

УДК 581.14:582.675.1

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

И.П. ИГНАТЬЕВА

(Кафедра ботаники)

Экспериментальная работа проводилась в течение 12 лет. Результаты исследования приводятся в 2 статьях. Первая из них, в которой освещен морфогенез вегетативных органов растений в течение виргинильного периода (первые 5 лет), а также дан литературный обзор и библиографический список, опубликована в «Известиях ТСХА», вып. 3, 1995.

В данной статье приводятся материалы, относящиеся к репродуктивному и сенильному периодам в жизни растений (6—12-й годы). Подробно освещены данные по годам, в которые происходили наиболее значимые изменения в развитии растений (6, 9, 10 и 11-й); для 7, 8 и 12-го года приводятся краткие сведения. Выявлен ряд специфических особенностей онтогенетического морфогенеза марьина корня по сравнению с морфогенезом представителей более высокоорганизованных порядков класса двудольных.

**Шестой год жизни сеянцев** — год массового вступления растений в репродуктивный период.

Для преобладающего большинства растений изучаемой популяции в предыдущем, 5-м году жизни, было характерно симподиальное возобновление. Репродуктивная часть главного побега и побегов 2-го порядка развивалась в зависимости от особи на 4-й или 5-й год жизни, при этом она всегда имела неполный цикл развития и отмирала до основания к середине октября. После ее отпада, который происходил обычно в течение зимы или ранней весной, на стебле вегетативной части главного побега оставались откры-

тые полости — небольшие впадины глубиной 0,3—0,4 см с опробковевшими стенками.

В конце апреля 6-го года жизни, до наступления фазы отрастания, проанализировали строение перезимовавших почек возобновления и корневой системы трех растений, надземная часть которых в предыдущем году была представлена 2—3 побегами 2-го порядка. У этих растений сформировано 4—7 почек возобновления как 2-го, так и в основном 3-го порядков, имеющих 2 годичных прироста до верхушечной почки. Последняя (она же 3-й годичный прирост) имеет 3 мясистые почечные чешуи, прикрыва-



Рис. 1. Строение растений 6-го года жизни (здесь и на последующих рисунках отмершие ткани показаны черным).

А — внешний вид растений на 15 июля; а, б — соответственно вегетативная часть главного побега и остатки отмершей репродуктивной части; в — побеги 2-го порядка; г — побеги 3-го порядка; д — ветвящаяся почка 2-го порядка в пазухе семядоли; е — почки 3-го порядка; ж — почки 4-го порядка; з — главный корень; и — корни 2-го порядка; к — придаточные корни. Б — внешний вид растения на 14 ноября; а, б — соответственно вегетативная часть главного побега и остатки отмершей репродуктивной части; в, г, д — остатки отмершей репродуктивной части побегов соответственно 2, 3 и 4-го порядков (остатки отмершей репродуктивной части текущего года более длинные); е, ж, з — почки 2, 3 и 4-го порядков; и — ортотропные корневища; к — главный корень; л — придаточные корни (заштрихованы); м — почка в пазухе семядоли. В — продольный разрез верхней части клубня корнеплода; а — отмирающие ткани; б — место отпада репродуктивной части главного побега.

ющие зачаток репродуктивной части. У почек 2-го порядка этот зачаток с неполным циклом развития (число зачатков листьев 4—7), у почек 3-го порядка он завершается бутонем (число зачатков листьев 7—9).

При длине почек возобновления 3-го порядка 2,6—2,8 см длина зачатка репродуктивной части — около 2 см; длина бутона, которым он завершается, очень неодинакова — 0,1—0,7 см. В состав более крупных бутонов входят чашелистики, лепестки (длина до 0,15 см), тычинки (пыльники сидячие, тычиночные нити развиваются позже) и бугорки 3—5 пестиков (длина 0,05 см).

В пазухах как отмерших, так и живых чешуй почек возобновления 3-го порядка сформированы почки 4-го порядка. Зачаток репродуктивной части этих почек несет 7 листовых зачатков и завершается зачатком цветка (0,1 см в длину).

Корневая система — 35—40 см в длину при диаметре 42—50 см; главный корень — 25—33 см в длину при диаметре базальной части до 3,2 см. Базальная часть главного корня несет 5—9 крупных корней 2-го порядка (33—37 см в длину), для большинства из которых характерно утолщение базальной части до 2,5 см, за которым следует внезапное резкое утоньшение до 0,2—0,1 см.

При описании, проведенном в фазу массового плодоношения (15 и ю л я), в качестве модельного было выбрано хорошо развитое растение (рис. 1, А). Остатки отмершей репродуктивной части главного побега *б* и двух побегов 2-го порядка предыдущего года *в* еще сохранились. От вегетативной части главно-

го побега (длина стебля *а* — 3 см, диаметр — около 5 см) отходят два, супротивно расположенных, плагиотропных, гипогеогенных, коротких корневища с толстым стеблем (2,5 см в длину при диаметре 2—2,5 см).

Глубина втягивания семядольного узла в почву 5 см.

Два побега 2-го порядка *в* в текущем году образовали репродуктивную часть с неполным циклом развития (длина стебля до верхушечной почки 38 и 19 см, диаметр — соответственно 0,6 и 0,5 см, число листьев — 6 и 3).

Два побега 3-го порядка *г* имеют значительно более крупные размеры и заканчиваются многолиственной (длина стебля репродуктивной части — 70—78 см, диаметр — 0,9 см). Третий побег *г* развит значительно слабее (длина стебля — 55 см, диаметр — 0,6 см), но также завершается многолиственной. Число срединных листьев — 7—9. Изменение размеров первых 4 срединных листьев репродуктивной части в акропетальном направлении не подчиняется какой-либо закономерности: длина пластинки до 25 см у 1, 2, 3 или 4-го листа, однако у последующих она уменьшается постепенно.

У вышеупомянутых побегов 2-го порядка, репродуктивная часть которых имеет неполный цикл развития, размеры пластинки 1-го и 2-го листьев 19 и 16 см, т.е. меньше, чем у побегов 3-го порядка; размеры последующих листьев изменяются аналогично тому, как это характерно для побегов 3-го порядка.

Стебель репродуктивной части выполненный, при этом основной объем занимает сердцевина (при диаметре стебля 0,7 см ее диаметр

0,5 см). Длина последовательных междоузлий стебля репродуктивной части у побегов как 2-го, так и 3-го порядков изменяется сходно — 1-е и 2-е междоузлия в 1,5—2 раза длиннее 3-го, последующие уменьшаются постепенно.

Ко времени данного описания (15 июля), т.е. по прошествии 2,5 мес после начала отрастания побегов, число почек 4, 3, 2-го порядков увеличивается до 20. Более крупными из них обычно являются почки 4-го порядка ж, развившиеся в пазухах чешуй вегетативной части цветоносных побегов 3-го порядка (первые 2—5 чешуй у них отмершие, последующие 5—6 — мясистые, розовые; стебель зачатка репродуктивной части, имеющий длину 0,15—0,5 см, несет 8—9 листовых зачатков и завершается зачатком цветка — 0,15—0,2 см в длину).

В пазухах чешуй почек 4-го и 3-го порядков к этому времени сформированы почки следующих порядков — 5-го и 4-го. Их структура сходна: это закрытые почки до 0,2 см в длину, у них 2 наружные чешуи типичные — мясистые, белые, 4 следующие за ними такие же, но с зачатком редуцированной пластинки на верхушке, который, однако, вскоре засыхает.

В пазухах семидолей почки 2-го порядка  $\delta$  состоят из 4 годичных приростов. На их плоском основании заметны рубцы от 5—6 отмерших почечных чешуй, в пазухах которых сформированы почки 3-го порядка (0,15—0,2 см в длину, реже до 0,5 см). Верхушечная почка (5-й годичный прирост) ширококоническая. Ее стебель несет 1 отмершую чешую, 4—5 мясистых и заканчивается зачатком репродуктивной час-

ти с неполным циклом развития (длина стебля — 0,1—0,5 см; число зачатков листьев — 6—10).

Клубень корнеплода короткий, ширококонический (длина 8 см). Общая длина главного корня  $z$  — 25 см. Его базальная часть, входящая в состав клубня (диаметр — 4,6 см), несет 12 корней 2-го порядка  $u$  (длина — 20—25 см, диаметр — до 1,5 см), верхушка которых, как правило, отмирает, что стимулирует ветвление. Всасывающие корни представлены в основном 4-м и 5-м порядками. Участок главного корня ниже клубня у данного растения утоньшается постепенно; корни 2-го и 3-го порядков здесь относительно тонкие.

Придаточные корни  $k$  на стебле вегетативной части главного побега, начало формирования которых относится к 3-му году жизни растений, достигают крупных размеров (длина — 20—25 см, диаметр — 1,1—2,5 см). Происходит также образование новых придаточных корней (диаметр 0,1—0,3 см) как на вегетативной части главного побега, так и побегов 2-го порядка.

