

Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 1 — 1970

БОТАНИКА

УДК 581.41

Р. П. БАРЫКИНА, О. Н. МАЗУР

МОРФОГЕНЕЗ *CARAGANA FRUTEX* (L.) С. КОСН

До настоящего времени наиболее полным литературным источником по систематике, истории и географии рода *Caragana* остается монография В. Л. Комарова (1909). Лишь немногие работы посвящены частным вопросам, связанным с экологией, биологией и анатомией некоторых видов этого рода (Талиев, 1907; Высоцкий, 1915, 1922—1923; Семенова-Тяньшанская, Горшкова, 1951; Кондратьева-Мельвиль, 1961; Козлечков, 1963; Сафронова, 1965; Инчина, Турдукулова, 1966; Лысова, 1967, и др.). Караганы не были специальным объектом всестороннего морфолого-биологического исследования; это ограничивало возможность их практического использования. К числу наиболее распространенных видов, занимающих большие площади, принадлежит *Caragana frutex* (L.) С. Косч (дереза). В. Л. Комаров (1909) включает ее в ряд *Frutescentes*, который рассматривает как сформировавшийся в результате ксерофилизации. Аридные условия развития наложили свой отпечаток как на внешний облик *Caragana frutex*, так и на структуру отдельных органов растений этого вида. В культуру *C. frutex* введена в 1752 г. одновременно с *C. arborescens* Lam.

Дереза дико растет в лесостепной и степной зонах европейской части СССР, в Крыму, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, в Средней Азии; вне СССР — в Монголии. Произрастает в зарослях степных кустарников — дерезняков, среди ковыльных степей и остепненных лугов, на сухих склонах, меловых выходах, береговых обрывах, реже — по опушкам лесов и в сосновых борах. Это весьма полиморфный вид, дающий много разновидностей и форм. На южных границах ареала *C. frutex* очень часто приобретает резко ксероморфный облик: побеги сильно колючие от остающихся древеснеющих черешков и прилистников, листочки мелкие, 6—15 мм длины, жесткие, с длинным шипиком на конце — var. *xerophytica* С. К. Schn. (Флора СССР, 1945).

Дереза засухоустойчива и морозостойка, растет на разнообразных почвах (Шиманюк, 1964), быстро расселяется благодаря исключительной способности образовывать интенсивно ветвящиеся корневища с многочисленными надземными побегами (Высоцкий, 1922—1923). Все это определяет большую перспективность *C. frutex* в противоэрозионном отношении. Однако дереза может быть и сорняком степных пастбищ и сенокосов (Семенова-Тяньшанская, Горшкова, 1951).

Большие площади дереза занимает в Старобельской степи Луганской обл., где в июне — июле 1965 и 1966 гг. мы провели морфологические исследования и сбор материала, чтобы осветить характерные черты морфогенеза *C. frutex* var. *xerophytica* С. К. Schn., а также особенности строения вегетативных органов, определяющих произрастание этого растения в степи при периодически резких усилениях атмосферной и почвенной засухи. Мы исследовали семена, проростки, выращенные из семян, полученных в Ботаническом саду МГУ (Ленинские горы), сеянцы разного возраста со степного участка этого сада и растения, собранные в Старобельской степи.

В безбелковых семенах дерезы сформированный зародыш имеет крупные, мясистые семедоли, почечку с 4—6 примордиями, подсемядольное колено и зародышевый корешок, прикрытый чехликом. Одна семедоля крупнее другой и как бы нависает над ней. Микрохимически в семедолях выявляются многочисленные капли жира, алейроновые и крахмальные зерна. В семедолях, гипокотиле и зародышевом корне четко выражена сеть пучков прокамбия.

Структура семенной кожуры не препятствует проникновению воды внутрь семени. Семена быстро набухают и легко прорастают как в почве, так и на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри. В набувшем семени быстро дифференцируются ткани зародыша; клетки делятся, разрастаются и вакуолизируются. На 2—3-й день на морфологически верхних сторонах семедолей образуются первые устьица, в прокамбиальных тяжах формируются проводящие элементы, на конусе нарастания намечается новый листовой примордий, в пазухах семедолей появляются зачатки боковых почек. Через три-четыре дня после замачивания в чашках Петри семена прорастают. Зародышевый корешок выходит наружу. Гипокотиль вытягивается слабо (длина его у проростков равна 3—6 мм), что обуславливает подземное или полунадземное прорастание семян (рис. 1, А). Семедоли едва приподнимаются над поверхностью почвы и, освобождаясь от семенной кожуры, зеленеют.

