

11726

9 89-5
1324-2

МОСКОВСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
имени В. И. ЛЕНИНА

Специализированный совет К 113.08.13

На правах рукописи

УДК 581:581.44:582.6/.9

КОМАРОВА Тамара Алексеевна

ВНУТРИПОЧЕЧНОЕ И ВНЕПОЧЕЧНОЕ РАЗВИТИЕ
ПОБЕГА КАК ЕДИНЫЙ ПРОЦЕСС

03.00.05 — ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 1989



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Моноподильный /одноосный/ побег — структурный элемент и единица роста побеговой системы растений. Побег в процессе развития проходит две фазы: внутрипочечную /эмбриональную/ и внепочечную /постэмбриональную/. Характерная черта внутрипочечной фазы — заложение метамеров, внепочечной — их развертывание, рост побега. В большинстве случаев почка существует в течение всей внепочечной фазы /до прекращения деятельности апикальной меристемы/ на верхушке растущего побега. Цикл развития моноподильного побега складывается из последовательных почечных состояний и внепочечных процессов.

Некоторые вопросы внутрипочечного роста побегов рассматривались в работах по изучению ритма сезонного развития растений в ценозах разных ботанико-географических зон СССР, проводившихся под руководством И.Г.Серябрякова. В настоящее время закономерности внутрипочечного развития исследуют в нескольких направлениях: эволюционном, онтогенетическом, генетико-биохимическом.

Однако закономерности внутрипочечного роста побегов растений, особенно травянистых, еще недостаточно изучены. Как изменяется сама почка, её ёмкость и структура по мере увеличения возраста моноподильного побега, от начала до конца деятельности его апикальной меристемы, совсем не изучено, а темпы заложения листовых зачатков в динамике, соотношение периодов активного роста, формообразования и покоя, корреляции между частями отдельного побега и системы побегов в составе парциального куста, между надземной и подземной сферами, связь ритмически протекающих процессов онтогенеза со структурой взрослого побега рассматривались только у немногих видов растений и неполно. Выше изложенное свидетельствует об актуальности вопросов, связанных с изучением внутрипочечного и внепочечного развития побегов травянистых многолетников.

Объекты работы. При выборе объектов исследования исходили из того, чтобы модельные многолетние травянистые растения имели разнообразие контрастные типы почек и побегов. Предполагалось выявить общие черты и существенные различия в ходе их онтогенеза. Изучались растения с открытыми и закрытыми почками, с побегами, различными по длительности цикла развития /моноциклическими, дициклическими, полициклическими/ и по длине метамеров, функции и строению их листьев /удлиненными полурозеточными, столонно-полурозеточными, розеточными/. По характеру побегообразования рассматриваемые растения относятся к трем из четырех основных моделей побегообра-

Работа выполнена в Московском ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени государственном педагогическом институте им. В. И. Ленина.

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор Т. И. СЕРЕБРЯКОВА

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Р. А. КАРПИСОНОВА

кандидат биологических наук Г. М. ДЕНИСОВА

Ведущее учреждение — Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР.

Защита состоится «.....» 1989 г. в 16 часов на заседании специализированного совета К 113.08.13 по присуждению ученой степени кандидата наук в Московском ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени государственном педагогическом институте имени В. И. Ленина по адресу: Москва, 129243, ул. Кибальчича, 6, корп. 5, ауд. 304.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке МГПИ имени В. И. Ленина (ул. М. Пироговская, 1. МГПИ имени В. И. Ленина).

Автореферат разослан «.....» 1989 года.

Ученый секретарь специализированного совета

С. А. ЕЖОВА

зования, выделенных Т.И.Серебряковой /1977, 1981/ для многолетних трав. Жизненные формы избранных видов тоже различные: прямостоячие и ползучие, с разными типами корневищ и положением почек возобновления. Поэтому исследовали: *Ajuga reptans* L., *Geranium sylvaticum* L., *Hieracium umbellatum* L., *Mercurialis perennis* L., *Stellaria holostea* L., *Plantago major* L.

Цели и задачи исследования. Цель познания во взаимосвязи внутрипочечного и внепочечного развития моноподиальных побегов генеративных особей травянистых многолетников /от возникновения конуса нарастания до завершения деятельности верхушечной меристемы/.

После этого побег не обязательно весь и сразу отмирает — остается зона возобновления, наступает фаза его вторичной деятельности /Серебрякова, 1961, 1971/, которая может быть довольно продолжительной.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- 1/ сравнить онтогенез побегов у растений с различными моделями побегообразования, разнообразными типами почек и побегов;
- 2/ выявить в онтогенезе побегов фазы, их продолжительность; емкость и структуру почек им соответствующих почек;
- 3/ исследовать ритм развития побегов, соотношение периодов онтогенеза, роста и покоя; квантированность формообразовательных и ростовых процессов; темпы заложения и разворачивания листовых зачатков в течение вегетационного периода;
- 4/ установить корреляции между закладывающимися и растущими частями побега и в побеговых системах изученных объектов;
- 5/ уточнить и детализировать классификацию почек, предложенную Т.И.Серебряковой /1983/ по отношению к жизненному циклу моноподиального побега.