В центральной части клубня корнеплода (в области стебля вегетативной части главного побега) начинается отмирание сердцевины: участок ткани, имеющий округлую или овальную форму, приобретает рыхлую структуру и желтоватую окраску. В дальнейшем интенсивность развития этого процесса в значительной мере определяет продолжительность жизни особи.

Большинство растений популяции имеет значительно меньшую мощность развития по сравнению с модельным, описание которого приведено выше. Их надземная часть обыч-

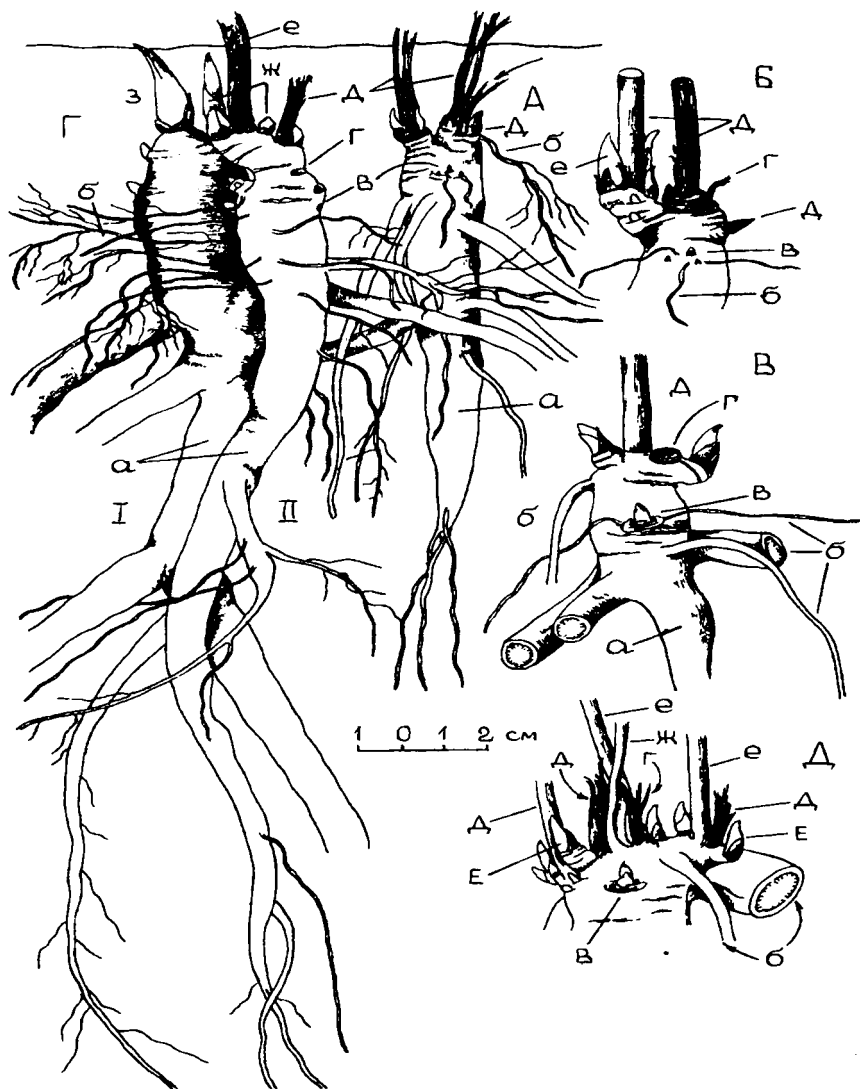


Рис. 2. Особенности строения растений, произраставших в течение первых 6 лет после посева семян в неблагоприятных условиях.

А — растение с отмершей системой побегов; Б, В — растения с одним побегом возобновления на 15 июля; Г — строение двух растений, расположенных вплотную друг к другу на 14 ноября; Д — система побегов растения, произраставшего на оптимальной площади питания, но на глинистой, постоянно переувлажненной почве (на 15 июля); а — главный корень; б — придаточные корни; в — почки в пазухах семязлодей; г — остатки отмершей репродуктивной части главного побега или место ее отпада; д — побеги и почки 2-го порядка (живые и отмершие); е — побеги и почки 3-го порядка (живые и отмершие); ж — побег и почки 4-го порядка; з — верхушечная почка главного побега.

но представлена только 2 побегами 3-го порядка, из которых один или, что реже, два завершаются многолиственной. Все почки 4-го порядка, развившиеся на вегетативной части этих побегов, имеют зачаток цветка (0,2 см в длину), у которого сформированы околоцветник и репродуктивные органы.

Последнее описание в текущем году было проведено в середине ноября. У растения, изображенного на рис. 1, Б, в результате продолжающегося разрастания стебля вегетативной части побегов 2-го порядка четко обособлены короткие ортотропные корни и щави. Хорошо видны остатки отмершей репродуктивной части главного побега б и 2 побегов 2-го порядка в.

Надземная часть в период вегетации была представлена 5 побегами, из которых один — 2-го порядка в (показан стрелкой), два — 3-го г и два — 4-го д. Из них только у наиболее крупного побега 3-го порядка (показан стрелкой) образовался зачаток цветка, который находился в жизнедеятельном состоянии необычно длительное время — он отмер только в конце лета, так и не развившись в нормальный цветок. Остальные 4 побега (2, 3 и 4-го порядков) имели репродуктивную часть с неполным циклом развития. Ко времени данного описания репродуктивная часть всех 5 побегов полностью отмерла, но ее базальная часть еще не разрушилась (показана черным).

В результате продолжающегося процесса геофилизации к середине ноября семядольный узел находился на глубине 7,5 см.

Пять крупных почек возобновления имеют разный порядок (одна — 2-й е, три — 3-й ж и одна — 4-й з). Число годичных приростов у этих почек — 3—4. Общее число отмерших и живых почечных чешуй не зависит от порядка почек и колеблется незначительно — от 8 до 10. Длина стебля зачатка репродуктивной части почек 3-го и 4-го порядков возрастает до 2,0—2,2 см, т.е. по сравнению с таковой на 15 июля в среднем в 4—5 раз, длина цветка также увеличивается до 0,5—1,1 см и не связана с их порядком.

На рис. 1, В показан продольный разрез стебля вегетативной части главного побега, входящей в состав корнеплода. В центре здоровых плотных тканей происходит локальное отмирание участка сердцевины, начало которого было отмечено при описании растений 15 июля. Отмирающая ткань рыхлая и уже не желтоватая, а светло-коричневая. При разрезании клубня она вынимается целиком и на ее месте остается округлая или овальная полость с гладкими опробковевшими стенками.

Размеры открытых полостей, образовавшихся на местах отпада репродуктивной части главного побега, а также побегов 2-го и 3-го порядков, не изменяются — их глубина по-прежнему равна 0,3—0,4 см. Опробковевшие ткани стенок полостей все еще служат препятствием для дальнейшего развития процесса отмирания тканей стебля вегетативной части главного побега.

К концу периода вегетации становится очевидным, что развивающиеся гипогейные корневища у растений ориентированы по отношению к поверхности почвы различно: как правило, они плагитропные

(рис. 1, А), но иногда ортотропные (рис. 1, Б). Поскольку длина стебля вегетативной части главного побега невелика, плагиотропные корневища расположены почти в одной плоскости, то же характерно для основания ортотропных. Число корневищ обычно ограничивается 2—3. Они состоят из вегетативных частей побегов 2-го порядка предыдущего года и 3-го порядка — текущего.

**Для выявления реакции марьиного корня на сильное угнетение, часто наблюдаемое в природе, в середине периода вегетации растений 6-го года жизни (15 июля) и в конце его (14 ноября) было проведено описание строения сеянцев, произрастающих в течение этих лет на питомнике без пикировки: расстояние между всходами в ряду 2,5 — 3,0 см, между рядами — 10 см (рис. 2).**

Необходимость описания угнетенных растений в текущем году и именно в середине периода вегетации основывалась на том, что у некоторых из них к этому времени не произошло отрастания побегов возобновления, т.е. растения явно отмирали. В морфологическом аспекте реакция вегетативных органов растений на угнетение была выражена очень отчетливо (сравнить рис. 1 и 2).

Строение одного из таких растений (на 15 и ю л я ) показано на рис. 2 А. Почки в пазухах семядолей *в* очень малы (длина 0,1 см — это в 3—4 раза меньше, чем у типичных растений), число почечных чешуй до конуса нарастания — 6—8. Число годовичных приростов обычно равняется 4, т.е. каждый из них представлен всего 1—2 метамерами. В пазу-

хах рубцов от нижних отмерших чешуй сформированы крошечные почки 3-го порядка. К 15 июля почки как 2-го, так и 3-го порядка отмерли.

Остатки отмершей репродуктивной части главного побега *г* еще сохранились, так же как и у двух побегов 2-го порядка *д*, почки 3-го порядка на вегетативной части последних отмирают. Отмерла и расположенная ниже довольно крупная почка 2-го порядка *д*. После удаления остатков отмершей репродуктивной части побегов 2-го порядка и главного побега в стебле вегетативной части последнего, так же как у типичных растений, обнажаются небольшие открытые полости (глубина — 0,3 см), выстланные опробковевшими тканями.

