го порядка; д — почки возобновления 2-го и 3-го порядков; е — придаточные корни; ж — главный корень; з — корни 2-го порядка (слева показаны всасывающие корни 3-го порядка, справа — они удалены); Г — ветвящиеся почки в пазухах обеих семяндолей (видны рубцы от отмерших почечных чешуй и почки 3-го порядка в их пазухах; увеличено).

ее стебель несет 2 листовых зачатка.

У большинства растений размеры почек в пазухах семядолей или остаются такими же, как весной предыдущего года (длина 0,3—0,4 см), или немного увеличиваются (длина 0,4—0,5 см, диаметр 0,2 см); иногда почки имеют разные размеры и у меньшей длина не превышает 0,2 см. Отмершая наружная чешуя почек или разрушается и видны лишь ее остатки, или сохраняется, становясь жесткой и плотно закрывает почку с поверхности. Вблизи от основания этих почек расположено 1—3 небольших придаточных корня. В том случае, если их 3, они закладываются по одному с обеих сторон почки и над или под ней, при этом их длина, диаметр и ветвлениеходятся в прямой зависимости от ее величины (рис. 4, А, з). У нескольких растений почки в пазухах одной или обеих семядолей развиваются в побеги, как это наблюдалось у отдельных растений в предыдущем году (рис. 3, В, Г, Д).

Ткани стебля вегетативной части главного побега, гипокотиля и главного корня (на разрезе) здоровые — белые, плотные.

В конце мая — начале июня развитие главного побега заканчивается образованием репродуктивной части с неполным циклом развития [11, 22]. У большинства растений она имеет 2 междоузлия (в акропетальном направлении их длина изменяется от 3,5 до 3,0 см) и 2 листа; зачаток 3-го листа и верхушечная почка отмирают вскоре после образования; у более крупных растений — 4 междоузлия (длина 15,0; 6,0; 2,5; 1,0 см) и 4 листа; зачаток 5-го и верхушечная почка отмирают (рис. 4, Б). Общая длина стебля реп-

родуктивной части главного побега варьирует от 6,5 до 25,0 см, диаметр — в пределах 0,3—0,4 см.

Форма пластинки листьев репродуктивной части главного побега по сравнению с простой трехпальчаторассеченной пластинкой листьев вегетативной части, развивающейся в течение двух предыдущих лет, резко изменяется (рис. 4, Б). Она становится подобной пластинке сложного триждыпальчаторассеченного листа (длина «рахиса» 1-го листа репродуктивной части 10—12 см, длина «черешочков» центрального и боковых сегментов — 5—7 см; общая длина пластинки 18 см, ширина — 30—34 см). Однако это лишь внешнее сходство, так как сочленений «черешочков» с «рахисом» нет; при отмирании лист не распадается на листочки и не опадает, а засыхает целиком, оставаясь на стебле. Таким образом, «рахис» — это черешок, «черешочки» — суженные длинные черешчатовидные основания 3 сегментов простого листа. У последующих листьев размеры частей, упомянутые выше для 1-го листа, уменьшаются, а пластинка верхнего последнего листа (2-го, 3-го или 4-го) снова простая трехпальчаторассеченная.

Наряду с развитием репродуктивной части главного побега происходит образование таковой и у 2 побегов 2-го порядка, формирующихся обычно из почек в пазухах 3-й чешуи их верхушечных почек 2-го и 3-го лет жизни и также имеющих неполный цикл развития. Размеры стебля и листьев репродуктивной части этих побегов значительно меньше, чем у главного побега.

К началу октября (рис. 4, В) репродуктивная часть главного и боко-

вых побегов (*в*, *г*) отмирает полностью. На их вегетативной части, как правило, в пазухе 3-й почечной чешуи годичного прироста текущего года, развиты крупные почки возобновления соответственно 2-го и 3-го порядков (длина 2,5 см, 3 см; рис. 4, *В*, *д*), верхушки которых появляются на поверхности почвы (глубина втягивания семядольного узла в почву до 4 см). Число чешуй у этих почек возрастает до 5—7, из которых 1—3-я отмершие, 4—7-я — живые, мясистые. Последние плотно одевают зачаток репродуктивной части побега, имеющего стебель длиной 0,5 см и зачатки 4—5 листьев.

Почки в пазухах семядолей больших размеров — длина 0,5—0,7 см (в апреле текущего года — 0,4—0,5 см). Строение их неодинаково. У некоторых растений сформировано 5 чешуй (1—3-я — отмершие, 4—5-я — мясистые) и 2—3 зачатка листьев, которые в следующем году развиваются в типичные срединные листья или остаются в состоянии зачатков. У большинства же растений конус нарастания этих почек образует только чешуи, число которых увеличивается до 8—9 (1—6-я отмершие).

Характерной особенностью почек в пазухах семядолей является ветвление (рис. 4, *Г*). Основание каждой из почек заметно расширено и утолщено. В пазухах 3—5-й отмерших чешуй сформированы почки 3-го порядка, размеры которых очень малы — длина 0,05—0,1 см. Эти почки расположены почти в одной плоскости и вследствие удлинения междоузлий между ними находятся на расстоянии 0,2—0,3 см друг от

друга. А так как рубцы от разрушающихся почечных чешуй покрываются пробкой и становятся почти незаметными, вскоре эти почки приобретают вид возникших вполне самостоятельно, и определить их происхождение в дальнейшем становится невозможно.

