

**Л.В. Купрюшина**

## **ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ПАРЦИАЛЬНОГО КУСТА *CARAGANA SCYTHICA* (КОМ.) POJARK. (FABACEAE)**

*Caragana scythica*, метамерный элемент побегового тела растения, материнский моноподиальный побег закрепления, парциальный куст, облигатнокорневищный вид

Карагана скифская (*Caragana scythica* (Ком.) Pojark.) в современной системе рода *Caragana* Lam. относится к ряду *Grandiflorae* Pojark. секции *Frutescentes* (Ком.) Sanch. Типом ряда является *C. grandiflora* (Bieb.) DC. Всего ряд включает 4 вида (*C. balchaschensis* Pojark., *C. grandiflora*, *C. kirghisorum* Pojark., *C. scythica*), распространенных в Южной Европе, на Кавказе, в северном Иране, Малой и Средней Азии и Казахстане [10].

В Восточной Европе ареал вида охватывает южную часть Причерноморского, западную часть Нижне-Донского и Молдавский ботанико-географические районы. *C. scythica* входит в причерноморскую группу эндемиков, которая определяет специфику флоры Северного Приазовья [5], как «уязвимый» вид внесена в Европейский красный список и Красную книгу Украины [4, 13].

Караганаскифская – слабоколючий, густооблиственный кустарничек, произрастающий на степных склонах, в степях на скелетных почвах, которые сформировались на выходах каменистых пород, преимущественно известняков, иногда на черноземах и каштановых почвах, сформированных на карбонатных лессах и каменистых породах [1, 8]. По приуроченности к эдафотопам, богатым карбонатами кальция, вид может быть отнесен к группе умеренных кальцефилов.

Кустарнички – многолетние деревянистые растения с рано отмирающей главной осью. Во взрослом состоянии они представляют систему последовательно сменяющихся и ветвящихся боковых скелетных осей (или парциальных кустов), возникающих из спящих почек базальной части материнской оси. Цикл развития побега, который формируется из спящей почки вслед за старением, уничтожением или другими неблагоприятными изменениями в жизни материнской оси, является основной единицей морфогенеза кустарничка, его основным жизненным циклом [11, 12]. В связи с этим изучение особенностей развития парциального куста является обязательным для характеристики биоморфы такого типа.

Цель исследований – выявить закономерности строения и развития парциального куста *C. scythica*. Методической базой биоморфологического анализа являлась разработанная Л.Е. Гатцук [2, 3] многоступенчатая система метамерных элементов побегового тела геммаксилярных растений, которая построена на принципах метамерности и соподчиненности элементов структуры растительного организма и отражает иерархическую цепочку его реальных структурно-биологических единиц онтогенетического развития.

Исследования проводили в 2004 – 2006 гг. в 17 локалитетах на юго-востоке Украины в Донецкой области (Амвросиевский р-н, с. Благодатное, урочище Синяя гора; Амвросиевское лесничество, ботанический памятник природы государственного значения «Балка Горькая»; Артемовский р-н, с. Иванград; Константиновский р-н, с. Александро-Калиново, локалитеты I, II; Макеевский горсовет, п. Грузско-Ломовка, I, II; Старобешевский р-н, с. Воз-

несенка; урочище Зор–Тау; с. Новоекатериновка; с. Васильевка, заповедное урочище «Гречкино – 2»; с. Раздольное, I – III; Тельмановский р-н, с. Чермалик; Новоазовский р-н, отделение «Хомутовская степь» Украинского степного природного заповедника; окрестности г. Мариуполь, с. Сартана) с минимальным изъятием из популяций участков побегового тела особей (не более 8 – 10 экземпляров) [9].

Изучение метамерных элементов структуры побегового тела *C. scythica* в полевых условиях проводили путем наблюдений, сопоставлений, промеров, количественного учета надземных и подземных органов растения на пробных площадках, заложенных на участках фитоценозов. При этом осуществляли горизонтальное раскапывание по ходу корневищ на глубину 10 – 15 см с последующим засыпанием и выкопку отдельных парциальных побегов и парциальных кустов с участками корневищ для дальнейшей камеральной обработки [14]. В нее входило определение возраста корневищ путем подсчета годичных колец на поперечном срезе у основания парциального куста или побега, а также остатков парциальных побегов и получение оригинальных документальных данных в виде рисунков изучаемых объектов. Рисунки для статьи выполнены автором.