Ткани клубня корнеплода (стебель вегетативной части главного побега гипокотиль и утолщенная базальная часть главного корня), а также боковых корней — здоровые (белые, плотные). Клубень узкоконический (длина 13 см, диаметр 1,8 см); ниже клубня главный корень внезапно суживается до 0,1 см в диаметре. Вследствие близости клубней соседних растений многочисленные корни 2-го порядка (0,3—0,7 см в диаметре) расположены под острым углом по отношению к главному корню. Придаточные корни *б* приурочены к почкам в пазухах семядолей и одной почке, расположенной выше. Они короткие, нитевидные, неветвящиеся или слабоветвящиеся.

Поскольку растения этой группы произрастали на легкой плодородной почве питомника (песчанистый суглинок с высоким содержанием листового перегноя), при оптималь-

ной освещенности и регулярной поливке, прекращение образования побегов возобновления и отмирание почек в текущем году являются, по-видимому, следствием влияния факторов, связанных с аллелопатией, проявляющейся при особенно близком расположении растений.

Впрочем, у большинства растений, произраставших рядом с особями, подобными вышеописанным, один побег возобновления, как правило, был сформирован и, кроме того, имелось несколько почек, находящихся в жизнедеятельном состоянии (рис. 2, Б, В).

У растения Б остатки репродуктивной части главного побега  $z$  еще заметны. Ближайший к нему побег 2-го порядка  $d$ , развившийся в предыдущем году и так же, как главный побег, имевший неполный цикл развития, отмер полностью; естественно, отмерла и почка 3-го порядка на его вегетативной части (показаны черным). В текущем году надземная часть растения представлена побегом 2-го порядка  $d$ , расположенным ниже отмершего. Стебель репродуктивной части этого побега небольшой: 40 см в длину и 0,6 см в диаметре. Он несет 8 листьев (длина пластинки в акропетальном направлении изменяется от 17,0 до 2,7 см) и заканчивается маленьким недоразвитым, но живым цветком, состоящим только из околоцветника (длина чашелистиков 0,5 см, лепестков — 0,03 см). Значительное удлинение периода жизни лепестков характерно и для других угнетенных растений с подобным строением цветка (у типичных растений с нормально развитыми околоцветником и репродуктивными органами лепестки отмирают по окончании цве-

тения — в конце мая — начале июня).

На вегетативной части единственного побега 2-го порядка развито 5 почек 3-го порядка, из которых 2 верхние, у основания репродуктивной части — крупные почки возобновления. Они имеют зачаток репродуктивной части (0,3 см в длину), последний заканчивается зачатком цветка (0,02 и 0,03 см в длину).

Почка 2-го порядка  $d$  (на рис. 2, Б — с правой стороны от отмершей репродуктивной части главного побега) не развилась в побег вследствие угнетения, испытываемого со стороны соседнего растения. Она состоит из 3 годичных приростов и находится в спящем состоянии: черная толстая наружная чешуя плотно прикрывает 5 белых мясистых чешуй и зачаток репродуктивной части с зачатком цветка.

Почки в пазухах семядолей несколько крупнее, чем у растения А (соответственно 0,2 и 0,1 см в длину); в пазухах рубцов от отмерших нижних чешуй также сформированы почки 3-го порядка, при этом они находятся в жизнедеятельном состоянии.

Иное строение имеет растение В. Отмершее основание стебля репродуктивной части главного побега имеет вид кольца, которое окружает неглубокую впадину с опробковевшими стенками. В текущем году развит один побег 2-го порядка  $d$  (ближайший к отмершей репродуктивной части главного побега), у репродуктивной части которого неполный цикл развития (сформировано 6 листьев нормальной величины и 2 недоразвитых). Несколько ниже этого побега расположены 2 довольно крупные почки 2-го порядка (число



почечных чешуй — 7 и 9, из них 2—3 первые отмерли; зачаток репродуктивной части с неполным циклом развития 0,2 см в длину несет 7 зачатков листьев до конуса нарастания).

Клубень корнеплода короткий (длина — 4,0 см, диаметр — 2,3 см) цилиндрический. Главный корень выражен хорошо, но в образовании клубня принимает незначительное участие. У него сформировано 2 относительно крупных корня 2-го порядка (диаметр — 0,6—0,8 см) с всасывающими корнями на верхней части. Тонкие неветвящиеся придаточные корни расположены около почек в пазухах семядолей; 2 более крупных ветвящихся корня — на гипокотиле и 1 — на вегетативной части главного побега.

К середине ноября, когда было проведено второе описание, клубни большинства растений вследствие продолжающегося утолщения часто оказываются расположенными почти вплотную друг к другу (рис. 2, Г, растения I и II). В местах их соприкосновения почки отмирают или переходят в спящее состояние. Так, у растения I с правой стороны живых побегов и почек нет, поскольку оно тесно прижато к растению II; но слева, где оставалось небольшое свободное пространство, имеется 2 почки. Угнетение, испытываемое растением I, выразилось также в том, что даже на 6-й год жизни у него все еще продолжается моноподиальное возобновление главного побега. Его вегетативная часть состоит из 5 годичных приростов и вследствие этого имеет значительно большую длину (около 3 см), чем у растений с

симподиальным возобновлением. Завершается вегетативная часть крупной верхушечной почкой возобновления з, у которой, наконец, образовался зачаток репродуктивной части. Возможно, она разовьется на 7-й год жизни растения или, что более вероятно, отомрет.

У растения II — возобновление симподиальное. Длина стебля вегетативной части главного побега — 1,2 см. В текущем году был развит 1 побег 3-го порядка, е, репродуктивная часть которого к концу октября отмерла. На его вегетативной части сформировано 2 почки 4-го порядка ж, расположенные супротивно. Одна из них (слева) — крупная почка возобновления.

Строение почек возобновления 4-го порядка у 5 просмотренных растений сходно: длина почки — 2,8—3,0 см, число почечных чешуй — 5—7 (из них 2 первые отмерли); зачатки репродуктивной части (1,1—1,4 см в длину) несут 8—10 зачатков листьев. У 2 из 5 растений в почках сформирован зачаток репродуктивной части, завершающийся зачатком цветка, состоящим только из чашелистиков и лепестков, зачатков репродуктивных органов нет; у 3 других растений репродуктивная часть с неполным циклом развития.

Несмотря на то, что у растений имеется, как правило, всего лишь один побег с небольшим числом листьев, клубень корнеплода развит относительно хорошо (диаметр до 2,0 см). Продолжение главного корня, имеющее цилиндрическую форму (диаметр 1,2 см), расположено в почве почти вертикально, проникая на глубину 30—35 см, и ветвится крайне слабо. Всасывающие корни

сосредоточены на концах немногочисленных корней 2-го порядка, у большинства из которых верхушка отмерла. Характерным является новообразование тонких ветвящихся боковых и придаточных корней *б* на базальной части главного корня и гипокотилия (рис. 2, *Г*), расположенных почти параллельно поверхности почвы, что никогда не наблюдалось у растений, произрастающих при оптимальной площади питания. Появление этих корней, по-видимому, является реакцией растений на недостаточное снабжение системы побегов почвенными растворами.

Под давлением, которое оказывают друг на друга утолщающиеся клубни, они приобрели неправильную форму — впадины чередуются с выпуклостями. Глубина втягивания семядольного узла в почву около 5 см.

Было проведено также описание строения растений, произраставших в течение блет при оптимальной площади питания, но на тяжелой глинистой постоянно переувлажненной почве. Эти растения приобрели специфический морфологический облик, отличный от такового как у типичных растений, так и росших в условиях сильной конкуренции (при недостаточной площади питания).

На рис. 2, *Д* показана система побегов одного из таких растений. Видны остатки репродуктивной части главного побега *г* и 2 побегов 2-го порядка *д*. В текущем году надземная часть состояла из 4 слаборазвитых побегов трех порядков (из них 1 побег 2-го порядка *д*, 2 — 3-го *е* и

один — 4-го *ж*). Репродуктивная часть всех побегов имела неполный цикл развития и была развита слабо (длина стебля — 10—2,5 см, диаметр — 0,4—0,3 см, число листьев — соответственно 4 и 1, длина пластинки 1-го наиболее крупного листа репродуктивной части — 14,5 см).

Почки 3-го порядка узкоконические (у типичных растений — ширококонические — сравнить рис. 1, *Б* и 2, *Д*). Они имеют 8—9 почечных чешуй и 5—8 листовых зачатков. У почек 2-го порядка в пазухах семядолей сформировано 6 чешуй (первые 3 отмершие) и 3 листовых зачатка. Все почки, кроме семядольных, имеют зачаток репродуктивной части с неполным циклом развития (длина стебля — 0,1—0,15 см).