В пределах растения общее число пазушных почек 2-го и 3-го порядков, сформировавшихся у вегетативной части главного побега и боковых побегов, — 25—30.

Продолжается развитие системы главного корня (рис. 4, *В*). Длина главного корня (*ж*) — 20—25 см, диаметр базальной части — 2,7—3,0 см. Число крупных корней 2-го порядка (*з*) — 10—12; диаметр базальной части — 0,8—1,0 см; большинство корней 3-го порядка выполняет функцию всасывания — они короткие и тонкие (длина 2—3 см, диаметр 0,1—0,2 см). Придаточные корни (*е*) развиты в значительном числе, имеют небольшие размеры и ветвятся до 3-го порядка.

Поверхность утолщающегося главного корня под напором нарастающих тканей растрескивается и в связи с этим покрыта многочисленными трещинами с выпирающими из них белыми тканями коры; покровная ткань главного корня разрывается также и около утолщающихся корней 2-го порядка.

Пятый год жизни. У большинства растений моноподиальное возобновление главного побега сменяется симподиальным, у некоторых — остается моноподиальным. Описание модельных растений, проведенное весной текущего года (22 апреля), показало следующее.

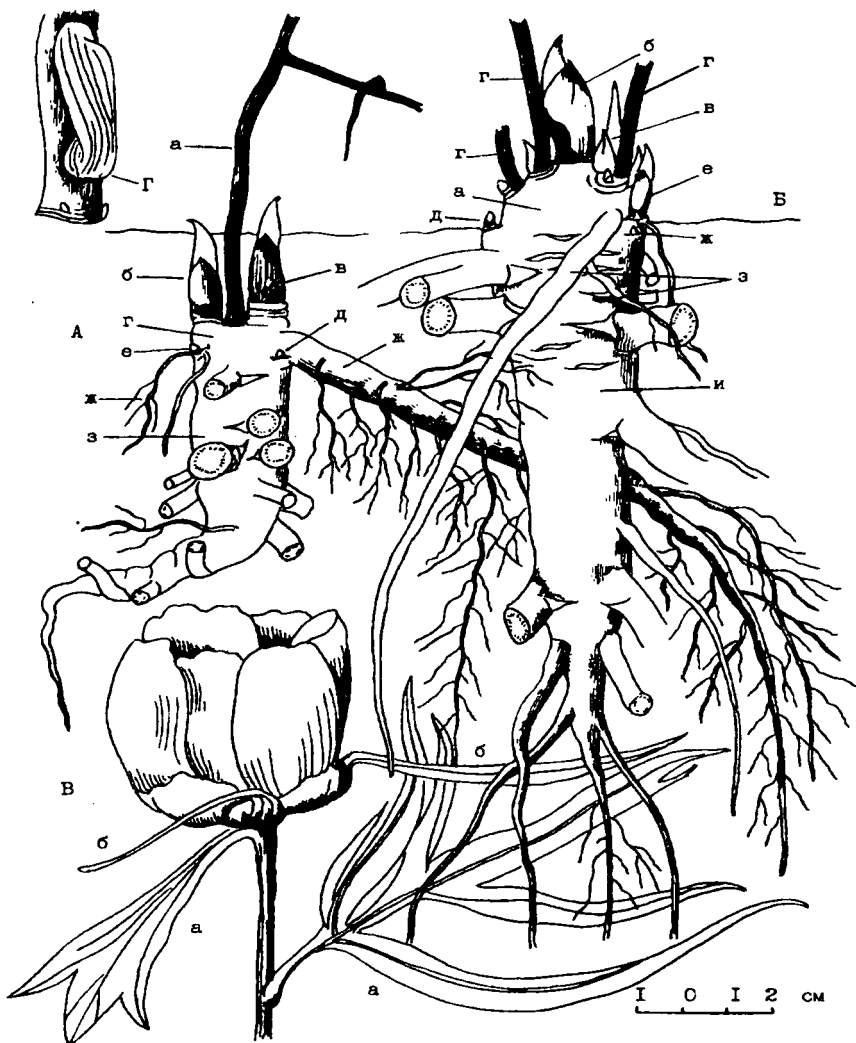


Рис. 5. Строение растений 5-го года жизни.

А — внешний вид растения с симподиальным возобновлением главного побега (22 апреля); а — отмершая репродуктивная часть главного побега с неполным циклом развития; б, в — почки возобновления 2-го порядка; г — стебель вегетативной части главного побега; д, е — почки в пазухах семядолей; ж — придаточные корни; з — главный корень; Б — внешний вид растения с моноподиальным возобновлением главного побега (22 апреля); а, б — вегетативная часть и верхушечная почка главного побега; г — остатки отмершей репродуктивной части 3 побегов 2-го порядка; д, е — почки 2-го порядка в пазухах семядолей; ж — почка 3-го порядка; з — придаточные корни; и — главный корень (боковые корни срезаны); В — верхушка цветущего побега 3-го порядка (1 июня); а — предпоследний перисторассеченный и верхний трехлопастный лист; б — листовидные выросты чашелистиков; Г — чешуя на репродуктивной части побега.

Строение растений с симподиальным возобновлением главного побега (рис. 5, А).