Научная новизна работы. Подробно изучено внутрипочечное и внепочечное развитие побегов — от возникновения конуса нарастания до завершения деятельности верхушечной меристемы — 6 видов травянистых многолетников. Для этих видов впервые выделены фазы развития побегов, их продолжительность и этапность, емкость и структура им соответствующих почек. Выявлена связь этих признаков с типом побега, принадлежностью растения к той или иной модели побегообразования. Показано, что для онтогенеза моноподиального побега всех исследованных растений характерен строгий ритм, регулируемый преимущественно коррелятивными отношениями между растущими и закладывающимися частями побега и в системе побегов парциального куста.

Предложено различать несколько категорий терминальной почки по мере увеличения возраста одноосного побега. Для внутрипочечного и внепочечного развития побегов рассмотренных трав выявлена скоррелированность ряда признаков /между продолжительностью фаз онтогенеза, величиной емкости почек и структурой, числом метамеров всего побега и отдельных его зон/. У изученных растений выявлено несколько типов зимующих почек, различающихся по тому, какая часть пророста будущего года в них заложена, в связи с этим предложено дополнить классификацию растений И.Г.Серебрякова по степени сформированности побега будущего года в зимующих почках возобновления. Найдены новые подтверждения квантированности формообразовательных и ростовых процессов в онтогенезе побегов травянистых многолетников. Уточнены некоторые биоморфологические признаки исследованных растений.

Теоретическая и практическая ценность работы. Результаты сравнительно-морфологического исследования почек и побегов трав с различными типами организации побеговых систем могут быть использованы при разработке общетеоретических основ экологической и эволюционной морфологии растений, учения о морфогенезе. Объекты изучения — распространенные виды, играющие значительную роль в естественных ценозах, и характеристики онтогенезов побегов этих растений важны для оценки их поведения как компонентов соответствующих фитоценозов при популяционном анализе, для изучения возобновления сообщества. Фактические данные об особенностях формирования почек, сезонном ритме развития рассмотренных травянистых многолетников интересны для составления региональной "Биологической флоры". Полученные материалы могут быть полезными и для организации рационального использования и охраны исследованных дикорастущих растений, так как некоторые из них применяются в народной и официальной медицине, другие декоративны. Знания о развитии побегов позволяют изменять в нужном направлении скорость накопления органической массы, регулировать плодоношение и продолжительность жизни лекарственных растений. Кроме того, результаты работы можно использовать в учебных курсах и спецкурсах по морфологии растений в том числе и на полевой практике. Изучение спектра почек и их поведения в онтогенезе побега и побеговой системы позволяет посмотреть на формирование модели побегообразования, как на процесс, зарождающийся в почках и отражающий продолжение их работы уже во внепочечном развитии побегов. Этот подход может иметь методическое значение.

Апробация работы. Результаты исследования были доложены на заседаниях кафедры ботаники МПИ им. В.И.Ленина в 1984, 1985, 1986 г.г.

кафедры ботаники Свердловского государственного педагогического института в 1987, 1988 г.г., на 5-ом совещании по координации ботанических исследований на Урале /Курган, 1988/.

Публикации. Материалы диссертации изложены в трех печатных работах.

Объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав и выводов. Включает 138 страниц основного текста, 3 таблицы, 38 рисунков. Список литературы насчитывает 335 названий, из которых 47 на иностранных языках.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Полевой материал собирали в Подмоскowie /Серебряноборском лесничестве в окрестностях с. Ромашково и в природном лесопарке "Лосинный остров"/ с октября 1983 по сентябрь 1986 года через 5-7-10 дней в течение всего вегетационного периода. Такая частота сборов позволила уловить внутренние ритмы заложения и развертывания листовых зачатков. Были исследованы средневозрастные генеративные особи.

Работа складывалась из наблюдений в природе, сбора спиртового, гербарного материала и последующей камеральной обработки. Материал обрабатывали с использованием ритмологического, онтоморфогенетического и сравнительно-морфологического методов исследования. Ритм сезонного развития растений, ход побегообразования, структуру почек изучали по методике И.Г.Серебрякова /1947, 1948, 1954, 1964/. При описании онтогенеза побегов была использована классификация почек, предложенная Т.И.Серебряковой /1983/. Фазы онтогенеза побега выделяли на основании работ И.Г.Серебрякова и его последователей /Серебряков, 1959; Серебрякова, 1961, 1977; Бакулина, 1972, 1974; Шестакова, Столярова, 1985; Чермушкина, 1985 и др./. В пределах побега выделяли зоны, отчасти соответствующие описаниям В.Тролля /Troll, 1964/ для однократно цветущих побегов или отмеченные Пратом /Prat, 1935/. Т.И.Серебряковой /1969/ для злаков.

