

Н. В. МИРЗОЕВА, А. А. АХВЕРДОВ

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ ФЛОРЫ АРМЕНИИ

(Сообщение второе)*

При создании отдела флоры и растительности Армении Ботанического сада АН Арм. ССР одной из важнейших задач было изучение биологии травянистых видов флоры Армении. Материалы по биологии дикорастущих видов должны состоять из цикла работ, освещающих ход индивидуального развития и роста представителей травянистой флоры, перенесенных из различных зон Армении в зону каменистой полынной полупустыни.

Из этого цикла работ авторами данного сообщения опубликована работа «Поведение альпийских растений, перенесенных в зону каменистой полынной полупустыни» (1964), в которой приводится биология трех видов: *Draba bruntifolia* Stev., *Eupomia rotundifolia* Mey. и *Primula algida* Ad.

В данной работе приводится описание еще двух видов: *Campanula tridentata* Schreb. и *Delphinium foetidum* Lomak.

Campanula tridentata Schreb. — Колокольчик трехзубый

Многолетнее растение с одноцветковыми, слабо олиственными стеблями от 2 до 7 см выс., изредка выше. Листья обратноланцетные, лопатчатые, постепенно оттянутые в черешок, вместе с которым от 2 до 3 см дл.; по краю с немногими, но довольно длинными волосками, с боков цельнокрайние, на верхушке трехзубчатые, собраны в розетку; цветки до 2 см дл., голубые.

Широко распространенный вид в южном и юго-западном Закавказье. В Армении произрастает на всех горных хребтах в верхнеальпийском поясе от высоты 2800 до 3500—3600 м над ур. м. В наибольшем обилии встречается на гг. Арагац, Маймех, Капуджих, Мурадсар и на их отрогах и на Гегамском хребте. Как эдификатор или основной компо-

* Первое сообщение этого цикла опубликовано под заглавием «Поведение альпийских растений, перенесенных в зону каменистой полынной полупустыни». Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР, т. 14, 1964.

нент входит в состав формации альпийских ковров, занимающих дно ледниковых цирков и каров и те формы рельефа, которые находятся под постоянным избыточным увлажнением тающих снеговых пятен.

Очень декоративное и прекрасное наживочное кормовое растение для мелкого рогатого скота.

В Ботаническом саду АН Арм. ССР, на участке отдела флоры и растительности Армении, культивируется с 1940 г. В первые годы растения переносились из природы в больших плитах дерна, состоящего в основном из *Campanula tridentata*. Дерн укладывался в тени деревьев и на открытых местах, затененных щитами. В обоих случаях *Campanula tridentata* жила два-три года, а затем заглушалась местными растениями и преимущественно корневищными злаками и осоками (входящими в видовой состав дерна), которые здесь развивались значительно пышнее, чем в природе. В последующие годы, с созданием в Ботаническом саду альпинария, растения переносились из природы отдельными экземплярами, то есть полностью изолировались от влияния сложного ценоза, и выращивались из семян, собранных в природе, и с экземпляров, перенесенных из природы в альпинарий. Успех ее выращивания в альпинарии Ботанического сада АН Арм. ССР (созданного вне альпийской полосы, в зоне каменистой полынной полупустыни на высоте 1200 м над ур. моря), как и всех других альпийских видов растений, зависит от ряда существенных причин, описанных нами ранее (А. А. Ахвердов, Н. В. Мирзоева, 1964). Одна из них—перенос растений и сбор семян с растений, обитающих на наименее мезофильных местах (в открытых группировках, на щебнистых осыпях). Затенение растений щитами от прямых лучей солнца в нашем альпинарии применяется лишь до укоренения растений после переноса и в начале развития растений из семян. Постоянное затенение в альпинарии, как и у всех альпийских растений, вызывает удлинение листьев, цветоносов, уменьшение величины цветка, нарушает время цветения и т. п. Создание в альпинарии условий, приближенных к природным, то есть замена местной почвы горно-луговой, частый полив дождеванием, способствует успешному ее выращиванию.

Биология ее изучалась нами в течение четырех лет. С начала вегетации весной до ухода в зиму растения, выращенные в альпинарии Ботанического сада из семян, препарировались в различной фазе развития. Семена высевались осенью, в последних числах октября. Первые всходы появлялись в зависимости от времени схода снега, с 20 марта по 5 апреля. Размножение у нее только семенное. В условиях Ботанического сада всхожесть ее семян высокая, но появление всходов обычно недружное, что обуславливает наличие в альпинарии в течение всего вегетационного периода экземпляров в различной фазе развития. Выживаемость проростков низкая, большее их число отмирает до появления первого листа, но все же довольно много особей достигают плодоношения и обладают высокой жизненностью. Причина отмирания всходов в альпинарии, конечно, не та, что в природе, где «в борьбе за условия существования с лучше развивающимися соседями, растения, возника-

ющие из семян, неизбежно должны нести массовый урон» (С. М. Смелов, 1947). Здесь отмиранию всходов способствует сухость и быстрое нарастание температуры воздуха.