Вегетативная часть главного побега состоит из 2 годичных приростов с коротким и толстым стеблем (длина 1,0 см, диаметр 1,2 см); репродуктивная часть с неполным циклом развития, образовавшаяся в предыдущем году и отмершая при наступлении осени, к весне или разрушается полностью, или, что чаще, ее верхняя часть отваливается, нижняя (а) — еще некоторое время сохраняется. После отпада нижней части остается небольшое углубление (0,2 см), поверхность которого покрывается опробковевшими тканями, благодаря чему процесс отмирания локализуется и не распространяется на ткани стебля вегетативной части.

Две крупные (длина 2,8—3,0 см) почки возобновления 2-го порядка, сформировавшиеся к осени предыдущего года (рис. 5, А, б, в), расположены почти на одном уровне и имеют сходное строение. Стебель их вегетативной части несет 7 чешуй (первые 4—5 — отмершие, 2—3 последние — мясистые); при этом в пазухе 7-й — открытая почка с 3 листовыми зачатками. Далее следует зачаток репродуктивной части с неполным циклом развития, стебель которой (длина 0,8 см, диаметр 0,5 см) несет 8 листовых зачатков и завершается конусом нарастания.

Почки 2-го порядка в пазухах семядолей (д, е) близки по размерам (длина 0,3 см), но расположены на разных уровнях и имеют неодинаковое строение. У нижней из них д сформировано 9 чешуй (1—

5-я — отмершие, 6—9-я — мясистые; на верхушке 8-й и 9-й чешуй имеются крошечные зачатки пластинок, что в предыдущие годы не наблюдалось). За чешуями следуют 2 листовых зачатка и далее конус нарастания. У почки е, расположенной немного выше первой, образовано всего 7 чешуй (1—4-я — отмершие, 5—7-я — мясистые; на верхушке 6-й и 7-й чешуй — крошечные зачатки пластинок); за чешуями следуют 3 листовых зачатка и конус нарастания, т.е. в пазухе этой семядоли почка имеет на 2 чешуи меньше и на 1 листовую зачаток больше, чем у нижней почки д. Таким образом, в текущем периоде вегетации у побегов в пазухах семядолей, кроме чешуй, разовьются соответственно 2 и 3 срединных листа прикорневых розеток.

Почки 2-го порядка в пазухах семядолей ветвятся, однако внешне это незаметно, так как, во-первых, почки 3-го порядка очень малы (длина 0,05—0,1 см), а во-вторых, они сформированы в пазухах 3-й и 4-й чешуй и прикрыты их отмершими, но еще полностью не разрушившимися основаниями.

Около почки в пазухе семядоли е имеется 2 коротких придаточных корня (длина около 3 см, диаметр 0,05—0,1 см). От эпикотилия отходит один очень крупный придаточный корень ж (длина около 20 см, диаметр базальной части 0,7 см). Впервые образование подобного корня было отмечено у растений 2-го года жизни в конце периода вегетации (рис. 2, Г); в последующие годы его размеры, порядок ветвления и число боковых корней возрастали. Это своеобразное явление, характерное для многих особей, по-

видимому, является закономерностью.

Клубень корнеплода короткий (длина 6 см, диаметр 2 см), цилиндрический, остроконечный. В состав клубня, кроме базальной части главного корня и гипокотыля, впервые входит также стебель вегетативной части главного побега *г* (длина 1,2 см, диаметр 2 см), а не только эпикотиль, как это было свойственно единичным растениям на 3-й год жизни (рис. 3, *Е*).

Растение с моноподиальным возобновлением главного побега отличается от описанного выше с симподиальным возобновлением значительно более мощным развитием (рис. 5, *Б*). Его главный побег представлен вегетативной частью *а*, состоящей из 3 годичных приростов, и завершается крупной верхушечной почкой *б*.

Поверхность стебля вегетативной части главного побега покрыта пробкой и имеет вид корня. Поскольку рубцы от отмерших чешуй и листьев 3 предыдущих лет также покрываются пробкой, они становятся незаметными. У вегетативной части побегов 2-го порядка, короткой и широкой (длина 0,2—0,3 см, диаметр около 1 см), рубцы от отмерших чешуй и листьев еще видны.

Несмотря на моноподиальное возобновление главного побега, который таким образом в предыдущий период вегетации находился в вегетативном состоянии, у 3 побегов 2-го порядка в тот же период развилась репродуктивная часть с неполным циклом развития (отмершие остатки базальной части этих побегов показаны на рис. 5, *Б*, *г*). Объяснить это явление, нетипичное с по-

зиций морфологии и физиологии, но вместе с тем не единичное в пределах изучаемой популяции, не представляется возможным.

Клубень корнеплода длинный (длина 16 см, диаметр 3,5 см), конический, остроконечный. Стебель вегетативной части главного побега *а* короткий и плоский (длина 1,5 см, диаметр 3,5 см), входит в состав клубня корнеплода; ткани стебля (на разрезе), белые, плотные. Места отпада репродуктивной части побегов 2-го порядка углублены незначительно, и их поверхность покрыта опробковевшими тканями.

Верхушечная почка главного побега *б* имеет 3 чешуи, из которых 1-я отмерла (в ее пазухе почка 3-го порядка длиной 0,3 см), 2-я и 3-я — мясистые. В пазухе 2-й чешуи развита крупная почка 2,5 см в длину (она имеет 2 мясистые чешуи и зачаток репродуктивной части, стебель которой длиной 0,7 см несет 6 листовых зачатков). В пазухе 3-й чешуи почка голая и представлена только зачатком стебля репродуктивной части с 5 листовыми зачатками и конусом нарастания. Третья чешуя плотно облегает зачаток репродуктивной части главного побега, стебель которой (длина 1,3 см, диаметр 0,6 см) несет 9 листовых зачатков и завершается конусом нарастания. Таким образом, на 5-й год жизни развитие главного побега данного растения завершается образованием репродуктивной части с неполным циклом развития.