На основании анализа полученных результатов мы установили, что в возрасте 20 – 25 лет у особи *C. scythica* семенного происхождения из спящих почек ксилоподиальной части первичного куста начинают развиваться гипогеогенные, плагиотропные, деревянистые корневища с удлинненными междуузлиями и ичешуевидными листьями (по терминологии Л. Е. Гатцук [3] – длиннокорневищноудлинненные). Чаще они образуются под короткими, направленными косо вверх, корневищами первичного куста (сведения о структуре первичного куста *C. scythica* были представлены ранее [6]).

Активный рост корневищ *C. scythica* в естественных условиях мы наблюдали в мае – начале июня. В первый вегетационный период подземные удлинненные корневища желтовато-белого цвета, гибкие, с хорошо заметными чешуевидными листьями; длина междуузлий составляет 10 – 12 мм, диаметр – около 1,5 мм. В течение последующих одного-двух вегетационных периодов корневища покрываются перидермой, которая со временем приобретает темно-коричневый цвет, постепенно приподнимается и отслаивается небольшими участками. Корневища сохраняют свою жизнеспособность при частичном выходе на поверхность, например, при смыве почвы.

Подземное удлинненное корневище *C. scythica* является структурным элементом побегового тела растения, который возникает геогенно и представляет собой материнский моноподиальный побег закрепления.

Удлинненное корневище *C. scythica*, по нашим наблюдениям, растет в горизонтальном направлении 3 – 5 лет, достигая длины 20 – 45 см. Затем его верхушка переходит к ортотропному росту и дает начало ассимилирующему парциальному побегу, который развивается по тем же закономерностям, что и другие побеги (первичный, возобновления, замещения), но обладает признаками мощных побегов – более длинными междуузлиями и большими годичными приростами.

Парциальный побег в результате бокового ветвления образует надземные скелетные побеги, которые в совокупности составляют систему моноподиальных побегов оси закрепления. Структурно-морфологической единицей скелетного побега является годичный побег, который образуется за весенний цикл роста и слагается удлинненными междуузлиями с ассимилирующими листьями. Длина метамеров от базального до апикального изменяется по одновершинной кривой, что указывает на цикличность роста. В узлах метамеров пазушные почки располагаются бисериально. Годичный побег *C. scythica* нарастает акросимподиально, не ветвится и представляет собой элементарный побег. В редких случаях наблюдается его силлептическое ветвление.

Один или несколько последовательно возникших годичных побегов формируют моноподиальный побег – побег одного порядка ветвления. Боковые побеги возрастающих порядков могут развиваться из пазушных почек базальных, срединных и верхушечных метамеров материнского побега. Моноподиальные побеги караганы скифской – многолетние. В формировании скелетной основы кустарничка обычно участвуют боковые побеги срединной и верхушечной части материнской оси. Боковые побеги отходят от материнской оси приблизительно под углом 45°, создавая компактную форму. Все скелетные побеги *C. scythica* развиваются как вегетативно-генеративные. Цветки образуются в пазухах листьев срединных и верхушечных метамеров побегов. Жизненный цикл моноподиального побега *C. scythica*, в среднем, длится 5 – 7 лет; ветви высших порядков отмирают быстрее.

Кущение парциального побега начинается несколько раньше, чем первичного, возникающего из почки зародыша: как правило, на 3 – 4 год жизни верхушка парциального побега засыхает и сламывается, а в базальной подземной или приземной части трогаются в рост одна или сразу несколько спящих пазушных почек, давая начало побегам возобновления. Кущение побегов возобновления протекает с такими закономерностями. Из спящих пазушных почек подземных базальных частей побегов возобновления вначале образуются несколько поколений ортотропных побегов замещения, причем первое поколение их часть времени сосуществует с «материнским» побегом, последующие – изолированы с ним во времени. Затем начинают развиваться побеги, имеющие короткую подземную корневищную плагиотропную (до 7 см длиной) и надземную ортотропную части. По нашим наблюдениям, плагиотропная часть побегов развивается в течение двух вегетационных периодов: участок первого года слагается междоузлиями длиной 2,5 – 3 мм и к началу второго вегетационного периода уже покрыт достаточно толстым слоем пробки (диаметр корневища около 3,0 – 3,8 мм), следующий участок состоит из удлинённых междоузлий (10 – 12 мм длиной с диаметром 1,5 мм), его верхушка дает начало ортотропному ассимилирующему побегу. Плагиотропные части побегов замещения развиваются в направлении роста удлинённого корневища (материнского побега закрепления) и функционально его продолжают. Количество надземных скелетных осей, развившихся на базе парциального побега, по нашим подсчетам, может достигать 20 – 30 штук (рис. 1. А).