Случаи типичного надземного прорастания семян дерезы (Васильченко, 1960) и в природе и в культуре встречаются крайне редко. Повидимому, у *C. frutex* первичным было надземное прорастание, подземное же выработалось позже как приспособительная черта к аридным условиям. О вторичном характере подземного прорастания семян дерезы свидетельствуют наличие устьиц на верхних сторонах семедолей и редкие случаи надземного прорастания.

Обилие питательных веществ в семедолях и относительно высокая степень сформированности почечки определяют быстрое развитие проростка. На 6—7-й день трогается в рост почечка, давая начало системе главного надземного побега; удлиняется и главный корень. 3—4-недельные проростки дерезы, развившиеся в открытом грунте, достигали в мае 1,5—2 см высоты и несли 4—6 листьев (рис. 1, А, Б). Пока растение получает питательные вещества из семедолей, размеры надземной и подземной его частей приблизительно одинаковы. С разворачиванием первых ассимилирующих листьев и с переходом к автотрофному питанию растение быстро удлиняет главный корень, а пророст надземного побега по-прежнему небольшой. В конце июня семедоли отмирают; к этому времени главный корень по длине превосходит надземный побег в 5—6 раз, проникает на глубину 18—22 см, обильно ветвится. При скудном летнем водоснабжении растению выгоднее иметь сильно развитую подземную часть и сравнительно небольшую надземную. Выживают только те проростки, корни которых успевают проникнуть в слой почвы, еще не слишком сухие (Шенников, 1950).

К концу вегетации главный побег однолетнего сеянца достигает высоты 4—5 см и состоит из 8—15 междоузлий. Первое надсемядольное междоузлие имеет 5—7 мм длины, у некоторых проростков на нем возникают единичные придаточные корни. Листорасположение двурядно-очередное. Хорошо выражены различия в форме и размерах листьев. Нижние 1—2 листа мелкие, почти сидячие (рис. 2, а, б), выше развиваются черешковые листья с хорошо развитой пластинкой. Короткий