Обращает на себя внимание большое различие в глубине погружения основания главного побега растений популяции в почву. В первые 3 года жизни у всех растений семядольный узел, вначале благодаря

подземному прорастанию семян, а затем — геофилизации, находится в почве, при этом наблюдается прямая связь между диаметром клубня корнеплода и глубиной втягивания. На 5-й год у некоторых экземпляров с более крупным клубнем, подобным описываемому, семядольный узел поднимается до уровня почвы, по видимому, вследствие выпирания клубня при интенсивном разрастании в толщину (рис. 5, Б). В этом случае вся вегетативная часть главного побега *a* оказывается расположенной выше поверхности почвы. У таких растений стебель вегетативной части и почки возобновления в зимний период менее защищены от морозов, чем в первые годы жизни. Их прикрывают лишь опавшие листья и снеговой покров.

Почки возобновления в текущем году (кроме верхушечной) представлены 2-м и 3-м порядками.

Крупная почка возобновления 2-го порядка *b* расположена в пазухе отмершего листа, предшествующего верхушечной почке главного побега. У нее образовалось 4 чешуи (1-я — отмершая, 2—4-я — мясистые). В пазухах 2-й и 3-й чешуй — небольшие закрытые почки 3-го порядка (длина соответственно 0,3 и 0,7 см), в пазухе 4-й — открытая с 2 листовыми зачатками вегетативной части и зачатком репродуктивной части с неполным циклом развития, стебель которой несет 5 листовых зачатков.

Однако у небольшого числа растений некоторые почки 3-го порядка достигли значительных размеров и имели, кроме чешуй и листовых зачатков вегетативной части, зачаток репродуктивной части, который у одних растений заканчивался кону-

сом нарастания, у других — их было всего 3 — зачатком цветка.

В первых числах июня 3 упомянутых растения вступили в фазу цветения. У каждого из них только один побег заканчивался цветком. Ниже приводится описание строения цветущего растения, послужившего моделью.

В пазухах обеих его семядолей побеги 2-го порядка в предыдущем году образовали репродуктивную часть с неполным циклом развития, отмершую к осени (место отпада покрыто опробковевшими тканями). На вегетативной части этих побегов расположены по 4 почки 3-го порядка. У одной из семядолей эти почки закрытые, у другой — 3 верхние закрытые, нижняя развилась в побег 3-го порядка. Он имеет короткую вегетативную часть (длина стебля 0,2 см) и репродуктивную с неполным циклом развития. На вегетативной части имеется 4 чешуи (1-я из них отмерла). Длина стебля репродуктивной части 30,5 см, диаметр 0,6 см. Стебель несет 4 типичных срединных листа, 5-й — недоразвитый (длина 1,5 см) и завершается конусом нарастания.

Далее, на вегетативной части главного побега находится побег 2-го порядка и развившийся в пазухе его верхний почечной чешуи побег 3-го порядка. Оба побега в предыдущем году образовали репродуктивную часть с неполным циклом развития, которая естественно отмерла к осени (место отпада покрыто опробковевшими тканями).

У побега 2-го порядка, располо-

женного выше предыдущего, в предшествующем году на вегетативной части из почки в пазухе верхней чешуи развился побег 3-го порядка. Репродуктивная часть обоих побегов, имевшая неполный цикл развития, к осени отмерла. Из 2 нижних почек этого же побега 2-го порядка, расположенных в одной плоскости, в текущем году развилось еще 2 побега 3-го порядка, из которых один с неполным циклом развития, а другой — образовал репродуктивную часть, завершающуюся цветком (рис. 5, В).

На вегетативной части цветоносного побега образовано 4 чешуи (1—2-я — отмершие, 3—4-я — мясистые). В пазухах 1—3-й чешуй расположены почки 4-го порядка (длина 0,15—0,4—0,8 см), в пазухе 4-й — побег, представленный только репродуктивной частью с неполным циклом развития; 5-я чешуя крупная, розовато-зеленая, плоская, расположена на расстоянии 0,8 см от 4-й чешуи, при этом на стебле репродуктивной части (рис. 5, Г). Это явление, которое наблюдается впервые, в последующие годы становится обычным; как правило, число таких чешуй на репродуктивной части (катафиллов) возрастает, так же как и длина междоузлий между ними.

Цветоносный побег выделяется среди других побегов растения более мощным развитием (длина стебля репродуктивной части 58 см, диаметр 1 см, число листьев до цветка 8; длина междоузлий закономерно уменьшается в акропетальном направлении от 16,0 до 0,5 см).

Форма пластинки листьев репродуктивной части изменяется от триж-

дыпальчаторассеченной с длинными «черешочками» у первых листьев (рис. 6, А) к трехпальчаторассеченной и далее к трехлопастной у последнего перед цветком (рис. 5, В). Размеры листьев в этой же очередности уменьшаются (длина черешка от 19 до 2 см, длина пластинки от 18 до 9,5 см; ширина пластинки у 1-го листа 32 см, 5-го — 25 см, верхнего — 2 см).