Растения подвергали подробному морфологическому анализу под стереоскопическим микроскопом МЕС-9 в 10-15 кратной повторности каждого срока сбора. Скорость и продолжительность заложения листовых зачатков определяли в пластохронах, развертывание листьев в филохронах, т.е. в единицах, отражающих темпы формообразовательной деятельности конуса нарастания и внепочечный рост побега. Количественные данные по каждому сроку даны в виде средних пределов колебаний /от - до/. Подтверждение достоверности - небольшая степень их варьирования у разных экземпляров в пределах одной

пробы.

По данным анализов строили схемы онтогенеза и графики, отражающие: размеры листьев и длину междоузлий побегов, изменения числа заложённых метамеров и развернувшихся листьев, формирования и изменение емкости почек в течение вегетационного периода.

Для сравнительного анализа и дополнительного обоснования теоретических выводов были использованы материалы гербариев Ботанического института АН СССР им. В.Л.Комарова и МПИ им. В.И.Ленина.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Исходя из цели и задач работы в третьей, четвертой и пятой главах рассматривается отдельно онтогенез побегов каждого из изученных растений с выделением по результатам исследования фаз развития побега, их продолжительности и структуры им соответствующих почек, типов зимующих почек, периодов покоя и формообразовательной активности апикальной меристемы, темпов онтогенеза и роста, корреляций между растущими и формирующимися частями побега и в системе побегов парциального куста.

По перечисленным признакам сравнительно-морфологический анализ внутрипочечного и внепочечного развития побегов всех шести растений дан в заключительной главе.

Соотношение фаз в онтогенезе побегов исследованных трав, емкость и структура им соответствующих почек.

Строение побегов средневозрастных генеративных особей видов отражает внутренний ритм развития, проявляющийся в фазах онтогенеза, внешне хорошо различимых.

Фаза зачаточного побега /инициальной почки/. Фаза включает период, характеризующийся заложением листовых примордиев на конусе нарастания инициальной почки. Почки возобновления созревают и достигают своей максимальной емкости. Продолжительность этой фазы колеблется в широких пределах не только у разных трав - от 3 месяцев /живучка ползучая/ до более одного года /ястребинка зонтичная/, 2 лет /пролесник многолетний/, но и у разных типов побегов одного и того же растения - в зависимости от положения их начальных почек.

Верхушечная почка подорожника большого, типичного моноподиального розеточного растения, инициальная у зародыша. У моноциклических монокарпических генеративных побегов стрелок нет собственной зоны возобновления и самостоятельной фазы "почка".

Зрелые инициальные /начальные/ почки изученных растений отли-

чаются не только продолжительностью формирования, но количественно /по своей емкости/ и качественно: у ястребинки зонтичной заложены 15 зачатков чешуевидных и переходных листьев, т.е. зона будущего корневища; у пролесника многолетнего - 3 пары чешуевидных и 2-3 пары ассимилирующих листьев - вся вегетативная зона побега; у звездчатки жестколистной в них сформирована базальная зона побега - 4-5 чешуевидных и переходных листьев; у герани лесной - 6-7 зачатков, т.е. 1/2 часть розеточного побега; у живучки ползучей - 5-6 пар ассимилирующих листьев - половина метамеров плагиотропной зоны побега; у подорожника большого 2 листовых зачатка.

Длительное эмбриональное развитие и наибольшая емкость инициальной почки характерны для полурозеточных и удлинненных побегов исследованных нами трав с закрытыми почками возобновления. Наименьшее число зачатков - в почке моноподиального розеточного растения.

У растений симподиальной полурозеточной и симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования, с пролептическими и закрытыми почками формирование зачаточного побега /инициальной почки/ не только длительно, но и многоэтапно. При этом можно выделить: Y_1 - первую подфазу развития инициальной /начальной/ почки - "почка в почке" /скрытая, внучатая почка/; она продолжается от заложения меристематического бугорка до освобождения от покровов материнской почки при её разворачивании; Y_2 - вторую подфазу - "свободная инициальная почка" /самостоятельно функционирующая почка/. От освобождения от покровов материнской почки до созревания и разворачивания.

Оба эти этапа у представителей рассмотренных видов также различаются по относительной продолжительности: равни - пролесник; первый длиннее второго - герань; в 4-5 раз короче - ястребинка, звездчатка. Внутривидовое развитие побега живучки - растения симподиальной полурозеточной модели побегообразования, с открытыми почками - включает только подфазу свободной инициальной почки.