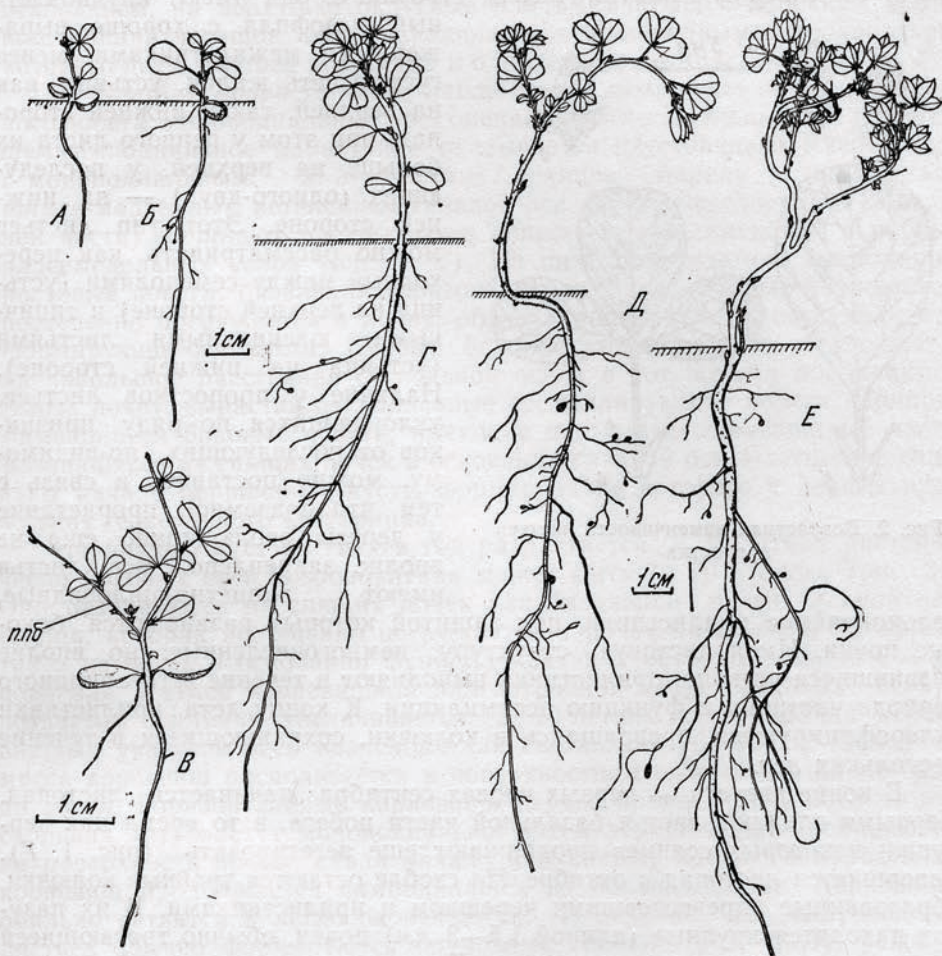


Рис. 1. Проростки (А—В) и сеянцы (Г—Е) дере́зы. В — образование пролептического побега (плб) из боковой почки главной оси при повреждении кончика корня. Г — однолетний (сентябрь), Д — двухлетний и Е — четырехлетний сеянцы (июль)

черешок имеет сочленение, которое обычно остается незамеченным при рассмотрении невооруженным глазом. Наличие сочленения свидетельствует о том, что листья проростка, особенно нижние, кажущиеся на первый взгляд простыми (Васильченко, 1960), представляют собой сложные однолисточковые (рис. 2, в). На 3—5-м узлах и выше обычны 2—4-сложные листья. Листочки обратно-яйцевидные, цельнокрайние, с выпуклой средней жилкой, продолженной на верхушке в короткую ость; окончательных размеров (до 5—6 мм длины) они достигают на 14—16-й день после развертывания. На морфологическую структуру листьев проростков прямое влияние оказывает свет. Экспериментально

нами установлено, что степень расчлененности пластинки определяется интенсивностью освещения в период прорастания семян. При дополнительном освещении лампами дневного света растения быстрее формируют 3—4-сложные листья. Всходы, развившиеся в октябре при естественном относительно слабом освещении, имели только однолисточковые листья.

Первые листья однолетнего сеянца отличаются от последующих и менее совершенным анатомическим строением; они имеют крупноклетный мезофилл с хорошо выраженными межклетниками, менее густую сеть жилок, устьица как на верхней, так и нижней сторонах; при этом у первого листа их больше на верхней, у последующих (одного-двух) — на нижней стороне. Этот тип листьев можно рассматривать как переходный между семядолями (устьица на верхней стороне) и типичными ювенильными листьями (устьица на нижней стороне).

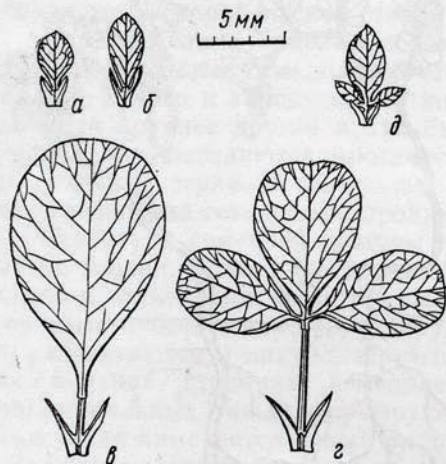


Рис. 2. Возрастная изменчивость листьев проростка

Наличие у проростков листьев, уклоняющихся по ряду признаков от последующих, по-видимому, можно поставить в связь с тем, что подземное прорастание у дерезы эволюционно еще не вполне закреплено. Все листья имеют ланцетно-шиловидные,

цельнокрайние прилистники, под защитой которых развиваются боковые почки. Имея листовую структуру, немногочисленные, но вполне развившиеся устьица, прилистники выполняют в течение вегетационного периода частично и функцию ассимиляции. К концу лета прилистники склерофицируются, превращаясь в колючки, сохраняющиеся в течение нескольких лет.

В конце августа — первых числах сентября начинается листопад. Первыми опадают листья базальной части побега, в то время как верхушки некоторых сеянцев продолжают еще вегетировать (рис. 1, Г). Завершается листопад в октябре. На стебле остаются тройные колючки, образованные одревесневшими черешком и прилистниками. В их пазухах находятся крупные (длиной 1,5—3 мм) почки, обычно трогающиеся в рост не раньше следующего года. Лишь в отдельных случаях, например, при повреждении главного корня или надземного побега пазушные почки семядолей или одного из нижних надсемядольных узлов могут раскрыться уже в год заложения, вырастая в пролептические олистивные боковые побеги (рис. 1, В). Как правило, годичный побег у дерезы обладает одним периодом роста, который завершается формированием терминальной почки, но иногда после небольшого летнего периода покоя при наличии благоприятных условий главная ось однолетнего сеянца снова начинает расти, образуя из верхушечной почки «иванов побег».