Сравнение описания растений, проведенного 23 октября (рис. 6, Б) с таковым 22 апреля (рис. 5, А, Б) показывает, что за прошедшие 6 месяцев вегетации в строении побегов и корней происходят изменения, которые в значительной мере определяют их развитие в последующие годы.

На рис. 6, Б и В показано строение модельного растения с симподиальным возобновлением главного побега на 23 октября.

Корнеплод полностью погружен в почву — семядольный узел находится на глубине 4,5 см. Размеры собственно корня клубня корнеплода заметно увеличились — длина 13 см, диаметр 3,2 см (если сравнивать с таковыми у растения на рис. 5, А), так же как и число корней 2-го порядка, которых насчитывается около 25. Но главные изменения произошли с корнями 2-го порядка, расположенными на базальной части главного корня, размеры которых сильно возросли: длина до 35 см, диаметр до 2,3 см. Кроме того, в результате интенсивного ветвления у них развилась густая мочка из корней главным образом 4-го порядка (рис. 6, Б, в). В целом у растения сформировалась мощно развитая корневая система главного корня.

О с о б ы й и н т е р е с п р е д -

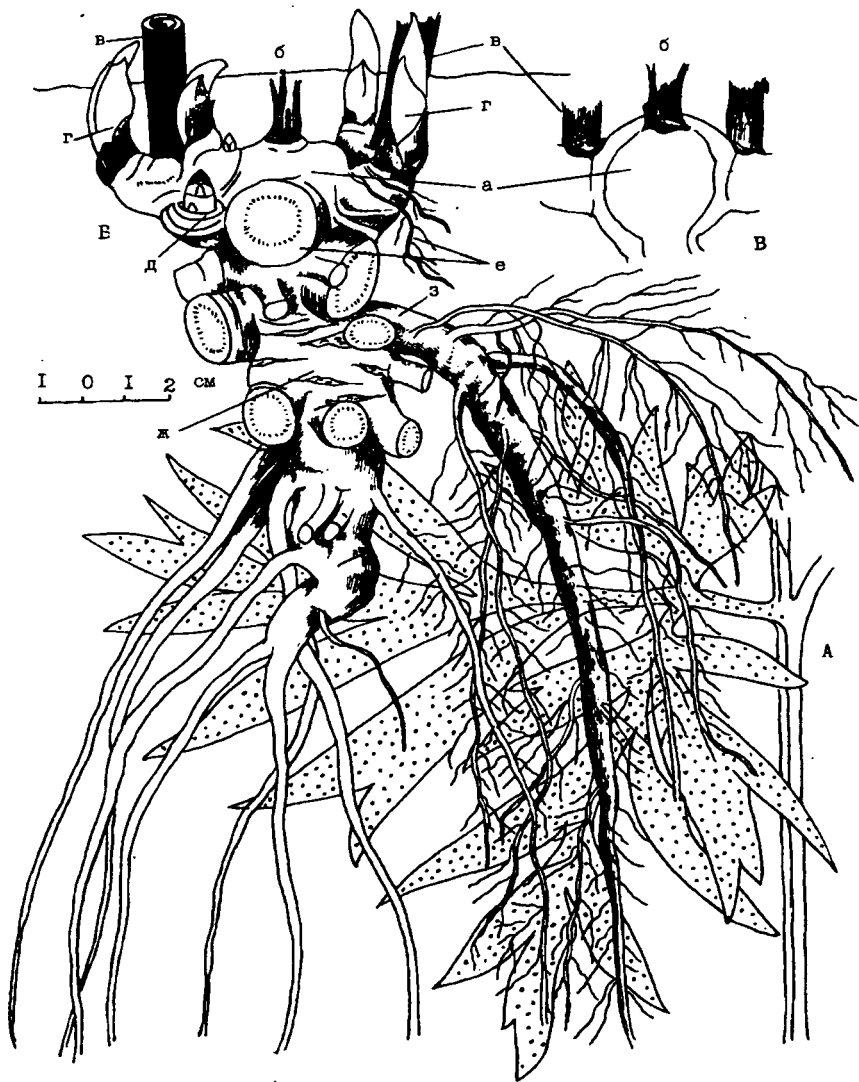


Рис. 6. Строение растений 5-го года жизни.

А — боковой сегмент (показан точками) и черешок 1-го листа репродуктивной части цветущего побега (1 июня); Б — внешний вид растения в конце октября; а, б — соответственно вегетативная часть главного побега и остатки его отмершей репродуктивной части с незавершенным циклом развития; в — остатки отмершей репродуктивной части с незавершенным циклом развития побегов 2-го порядка; г — почки возобновления 3-го порядка; д — ветвящаяся почка в пазухе семядоли; е — придаточные корни; ж — главный корень (боковые корни обрезаны, у нижних — не показано ветвление); з — корень 2-го порядка с боковыми корнями 3-го и 4-го порядков (подобное ветвление характерно для других корней 2-го порядка); В — вегетативная часть главного побега и побегов 2-го порядка (продольный разрез).

