

Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 1 — 1967

УДК 582.734:581.165:581.44

Р. П. БАРЫКИНА

К МОРФОЛОГИИ ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ СТЕПНОГО МИНДАЛЯ (*AMYGDALUS NANA* L.)

В настоящей работе излагаются некоторые итоги анатомо-морфологических исследований естественного вегетативного размножения деревьев и кустарников сем. Rosaceae, которые в течение ряда лет проводятся нами. Полученные данные свидетельствуют о некотором разнообразии приспособлений к вегетативному возобновлению и размножению. Они могут быть неодинаковы как у представителей разных подсемейств и родов, так и у разных видов одного рода. Кустарники семейства розовых вегетативно размножаются в основном тремя способами:

1. Естественными отводками, плетями или неспециализированными лежащими ветвями, которые развиваются из пазушных почек нижних сближенных узлов главного и боковых побегов (многочисленные виды спиреи, в том числе *Spiraea ulmifolia* Scop., *S. hypericifolia* L. и другие; *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.; некоторые виды ежевик, например *Rubus rivularis* P. J. Müll., *R. hirtus* Waldst. et. Kit.).

2. Корневищами, возникающими: а) в надсемедольной подземной части растения из спящих боковых почек (*Amygdalus nana* L.), б) на гипокотиле (*Amelanchier rotundifolia* (Lam.) Dum.-Cours., *A. canadensis* (L.) Med.), в) на гипокотиле и главном корне (*Padus racemosa* (Lam.) Gilib., *P. virginiana* (L.) Mill.). В двух последних случаях побеги образуются из придаточных почек (Барыкина, 1956, 1960).

3. Корневыми отпрысками (*Padus maackii* (Rupr.) Kom., *Prinsepia sinensis* (Oliv.) Kom., *Prunus spinosa* L., *Cerasus fruticosa* (Pall.) Wogopov, *Rubus idaeus* L., виды *Malus* и *Crataegus*). Эти растения имеют разветвленную систему поверхностных горизонтальных корней, способных образовывать многочисленные придаточные почки.

Как показывают наши исследования, тот или иной способ вегетативного размножения тесно связан с характером побегообразования при становлении жизненной формы растения в онтогенезе, структурой куста, особенностями строения отдельных вегетативных органов. Такого рода корреляция легко прослеживается у *Amygdalus nana*.

Степной миндаль — один из ранневесенних кустарников; он зимостоек, засухоустойчив, не требователен к почве, весьма декоративен: ярко-розовые цветки его появляются одновременно с листьями. Семена, содержащие амигдалин, употребляются в медицине (Жуковский, 1950;

Туркин, 1954). Весьма ценен степной миндаль и в качестве подвоя для ряда косточковых пород, его с успехом использовал в селекционной работе И. В. Мичурин для получения «посредника». Не менее важно и его противозерозионное значение.

Распространение в СССР: в европейской части (на юге лесостепной и степной зон), на Кавказе (Предкавказье, отмечен в Дагестане), в За-