Корневая система однолетнего сеянца смешанного типа: наряду с системой главного корня функционируют придаточные корни, отходящие от гипокотыля. Корни обильно ветвятся до корней 3—4-го порядка, тонкие ответвления их унизаны клубеньками с азотусваивающими бактериями.

На втором году жизни может начаться ветвление главного побега (рис. 1, Д). Раскрываются 1—2 верхние боковые почки, ближайšie к терминальной, остальные продолжают оставаться спящими. Годичный прирост второго года составляет 2,5—5 см. Побег продолжения имеет 7—10 междоузлий; нижние ассимилирующие листья с 3, последующие с 4 сближенными, пальчато-расположенными листочками на коротких черешках. Листочки цельнокрайние, обратно-яйцевидные с клиновидным основанием, на верхушке округлые или выемчатые, с коротким шипиком. Общий черешок листа заканчивается шиловидным остроконечием, которого нет у листьев проростка и однолетнего сеянца.

В 3-летнем возрасте часто наблюдается отмирание верхушки главного побега; моноподиальный рост сменяется симподиальным. В дальнейшем симподиальное нарастание оказывается неустойчивым и чередуется с моноподиальным. У 3—4-летних сеянцев наряду с продолжающимся надземным ветвлением главной оси (преимущественно в ее верхней части) начинают раскрываться спящие почки семедолей и первых надсемедольных узлов (рис. 1, Е). Из них развиваются восходящие ростовые побеги, базальная горизонтальная часть которых утолщается, постепенно погружается в почву, образуя подземную скелетную основу формирующегося куста. Первые боковые скелетные оси отклоняются на небольшое расстояние от главной оси и в тот же год пробиваются сквозь почву, вырастая в удлиненные ассимилирующие побеги. Приподнимающиеся боковые побеги, имеющие подземные корневищные части, развившиеся из спящих почек в основании главной оси 4-летнего сеянца, дают начало первичному кусту, формирование которого у дерезы идет по типу геоксильного кустарника.

Первичный куст из года в год разрастается. У 10-летних растений число боковых осей возобновления может быть 7—10 и более (рис. 3). Они развиваются из спящих почек как базальной части главной оси сеянца, которая постепенно погружается в почву на глубину 5—8 см, так и из почек в основании функционирующих боковых побегов возобновления. Размер корневищной плагиотропной части боковых осей с возрастом растения увеличивается. У 10-летних кустов длина корневищных участков осей возобновления составляет 70—90 см. Основная масса корневищ располагается в поверхностном слое почвы на глубине до 10 см. Горизонтальные корневища первое время (от одного до нескольких лет) растут моноподиально; затем верхушки их пробиваются на поверхность почвы, давая начало надземному побегу, а нарастание корневищ продолжается симподиально, из боковых почек. Корневища обильно ветвятся и легко окореняются. В пазухах их чешуевидных листьев обычно формируются одиночные почки (рис. 4, А), реже — расположенные группами. Придаточные корни развиваются в большом числе в узлах непосредственно под почкой или сбоку от нее. Кущение сопровождается разрастанием корневой системы растения. Она усиливается придаточными корнями, развившимися на корневищах.

По мере образования побегов возобновления прирост главной оси несколько снижается. Высота 10-летнего куста не превышает 1,2 м. Главная ось хорошо распознается по большей толщине базальной части; верхушка ее теряется среди осей возобновления, многие из которых уже достигли той же высоты. Иногда куст имеет не один, а два-три более или менее одинаковых стволика, превосходящих по толщине боковые ветви; это связано с ранним ветвлением главного побега, нередко — еще проростка (рис. 1, В).