**Седьмой год жизни.** Описание растений проведено в середине мая. Число побегов возобновления, составляющих надземную часть растений, 3—7. Обычно они представлены побегами 3-го и 4-го порядков; их репродуктивная часть несет 9—11 листьев и завершается зеленым бутонем. Иногда развиты 1—2 побега 2-го порядка, при этом они всегда имеют неполный цикл развития.

Клубень короткокорнеплодных растений имеет длину 5—8 см, длиннокорнеплодных — 14—16 см. В центре стебля вегетативной части главного побега, входящей в состав клубня корнеплода, у одних растений участок отмирающей сердцевины выражен четко [1,1—1,8 см в диаметре] и имеет коричневатую окраску, у других — сердцевина здоровая, белая и плотная.

В случае, если главный корень занимает ортотропное положение, он

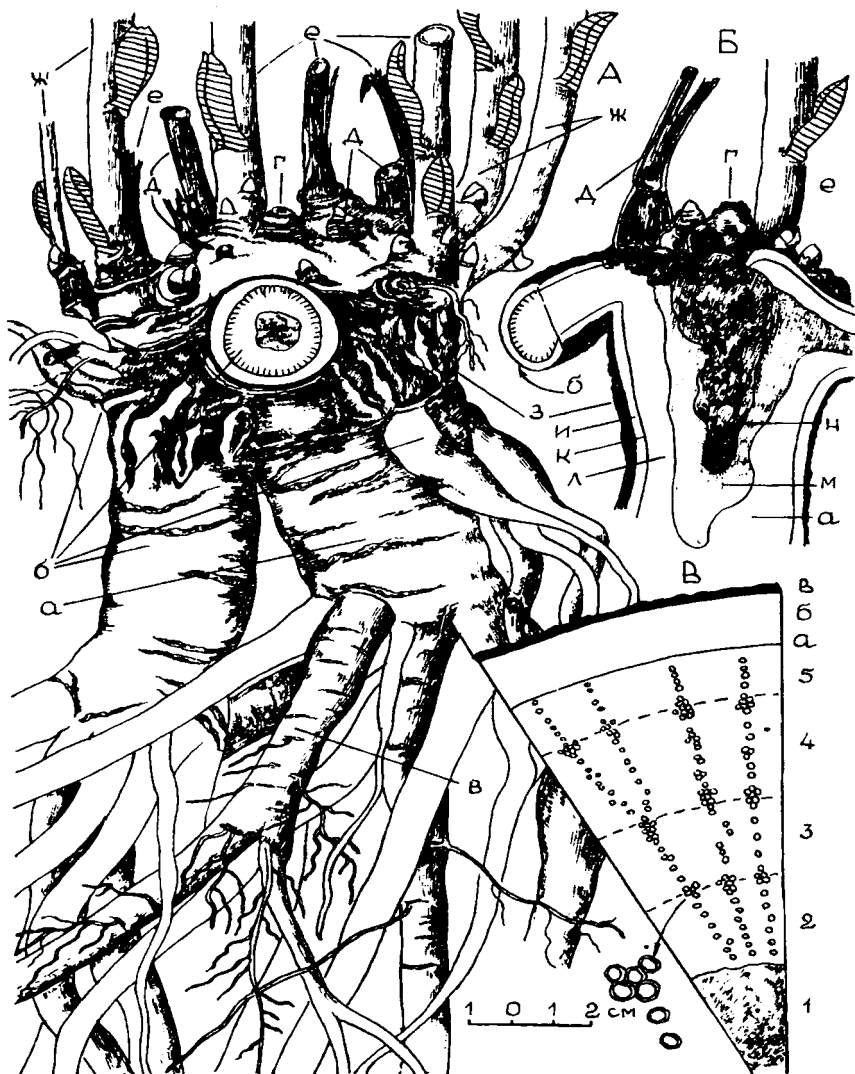


Рис. 3. Строение типичного, хорошо развитого растения 9-го года жизни на 15 июля (часть побегов на переднем плане удалена).

А — внешний вид растения; Б — продольный разрез клубня корнеплода; а — главный корень; б — придаточные корни; в — ветвление базальной части корня 2-го порядка (у остальных корней оно не показано); г — остатки отмершей репродуктивной части главного побега; д — побеги и почки 2-го порядка (живые и отмершие); е — побеги и почки 3-го порядка (живые и отмершие); ж — побеги 4-го порядка; з — кора; и — вторичная кора; к — камбий; л — живая ксилема; м — отмершая ксилема; н — полость. В — анатомическое строение 5-летнего корня на поперечном срезе (схема); 1 — отмершая ксилема; 2—5 — годовичные приросты ксилемы; а — камбий; б — вторичная кора; в — кора.

проникает в почву на глубину до 37 см, однако нередко на глубине 20—25 см оно изменяется на плагиотропное. Базальная часть главного корня, входящая в состав корнеплода, несет 4—5 скученно расположенных корней 2-го порядка (24—35 см в длину при диаметре 1,2—2,3 см) с мочками из всасывающих корней на концах. По остальной длине главного корня сформировано еще 5—6 корней 2-го порядка, размеры которых значительно меньше, а всасывающие корни развиты в небольшом числе.

**Восьмой год жизни.** Описание растений проведено в середине октября. Побеги возобновления, составляющие надземную часть, представлены побегами 3, 4 и реже 2-го порядков. Число побегов значительно возрастает по сравнению с таковым в предыдущем году, однако оно варьирует в широких пределах — от 6 до 23.

Число побегов, образовавших репродуктивные органы (плоды, зачатки цветков), — 4—19. Их длина 83—105 см, и они несут по-прежнему 9—11 листьев. Остальные побеги с неполным циклом развития.

У некоторых из просмотренных растений интенсивно развивается процесс отмирания сердцевины в стебле вегетативной части главного побега в центробежном направлении. Наряду с этим появляются и быстро увеличиваются новые очаги отмирающих тканей, образование которых является следствием отмирания репродуктивной части главного побега и побегов следующих порядков. Неглубокие (0,3—0,4 см) открытые полости, которые образовывались на местах отпада их репродуктивной части, были высланы

опробковевшими тканями и в течение нескольких лет являлись препятствием для распространения процесса отмирания на ткани стебля вегетативной части побегов. Однако в этих полостях накапливались почва, вода, отмершие остатки растений, т.е. возникал субстрат, благоприятный для развития микрофлоры. В результате деятельности последней слой опробковевшей ткани постепенно разрушался, и на 7-й год жизни, особенно на 8-й год, активизировался процесс дальнейшего отмирания тканей стебля вегетативной части главного побега в центробежном направлении.

**Девятый год жизни.** Описание растений в текущем году было проведено однократно в фазу плодоношения — 15 июля. Модельными растениями послужили 2, из которых одно — типичное, с хорошо развитой надземной частью (рис. 3, А), второе — с активно развивающимся процессом отмирания тканей в области системы побегов и клубня корнеплода (рис. 4, А).

**Надземная часть растения А** (рис. 3) состоит из 10 побегов (3 побега — 3-го порядка *e* и 7 — 4-го ж). Число боковых побегов, развившихся в предыдущие годы, судя по остаткам отмерших репродуктивных частей, равно 12 (7 побегов — 2-го порядка и 5 — 3-го). Почки представлены 4 порядками — от 2-го до 5-го.

В результате разрастания вегетативных частей побегов 2-го и 3-го порядков, составляющих короткие плагиотропные корневища, из них формируются плоскостные образования; у данного растения площадь образования — 10 x 5 см.

Из 10 упомянутых побегов 4 завершились плодами, 2 — бутонами, развитие которых прекратилось на ранних этапах, однако зачатки околоцветника и репродуктивных органов на 15 июля были вполне здоровые, зеленые; наконец, 4 побега — с неполным циклом развития.

Между развитием репродуктивной части побегов и ее морфологическими признаками существует прямая зависимость. Побеги с плодами имеют значительно большие размеры

стебля этой части, а также число листьев, их размеры и степень расчлененности листовой пластинки, чем побеги с бутонами и неполным циклом развития (табл. 1). При внешнем осмотре растения А это различие кажется непонятным, так как оно не связано ни с порядком побегов, ни с их местоположением на вегетативной части главного побега, ни с состоянием корневой системы, для которой характерно мощное развитие.

Т а б л и ц а 1

**Характеристика репродуктивной части побегов растения А, находящихся на разных этапах развития на 15 июля**

Показатель	Побеги с плодами	Побеги с бутонами	Побеги с неполным циклом развития
Длина стебля, см	72—90	48—52	2—24
Диаметр стебля, см	0,7—0,9	0,7—0,8	0,3—0,5
Число листьев	11—14	14	3—8
из них:			
катафиллов	2—3	3—4	0—3
срединных	9—11	10—11	2—5
Срединные листья:			
длина пластинки, см	24	19	17
ширина пластинки, см	40	25	22
длина черешка, см	11	11	11
диаметр черешка, см	0,5	0,4	0,2

Описание внешнего строения последней показало следующее. Длина главного корня *a* — около 60 см. Его базальная часть по длине 5—7 см сильно утолщена — до 4,5 см в диаметре и не ветвится. Ветвление начинается ниже, при этом 7 крупных корней 2-го порядка *b*, расположенных почти на одном уровне очень скученно, образуют своеобразный пальцевидный пучок. Базальная часть корней 2-го порядка ветвится относительно слабо: корни 3-го по-

рядка короткие, тонкие (в основном 3—4 см в длину при диаметре 0,1 см) и многие из них, по-видимому, эфемерные, отмирают в базипетальном направлении. У немногочисленных более длинных корней 3-го порядка развиты всасывающие корни 4-го порядка.