Из спящих пазушных почек участка удлинённого корневища, предшествующего первому парциальному побегу, обычно на расстоянии не менее 3 – 5 см от него также развиваются сначала один или несколько ортотропных парциальных побегов по тем же закономерностям, что и первый. Далее с течением времени растение стремится максимально реализовать «запас» спящих почек корневища. Таким образом, побег закрепления *C. scythica* сначала «захватывает» территорию, а затем ее «заполняет».

Удлинённые корневища *C. scythica* способны многократно симподиально ветвиться. Как правило, боковые ответвления образуются вблизи парциальных побегов в срединной части корневища и отходят от материнского под углом, близким к 90°. Разветвления корневищ располагаются в почве этажированно, на разных уровнях, заполняя доступные пространства в каменистом субстрате. Дальнейшее развитие боковых ответвлений корневища протекает с теми же правильностями, что и материнского. Ортотропные парциальные побеги развиваются на его участках, близких к поверхности почвы (рис. 1. Б).

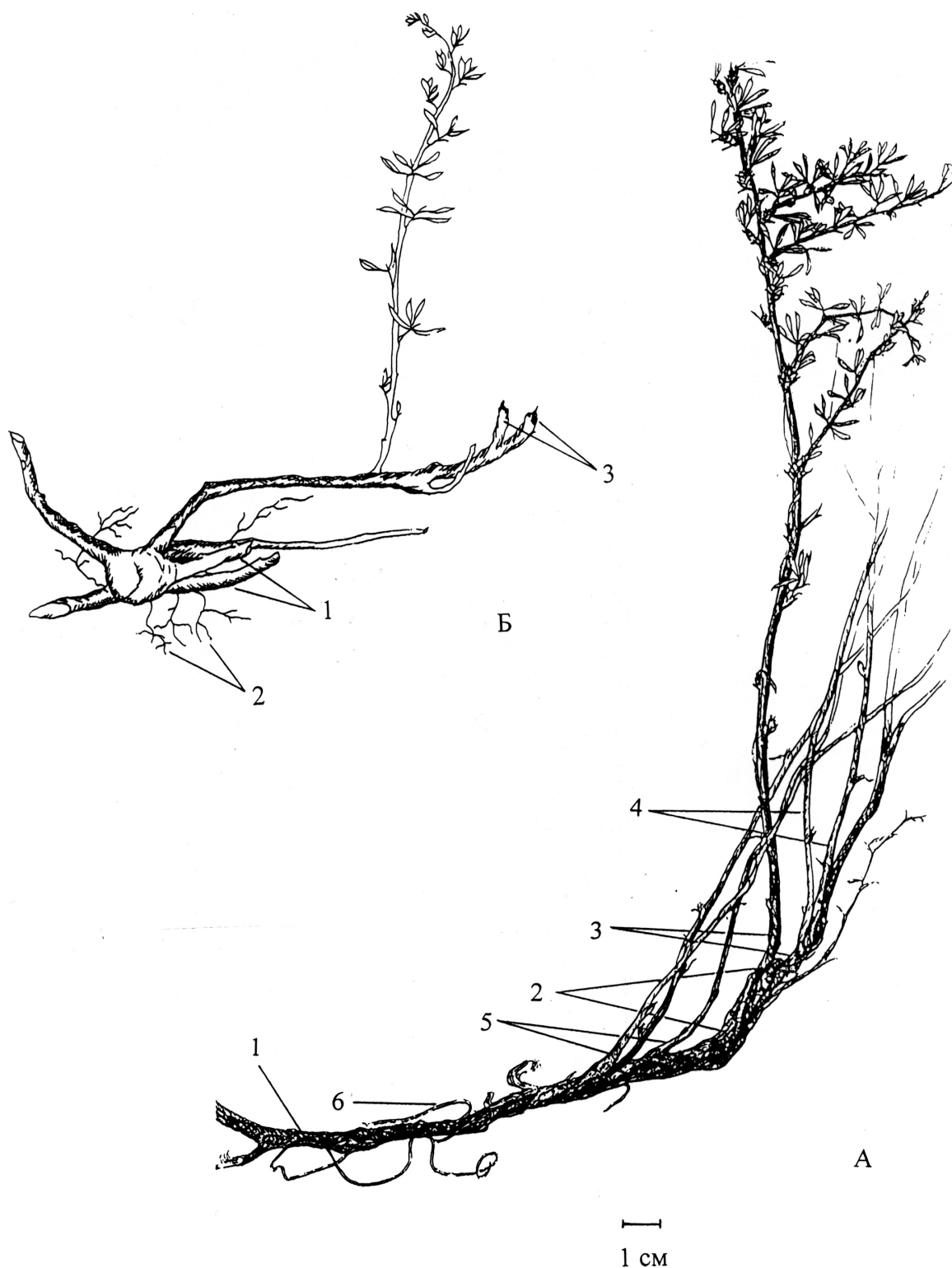


Рис. 1. А. Строение частичного куста *Caragana scythica* (Ком.) Pojark (возраст частичного куста 8 – 12 лет):  
 1) удлиненное гипогоеенное плагиотропное корневище; 2) базальная часть первого частичного побега; 3) частичные побеги возобновления; 4) частичные побеги замещения; 5) частичные побеги, возникшие вблизи частичного куста из пазушных почек корневища; 6) придаточные корни, развившиеся в узлах корневища.  
 Б. Ветвление корневища *Caragana scythica* (Ком.) Pojark.:  
 1) боковые ответвления корневища, образующие «коммуникационный» узел; 2) придаточная корневая система; 3) следы повреждения корневища при пожаре.

Ветвящиеся придаточные корни развиваются в основании базальных подземных частей парциального побега и побегов возобновления и замещения, а также в узлах корневища. Их диаметр у основания составляет 0,2 – 2,0 мм, поверхность защищена перидермой.