Надземная часть сформированного куста дерезы представлена разветвленной ортотропной главной осью сеянца и боковыми скелетными

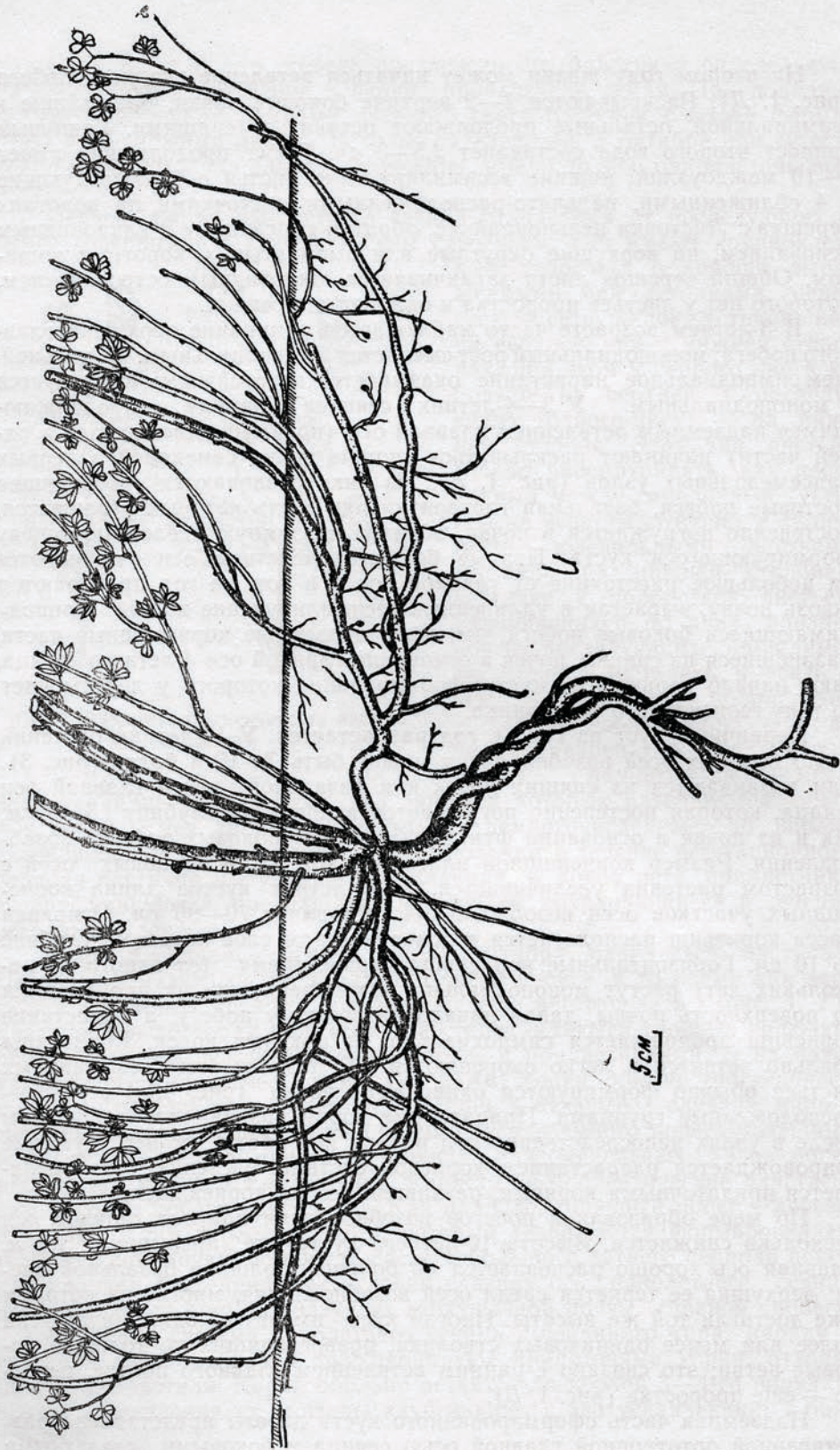


Рис. 3. 10-летний куст *Saragana frutex*

ветвями — восходящими осями возобновления. По выходе из почвы они развиваются подобно главной оси, как удлинненные побеги, несущие на годичных приростах ассимилирующие листья, а со второго года — многочисленные боковые укороченные розеточные побеги. Ростовые побеги тонкие, ребристые. Вдоль междоузлия протягивается 5 ребер,