Фаза формирования вегетативной зоны побега. В онтогенезе побега это период от разворачивания первых листьев до заложения соцветий в терминальной почке. Верхушка побега представлена промежуточной вегетативной почкой. К ним относятся следующие фазы: разворачивания и первоначального роста побега *Mercurialis perennis* L. /1-1,5 мес./; формирования базальной зоны побега - будущего корневища и префлоральной зоны *Hieracium umbellatum* L. /9,5-10 мес./; плагиотропного побега *Ajuga reptans* L. /9 мес./; вегетативного побега *Stellaria holostea* L. /6-18 мес./; укороченного вегетативного

побега *Ajuga reptans* L., *Geranium sylvaticum* L., *Plantago major* L.

Фаза розеточного побега наиболее вариабильна и может продолжаться от 1,5-2 месяцев до нескольких лет в зависимости от длительности цикла развития побега /дициклического или полициклического/ живучки и герани. Конус нарастания моноподиального побега I порядка подорожника большого, функционируя в течение всей жизни особи, остается вегетативным, поэтому терминальная почка этого побега на большей части его онтогенеза промежуточная.

У подорожника и живучки, т.е. розеткообразующих с открытыми почками, эмбриональное развитие /фаза формирования зрелых инициальных почек/ значительно короче периода, когда верхушка моноподиального побега представлена промежуточной вегетативной почкой, а у пролесника, ястребинки - растений с удлинненными побегами и пролептическими, закрытыми почками - наоборот /особенно у пролесника/. Соотношение же фаз зачаточного побега и укороченного вегетативного у полурозеточных с закрытыми почками побегов герани зависит от длительности цикла развития побега - первая из этих фаз преобладает у дициклических, вторая - у полициклических побегов.

Для изученных нами многолетних трав симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования характерно: 1/ при константной величине или незначительном изменении емкости промежуточной вегетативной почки на протяжении фазы онтогенеза, формируются удлинненные побеги с небольшим и постоянным числом метамеров, как у пролесника многолетнего, у ортотропных побегов звездчатки жестколистной; 2/ если колебание емкости этой почки большое, то метамеры побега многочисленны и количество их варьирует, как у ястребинки зонтичной, у анизотропных побегов звездчатки.

Среди травянистых многолетников симподиальной полурозеточной и моноподиальной розеточной модели побегообразования значительное колебание емкости промежуточной вегетативной почки выявлено у растений с открытыми почками - живучки и особенно подорожника /от 15-12 до 5-4 метамеров/, что тоже, по-видимому, коррелирует с большим числом метамеров побега по сравнению с геранью.

Промежуточные вегетативные почки изученных растений, как и инициальные, отличаются по емкости и структуре. Перед формированием соцветия /у подорожника генеративных стрелок/ в них заложено: пролесник - 1-2 пары зачатков чешуевидных, 1 пара переходных и 2-3 пары зеленых ассимилирующих листьев /емкость 4-5 узлов/; звездчатка - 6-8 пар ассимилирующих листьев; ястребинка - 18-20 ассимилирующих листьев; живучка - 2 метамера розеточной части побега; ге-

рань - 6-7 зачатков верхних розеточных листьев и вегетативной зоны цветоносного побега; подорожник - 4-5 зачатков листьев.

Фаза формирования соцветий /флоральной зоны побега/ сильно варьирует по продолжительности - от I /ястребинка/ - 3,5 месяцев /звездчатка/ до 8 /герань/ - 9 месяцев /пролесник, живучка/. Этой фазе соответствуют две категории почек: промежуточная генеративная и финальная.

Промежуточные /интермедиальные/ почки характерны для ди-, полициклических побегов, а также моноциклических, формирующих новые метамеры в процессе открытого роста. В результате нашего исследования и сравнения фаз онтогенеза разных типов побегов травянистых многолетников мы выделили:

M_1 - промежуточную вегетативную почку, которая существует на верхушке побега от начала разворачивания инициальной почки до образования на конусе нарастания кроющих листьев соцветий;

M_2 - промежуточную генеративную почку - от заложения первых генеративных органов до формирования финальной почки.

Промежуточные генеративные почки выявлены в развитии побегов только у двух из исследованных растений - пролесника и живучки. По емкости они не отличаются от финальных, так как на протяжении фазы ростовые и формообразовательные процессы одновременны - разворачиваются метамеры генеративной зоны побега и закладываются новые.