Весной на поверхности почвы появляются две семядоли. Они заостренно-эллиптические, с гладкими краями. Ко времени появления 5—6 листа семядоли, достигнув 5—6 мм дл., отмирают. Первые листья—с гладкими краями, то есть на своей верхушке не несут трех зубцов, характерных для листьев данного вида. Зубцы у листьев появляются постепенно у первого, второго, а часто и у третьего листа зубцов нет и они даже не намечаются. Затем появляются листья с зубцами, причем сперва появляется лист с одним зубцом, обычно сидящим не на его верхушке, а где-то ниже. У следующего листа уже два зубца, которые также могут быть не на его верхушке и, наконец, появляются листья с тремя зубцами на верхушке, но и теперь средний зубец по размерам все еще не характерен для вида, то есть значительно превышает боковые; только через какое-то число листьев образуются листья с тремя зубцами на верхушке, по форме и размерам характерные для вида. Это говорит о том, что образование трех зубцов на верхушке листьев—вторичный признак, возможно приобретенный в холодных условиях произрастания в альпийском поясе гор. Число листьев с одним, двумя или тремя зубцами, до образования листьев с нормальными (по величине и форме) для вида тремя зубцами на верхушке, как и место образования зубцов у первых листьев, неодинаковые для всех особей.

В альпинарии с момента прорастания семени наблюдается интенсивный рост корня проростка, а в надземной части более медленное образование и распускание листьев, составляющих розетку. Корень с первых дней жизни растения—красно-бурого цвета. К концу первого месяца наблюдения поражает соотношение длины листьев к длине корня. Даже у внешне мало развитых особей, листья которых еще едва заметны, корень достигает 3—4 см дл., а у некоторых особей 4—4,5 см дл., то есть в 2—3 раза превышает розетку, состоящую из 7—8 листьев до 1,5 см дл. К появлению 7—8 листа нижние 2—3 листа отмирают и до конца вегетационного периода происходит отмирание нижних и появление верхних листьев. В начале вегетации наблюдается некоторое их увеличение в размерах, то есть каждый последующий лист несколько крупнее предыдущего. К концу первой вегетации розетка состоит из 13—15 листьев. К этому времени образование и рост листьев в розетке замедляются. В конце августа или в начале сентября листья, образовавшиеся последними, не распускаются, остаются вверх направленными, а под их прикрытием перезимовывает верхушечная почка главной оси—зимующая вегетативная почка. Зачатки листьев, составляющие ее, микроскопических размеров, молочно-белого цвета. Своими верхушками в виде колпачков они плотно насажены друг на друга, а в средней и нижней части частично перекрывают друг друга.

Осенью в пазухах нижних листьев зимующей почки обычно закладываются пазушные почки, побеги второго порядка, которые, если обра-

зуются, то в это время в виде едва заметных бугорков. Побег второго порядка закладываются в неопределенном числе, в зависимости от степени развитости особи, обычно в числе двух. Вся зимующая почка не превышает 3—4 мм дл. Зимой, как уже сказано, она плотно окутана высохшими, но не опавшими листьями, оставшимися к моменту заложения ее в вертикальном положении. На этом заканчивается первый год жизни растения.

В литературе (Флора СССР, 1957) *Campanula tridentata* относится к растениям, образующим корневища. Среди экземпляров, выращенных в альпинарии Ботанического сада, в наших сборах на горах Арагац, Капуджух, Мурадсар, Маймех и на Гегамском хребте, а также среди экземпляров, хранящихся в гербарии Ботанического института АН Арм. ССР, мы не встречали экземпляров, образующих корневища.