ставляет также и то, что наряду с развитием клубня корнеплода у растения началось образование плагiotропных, гипогейных корневищ с толстым стеблем и короткими междоузлиями [13]. У описываемого растения таких корневищ два, представленных вегетативной частью 2 побегов 2-го порядка, репродуктивная часть которых с неполным циклом развития в отмерла полностью (длина стебля репродуктивной части соответственно 41 см и 34 см, диаметр — 0,9 и 0,8 см, число листьев — 7 и 6). На короткой вегетативной части этих побегов (длина стебля 1,2—1,3 см) сформированы по две очень крупные почки возобновления 3-го порядка (длина 3,5—4,0 см), верхушки которых выходят на поверхность почвы. Число почечных чешуй — 4—5, из них две первые отмершие, остальные мясистые, облегающие зачатки репродуктивной части. Стебель этих зачатков (длина 1,8—2,0 см) несет 11—12 зачатков листьев и заканчивается бутонем (длина 0,2—0,4 см), у которого сформированы зачатки чашелистиков, лепестков и репродуктивных органов.

Изучение подобных почек 3-го порядка у двух других растений показало, что при сходном числе чешуй (4—5) число листовых зачатков репродуктивной части до бутона равнялось 6—8, т.е. было в 1,5—2 раза меньше, чем у модельного растения.

Заклучение

Характерной особенностью онтогенетического морфогенеза марьяна

корня является ярко выраженный полиморфизм особей, который проявляется начиная с первых этапов их формирования и прослеживается на протяжении всего жизненного цикла.

Марьян корень — травянистый поликарпик. В течение первых 5 лет жизни — это стержнекорневое корнеплодное растение с полурозеточным типом главного побега.

При посеве семян в грунт в конце июля (сразу после созревания) главный корень к зиме 1-го года жизни сеянцев достигает 7 см в длину при диаметре 0,15 см, к зиме 5-го года — соответственно 25—30 и 3,2—3,5 см.

К концу 5-го периода вегетации в результате интенсивного ветвления многочисленных крупных корней 2-го порядка (длина до 35 см, диаметр до 2,3 см) у растений формируется мощно развитая система главного корня с всасывающими корнями 3-го и 4-го порядков.

На 3-й год жизни появляются первые придаточные корни. Они развиваются вблизи основания почек вегетативной части главного побега в акропетальной последовательности начиная с почек в пазухах семядолей. Число придаточных корней незначительно, и размеры их невелики.

Клубень корнеплода формируется на 2-й год жизни растений и представляет собой мясистую структуру, образованную утолщенной базальной частью главного корня и гипокотилем. Начиная с 3-го года, а у большинства растений на 4-й и 5-й год, в его состав постепенно, по мере утолщения, входят эпикотиль, а затем и весь стебель вегетативной части главного побега.

Длина утолщенной части главного корня варьирует в широких пределах — от 6 до 16 см. Этот признак относительно консервативен и в дальнейшем определяет возникновение форм с короткими и длинным клубнем корнеплода. Гипокотиль составляет незначительную часть клубня — его длина не превышает 1,4 см.

Эпикотиль при появлении всходов на поверхности почвы (в конце апреля 2-го года жизни) имеет длину 0,06—0,5 см. К концу августа в результате интеркалярного роста, продолжающегося около 4 месяцев, он достигает предельной длины — 0,8—2,5 см при диаметре до 0,5 см. Интенсивное вторичное утолщение эпикотиля начинается на 3-й год и к концу 5-го его диаметр увеличивается до 3,5 см.

У растений 5-го года жизни в конце лета — начале осени начинается образование плагиотропных, гипогенных, толстых с короткими междоузлиями корневищ, которые представлены базальными участками (вегетативной частью) побегов 2-го и 3-го порядков.

Главный побег полициклический. Его вегетативная часть состоит из 2 или 3 годичных приростов с очень короткими междоузлиями (длина около 0,1 см). У каждого из приростов развиваются обычно 3 почечные чешуи и срединные листья, число которых мало. Так, на 2-й год жизни (первый годичный прирост) формируется 1 срединный лист, на 3-й (второй годичный прирост) — 2, на 4-й (третий годичный прирост) — 3. Кроме перечисленных листьев, как правило, заложен еще один листовой зачаток, который, однако, отмирает на ранних этапах

развития и лишь изредка реализуется в типичный срединный лист.

В том случае, если репродуктивная часть главного побега развивается на 4-й год жизни, его вегетативная часть состоит из 2 годичных приростов и общее число листьев прикорневой розетки 3, реже — 4. При формировании репродуктивной части главного побега на 5-й год вегетативная часть образуется из 3 годичных приростов и общее число листьев прикорневой розетки 6, реже — 7—8. Листья годичных приростов отмирают естественным путем в период с конца августа до середины сентября, т.е. задолго до наступления морозов.

Таким образом, хотя вегетативная часть главного побега и подобна прикорневой розетке, однако она очень своеобразна по сравнению с прикорневой розеткой травянистых поликарпиков, находящихся на более высокой ступени филогенетического развития [11; см. перечень статей И.П. Игнатъевой и др. авторов]. У последних (*Delphinium cultorum* и *Aquilegia vulgaris* сем. Ranunculaceae, *Papaver orientale* и *P. oreophilum* сем. Papaveraceae, *Coreopsis grandiflora* сем. Asteraceae, *Lupinus polyphyllus* сем. Fabaceae и др.) в первые годы жизни растений прикорневая розетка — это орган возобновления. Для нее характерно большое число срединных листьев — 10—20 и более (в зависимости от вида, скороспелости особей и т.п.). При наступлении морозов более старые периферийные листья отмирают, молодые (обычно с неразвернувшейся пластинкой), прикрывающие открытую верхушечную почку, перезимовывают.