Придаточные корни *b* разного размера, что в основном связано с их возрастом. Более старые из них длинные и толстые (1,5—3,8 см в диаметре), молодые — короткие и тон-

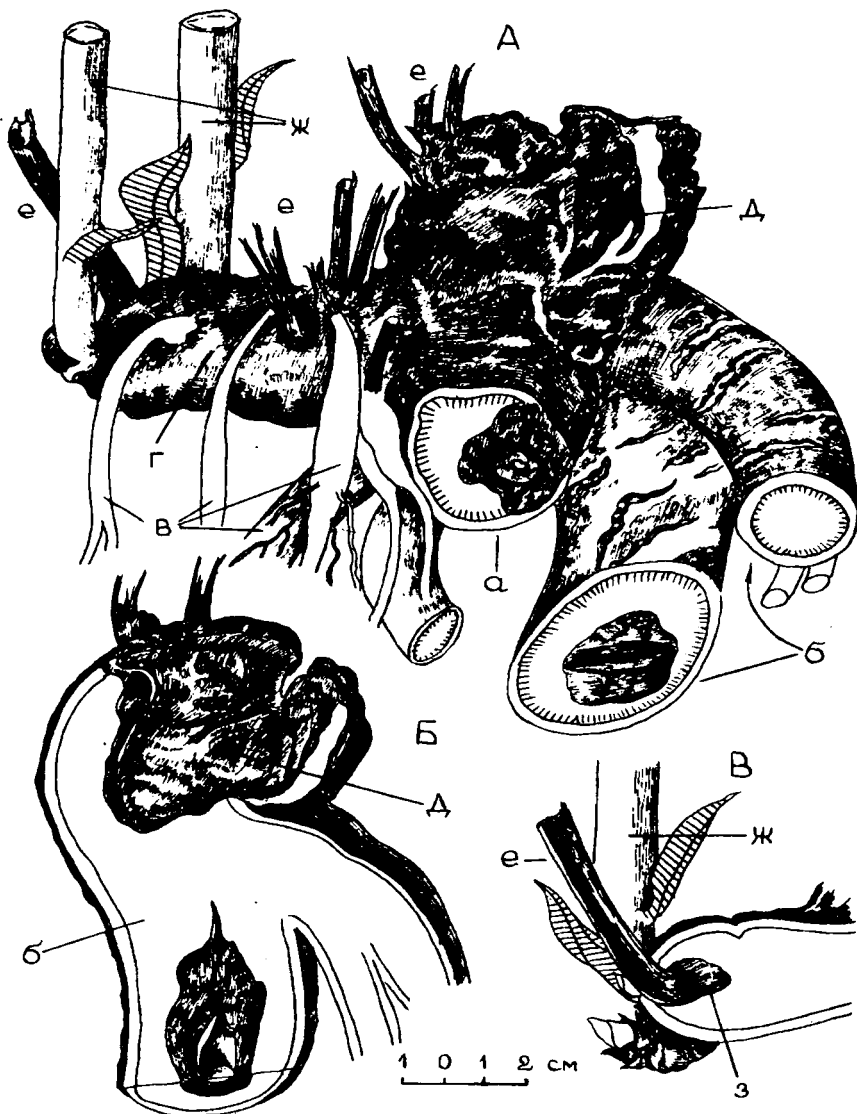


Рис. 4. Строение растения 9-го года жизни с интенсивно протекающим процессом отмирания тканей клубня корнеплода и придаточных корней на 15 июля.

А, Б — соответственно внешний вид растения и продольный разрез; В — деталь к рисунку А — отмирание репродуктивной части побега, распространяющееся на ткани его вегетативной части; а — главный корень; б — старые придаточные корни; в — молодые придаточные корни; г — плагитропное корневище, образованное вегетативными частями боковых побегов; д — задняя стенка открытой полости клубня корнеплода; е — остатки отмершей репродуктивной части боковых побегов; ж — 2 живых побега 4-го порядка (катафиллы заштрихованы); з — отмирающие ткани вегетативной части побега е.

кие. Развиваются они, как правило, вблизи от основания побегов. Ветвление крупных корней сходно с таковым главного корня — у них также образуются пальцевидные пучки.

Вегетативные части побегов, сросшихся в плоскостное образование, а также базальная часть главного корня и крупных придаточных корней покрыты черной коркой, которая по мере их утолщения разрывается и постепенно слущивается, при этом обнажается поверхность, покрытая светло-коричневой пробкой.

Разнообразие, наблюдаемое в этапах развития репродуктивной части побегов, и связанные с ним морфологические признаки (табл. 1) становятся в значительной мере объяснимыми при рассмотрении продольного разреза клубня корнеплода, на котором видна внешне незаметная полость и окружающие ее отмершие ткани (рис. 3, Б).

Репродуктивная часть главного побега и побегов 2-го порядка образовывалась в зависимости от особи на 4, 5 или 6-й год жизни и отмирала в год образования к осени. На месте ее отпада, который происходил при наступлении зимы или ранней весной, оставалась небольшая впадина (0,3—0,4 см глубиной) с опробковевшими стенками и дальнейшее отмирание тканей приостанавливалось. Однако в течение 7-го и 8-го года, как отмечалось ранее, этот процесс начинал активно развиваться, так же как и происходящее независимо от него локальное отмирание сердцевины вегетативной части главного побега, а также первичной и вторичной ксилемы в центральной части главного корня. В результате этих процессов произошло от-

мирание тканей клубня, охватившее вегетативную часть главного побега, гипокотиль и собственно корень, что привело к образованию обширной полости (рис. 3, Б), стенка которой и покрыта отмершими черными тканями. Ткани, прилегающие к полости, светло-коричневые, отмершие или отмирающие м. От центральной полости процесс отмирания тканей распространяется также на стебель вегетативной части боковых побегов и на древесину придаточных корней.

На рис. 3, В показано анатомическое строение 5-летнего бокового корня. В его центре находятся отмершие первичная и вторичная ксилемы 1-го года жизни, а затем в центробежном направлении следуют четко различимые годовичные приросты ксилемы 2—5-го года (показаны пунктиром). Сосуды ксилемы расположены в виде радиальных цепочек, при этом группы сосудов, образующихся весной, чередуются с одиночными, которые формируются в летний и осенний периоды. Основную массу ксилемы составляет паренхима. За последним годовичным приростом ксилемы следует камбий, по которому кора легко отделяется от древесины. Как показал анализ, паренхима коры и ксилемы в данный период содержит много запасного крахмала.

У второго из модельных растений, изображенного на рис. 4, А, процесс отмирания и разрушения тканей проходил настолько интенсивно, что на месте системы побегов образовалась обширная полость (5 см в диаметре и 5,5 см глубиной). Стенка полости, сохранившаяся лишь с одной стороны, состоит из отмерших тканей



Рис. 5. Строение типичного хорошо развитого растения 10-го года жизни на 15 июля (значительная часть побегов и корней на переднем плане удалена).

А — внешний вид растения; Б, В — соответственно внешний вид и поперечный разрез; а — главный корень (все остальные корни придаточные); б — полость в центре придаточного корня (поперечный разрез); в — открытая полость на месте отпада репродуктивной части побега 2-го порядка; д — побеги 4-го порядка; е — почки 5-го порядка; ж — пальцевидные пучки из боковых корней.



стебля вегетативной части главного побега, побегов 2-го и 3-го порядков (видны остатки отмершей репродуктивной части трех побегов *e*). Главный корень *a* и наиболее старый придаточный *b*, показанные на поперечном разрезе, имеют крупные участки отмерших тканей, в центре которых идет образование полостей.

От системы побегов в жизнедеятельном состоянии осталось только одно корневище — по существу, партикула. Оно состоит из слившихся воедино и сильно разросшихся вегетативных частей побегов нескольких последовательных порядков, что подтверждается наличием остатков их репродуктивной части. Корневище заканчивается 2 живыми побегами, по-видимому, 5-го порядка, один из которых завершается цветком, другой — с неполным циклом развития. Стебель репродуктивной части этих побегов несет 1—2 катафилла и 9—10 срединных листьев.

На продольном разрезе верхушки корневища (рис. 4, *B*) видно, что в текущем году процесс отмирания репродуктивной части побега *e* не приостановился, как это наблюдалось у побегов в предыдущие годы, но продолжал развиваться, распространяясь на ткани его вегетативной части *з*.