Финальная /завешающая/ почка заключает в себе последний участок побега, исчерпавшего свои меристематические возможности. Изучение средневозрастных генеративных особей подорожника большого не позволило установить число зачатков и продолжительность формирования финальной почки /она должна быть у сенильных растений/, у остальных трав эти показатели колеблются в широких пределах. Продолжительность - от 0,5-1 месяца /живучка, ястребинка/, 3,5 /звездчатка/ до 7-8 месяцев /пролесник, герань/. Наименьшая она у растений, закладывающих финальные почки в год цветения. Емкость - от 5-6 метамеров /пролесник/, 6-8 /звездчатка, герань/ до 15-18 /живучка/, 15-30 /ястребинка/. Величина емкости финальной почки коррелирует с числом метамеров генеративной зоны как удлиненного, так и полурозеточного побега.

Финальные почки монокарпических побегов обязательно содержат зачатки соцветий с разной степенью дифференциации, но могут иметь и часть метамеров с пазушными соцветиями /живучка/ и без них /пролесник/, которые не реализуются. В связи с этим предлагаем разли-

чать:

F_1 - финальная незрелая почка. Последний участок побега заложен в почке, но продолжают рост соцветий и цветков, спорогенез и гаметогенез в цветочных зачатках. Эти процессы характерны для пролесника, герани, в основном осенью, звездчатки - зимой и весной, ястребинки, живучки - весной;

F_2 - финальная зрелая. Все сформировано, готово к разворачиванию метамеров генеративного побега;

F_3 - финальная остаточная. Мы наблюдали её у живучки ползучей. Весной одновременно с разворачиванием метамеров заложенного цветоноса у этого растения закладывается последний его участок - 4-6 метамеров, которые в фазе цветения не реализуются, не разворачиваются.

Верхушечная меристема прекращает свою деятельность, переходя в генеративное состояние /ястребинка, звездчатка, герань/, или паренхиматизируясь /пролесник/. У живучки мы наблюдали два варианта изменения конуса нарастания: отмирание верхушки цветоноса после плодоношения и превращение её в розеточный побег.

Фаза цветения и плодоношения для всех рассмотренных растений наиболее стабильна по продолжительности - от 2 до 4 месяцев. В течение ее разворачивается и заканчивает рост генеративный побег, опыляется и оплодотворяются цветки, созревают семена.

У пролесника многолетнего можно выделить еще фазу заключительной вегетации /4-4,5 месяца/, так как для этого растения характерно флоральное опережение в развитии побега. Оно зацветает раньше, чем закончится рост побегов и полностью разовьются листья.

После плодоношения, побег отмирает до зоны возобновления. Образованием цветоносного побега завершается моноподиальный рост оси каждого порядка изученных трав, нарастание же системы побегов в целом симподиальное.

Внепочечное развитие у всех растений, за исключением пролесника, длиннее эмбрионального развития /особенно ди- полициклических побегов живучки ползучей/.

Изучение онтогенеза побегов особей данных видов позволило нам внести уточнения в некоторые положения. 1. По длительности цикла развития от разворачивания инициальной почки до цветения и плодоношения побеги ястребинки зонтичной и пролесника многолетнего фактически не моноциклические, как принято считать, а озимые. Они функционируют не один, а два вегетационных периода. У звездчатки жестколистной озимые моноциклические побеги с поздней и не-

полным циклом развития и дициклические с полным циклом развития. 2. По положению почек возобновления пролесник и звездчатку относят к хамефитам. Правильнее первый из них отнести к хамеогеофитам, а вторую к хамегемикриптофитам или хамеогеофитам, так как эти растения возобновляются также приземными и подземными почками. 3. По степени сформированности побега будущего года в зимующих почках возобновления И.Г.Сербряжковым выделено три группы растений. Наши наблюдения показали, что эту классификацию можно дополнить. У каждого из рассмотренных растений симподиальной полурозеточной и симподиальной длиннопобеговой моделей побегообразования зимуют не один, а несколько /два-четыре/ типов почек, различающихся по тому, какая часть прироста будущего года в них заложена. К третьей группе предлагается относить растения, у которых осенью в почках возобновления вегетативная сфера заложена лишь частично, формирование побега завершается в течение следующего вегетационного периода. Зимуют два типа почек - инициальные и промежуточные вегетативные. К первой группе относятся растения, в почках возобновления которых осенью сформирована полностью вегетативная сфера, а генеративная полностью или частично /пример- живучка/ или же формируется зимой /звездчатка/. У растений с удлиненными побегами зимуют инициальные и финальные почки /пролесник, звездчатка/, у розеткообразующих видов - кроме этих категорий еще и промежуточные почки /герань, живучка/. В инициальных зимующих почках сформировано только 1-5 метамеров, защищенных или чешуевидными листьями /растения с закрытыми и пролептическими почками возобновления/, или листьями розеточного побега /растения с открытыми почками/.

Ритм и темпы формирования почек и побегов.