Вследствие образования придаточной корневой системы каждая скелетная ось получает возможность автономного существования, что предполагает отделение от материнского организма. Тем не менее, наши данные исследования развития корневищ *C. scythica* могут подтвердить только факт их травматического разрушения, вызванного пожаром или механическим повреждением, то есть внешними агентами. Скорее всего, нормальная партикуляция (в понимании Р. Е. Левиной [7]) с закономерным обособлением укоренившихся парциальных побегов или кустов для особей *C. scythica* не свойственна. По нашим наблюдениям, в популяциях *C. scythica* огромные локусы может занимать одна особь, представленная сотнями вегетативных побегов, связанных корневищами. В этих случаях стабильность ее существования обеспечивается тонкой регулировкой приспособления отдельных «частей» особи к условиям конкретных микроэкозотопов, которая осуществляется, с одной стороны, с помощью способности ее к соматической изменчивости, с другой стороны, благодаря корневищам, которые выполняют функцию поддержания «гомеостаза» особи.

Образование из спящих почек гипогеогенных, плагиотропных, деревянистых корневищ с удлинёнными междуузлиями и чешуевидными листьями происходит облигатно в онтогенезе особи *C. scythica* в естественных условиях произрастания. Это подтверждают результаты сравнительного изучения парциальных побегов и кустов, взятых из разных условий местообитаний, которые отличаются рельефом и почвами: с почв с ненарушенным сложением на равнинных участках и пологих склонах (Хомутовская степь, Гречкино – 2), с почв участков, подвергающихся выпасу (с. Иванград, с. Новоекатериновка), со склонов оврагов и невысоких гор (Синяя гора, Зор-Тау, с. Раздольное).

Таким образом, анализируя эпиморфологические закономерности формирования парциального куста *C. scythica* мы выделили этапы его развития, характеризующие качественные изменения в его строении: а) развитие удлинённого плагиотропного корневища из спящей почки ксилоподиальной части первичного куста – материнского моноподиального побега закрепления; б) возникновение ортотропного парциального побега из спящей пазушной почки корневища, развитие придаточной корневой системы; в) кущение парциального побега с возникновением побегов возобновления – формирование первоначального куста; г) кущение побега возобновления с возникновением побегов замещения – формирование куста замещения. Совокупность первоначального куста и кустов замещения, возникших на базе системы моноподиальных побегов оси закрепления *C. scythica*, представляет собой парциальный куст.