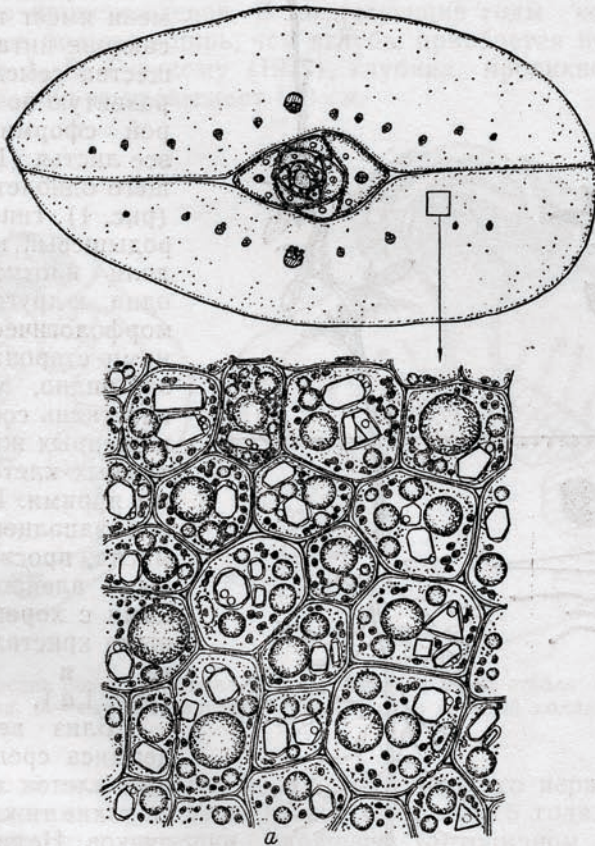


Рис. 1. Поперечный разрез семедолей и почки зародыша степного миндаля (схема); а — паренхимные клетки семедоли с каплями масла, сложными алейроновыми зёрнами (большое увеличение)

падной Сибири (в степной зоне), в Средней Азии. Вне СССР встречается: в Средней Европе и в Монголии. Степной миндаль растет в зоне ковыльно-типчаковых и разнотравно-луговых степей, в лощинах, по склонам оврагов, балкам, опушкам лесов (Машкин и Голицин, 1952; Деревья и кустарники СССР, 1954; Львов, 1961; Шиманюк, 1964).

В естественных местах обитания у *Amygdalus nana* образуются жизнеспособные семена, но семенного размножения практически нет, так как густой травянистый покров препятствует прорастанию семян. Размножение миндаля и расселение его на новые площади осуществляется вегетативно, за счет образования длинных корневищ.

Сбор материала, наблюдения за ростом, развитием и морфологические исследования проводились нами в Старобельской степи (Луганская область), в окрестностях Камышина (Волгоградская область), а также на степном участке и в дендрарии Ботанического сада Московского уни-

верситета. Изучение проростков, разновозрастных сеянцев и взрослых плодоносящих экземпляров дало возможность проследить онтогенетическое развитие куста и выявить основные анатомо-морфологические особенности его структуры.

Прорастание семян у *Amygdalus nana* подземное. Зародыш зрелого семени имеет толстые запаасающие питательные вещества семедоли, хорошо развитую почечку, в которой сформированы уже все листья (13—14) будущего однолетнего побега (рис. 1), гипокотиль, зародышевый корень. Семедоли плотно прилегают одна к другой плоскими морфологически верхними сторонами. На срезах видно, что их основная ткань состоит из тонкостенных живых паренхимных клеток с крупными ядрами. Полости клеток заполнены каплями масла, простыми и сложными алейроновыми зернами с хорошо очерченными кристаллитами белка и глобоидами (рис. 1,а).

Близ верхнего эпидермиса среди паренхимных клеток протягиваются узкие тяжи сосудистых пучков. Наличие в семедолях масел, белков, а также высокая степень сформированности почечки обеспечивают интенсивный рост и большую скорость развития проростка. В районе Москвы семена степного миндаля прорастают обычно в апреле. В течение весны, когда почва богата влагой, молодое растение быстро развивается (рис. 2, а).

В мае побег достигает высоты 9—10 см, выше места прикрепления семедолей на нем образуется 3—4 недоразвившихся, обычно скрытых в почве этиолированных чешуевидных низовых листа, и от 8 до 10 ассимилирующих листьев;