По своеобразию строения подземной части мы относим *C. tridentata* к растениям, образующим стеблекорень. Так как «стержневые корни, на которых сидит стеблекорень, обладают контрактильностью, то есть способностью втягивать растение в почву» (Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников и З. Т. Артищенко, 1962; термин «стеблекорень» заимствован нами у них), то осенью корень затягивает в почву часть стебля с остатками отмерших листьев, вегетировавших в данном году, настолько, что зимующая вегетативная почка оказывается сидящей у ее поверхности, на глубине, предохраняющей ее от вымерзания. В осенне-зимне-весенний период зимующая почка развивается за счет питательных веществ, накопленных в стеблекорне. На втором году жизни растения, весной, после стаивания снега, зимующая почка очень быстро распускается, за короткий срок ее листья значительно увеличиваются в размерах. Наступает заметный рост и у побегов второго порядка, то есть образуются укороченные побеги в виде розеток листьев, сидящих в пазухах нижних листьев первой розетки (побега первого порядка). В течение всего вегетационного периода у побегов первого и второго порядков в центре розеток продолжается появление новых, а по наружному кругу отмирание нижних листьев. За это время значительно утолщается и удлиняется корень.

Осенью второго года жизни растения, у побегов первого и второго порядков, верхушечные почки перезимовывают, и корень опять затягивает в почву отвегетировавшую часть побегов настолько, что зимующие почки оказываются у ее поверхности. В пазухах нижних листьев зимующих почек побегов второго порядка обычно закладываются побеги последующего порядка (третьего).

Побеги последующего порядка часто развиваются не все; некоторые остаются в виде спящих почек, а осенью вместе с отмирающими листьями, в пазухах которых они заложились, затягиваются корнем под поверхность почвы. Спящие почки при благоприятных условиях среды в последующие годы могут развиваться в надземные побеги, но могут вовсе не развиваться и отмереть. Просыпаясь под поверхностью почвы, они выходят на ее поверхность в виде самостоятельных побегов, но эти

побеги, как и побеги, развившиеся на поверхности почвы, сидят на общем стеблекорне.

Хотя до конца жизни особи все побеги сидят на общем стержневом корне, каждый побег, в том числе и побег первого порядка, обладает способностью образовывать многочисленные придаточные корни, покрытые волосками. Это позволяет растению наиболее полно использовать талые воды и влагу выпадающих осадков, задерживаемые ковровым дерном благодаря его губчатой структуре. Образование придаточных корней, использующих влагу верхних горизонтов почвы, характерно для многих видов растений криофильных условий обитания.

В. М. Кузнецов (1951), изучая биоморфологию корня горца забайкальского, выявил, что его «придаточные корни рано весной, когда главный корень находится еще в мерзлом или переохлажденном горизонте, в котором процессы всасывания невозможны или затруднительны, используют талые воды верхних горизонтов почвы и устраняют опасное влияние физиологической сухости». У придаточных корней этого вида растения он отмечает три основные функции, которые, несомненно, присущи и придаточным корням тех видов альпийских растений, у которых они образуются. Первая функция—«поглощая воду из поверхностных горизонтов почвы, обеспечивают возможность роста побегов независимо от температурных условий той среды, в которой находится главный корень этого растения. Вторая функция придаточных корней заключается в том, что они используют воду атмосферных осадков даже незначительной силы», тем самым «ослабляют кризис водного режима, что особенно важно в начале вегетационного периода», и третья функция—«располагаясь в поверхностном горизонте почвы, всегда более богатом минеральной пищей, чем зона расположения главного корня, они обеспечивают устойчивый режим минерального питания растения».

В первые годы жизни растения корень вытягивает в почву отцветавшую часть надземного стебля на 2—3 см, в последующие, с приближением корней к глубине залегания, присущей корням данного вида, все на меньшую и меньшую глубину, измеряемую уже не сантиметрами, а миллиметрами, а позднее и еще меньше. Листовые следы долгое время сохраняются на части стебля, втянутой в почву. Так как листья сидят в густой розетке, то под поверхностью почвы листовые следы видны на стеблекорне пучками. Пока растение молодое, по числу пучков листовых следов легко определить его возраст. В последующие годы, когда вытягивание стебля в почву происходит все на меньшую и меньшую глубину, расстояние между годичными листовыми следами все уменьшается и, наконец, настолько сближается, что становится незаметным. В альпинарии Ботанического сада у *Campanula tridentata* половозрелость наступает обычно на третьем году жизни. Весной третьего года жизни зимующие почки побегов первого и второго порядков очень быстро развиваются в густые розетки листьев, а в пазухе верхнего листа розетки побега первого порядка (побеги второго порядка в этом году проходят путь, проделанный побегом первого порядка в прошлом году), закладывается

генеративная почка, а у ее основания замещающая почка—почка возобновления первого порядка.