Внутрипочечное и внепочечное развитие побегов изученных травянистых многолетников всех трех моделей побегообразования сходно по ритму в том, что состоит из "активных" и "пассивных" периодов /таблица Э.В.Бакулиной, 1972/, в которых процессы формирования, роста и покоя параллельны или чередуются во времени, но различно по числу, срокам действия и продолжительности этих периодов. Периоды покоя обусловлены неблагоприятными внешними условиями и коррелятивным торможением роста побегов формообразовательной деятельностью конусов нарастания, цветением и плодоношением побегов высших порядков. Общая продолжительность пассивных периодов эмбрионального развития превышает в несколько раз длительность активных у каждого из исследованных растений симподиальной длиннопобеговой и симподиальной полурозеточной моделей побегообразования, с про-

лептическими и закрытыми почками /за исключением ортотропных побегов звездчатки/. У живучки ползучей /симподиальная полурозеточная модель побегообразования, открытые почки/ нет периода покоя в формообразовательной деятельности конуса нарастания инициальной почки. 5-6 пар зачатков ассимилирующих листьев закладываются непрерывно, но самыми медленными темпами по сравнению с остальными рассматриваемыми растениями. Активные периоды в деятельности апекса превышают по продолжительности пассивные во внепочечном развитии побегов пролесника, звездчатки, герани. У растений, закладывающих финальные почки в год цветения /ястребинка, живучка/, наоборот - продолжительность периодов покоя больше. Периоды органогенеза и покоя конуса нарастания подорожника в течение вегетационного периода равны по продолжительности.

Во внепочечном /постэмбриональном/ развитии побегов исследованных травянистых многолетников формообразовательные и ростовые процессы одновременны летом и в первую половину осени, когда внешние условия наиболее благоприятные, при: 1/ разворачивании чешуевидных и переходных листьев и заложении ассимилирующих листьев в фазы формирования вегетативной зоны побега звездчатки жестколистной и базальной зоны побега ястребинки зонтичной; 2/ разворачивании и заложении ассимилирующих листьев префлоральной зоны ястребинки, столона живучки ползучей, укороченного вегетативного побега /розеточного/ живучки, герани лесной; 3/ заложении и разворачивании метамеров с листьями разных генераций /весенней, летней, осенней/ подорожника большого; 4/ разворачивании чешуевидных или ассимилирующих листьев и образовании на конусе нарастания кроющих листьев соцветия.

Ростовые процессы замедлены, а органообразовательные преобладают при формировании промежуточной генеративной почки пролесника, финальных почек звездчатки, герани, живучки. И наоборот, отчленение апексом метамеров прекращается в начале разворачивания низовых чешуевидных листьев пролесника и ястребинки, финальных почек всех рассмотренных видов, в фазу цветения и плодоношения побегов. По-видимому, чередование этих процессов связано с альтернативным снабжением водой и питательными веществами конуса нарастания и разворачивающихся метамеров, регуляцией внутренними стимуляторами, ингибиторами. Непосредственно при цветении и плодоношении видимые ростовые процессы замедляются или прекращаются, пластические вещества идут на образование плодов.

Однако развитие побега протекает не как отдельный автономный процесс, а как процесс закономерно включенный в более сложную систему.

му формообразовательных и ростовых явлений, захватывающую одновременно меристемы трех-четырех порядков.

При описании общего хода онтогенеза побегов травянистых многолетников симподиальной длиннопобеговой модели побегообразования /пролесника, ястребинки, звездчатки/ в работе показано, что интенсивность формообразовательных и ростовых процессов, соотношение периодов органогенеза и покоя определяются коррелятивными взаимоотношениями между побегами различных порядков в составе парциального куста, между надземной и подземной сферами растения. У особей всех трех видов деятельность конуса нарастания побега коррелятивно подавляется в период цветения, плодоношения побега высшего порядка. Коррелятивно связаны в июне заложение чешуевидных листьев двух смежных поколений пролесника многолетнего и ястребинки зонтичной /у последней еще и формирование соцветия/, т.е. непрерывно чередуются отдельные этапы развития побегов, сменяющих друг друга.

В течение всего вегетационного периода у растений симподиальной полурозеточной модели побегообразования тоже наблюдается определенная слаженность и взаимозависимость в деятельности апексов осей различных порядков. После отцветания материнского побега, к которому, по-видимому, в основном оттекали питательные вещества, разворачиваются листья укороченного розеточного побега и закладываются новые метамеры в его верхушечной почке. В ней после накопления пластических веществ, благодаря росту корней и розеточных листьев, формируется генеративный побег. Осенью, когда уже элементы соцветий заложены, конус нарастания побега следующего порядка отчленяет узлы с зачатками чешуевидных листьев /герань/ или ассимилирующих /живучка/.