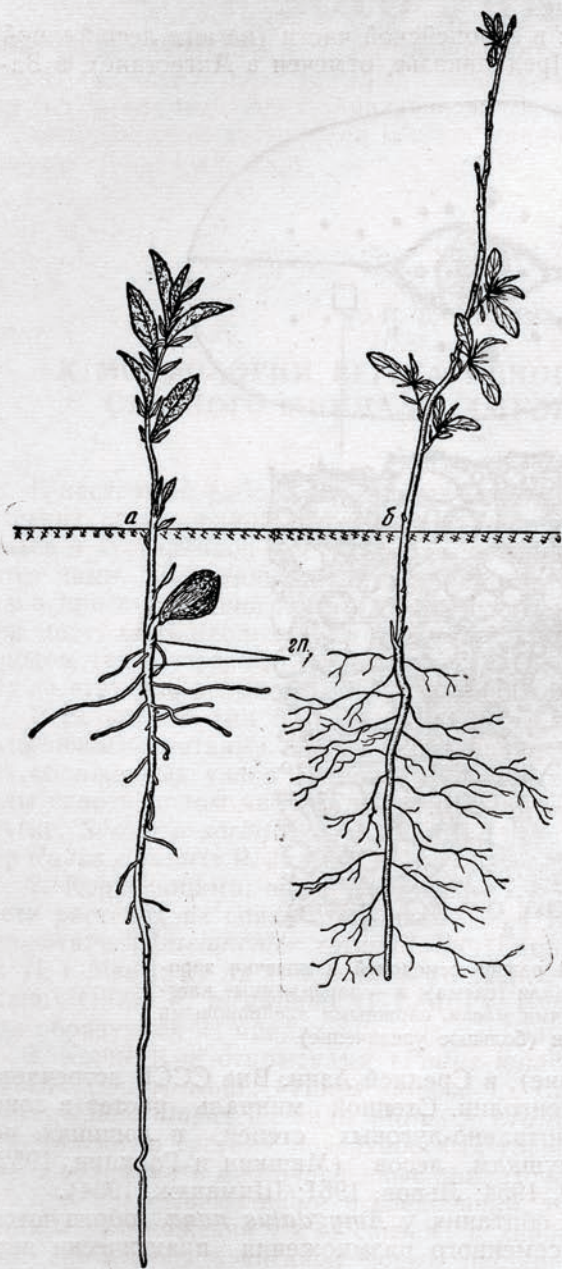


Рис. 2. Степной миндаль (май): а — проросток, гп — гипокотиль; б — двухлетний сеянец

в пазухах всех листьев уже в первых числах мая обнаруживаются сформированные почки. В связи с подземным прорастанием гипокотиль короткий, до 5 мм. Хорошо выражен у проростка главный корень, он углубляется в почву на 15—16 см, обильно ветвится. Тонкие боковые корни растут горизонтально или несколько косо вниз. Отдельные придаточные корни появляются на гипокотиле. Следовательно, уже с первого года жизни у *Amygdalus nana* формируется корневая система смешанного происхождения. В последующие годы корневая система разрастается больше вширь, чем вглубь, приобретая поверхностный характер. По А. В. Гурскому (1938), глубина проникновения корней у миндаля обычно не превышает 100 см.

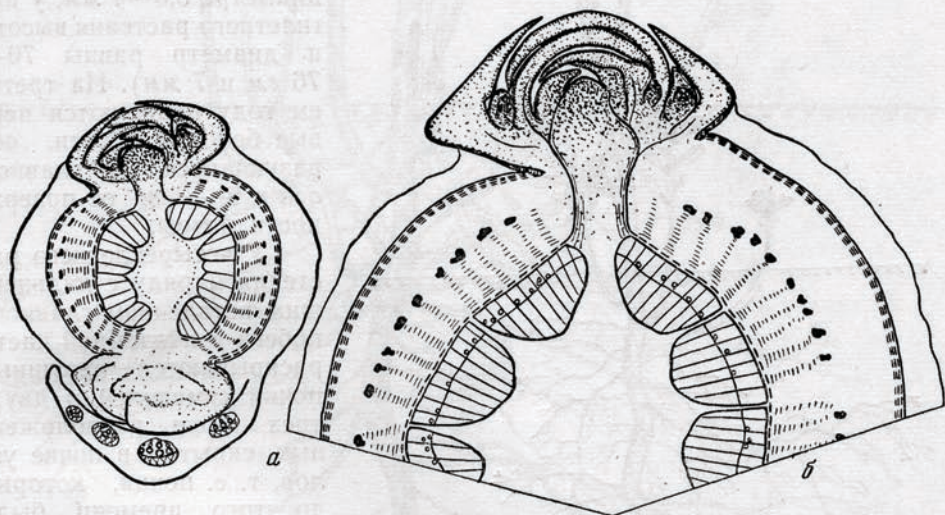


Рис. 3. Ветвление почек возобновления в подземной части стебля; а — разрез семедольного узла, б — первый надсемедольный узел с группой коллатеральных почек

Семедоли сохраняются на протяжении всего первого года, опадая в конце вегетации или даже весной следующего года. Они мясистые, длинночерешковые, черешки окрашены антоцианом в розовый цвет. Оставаясь скрытыми внутри перикарпия, семедоли в течение всего вегетационного сезона, даже когда проростки имеют уже хорошо развитый ассимиляционный аппарат (май — июнь), обнаруживают в своих клетках многочисленные капли масла и мелкие гранулы, окрашивающиеся иодом в золотистый цвет. Масло медленнее белков расходуется проростком, отдельные капли его сохраняются в семедолях до осени. Соседство с семедолями благоприятно сказывается на состоянии почек подземной части побега: в них обнаруживается ветвление (рис. 3, а).