Марьину корню свойственно под-

земное прорастание семян. В течение зимы 1-го года жизни у проростков, целиком находящихся в почве, зачатки 1-го и 2-го листьев и верхушечная почка (0,1—0,2 см в длину), несмотря на отсутствие защиты в виде почечных чешуй, хорошо переносят низкие температуры. Весной 2-го года жизни один из зачатков реализуется в срединный лист первого годичного прироста главного побега. Верхушечная почка достигает предельных размеров в июле 2-го года жизни, перезимовывает и только на 3-й год трогаются в рост, образуя второй годичный прирост.

В последующие годы жизни растений органами возобновления являются только закрытые почки, которые перезимовывают обычно в почве, но иногда и на ее поверхности. К концу лета — началу осени в почве полностью сформирован зачаток очередного годичного прироста вегетативной части побега или зачаток его репродуктивной части. Почечные чешуи, плотно облегающие зачатки, толстые и мясистые, окрашены в интенсивный розовый цвет с пурпурным, малиновым, лиловым или бурым оттенками, что связано с образованием и накоплением в клеточном соке антоциана.

Репродуктивная часть главного побега, побегов 2-го и большинства побегов 3-го порядков образуется в зависимости от растения на 4-й или 5-й год жизни, при этом ей свойственен неполный цикл развития — недоразвитый последний лист и верхушечная поч-

ка, находящаяся в вегетативном состоянии, отмирают к концу мая — началу июня, т.е. задолго до окончания периода вегетации растений.

Экспериментальные работы по изучению морфогенеза, проведенные нами с многими видами травянистых поликарпиков в культуре, на оптимальной площади питания, показали, что образование репродуктивной части с неполным циклом развития характерно для побегов в сенильном периоде жизненного цикла, когда нормальный ход развития растений корректируется процессами отмирания тканей, нарушением связей между побегами и корнями и др. [11, с. 30].

Причина образования репродуктивной части побегов с неполным циклом развития у молодых растений марьяна корня остается неясной, так как, во-первых, растения не испытывали недостатка в освещенности и влаге, поскольку их выращивали в условиях культуры (полив, рыхление и пр.) и на оптимальной площади питания, при которой конкуренция между ними исключена. Во-вторых, заложение зачатка репродуктивной части в середине лета предыдущего года и его развитие на следующий год происходили в период, когда клубень корнеплода и крупные корни 2-го порядка содержали большое количество запасных веществ (главным образом в виде крахмала в паренхиме вторичной ксилемы). И, наконец, ткани стебля вегетативной части главного побега, гипокотыля и главного корня были совершенно здоровыми белыми и

плотными. На основании изложенного выше мы считаем, что побеги с неполным циклом развития, закономерно развивающиеся у марьяна корня в молодом возрасте — до цветения, — это особый тип побегов, запрограммированный в генотипе растений.

Очередность вступления побегов в репродуктивное состояние, т.е. образование у них репродуктивной части с неполным циклом развития, не имеет определенной закономерности. У одних растений она образуется в первую очередь у главного побега, но иногда одновременно и у 1—2 побегов 2-го порядка, у других главный побег остается в вегетативном состоянии, в то время как репродуктивная часть развивается у побегов в пазухах семядолей, почечных чешуй или срединных листьев годовых приростов вегетативной части. Объяснить это явление с позиций морфологии (и физиологии?) не представляется возможным.

В пределах листового ряда главного побега четко проявляется гетерофиллия. Форма листьев изменяется у листьев вегетативной части главного побега от трехпальчаторассеченной с неравномерно разделенными и рассеченными сегментами, имеющими характерное суженное черешчатовидное основание, к листьям репродуктивной части, нижние из которых подобны сложным триждыпальчаторассеченным, верхние снова трехпальчаторассеченные и в непосредственной близости от цветка — трехлопастные.

Важную роль в жизни марьяна

корня играют почки в пазухах семядолей, верхушечная меристема которых функционирует, как правило, многие годы, что гарантирует возобновление растений в конце жизненного цикла, а также в критических ситуациях. У этих почек конус нарастания ежегодно образует в среднем 2 чешуи, так что общее число чешуй к концу 5-го периода вегетации достигает 8—9. Первые из них постепенно отмирают и сначала выполняют защитную функцию, а затем разрушаются; число живых относительно постоянно — обычно их 3. Длина почек мала и с конца 2-го года по 4-й год включительно почти не изменяется, варьируя в пределах от 0,3 до 0,4 см. Характерной особенностью почек является ветвление, которое начинается на 4-й год жизни растений. Почки 3-го порядка образуются в пазухах отмирающих чешуй в акропетальной последовательности. Впоследствии, когда рубцы от почечных чешуй покрываются пробкой, эти почки приобретают вид возникших вполне самостоятельно и определить их происхождение становится невозможным.

Однако у некоторых растений на 3-й год почки в пазухах семядолей развиваются в розеточные побеги, несущие 1—2 листа; на 4-й и 5-й годы у таких побегов образуется репродуктивная часть с неполным циклом развития.