В структуре взрослого побега травянистых многолетников проявляются определенные числовые закономерности, отражающие ритмическую деятельность конуса нарастания и сезонный ритм развития побега.

Общее число метамеров побега пролесника многолетнего постоянно, ястребинки зонтичной непостоянно и варьирует в довольно широких пределах за счет зоны торможения и зоны обогащения с верхушечным соцветием. Однако число метамеров в целом на побеге и в отдельных его зонах, число зачатков промежуточных и финальных почек кратно емкости зрелых закрытых инициальных почек /у обоих растений/ или числу зачатков /пяти/ одного листового цикла /у ястребинки/. Общее число метамеров побегов звездчатки, их базальной и префлоральной зон, число развернувшихся за сезон пар листьев, емкость промежуточной вегетативной почки в начале и конце вегетационного периода при-

мерно кратны емкости зрелой инициальной почки. Такая же закономерность прослеживается и в развитии полурозеточных и розеточных побегов. Число метамеров побега герани лесной, столона, розетки, цветоноса живучки ползучей, число узлов промежуточных вегетативных и финальных зрелых почек этих растений, а также промежуточной генеративной и финальной остаточной почек живучки, число листьев каждой из трех генераций подорожника большого кратны емкости инициальной почки.

Если у ястребинки, звездчатки, герани, живучки в развитии побега кванты, единицы внутреннего ритма, совпадают с емкостью открытой или закрытой зрелой почки возобновления, то у особей двух исследованных видов обнаружены более крупные или мелкие кванты. У подорожника во внепочечном развитии побега можно выделить 5 квантов, в среднем один квант равен четырем листьям, т.е. в два раза превышает емкость инициальной почки. Взрослый генеративный побег пролесника содержит 4 кванта по 2-3 метамера каждый, что кратно емкости зрелой инициальной почки /5-6 узлов/, и состоит из двух годовичных побегов, так что в его структуре находит отражение и годовичный ритм внешних факторов.

Формирование листовых зачатков в пределах кванта /прерывистое или непрерывное/ не всегда совпадает с характером их развертывания. Заложение и развертывание листьев порциями, равными листовому циклу /5 зачаткам/, характерно для ястребинки. У подорожника кванты заложения совпадают с квантами их развертывания. У пролесника процессы заложения метамеров отдельных квантов и их развертывания, как и у подорожника, последовательны и разделены во времени, но чешуевидные листья /I квант/ закладываются и развертываются с перерывом, метамеры флоральной зоны /II и IV кванты/ - непрерывно, а переходные и ассимилирующие листья /III квант/ формируются в два этапа, но развертываются непрерывно.

В онтогенезе побегов изученных растений прослеживаются коррелятивные отношения не только между отдельными побегами парциального куста, но и между квантами метамеров. Так, у подорожника большого после незначительного весеннего органогенеза, когда в промежуточной вегетативной почке розеточного побега закладываются зачатки листьев летней генерации /I-й квант/, конус нарастания находится в покое, вызванном коррелятивным торможением. В это время разворачиваются и разрастаются листья весенней генерации /IV-V кванты/. В июне, по-видимому, в результате накопления органических веществ этими листьями закладываются листья осенней генерации /II и III кванты/. В конце этого периода органогенеза начинает развиваться

листья, образованные в апреле, т.е. листья летней генерации / I квант/. Осенью, после отцветания генеративных побегов /стрелок/ и постепенного отмирания листьев весенней и летней генераций, формируются зачатки листьев розеточного побега будущего года /IU и У кванты/ и разворачиваются листья II и III квантов, но небольших размеров и с недоразвитыми пазушными стрелками / или совсем без них/.

Разное соотношение темпов процессов роста и органогенеза побегов изученных растений приводит к изменению емкости почек от начальной через промежуточную /вегетативную и генеративную/ до финальной. Величина пластохронов в фазу зачаточного побега - от 6-7 /пролесник, ястребинка, герань/ до 15-20 дней /живучка/. У пролесника и ястребинки, т.е. видов с большой продолжительностью этой фазы, пластохрон меняется от 14-10 дней в начале до 6-7 дней в конце формирования инициальных почек. Величины пластохронов и филлохронов во внепочечном развитии побегов колеблются в широких пределах - от 0,5 до 15 дней /заложение листьев/ и от I до 20 дней /их разворачивание/.