На втором году жизни сеянца раскрывается лишь терминальная почка, боковые почки пребывают в состоянии «спящих». В почках возобновления подземной части побега продолжается ветвление; в пазухах их кроющих чешуй, а затем и первых листьев закладываются все новые меристематические зачатки (рис. 3, б). В результате ветвления первоначально одиночные почки постепенно разрастаются в группы коллатеральных почек, обеспечивающих в последующие годы интенсивное вегетативное возобновление и размножение растения. Годичный прирост побега в течение второго вегетационного сезона незначителен, он составляет 4—7 см. Осенью верхушка часто подсыхает, нарастание

главной оси с третьего года происходит симподиально. В отдельных случаях смена моноподиального роста симподиальным наблюдается у двухлетнего растения (рис. 2, б). В дальнейшем симподиальное нарастание может чередоваться с моноподиальным. Отмирающая часть годичного побега имеет разную длину (от 1 до 4 междоузлий).

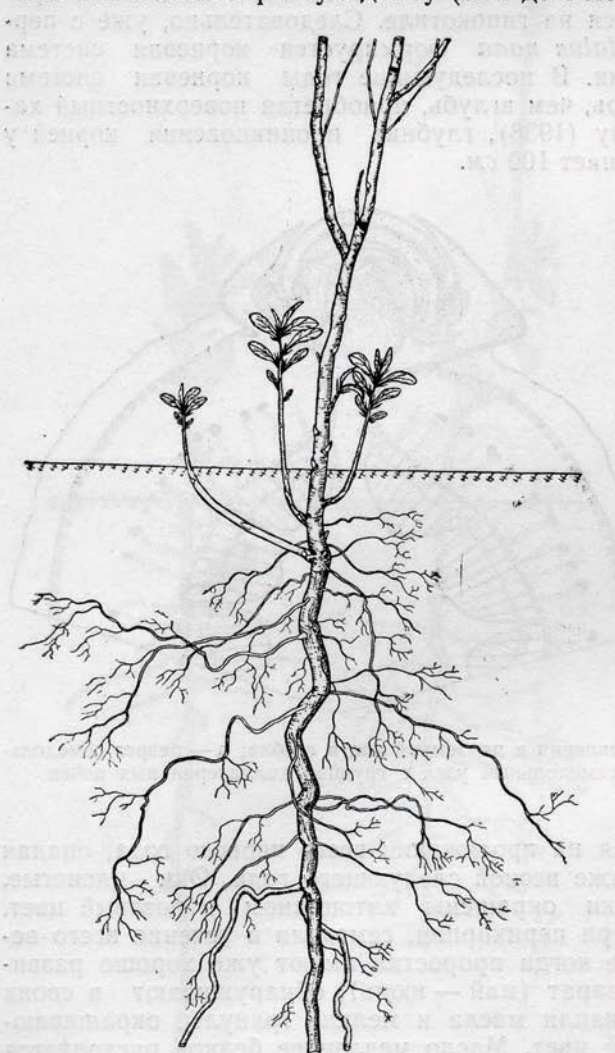


Рис. 4. Четырехлетний сеянец с первыми побегами возобновления

входящие в состав материнского куста (рис. 4).

Такие надземные побеги, возникающие из спящих почек главной оси, И. Г. Серебряков (1962) называет осями возобновления. Из группы коллатеральных почек в побег развивается сначала лишь центральная, остальные почки продолжают пребывать в состоянии «покоя». Таким образом, в подземной части четырехлетнего растения наряду с корневищами имеется резерв сформированных почек, готовых к образованию новых осей возобновления.

С возрастом число побегов возобновления увеличивается. У пятилетних растений их может быть 7—8, у десятилетних — до 15. По мере

С третьего года интенсивность роста сеянца несколько возрастает (главный побег четырехлетнего растения достигает высоты 48—50 см при диаметре 3,5—4 мм, у пятилетнего растения высота и диаметр равны 70—76 см и 7 мм). На третьем году появляются первые боковые побеги, образующиеся на главной оси в 6—8 см от поверхности почвы.