На рис. 4, *Б* показан изолированный участок отмерших тканей у старого придаточного корня, не имеющего связи с центральной полостью и отмершими тканями клубня. Образование подобных локальных очагов отмерших тканей в корнях является характерным процессом.

**Десятый год жизни.** В этом году число побегов, составляющих над-

земную часть растений, варьирует особенно в широких пределах — от 1 до 23. Небольшое число побегов (1—6) свойственно особям с интенсивно развивающимся процессом отмирания тканей, подобного таковому у растений 9-го года жизни, изображенного на рис. 4.

Ниже приводится описание наиболее мощно развитого растения на 15 июля (рис. 5). Его надземная часть представлена максимальным числом побегов — 23, в основном 4—5-го порядков и в небольшом числе — 3-го. Они находятся на разных этапах развития: 11 — в фазе плодоношения, 3 — с зачатком цветка (длина 0,1—0,2 см), остальные 9 побегов имеют неполный цикл развития.

В этом году, так же как и в предыдущем, побеги развиты очень неодинаково. Между этапом развития побегов и числом листьев на их репродуктивной части, длиной стебля последней и ее диаметром по-прежнему существует прямая зависимость, хотя реальное значение этих показателей и изменяется (сравнить с данными табл. 1). Так, число катафиллов сокращается до 1 или они вообще не образуются; уменьшается число срединных листьев: у плодоносящих побегов — до 6—10, у побегов с зачатком цветка — до 4—7, у побегов с неполным циклом развития — до 2—4. Длина стебля репродуктивной части, наоборот, увеличивается, несмотря на жаркое лето и небольшое количество осадков (1975 г.). Так, длина стебля у побегов с плодами — 90—114 см, диаметр — 0,8—1,0 см; у побегов с зачатком цветка — соответственно 62—83 и 0,4—0,5 см; у побегов с неполным циклом развития — 25—62 см и 0,3—0,5 см. Следует

подчеркнуть еще раз, что образование побегов с неполным циклом развития — это естественный процесс. Эти побеги имеют непосредственную связь со здоровыми придаточными корнями, и образование полостей у клубня и 2 придаточных корней (см. ниже) не является причиной их недоразвития.

Размеры срединных листьев репродуктивной части всех побегов уменьшаются по сравнению с таковыми в предыдущем году, при этом наиболее крупную пластинку обычно имеет 3-й лист.

Обращает на себя внимание также сравнительно небольшое число почек возобновления — у 23 побегов их всего 18 (0,8—2,0 см в длину). Порядок большинства из них 5-й и 6-й. Все они имеют зачаток репродуктивной части (0,2—0,8 см в длину), который несет 6—8 зачатков листьев и завершается полностью сформированным зачатком цветка (0,3—0,4 см в длину).

Площадь плоскостного образования из плагитропных корневищ увеличивается по сравнению с таковой у растений 9-го года жизни. Это образование имеет в плане форму неправильного овала — при длине 23 см его ширина около 11 см.

Корневая система данного растения все еще смешанная. Главный корень — около 70 см в длину. Его базальная часть *a* (диаметр около 5 см) по длине 10—11 см занимает положение, близкое к ортотропному, но ниже, где от нее отходит характерный пальцевидный пучок из 5 корней 2-го порядка, оно изменяется на плагитропное. Таким образом, главный корень, имея большую длину, располагается в почве на небольшой глубине.

Придаточные корни, чаще имеющие 3—6 см в диаметре, но у некоторых — до 8 см, достигают длины 110 см. Поскольку от корневищ они расходятся в радиальном направлении, общий диаметр корневой системы у растения очень велик — более 200 см. Преобладающее большинство придаточных корней расположено в слое почвы от 5 до 25 см и занимает плагитропное положение, лишь базальная часть более старых из них — ортотропное.

Мощное развитие данного растения в значительной мере связано с тем, что процесс отмирания тканей клубня корнеплода и корней выражен относительно слабо: центральная полость в клубне и полости у 2 более старых придаточных корней небольшие — до 2,8 см в диаметре (рис. 5, Б, б), а их стенки выстланы опробковевшими тканями, что на данное время локализует дальнейший процесс отмирания. Остальные придаточные корни здоровые. Более молодые из них, часто очень крупные (до 3,8 см в диаметре), развивающиеся на базальной части побегов 2-го и более высоких порядков, обычно не могут проникнуть в глубь почвы, поскольку этому препятствует скопление тесно расположенных крупных старых корней. В связи с этим молодые корни вынужденно растут между побегами по поверхности плоскостного образования из корневищ, занимая, таким образом, плагитропное положение по отношению к поверхности почвы.

На поверхности корневищ в местах отпада отмершей репродуктивной части побегов 2—4-го порядков у данного растения имеются неболь-



Рис. 6. Строение растения № 1 на 1 июля 11-го года жизни.  
 А, Б — соответственно отмерший главный корень и придаточный (оба на заднем плане); В — отмирающий придаточный корень; Г — плагиотропное корневище; Д — относительно старые, но здоровые придаточные корни; Е — боковые корни, образующие пальцевидные пучки; Ж — молодые придаточные корни (заштрихованы), пролегающие по поверхности корневищ.

шие округлые отверстия (рис. 5, Б). Поперечный разрез корневища, проходящий через эти отверстия (рис. 5, В), показывает, что полости, образовавшиеся в стебле последнего, неглубокие (0,4—0,5 см) и стенка их по-прежнему покрыта пробковевшими тканями.

**Одиннадцатый год жизни.** Описание растений проведено 1 июля. Число побегов, составляющих надземную часть растений, варьирует от 6 до 24, но преобладают особи с числом побегов от 6 до 14.

**Модельное растение № 1**, взятое для описания (рис. 6), имело 12 побегов, большинство из которых представлено 5-м и 6-м порядками и лишь некоторые — 4-м и 3-м. Как и в два предыдущих года жизни растений (9-й и 10-й), побеги находились на разных этапах развития. Так, 6 из них завершались зелеными плодами, 5 — зачатком цветка (0,1—0,4 см в длину) и у 1 побега репродуктивная часть была с неполным циклом развития.

Характерно, что катафиллы (1, редко 2) развивались на репродуктивной части только у побегов с плодами, однако число срединных листьев у всех побегов этого растения было сходным и варьировало от 7 до 10.

Процесс отмирания тканей развивался в предыдущий год (или два?) весьма интенсивно. Это привело к образованию у вегетативной части остатков побега открытой полости, остатки стенки которой покрыты черными ослизлыми тканями. Полностью отмерли и разрушаются ткани главного корня А и одного из наиболее старых придаточных корней Б; в акропетальном направлении развивается процесс отмирания

придаточного корня В (на рис. 6 эти корни расположены на заднем плане и показаны черным). У всех остальных придаточных корней ткани здоровые.

Развитие новых побегов (см. корневище Г) происходит в плоскостном направлении односторонне (на рис. 6 влево от отмерших главного и придаточных корней). Общее число почек возобновления у растения около 20. Основание нижних побегов находится в почве на глубине 13—14 см.

Корневая система в связи с отмиранием главного корня представлена только придаточными корнями. Крупные, более старые придаточные корни Д (диаметр базальной части — до 5 см) ориентированы ортотропно; боковые корни образуют пальцевидные пучки Е.

Ряд более молодых придаточных корней Ж (заштрихованы), заложившихся на вегетативной части побегов, пролагают свой путь по поверхности корневищ, так же как это происходило на 10-й год жизни растений. Вначале они растут параллельно поверхности почвы, а удалившись от скопления старых корней, углубляются. На их концах развиты короткие неветвящиеся эфемерные всасывающие корни (до 3 см в длину); некоторые, более длинные из них, слабо ветвятся до 4-го порядка.

В стеблях корневищ полости от отмершей репродуктивной части побегов высоких порядков небольшие, с пробковевшими стенками. На вегетативной части побегов, составляющих корневища, развиты крупные придаточные корни.

**О с о б ы й и н т е р е с п р е д с т а в л я е т м о д е л ь**



Рис. 7. Строение растения № 2 на 15 июля 11-го года жизни.

*A* — отмерший, плагиотропно расположенный, главный корень (все остальные корни придаточные); *B*, *B* — соответственно отмерший и отмирающий придаточные корни; *a* — *б* — побеги, имеющие строение, отличное от типичного.

ное растение № 2 (рис. 7). У него развито 13 побегов возобновления, преимущественно 5-го и 6-го порядков, но также несколько побегов 4-го и 3-го порядков (в ряде случаев точное определение порядков побегов уже невозможно). Из 13 побегов — 3 с зелеными плодами, 6 — с зачатком цветка (0,1—0,6 см в длину) и 4 побега, имеющих не обычное строение.