Подводя итог описанию морфогенеза вегетативных органов марьяна корня за первые 5 лет жизни, мы приходим к выводу, что он весьма своеобразен и во многом отличается от морфогенеза более высокоорганизованных двудольных травянистых полкарпиков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1976. — 2. *Барыкина Р.П., Гулянян Т.А., Клычкова Т.В.* Онтоморфогенез некоторых травянистых представителей рода *Raeonia* L. — Вест. Моск. ун-та. Биол. почвов. 1976, № 2, с. 32—39. — 3. *Барыкина Р.П.* Жизненные формы пионов и возможные пути их структурной эволюции. — Вест. МГУ. Биол., 1979, № 2, с. 14—26. — 4. *Васильева М.Ю.* Методические указания по первичному сортоизучению травянистого пиона. Л.: ВИР, 1972. — 5. *Верещагина И.В.* О морфологии подземных частей пиона. Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1971, вып. 78, с. 70—72. — 6. *Верещагина И.В.* Вегетативное разномножение декоративных многолетников в Сибири. МСХА СССР: Колос, 1974. — 7. *Верещагина И.В.* Культура пиона в Западной Сибири. Метод. указ. Новосибирск. Сибирское отд. ВАСХНИЛ НИИ сад-ва Сибири им. М.А. Лисавенко, 1982. — 8. *Гаммерман А.Ф., Кадаев Г.Н., Яценко-Хмельевский А.А.* Лекарственные растения. М.: Высшая школа, 1990. — 9. *Горобец В.Ф.* Биологические особенности травянистых пионов (строение, развитие). — Автореф. канд. дис. Киев: Центр. республ. ботан. сад АН УССР, 1976. — 10. *Жукова Н.А.* К анатомической характеристике *Raeonia tenuifolia* L. Зап. Центр.-Кавказск. отд. Всесоюз. ботан. об-ва, 1967, вып. 2, с. 41—45. — 11. *Игнатъева И.П.* Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. 2-е изд. — М.: МСХА, 1989. — 12. *Игнатъева И.П., Андreeva И.И.* Метаморфозы вегетативных органов покрытосеменных. — М.: МСХА, 1993. — 13. *Игнатъева И.П.* Классификация и биоморфологические особенности корневищ двудольных и однодольных травянистых поликарпиков. — Изв. ТСХА, 1994, вып. 1, с. 60—78. — 14. *Имс А.* Морфология цветковых растений. — М.: Мир, 1964. — 15. *Крокер В.* Рост растений. — М.: ИЛ, 1950. — 16. *Лучник З.И.* Декоративные растения Алтая. — М.: Гос. изд-во с.-х. литературы, 1951. — 17. *Македонская Н.В.* Биологические особенности дальневосточных пионов в природе и в культуре. — Автореф. канд. дис. АН СССР Дальневосточный научн. центр. Владивосток, 1978. — 18. *Немирович-Данченко Е.Н.* Семейство пионовые (*Raeoniaceae*). Жизнь растений. Т. 5. Ч. II. — М.: Просвещение, 1981. — 19. *Николаенко Н.П., Вакуленко В.В., Алейникова Т.М. и др.* Многолетники и розы. — М.: Изд-во Мин. комм. х-ва РСФСР, 1955. — 20. *Пастушенков Л.В., Пастушенков А.Л., Пастушенков В.Л.* Лекарственные растения. — Л.: Лениздат, 1990. — 21. *Рабинович А.М.* Лекарственные травы и рецепты древних времен «от изборника Великого князя Святослава Ярославича до наших дней». — М.: Госагропромиздат, 1991. — 22. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. — М.: Высшая школа, 1962. — 23. *Сосновец А.А.* Ускоренное выращивание семян пионов из семян. Вопросы озеленения. — М.: Изд-во МГУ, 1965, с. 92—109. — 24. *Тахтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. — М.-Л.: Наука, 1966. — 25. *Федотова Т.А.* Срав-

- нительная анатомия семян. Т. 2. Двудольные. — Л.: Наука, 1988, с. 195—207. — 26. Черней Е.Н. Строение околоплодника и семени пиона иноземного. — Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук, 1985, № 5, с. 58—60. — 27. Чиков П.С. Лекарственные растения. — М.: Лесная пром-сть, 1982. — 28. Шулькина Т.В. Биология некоторых травянистых интродуцентов в Ленинграде. — Интродукция декоративных растений. — Л.: Наука, 1970, вып. 10, с. 139. — 29. Эсау К. Анатомия растений. — М.: Мир, 1969. — 30. Bianco Pasqua. Embriologia ed embriogenesi della paeonia mascula (L.) Miller-Ann. Fac. agrar. Univ. Bari, 1969. — 31. Grunert Christian. Gartenblumen von A bis Z. — Leipzig: Neumann Verlag, 1964. — 32. Lukasiewicz A. Morfologiczno-roswojowe typy bylin. — Posnan: Polskiej akademii nauk, 1962. — 33. Urania pflanzenreich. Hohere Pflanzen. Bande I. — Leipzig — Iena — Berlin: Urania Verlag, 1975.

Статья поступила 27 февраля
1995 г.

SUMMARY

Results of investigating in details the ontogenetic morphogenesis of vegetative organs in *Paeonia anomala* L. belonging to monotype order of *Paeoniales* which shows clear connections with primitive order of dicotyledons — *Magnoliales* are presented in the paper. Experiments were conducted during 12 years. Materials covering the first 5 years of the plants' life — from seed germination to the beginning of reproduction period — are presented. It has been found that morphogenesis of *Paeonia anomala* L. is quite peculiar and differs from morphogenesis of grass polycarpics belonging to higher organized orders of phyllogenetic system.