У четырехлетнего растения наряду с дальнейшим ветвлением главного побега в надземной части раскрываются пазушные почки семедолей и двухтрех выше расположенных, скрытых в почве узлов, т. е. почки, которые до этого времени были спящими. Они образуют саблевидно изогнутые корневища с низовыми чешуевидными листьями, растущие наклонно вверх. Первые корневища относительно короткие (12—14 см длины), они отклоняются на небольшое расстояние от главной оси и в тот же год пробиваются на дневную поверхность, вырастая в ассимилирующие побеги (с 9—10 зелеными листьями), входящие

образования корневищ снижается интенсивность роста главной оси. В десятилетнем возрасте она имеет длину 80—100 см, высота 25—30-летних кустов обычно не превышает 150 см. Одновременно с ослаблением верхушечного роста происходит обильное ветвление в верхней части главного побега с образованием сильно отклоненных боковых ветвей, среди которых его верхушка становится трудно различимой.

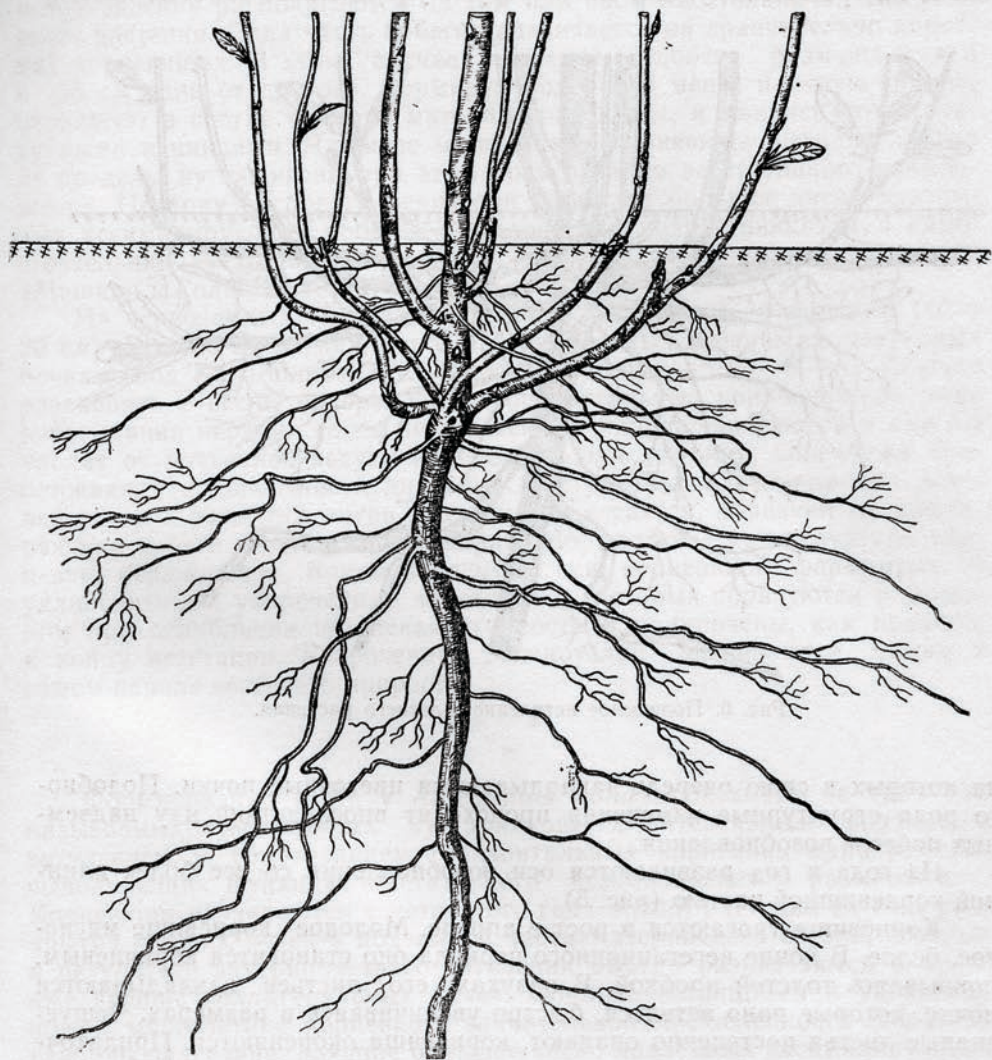


Рис. 5. Подземная часть пятилетнего растения с одно-двухлетними корневищами

С 4—5-летнего возраста меняется морфологическая структура годичного побега. Наряду с удлиненными развиваются укороченные побеги. Весьма обычно у степного миндаля формирование на одном стеблевом узле группы коллатеральных почек. В средней части годичного побега наиболее часто встречаются группы из трех почек. Однако вдоль одного побега можно также наблюдать образование групп из двух, реже четырех коллатеральных почек. Во всех случаях центральная (материнская) почка развивается в ассимилирующий удлиненный или укороченный