Из них побеги *a* и *б* вышли на поверхность почвы. Первое междоузлие репродуктивной части у них очень длинное — 12—16 см. Сильно редуцированные пластинки средних листьев развернулись, но вскоре отмерли, так же как и стель, от которого они отходят, т.е. верхняя часть побегов отмерла. Два других побега *в* и *г* вообще не вышли на поверхность почвы. У побега *в* зачатки листьев репродуктивной части имеют широкий пластинчатый черешок, несвойственный типичным листьям, и зачаток неразвернувшейся сильно рассеченной пластинки. Строение полностью отмершего побега *г* еще более своеобразно — у него сформированы только очень длинные (до 8 см) и широкие чешуи.

Специфическое строение 4 описанных выше побегов, несомненно, связано с их развитием вблизи обширных полостей и отмирающих тканей вегетативной части главного побега, а также главного корня и придаточных корней. Образование новых побегов последовательных порядков у этого растения, так же как и у растения № 1, одностороннее (на рис. 7 с левой стороны растения). Вследствие происходящего процесса отмирания тканей клубня корнеплода связь между радиально

нарастающими корневищами постепенно нарушается, и они становятся партикулами.

Геофилизация у этого растения в предыдущие годы происходила весьма интенсивно, так как основание нижних побегов находится на глубине 10—13 см.

Процесс отмирания тканей продолжает развиваться. Плоскостное образование, сформированное вегетативными частями побегов — корневищами и разросшееся в горизонтальном направлении, имеет площадь 21 x 14 см. Оно густо покрыто остатками отмерших пенек от репродуктивной части побегов и открытыми полостями. Размеры полостей на месте отпада репродуктивной части еще невелики, но так как их много (за предыдущие 9 лет у растения развилось 32 побега), а отмирание тканей продолжается, естественно, что почки на вегетативной части этих побегов развиваются слабо или отмирают.

Общее число почек у растения мало — их всего 16, и развиты они слабо: 5 — до 0,3 см в длину, остальные 11 чаще имеют длину около 0,5 см и лишь единичные — 2,0 см. Число отмерших почечных чешуй у них не более 3, мясистых — 3—8; число листьев у зачатка репродуктивной части — 3—6. Характерно, что ни одна почка не имеет зачатка цветка. Это означает, что те побеги, которые разовьются на следующий год, будут с неполным циклом развития, т.е. семенное воспроизведение у данного растения прекратится.

Отмирание клубня корнеплода, в частности вегетативной части главного побега, входящей в его состав, привело к прекращению связи системы главного корня с побегами.

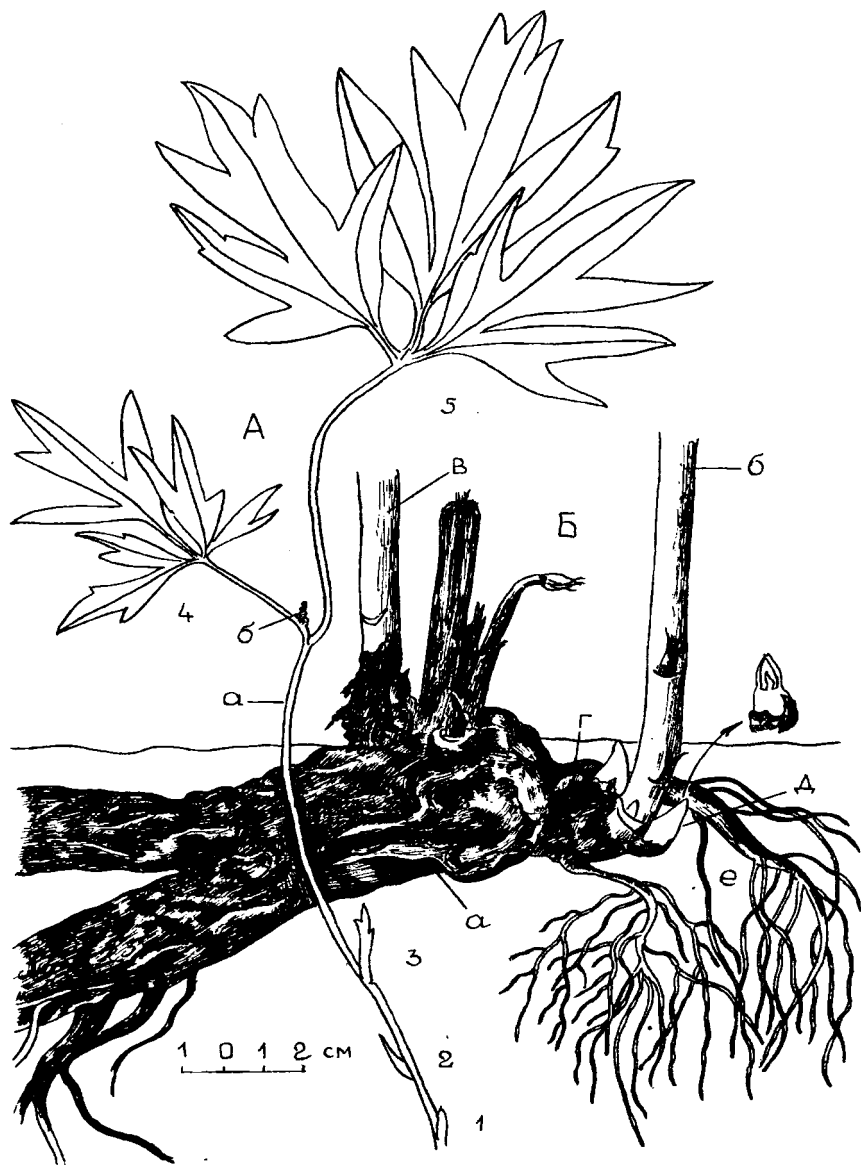


Рис. 8. Строение растений 12-го года жизни.

*A* — слаборазвитый побег с неполным циклом развития; *a* — стебель; *b* — отмершая верхушка побега; 1—5 — порядковый номер листьев; *B* — партикула; *a* — часть отмершего корневища и 2 старых отмерших придаточных корня; *b*, *e* — побеги возобновления; *c* — отмершая вегетативная часть побега; *d*, *e* — соответственно 2 почки и 2 молодых придаточных корня с отмершими базальными частями.

Система придаточных корней в основном представлена длинными и толстыми корнями, расположенными между базальными частями побегов и идущими под небольшим углом в глубь почвы или почти параллельно ее поверхности. Так как многие из этих корней образовались около отмерших побегов или на их вегетативной части, естественно, что они также постепенно отмирают. Обычно процесс отмирания тканей распространяется от отмершей вегетативной части побегов в акропетальном направлении (к верхушке корней), но иногда он идет также от верхушки корня к его базальной части, т.е. в базипетальном направлении; вместе с тем часто образуются изолированные друг от друга очаги отмирающих тканей по всей длине корней.

**Двенадцатый год жизни.** Описание, проведенное в фазу плодоношения (27 июля), показало, что из 10 растений, взятых для описания, 7 из них вступили в сенильный период и только 3 находятся в репродуктивном периоде.

Число побегов возобновления у 7 сенильных растений варьировало от 2 до 12. Растения состояли из 1—4 разьединенных партикул, представленных отдельными корневищами или их частями с различным числом побегов, почек и придаточных корней. Жизненный цикл подобных растений в текущем году заканчивался или отдельные партикулы существовали еще 1—2 года.

В качестве примера приводим краткое описание одного из таких растений. В предыдущем году его надземная часть состояла из 9 побегов. В результате ин-

тенсивно протекавшего процесса отмирания тканей растение представлено лишь одной партикулой (рис. 8, Б). Это часть отмершего корневища *a*, от которого отмирание распространилось на ткани базальной части отходящих от него 2 крупных придаточных корней и на вегетативную часть 2 побегов *b* и *в*. Репродуктивная часть этих побегов еще жива (число срединных листьев 7 и 8) и завершается цветком. От отмершей вегетативной части побега *b* процесс отмирания распространился на базальные части 2 почек и 2 придаточных корней. Последние отмерли по значительной длине. Таким образом, жизненный цикл растения закончился.

**Модельное растение,** выбранное из упомянутых 3, находившихся в репродуктивном периоде, если судить по надземной части, крупное и здоровое. Оно имеет 27 побегов возобновления. Из них 15 плодоносящих и 7 с отмершим зачатком цветка (длина стебля репродуктивной части этих побегов — 80—85 см, диаметр — 1,0 см, число срединных листьев — 8—12). Остальные 5 побегов имеют репродуктивную часть с неполным циклом развития.

Клубень корнеплода отмер, но не разрушился. Таким образом, хотя партикуляция и произошла, партикулы, представленные корневищами с придаточными корнями, не разьединены, и куст внешне представляет собой единое целое. Система главного корня и более старые придаточные корни отмерли, однако у корневищ имеется значительное число крупных здоровых придаточных корней и продолжается об-



разование новых. Растениям этого типа свойственна большая продолжительность жизни.