В целом, для побегового тела *C. scythica* характерна дифференциация осевых образований на плагио- и ортотропные оси: первые выполняют функцию вегетативной подвижности, вторые – ассимиляционного и репродуктивного аппарата.

1. Вісюліна О. Н. Рід Карагана – *Caragana* Lam. // Флора УРСР: В 12-ти т. – К.: Вид-во АН УРСР, 1954. – 6. – С. 443 – 447.
2. Гатцук Л. Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд-ние биол. – 1974. – 79, вып. 1. – С. 100 – 112.
3. Гатцук Л. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Там же. – 1974. – 79, вып. 3. – С. 84 – 100.

4. *Европейский* Красный список животных и растений, находящихся под угрозой исчезновения во всемирном масштабе. – Нью-Йорк, 1992. – 167 с.
5. *Краснова А. М.* Причорноморський ендемізм у флорі Північного Приазов'я. I. Вузкі причорноморські групи // Укр. ботан. журн. – 1974. – 31, № 4. – С. 472 – 476.
6. *Купрюшина Л. В.* Структура первичного куста *Caragana scythica* (Kom.) Pojark. (Fabaceae) // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Матер. Четвертой Междунар. науч. конф. – СПб.: Б. и., 2007. – С. 471 – 473.
7. *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений. – М.: Наука, 1981. – 91 с.
8. *Пояркова А. И.* Род Карагана *Caragana* Lam. // Флора СССР: В 30-ти т. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945. – 11. – С. 327 – 328.
9. *Программа* и методика наблюдений за ценопопуляциями видов Красной книги СССР. – М.: Наука, 1986. – 33 с.
10. *Санчир Ч.* Система рода *Caragana* Lam. (Fabaceae) // Новости систематики высших растений. – СПб.: Изд-во Санктпетербургской государственной химико-фармацевтической академии, 2000. – 32. – С. 76 – 90.
11. *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высш. школа, 1962. – 378 с.
12. *Хохряков А. П.* Закономерности эволюции растений. – Новосибирск: Наука, 1975. – 202 с.
13. *Червона* книга України: Рослинний світ. – К.: УЕ, 1996. – 606 с.
14. *Шальт М. С.* Вегетативное размножение и возобновление высших растений и методы его изучения // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 2. – С. 163 – 205.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 25.05.2007

УДК 581.4:581.14:582.734.4(477)

#### ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ПАРЦИАЛЬНОГО КУСТА *CARAGANA SCYTHICA* (KOM.) POJARK. (FABACEAE)

Л.В. Купрюшина

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Описан ход развития структурного элемента побеговой сферы особи *Caragana scythica*, который возникает геогенно и представляет собой материнский моноподиальный побег закрепления вместе с совокупностью надземных побегов, связанных с ним. Дана характеристика корневища как специализированного подземного органа: его строения, характера «сочленения» последовательно возникающих элементов, положения в пространстве и функций. Установлено, что *C. scythica* – облигатнокорневищный вид. Изучение строения парциального куста *C. scythica* показало, что он является совокупностью первоначального куста и куста замещения, образованных на основе системы моноподиальных побегов оси закрепления. В развитии парциального куста выделены четыре этапа, соответствующие качественным эпиморфологическим изменениям его структуры.

UDC 581.4:581.14:582.73.4(477)

#### REGULARITIES OF STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF *CARAGANA SCYTHICA* (KOM.) POJARK. (FABACEAE) PARTIAL BUSH.

L.V. Kupryushina

Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. of Sci. of Ukraine

The course of structural element development of *Caragana scythica* individual shoot sphere is described. It appears underground and it is a parent monopodial fixation shoot along with overground shoots bound up with it. Rhizome is characterised as a specialized underground organ (its structure, coarticulation, space position, and functions are given). *C. scythica* is revealed to be an obligate-and-rhizomatous species. Study of *C. scythica* parcial shrub structure showed it to be an aggregate of the original shrub and replacing shrub which are appeared on the base of system of anchoring axis monopodial shoot. Four stages are revealed in parcial shrub development. They correspond to the quality epimorphological changes of its structure.