побег с 8—10 листьями, а боковые почки (одна, две, три) образуют цветки. Иногда одна-две боковые почки в группе не раскрываются. В верхней части годовичного побега из группы коллатеральных почек трогается в рост часто лишь одна центральная вегетативная почка. В то же время в основании двухлетнего побега некоторые почки (как одиночные, так и коллатеральные) могут раскрыться не на втором, а только на третьем году, или они образуют укороченные боковые побеги,

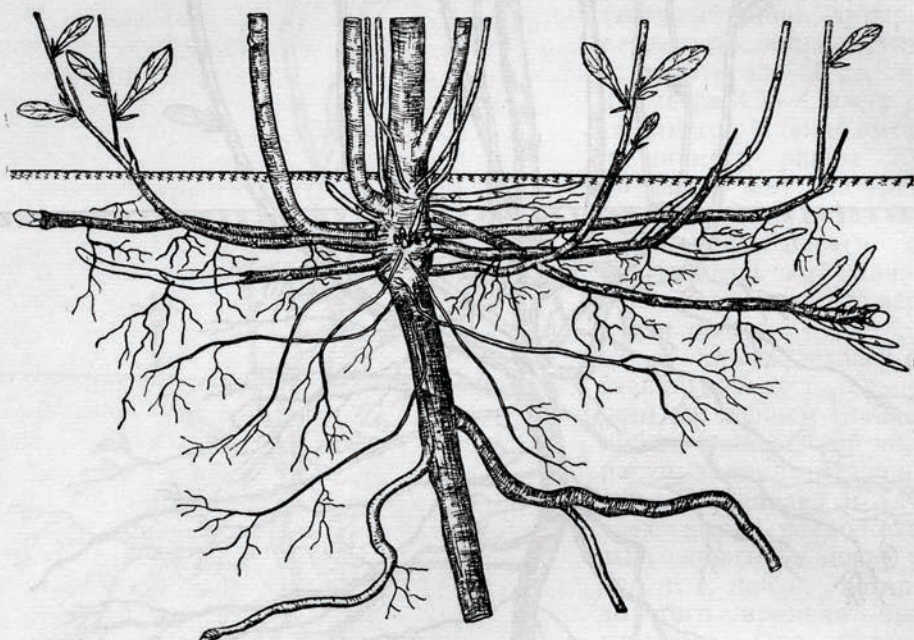


Рис. 6. Подземное ветвление 8-летнего растения.

на которых в свою очередь закладываются цветочные почки. Подобного рода структурные изменения происходят впоследствии и у надземных побегов возобновления.

Из года в год развиваются оси возобновления со все более длинной корневищной частью (рис. 5).

Корневища трогаются в рост в апреле. Молодое корневище мясистое, белое. В конце вегетационного периода оно становится коричневым, покрываясь толстой пробкой. В пазухах его листьев закладываются почки, которые рано ветвятся, быстро увеличиваясь в размерах. Чешуевидные листья постепенно опадают, корневища окореняются. Придаточные корни чаще всего появляются на узлах двух-трехлетних корневищ в виде разветвленной мочки тонких корней. Однако наряду с узловыми корни могут образовываться и на междоузлиях. Окоренение корневищ значительно усиливает корневую систему формирующегося куста; благодаря ему побеги возобновления приобретают относительно большую самостоятельность. Моноподиальный подземный рост корневищ длится до 2—3 лет, затем верхушка выходит на поверхность почвы, давая начало надземному побегу, формирующемуся по типу главной оси семени. Дальнейшее нарастание корневищ продолжается по симподиальному типу за счет раскрытия одной или одновременно нескольких боковых почек (рис. 6).