### Заключение

В период с 6-го по 12-й год особенно ярко проявился полиморфизм исследуемой популяции. Это выразилось в различной продолжительности репродуктивного и сенильного периодов и как следствие этого — длительности жизненного цикла особей. Продолжительность жизненного цикла тесно связана с морфологическими особенностями растений: мощностью развития системы побегов и корневой системы, соотношением числа побегов, находящихся на разных этапах развития, структурой этих побегов и др.

Преобладающее большинство растений вступило в репродуктивный период на 6-й год после посева семян. В последующие 6 лет в популяции выделились 2 группы особей, различающиеся по длительности упомянутых периодов и жизненного цикла.

К первой группе относятся особи, у которых к концу 6-го года началось отмирание сердцевинной вегетативной части главного побега, идущее в центробежном направлении. Наряду с ним начиная с 7-го или 8-го года стал развиваться процесс отмирания тканей, распространяющийся в стебле вегетативной части главного побега в центростремительном направлении — от полостей, образовавшихся на месте отпада репродуктивной части главного побега и побегов 2-го порядка, развившихся в предыдущие годы.

В результате этих процессов произошло отмирание тканей клубня корнеплода, охватившее вегетатив-

ную часть главного побега, гипокотиль и собственно корень клубня. В дальнейшем процесс отмирания тканей распространился на стебли плагиотропных корневищ, состоящих из вегетативных частей боковых побегов 2-го и последующих порядков и придаточных корней, отходящих от них.

Растения вступали в сенильный период начиная с 9-го года, а затем, в зависимости от интенсивности протекавших процессов отмирания, в последующие 10—12-й годы происходили партикуляция и обычно быстрое отмирание партикул.

Наступление сенильного периода у растений отчетливо видно по состоянию надземной части. Это проявляется в отклонении от обычных сроков наступления фаз и иной продолжительности последних; уменьшении числа побегов и мощности их развития; образовании оголенной площадки в центре куста и одностороннем развитии его; полегании и выламывании побегов под влиянием собственной тяжести; отмирании побегов на ранних этапах развития; прекращении образования репродуктивных органов и формировании только единичных слабо развитых побегов с неполным циклом развития.

Растения второй группы отличались более поздним началом упомянутых процессов отмирания тканей, которые хотя и шли в той же последовательности, но начинались лишь на 10-й год жизни и проходили замедленно. И несмотря на то, что на 12-й год клубень корнеплода, система главного корня и старые придаточные корни, как правило, отмирали, партикулы были представлены корневищами с

толстым стеблем без признаков отмирания (поверхность в месте отделения партикул защищена опробковевшими тканями), с крупными здоровыми придаточными корнями и вновь образующимися молодыми. Число хорошо развитых побегов возобновления на 12-й и 13-й годы обычно превышало 20. Большинство из них цвело и плодоносило. Развивались крупные почки возобновления.

После отмирания клубня корнеплода его ткани разрушались медленно и образовавшиеся партикулы оставались некоторое время неразъединенными, вследствие этого растения внешне сохраняли облик единого целого.

Структура партикул растений этой группы показывает, что они способны продолжать жизнедеятельность как самостоятельные особи в течение ряда лет. При этом побеге возобновления обладают достаточно мощным развитием и способны к семенному воспроизведению.

Для выделения из популяции растений 2-й группы, в хозяйственном отношении более ценных, следует проводить отбор на наибольшее число метамеров вегетативной части главного побега.

### Выводы

Изучение онтогенетического морфогенеза вегетативных органов марьяна корня (*P. apomala*, сем. Раеопiaceae) в течение 12 лет в условиях культуры показало, что для него характерен ряд особенностей, несвойственных морфогенезу представителей более высокоорганизованных семейств двудольных.

Марьян корень — травянистый

поликарпик с подземным прорастанием семян. Главный побег — полициклический, полурозеточный. Вегетативная часть его подобна прикорневой розетке, однако строение ее своеобразно. Она состоит из 2 или 3 годичных приростов, у каждого из которых развивается 3 почечных чешуи и последовательно, по годам жизни — 1, 2 и 3 срединных листа. Вследствие этого общее число фотосинтезирующих листьев прикорневой розетки очень мало — оно варьирует от 3 до 7—8, что в значительной мере объясняет медленный темп развития растений. В течение жизненного цикла фотосинтезирующие листья в числе 1—3 иногда формируются также у вегетативной части побегов в пазухах семянодлей.

Репродуктивная часть главного побега и побегов 2-го порядка образуются в зависимости от особи на 4-й или 5-й год жизни, при этом ей всегда свойственен неполный цикл развития. Таким образом, первые 5 лет растения находятся в виргинильном периоде.

В течение репродуктивного периода, наступающего на 6-й год, развиваются побеге 3 типов — плодоносящие, побеге с зачатком цветка, который не развивается в нормальный цветок, но и не отмирает, оставаясь в жизнедеятельном состоянии вплоть до конца лета, и побеге с неполным циклом развития. У сенильных растений формируются только последние.

Образование побегов с неполным циклом развития репродуктивной части на протяжении всего жизненного цикла растений начиная с первых лет жизни, по-видимому, запрограммировано в генотипе растений. Вероятно, оно связано с крайне ма-

лым числом фотосинтезирующих листьев в прикорневой розетке главного побега и отсутствием их у побегов более высоких порядков. Этот вопрос детально обсуждается в тексте статьи.

Для морфогенеза растений марьяна корня характерно отсутствие четко выраженного закономерного изменения строения побегов начиная с главного — это касается как вегетативной, так и репродуктивной их части. Развитие почек в побеги и образование у последних репродуктивной части происходит неупорядоченно по годам жизни и не находится в прямой зависимости от их местоположения на вегетативной части главного побега и боковых побегов.

При выращивании растений в условиях культуры при отсутствии конкуренции корневой системе растений свойственны следующие особенности. В течение жизненного цикла растения тип корневой системы изменяется от системы главного корня к смешанной корневой системе и затем к системе придаточных корней. К концу 5-го периода вегетации в результате интенсивного ветвления многочисленных крупных корней 2-го порядка формируется мощно развитая система главного корня с всасывающими корнями 3-го и 4-го порядков. К 10-му году жизни у хорошо развитых растений главный корень достигает 70 см в длину при диаметре 5—8 см. Базальная часть главного корня занимает ортотропное положение, но обычно на относительно небольшой глубине оно изменяется на плагиотропное.

Роль придаточных корней в жизни марьяна корня очень велика.

Первые из них появляются на 3-й год. Они развиваются вблизи основания почек вегетативной части главного побега в акропетальной последовательности. Число их в течение 3—5-го годов незначительно и размеры невелики. Важную роль придаточные корни начинают играть с 6-го года жизни, когда имеют длину 20—25 см при диаметре до 2,5 см; всасывающие корни представлены 3—5-м порядками и образуют густые мочки на их концах. К 10-му году жизни придаточные корни достигают длины 110 см при диаметре 3—6 см. Поскольку от корневищ они расходятся в радиальном направлении, общий диаметр корневой системы у растения превышает 200 см. Большинство придаточных корней расположено в слое почвы от 5 до 25 см и занимает плагиотропное положение.

Первые 5 лет марьян корень относится к жизненной форме корнеплодных растений. Клубень корнеплода формируется на 2-й год жизни и представляет собой мясистую структуру, образованную утолщенной базальной частью главного корня и гипокотилем. Начиная с 3-го года у большинства растений на 4-й и 5-й годы в его состав постепенно, по мере утолщения, входит эпикотиль, а затем и весь стебель вегетативной части главного побега. В дальнейшем размеры клубня увеличиваются за счет утолщения стебля всех его частей.

У растений 5-го года жизни в конце периода вегетации начинается образование плагиотропных, гипогенных, толстых с короткими междоузлиями корневищ, которые представлены базальными участками (вегетативной частью) побегов

2-го и 3-го порядков. Поскольку длина стебля вегетативной части главного побега невелика, плагиотропные корневища расположены почти в одной плоскости и из них формируется своеобразное плоскостное образование. В последующие годы по мере удлинения корневищ за счет вхождения в их состав вегетативных частей побегов все более высоких порядков и утолщения их стебля площадь плоскостного образования

увеличивается, достигая к 10-му году 23 x 11 см.

Таким образом, форма марьяна корня в течение жизненного цикла изменяется. В первые годы это корнеплодное растение, затем — одновременно корнеплодное и корневищное, но после отмирания клубня корнеплода — корневищное.

*Статья поступила 7 ноября 1995 г.*

### SUMMARY

The experiment was being conducted during 12 years. Results of the research are presented in 2 articles. The first of them in which morphogenesis of vegetative organs of plants during virginal period (the first 5 years) has been described, and literary review and bibliographic list are given was published in «Izvestija TSKhA», issue 3, 1995. In the present article materials belonging to reproductive and senile periods of plant life (6—12-th years) are presented. All data are described in details according to the years when the most important changes in plant development took place (6, 9, 10 and 11-th years); for the 7-th, 8-th and 12-th years brief information is given. Some specific features in ontogenetic morphogenesis of peony as compared to morphogenesis of representatives of more highly organized orders of dicotyledons have been found.