В постэмбриональном развитии побегов характер соотношения между величиной пластохрона и филлохрона, определяющий емкость верхушечной почки /промежуточной и финальной/, может быть различным: 1/ заложение и разворачивание листовых зачатков более или менее синхронно, пластохрон и филлохрон примерно равны по величине - в фазы укороченного розеточного побега живучки ползучей, вегетативного побега звездчатки жестколистной, в конце формирования цветоноса живучки; 2/ органогенез на большей протяженности периода отстает от процессов роста, пластохрон больше филлохрона - фаза плагиотропного побега живучки; 3/ разворачивание примордиев отстает от заложения новых, пластохрон меньше филлохрона - начало формирования генеративной зоны побега живучки, пролесника; при заложении листьев весенней генерации подорожника; в фазу формирования префлоральной зоны ястребинки зонтичной; 4/ темпы разворачивания и роста листьев в начале превышают темпы отклонения конусом нарастания новых метамеров, а затем уступают им - фаза укороченного вегетативного побега герани лесной.

Величины пластохронов и филлохронов зависят от сезона года, возраста побега и общего числа метамеров на нем, коррелятивных влияний, характера зачатков.

Следовательно, рассмотренные травянистые многолетники, несмотря на общие закономерности онтогенеза побегов, отличаются не только по продолжительности, соотношению фаз эмбрионального и

постэмбрионального развития, емкости и структуре им соответствующих почек, но и по продолжительности и числу периодов органогенеза, поста и покоя, соотношению темпов формообразования и роста, величине пластохронов и филлохронов, т.е. каждый вид имеет специфичный ритм и темпы внутрипочечного и внепочечного развития побега.

ВЫВОДЫ

1. Принадлежность растения к той или иной модели побегообразования сезонных трав, учитывающей тип побега, зависит от характера фаз развития побега - от возникновения конуса нарастания до завершения деятельности верхушечной меристемы, их продолжительности и этапности, емкости и структуры им соответствующих почек.

2. Онтогенез моноподиального побега всех исследованных растений, несмотря на их разнообразие, - процесс, закономерно включенный в сложную систему формообразовательных и ростовых явлений, захватывающих одновременно меристемы побегов нескольких порядков. Для него характерен строгий ритм, регулируемый преимущественно коррелятивными отношениями между растущими и закладывающимися частями побега и в системе побегов парциального куста.

3. Емкость и структура терминальной почки изменяется ритмически и поступательно по мере увеличения возраста побега. В развитии одноосного побега предложено различать следующие категории этой почки: скрытая инициальная, свободная инициальная, промежуточная вегетативная, промежуточная генеративная, финальная незрелая, финальная зрелая, финальная остаточная. Изучение спектра почек по структуре и поведению в онтогенезе побега и побеговой системы - один из путей познания формирования модели побегообразования растения.

4. У исследованных трав симподиальной полурозеточной и симподиальной длинопобеговой моделей побегообразования зимуют несколько типов почек, различающихся по тому, какая часть годичного побега в них заложена. В связи с этим предложено дополнить классификацию растений по степени сформированности побега будущего года в зимующих почках возобновления.

5. Для внутрипочечного и видимого роста побегов рассмотренных травянистых многолетников характерна скоррелированность ряда признаков:

а/ длительное эмбриональное развитие и наибольшая емкость инициальных почек у полурозеточных и удлинненных побегов растений с закрытыми почками возобновления;

б/ эмбриональная фаза значительно короче периода во внепочечном развитии, когда верхушка побега представлена промежуточной вегетативной почкой, у розеткообразующих трав с открытыми почками в отличие от растений с удлиненными побегами и пролептическими или закрытыми почками;

в/ константная величина или незначительное изменение емкости промежуточной вегетативной почки у побегов с небольшим и постоянным числом метамеров, значительное колебание емкости этой почки у побегов с большим и варьирующим числом метамеров.

6. Получены новые доказательства квантированности формообразовательных и ростовых процессов в онтогенезе побегов травянистых многолетников. Кванты, единицы внутреннего ритма, или равны, или кратны емкости зрелой почки возобновления. Между заложением и развертыванием квантов метамеров прослеживаются определенные корреляции.

7. Проведение исследования служат подтверждением того, что ритм и темпы внутрипочечного и внепочечного развития побега /продолжительность и число периодов органогенеза, роста и покоя; параллелизм или чередование их во времени; соотношение темпов формообразования и роста; величины пластохрон и филлохрон/ видоспецифичны и находят отражение в структуре побега, в его зонах.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Комарова Т.А. Соотношение внутрипочечных и внепочечных фаз в развитии побега *Ajuga reptans* L. / Lamiaceae / // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1986. - Т.91, вып.4. - С.46-53.

2. Комарова Т.А. О развитии розеточных побегов подорожника большого / *Plantago major* L. / // Бюл.МОИП. Отд. биол. - 1987. - Т.92, вып.1. - С.97-102.

3. Комарова Т.А. Внутрипочечное и внепочечное развитие генеративного побега герани лесной // Биологические исследования на Урале /Информационные материалы/. - Свердловск: УрО АН СССР, 1988. - С.49.

Т.А. Комарова