В сравнении с надземными побегами корневища отличаются более интенсивным ростом в длину и толщину. За один вегетационный сезон они нарастают в длину на 18—50 см при диаметре от 7 до 10 мм. Многолетние корневища нередко значительно разрастаются горизонтально. У 30-летних кустов радиус их расхождения достигает 10 м и более.

В зависимости от длины горизонтальной подземной части побеги возобновления располагаются на том или ином расстоянии от материнского растения. Одна часть побегов развивается на сравнительно коротких корневищах. В этом случае надземные побеги размещаются в 5—25 см один от другого, формируя более или менее плотную группу, входящую в состав единого материнского куста, и являясь его структурными единицами. Длинные многолетние корневища выходят далеко за пределы куста, играя при этом роль органов вегетативного размножения. По ходу распространения они образуют большое число надземных ассимилирующих побегов, впоследствии разрастающихся в самостоятельные кусты, ошибочно принимаемые за корневые отпрыски (Машкин и Голицин, 1952).

На черноземных почвах корневища залегают в верхнем (10—20 см) слое, но на легких, хорошо аэрированных песчаных каштановых почвах (под Камышином) углубляются местами до 60—80 см. Обычно развиваясь с весны поверхностно, горизонтальные корневища по мере пересыхания верхних слоев почвы меняют направление роста и как бы уходят от почвенной засухи на все большую глубину. Они снова приближаются к поверхности лишь при наступлении благоприятных условий роста и развития, тогда они обильно ветвятся, образуют ассимилирующие побеги и придаточные корни. Морфологическая структура корневищ неоднородна. Как и надземные оси, корневища формируют то удлиненные, то укороченные междуузлия, которые образуются в основном при ослаблении интенсивности роста и приурочены, как правило, к концу вегетации. Укороченные междуузлия развиваются также в самом начале весеннего пророста.

* *
*

Формирование куста у *Amygdalus nana* происходит по типу так называемых «геоксильных кустарников» с интенсивным подземным ветвлением, с образованием горизонтальных корневищ, одновременно выполняющих функцию вегетативного возобновления и размножения. Корневища развиваются с четвертого года жизни растения за счет раскрытия спящих почек в подземной части материнского стебля, которые в результате внутриветвения быстро разрастаются в крупные группы коллатеральных почек. Обильно ветвящиеся и укореняющиеся многолетние корневища значительной протяженности и разной глубины залегания, дающие большое число надземных ассимилирующих побегов, надежно защищают почву от эрозионных процессов. Отмеченные особенности строения, формирования и разрастания куста определяют перспективность применения *Amygdalus nana* в практике противозероной лесомелиорации в степных районах юго-востока страны.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р. П. 1956. «Мнимо-корневые» отпрыски ирги. Вестник Московского университета, серии биологии, почвоведения, геологии, географии, № 6.
Барыкина Р. П. 1960. О морфогенезе подземных органов размножения черемухи. Научные доклады Высшей школы, серия биологические науки, № 4.

Гурский А. В. 1938. Корневые системы древесных пород на степных и пустынных почвах. Доклады Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. Ленина, № 5—6.

Деревья и кустарники СССР. 1954, т. III. М.—Л., Изд-во АН СССР.

Жуковский П. М. 1950. Культурные растения и их сородичи. М., «Советская наука».

Львов П. Л. 1961. К нахождению *Amygdalus nana* L. в Дагестане. Научные доклады Высшей школы, серия биологические науки, № 2.

Машкин С. И. и Голицин С. В. 1952. Дикорастущие и разводимые деревья и кустарники Воронежской области. Воронежское обл. книгоизд-во.

Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М., «Высшая школа».

Туркин В. А. 1954. Использование дикорастущих плодовых и орехоплодных растений. М., «Сельская литература».

Шиманюк А. П. 1964. Биология древесных и кустарниковых пород СССР. М., «Прогресс».

Поступила в редакцию
27. 5 1966 г.

Кафедра
высших растений