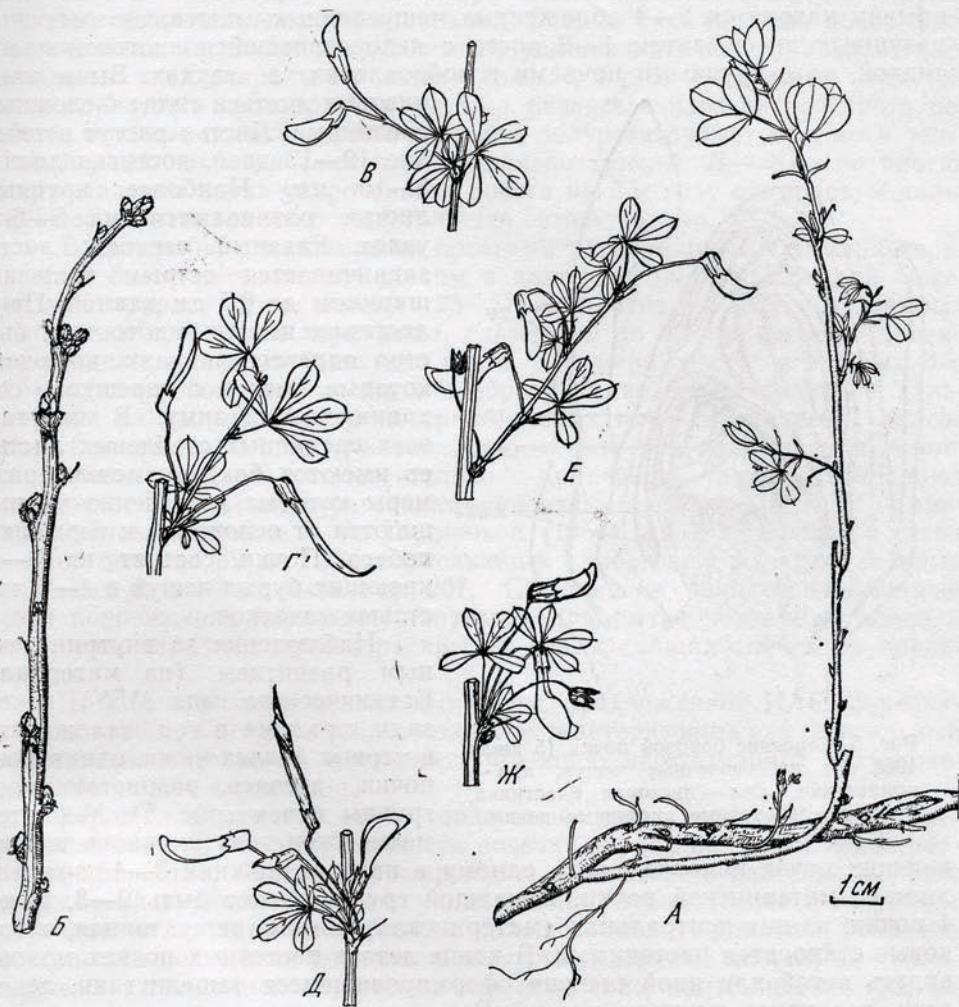


Рис. 4. Побеги дерезы. А — отрезок горизонтального корневища с почками, побегами и придаточными корнями (июль); Б — удлинненный двухлетний побег с группами разветвленных почек; В — Ж — боковые побеги: В — однолетний розеточный, Г — однолетний полурозеточный, Д — двухлетний розеточный, Е — трехлетний моноподиально нарастающий полурозеточный и Ж — то же, розеточный

вблизи узла число их увеличивается до 7. Ребра образованы механическими обкладками листовых следов, которые по 3 отходят от основания каждого листа, в месте прикрепления его в узле, и продолжают вдоль побега на протяжении 1—3 междоузлий (рис. 4, Б). Средний склеренхимный тяж проходит два междоузлия и в начале третьего присоединяется к боковому тяжу нижележащего (3-го) листа; боковые тяжи уже в первом междоузлии соединяются с центральным или боковым

тяжем соседних листьев и в виде синтетических пучков спускаются вниз по стеблю на протяжении 1—2 междоузлий.

Годичный побег имеет 7—13 междоузлий, линейные размеры которых неодинаковы. У основания и близ верхушки междоузлия короткие. 3—5-е междоузлия самые вытянутые. В пределах годичного прироста развиваются листья низовой и срединной формации. В основании обычно находятся 2—4 сближенных чешуевидных листа, не имеющих пазушных почек, затем 1—2 листа с недоразвившейся листовой пластинкой, но с крупными почками возобновления в пазухах. Выше этих

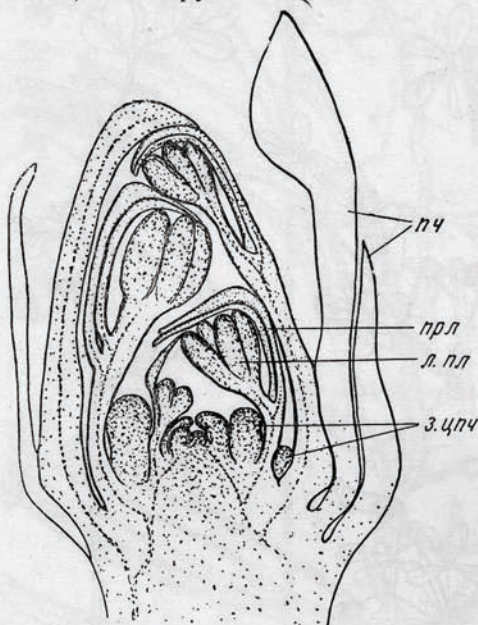


Рис. 5. Строение боковой почки (5 июля 1968 г.): *пч* — почечные чешуи, *прл* — прилистники, *л. пл* — листовая пластинка, *з.цпч* — зачаточные цветочные почки

низовых листьев сидят 4-сложные срединные. Листья растут в течение 12—17 дней, достигая длины 8—10 мм. Наиболее крупные листья развиваются на 5—6-м узлах. Главный черешок листа заканчивается острым колючим шипиком до 0,5 см длиной. Прилистники имеют вид тонких, быстро одревесневающих колючек, которые вместе с черешком сохраняются на зиму. В пазухах всех срединных стеблевых листьев имеются боковые почки, размеры которых постепенно уменьшаются от основания к верхушке побега. Почки состоят из 3—4 крошащих бурых чешуй и 4—8 листовых зачатков.

Наблюдения за внутривнутрипочечным развитием (на материале Ботанического сада МГУ) показали, что уже в год заложения, в первых числах июня, одиночные почки, ветвясь, разрастаются в группы почек (рис. 5). Меристематические зачатки вновь возникающих почек появляются по одному в пазухах нижних 3—4-сложных листьев материнской почки. В каждой группе может быть 2—3, реже 4 почки, из них центральная (материнская) обычно вегетативная, а боковые становятся цветочными. В конце лета в цветочных почках можно видеть в той или иной степени сформировавшиеся чашелистики, лепестки, два круга тычинок, пестик. Реже встречаются одиночные цветочные или вегетативные почки. Таким образом, в течение лета и осени побег будущего года у дерезы оказывается сформированным внутри почки возобновления, что обуславливает быстрое развитие его весной до наступления засушливого периода.

Почки трогаются в рост в апреле. В верхних частях удлиненного побега ($\frac{2}{3}$ его) в пазухах колючек образуются укороченные (3—4,5 мм длины) розеточные побеги с пучком ассимилирующих листьев и с 1—3 цветками (рис. 4, В). Цветки, как правило, одиночные, пазушные, на хорошо развитых цветоножках, имеющих сочленение и два прицветника. Некоторые почки возобновления, обычно в основании побега, на втором году не раскрываются, другие — соседние с терминальной — образуют удлиненные ростовые побеги. Во время цветения или по его окончании укороченный побег может продолжить свой рост, при этом

Почки трогаются в рост в апреле. В верхних частях удлиненного побега ($\frac{2}{3}$ его) в пазухах колючек образуются укороченные (3—4,5 мм длины) розеточные побеги с пучком ассимилирующих листьев и с 1—3 цветками (рис. 4, В). Цветки, как правило, одиночные, пазушные, на хорошо развитых цветоножках, имеющих сочленение и два прицветника. Некоторые почки возобновления, обычно в основании побега, на втором году не раскрываются, другие — соседние с терминальной — образуют удлиненные ростовые побеги. Во время цветения или по его окончании укороченный побег может продолжить свой рост, при этом

нередко вслед за укороченными развиваются удлиненные междуузлия (рис. 4, Г). Почки, закладывающиеся в пазухах листьев новых укороченных и удлиненных боковых побегов, ветвясь, становятся двойными или тройными.

Из-за недоразвития междуузлий и скученности листьев боковые ветвящиеся почки однолетних укороченных побегов (одна-две) оказываются сближенными с терминальной. Осенью такая группа почек, расположенная на одном узле 2-летнего удлиненного побега, создает впечатление «коллатеральных почек» (рис. 4, Б). В следующем году из них образуется своеобразная система разветвленного укороченного побега. Боковые побеги (розеточные или полурозеточные) обычно в течение первых лет нарастают моноподиально (рис. 4, Д—Ж), но иногда терминальная почка укороченного побега на 2-м году отмирает, и дальнейшее нарастание его осуществляется симподиально.

В сравнении с надземными побегами корневища дерезы характеризуются более интенсивным ростом в длину и толщину. Средний ежегодный прирост их составляет 25—30 см против 6—7 см у надземных побегов. Многолетние корневища, диаметром до 1,8 см, выходят далеко за пределы кроны материнского куста. По мере роста в верхнем 5—15-сантиметровом слое почвы они образуют надземные побеги, в дальнейшем разрастающиеся в дочерние кусты или остающиеся долгое время связанными с материнским кустом, или при повреждении корневищ развивающиеся самостоятельно. Корневища дерезы обладают исключительно высокой регенеративной способностью. По А. М. Семеновой-Тяньшанской и А. А. Горшковой (1951), на 1 м² целинной степи может быть от 62 до 150 корневищных побегов, а на распаханых участках на 1 м² их бывает до 207. Скашивание побегов и механическое повреждение корневищ, например, при рытье подземных ходов и нор сурками, стимулируют раскрытие новых спящих почек на корневищах.

По классификации жизненных форм, предложенной И. Г. Серебряковым (1962), *Caragana frutex* можно охарактеризовать как геоксилный вегетивно-подвижный кустарник. Функцию вегетативного размножения выполняют корневища.

Хорошая всхожесть семян, подземное прорастание, относительно высокая степень сформированности почечки зародыша, интенсивное развитие проростка, быстрое формирование в онтогенезе растения мощной стержневой корневой системы, уходящей на глубину более 3 м, раннее образование придаточных корней и большого числа длинных, усиленно ветвящихся подземных корневищ, колючие надземные побеги, их мелколистность, энергичное внутрипочечное ветвление, приземные и скрытые в почве спящие почки, формирующие оси возобновления, усиленное вегетативное размножение — таковы морфологические черты приспособления *Caragana frutex* к засушливым условиям обитания.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильченко И. Т. 1960. Вскоды деревьев и кустарников. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Высоцкий Г. Н. 1915. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. «Тр. по прикладной ботанике», 8, № 10—11, 1113—1443.
- Высоцкий Г. Н. 1922—1923. О перспективах нашего степного полеводства и скотоводства. «Тр. по прикладной ботанике и селекции», 13, № 3, 3—20.
- Инчина В. С., Турдукулова Р. М. 1966. К вопросу об анатомическом строении листьев караган Иссык-Кульской котловины. «Межвузовск. сб. трудов биологических кафедр Киргизского ун-та», сер. ботаники. Фрунзе, Изд-во Мектеп, стр. 59—65.

- Козлечков Г. 1963. История исследования киргизских видов рода карагана. «Уч. зап. биол. ф-та Киргизск. ун-та», вып. 9, стр. 42—44.
- Комаров В. Л. 1909. Введение к флорам Китая и Монголии. Монография рода *Caragana*. «Тр. СПб. ботанич. сада», 29, вып. 2, 179—399.
- Кондратьева-Мельвиль Е. А. 1961. Закономерности развития структуры проростка и ювенильного растения желтой акации. «Ботанический журнал», 46, № 11, 1602—1615.
- Лысова Н. В. 1967. Экология *Caragana jubata* (Pall.) Poir. в Центральном Тянь-Шане. «Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР», вып. 64, стр. 64—67.
- Сафронова И. Н. 1965. О распространении и экологии *Caragana borgardiana* (Fisch. et Mey) Rojark. «Ботанический журнал», 50, № 8, 1126—1130.
- Семенова-Тяньшанская А. М., Горшкова А. А. 1951. *Caragana frutex* Koch (дереза) как засоритель степных пастбищ. «Ботанический журнал», 36, № 5, 534—541.
- Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М., «Высшая школа».
- Талиев В. И. 1907. К сведению о растительности Старобельского уезда Харьковской губернии. «Изв. СПб. ботанич. сада», 7, вып. 3, 101—112.
- Флора СССР, т. XI. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945.
- Шенников А. П. 1950. Экология растений. М., «Советская наука».
- Шиманюк А. П. 1964. Биология древесных и кустарниковых пород СССР. М., «Просвещение».

Поступила в редакцию
5.5 1969 г.

Кафедра
высших растений