Генеративная почка в кратчайший срок развивается в олистивный цветonosный побег, зацветающий в конце апреля—начале мая (замещающая почка в это же время развивается в густую розетку листьев). Но так как замещающая почка образуется у основания генеративной почки после ее заложения, то генеративная почка оказывается сидящей на каком-то расстоянии ниже замещающей почки, в силу чего цветonosный побег, развившийся из нее, вынужден несколько изогнуться.

В альпинарии Ботанического сада с посева, произведенного в более благоприятных для растения условиях, в ложбине на северо-западном склоне, массовое цветение наблюдалось на втором году жизни растений. При этом в первый же год растения развивались очень интенсивно, то есть образовали густые розетки, вегетирующие до глубокой осени. С весны второго года жизни их вегетативные почки, перезимовавшие у поверхности почвы, в кратчайший срок развились в густые розетки листьев, превышающие обычную для вида величину. Нарастание листьев в розетках длилось до двадцатых чисел июня. Затем в пазухе верхнего листа образовалась генеративная почка, а у ее основания вегетативная. Генеративная почка к концу первой декады июля развилась в цветonosный побег, а вегетативная—в густую розетку листьев. Массовое цветение наступило в двадцатых числах августа. Единичные экземпляры, цветущие на втором году жизни, отличаются от зацветающих на третьем году жизни тем, что они с первого года жизни развиваются пышнее, то есть образуют розетки, состоящие из большого числа листьев, сильно увеличенных в размерах. Помимо этого, они отличаются и по срокам цветения. Цветение у экземпляров, зацветающих на третьем году жизни, наступает в конце апреля—начале мая, у зацветающих на втором году жизни—в конце первой декады июля.

Нам удалось установить, что у *Campanula tridentata* в пазухах многих листьев одной розетки образуются генеративные почки. Образование их и формирование происходит в базипетальном направлении (сверху вниз). Потому у нее часто наблюдается, что в то время как самый верхний цветonosный побег, развившийся из генеративной почки, сидящей в пазухе верхнего листа розетки, находится в фазе созревания плодов, цветonosные побеги, развившиеся из генеративных почек, заложённых в пазухах нижних листьев той же розетки, все менее и менее сформированы. Образование нижних генеративных почек и формирование их в цветonosные побеги чаще начинается после того, как верхушечная генеративная почка и новая почка возобновления достигают значительного развития, то есть цветок цветonosного побега, развившегося из верхней генеративной почки, заканчивает плодоношение, а почка возобновления за это время успела образовать значительное число листьев, то есть новую розетку. В альпинарии реже, но встречаются экземпляры, у которых образование генеративных почек в базипетальном направлении происходит непосредственно после заложения верхней.

генеративной почки и новой почки возобновления. В этом случае они раньше формируются в цветоносные стебли, несущие цветки, чем заканчивает цветение цветков верхнего цветоносного побега.

Заложение нескольких генеративных почек не есть постоянная особенность этого вида, как у некоторых других видов рода *Samolus* (например, у *Samolus garunculoides*). У многих розеток *Samolus tridentata* часто образуется один верхушечный цветоносный побег. В этом случае новая почка возобновления, заложенная у основания его стебля, также развивается в замещающую розетку попутно с развитием цветоносного стебля, а в пазухе ее верхнего листа образуется генеративная почка и новая почка возобновления, которые в том же году достигают полного развития—генеративная почка развивается в цветоносный стебель с цветком и заканчивает свое развитие плодоношением, а новая почка возобновления образует обильное число листьев, часть которых остается в зачатке и перезимовывает в виде вегетативной почки. В альпинарии, обычно только в годы с затяжной осенью, в пазухе верхнего листа вегетативной почки успевает заложиться генеративная почка, которая зимует и продолжает свой рост и развитие весной следующего года.

Таким образом, в альпинарии экземпляры, образующие один верхушечный цветоносный побег, отличаются от экземпляров, образующих несколько цветоносных побегов, только тем, что способны за один вегетационный период образовывать две-три замещающие почки возобновления. Образование цветков на цветоносном стебле также происходит в базипетальном направлении. Как правило, цветоносный побег несет один цветок, но в природе и в альпинарии Ботанического сада встречаются цветоносные побеги, несущие два цветка—верхушечный (зацветающий первым) и нижний, сидящий в пазухе следующего стеблевого листа, который незначительно отстает в своем развитии от первого. Образование многочисленных генеративных почек обусловлено как благоприятными факторами среды, обеспечивающими накопление большого запаса питательных веществ, так и возрастом самого растения. Известно, что «многолетние поликарпические растения, достигнув половой зрелости, не остаются неизменными. Обычно они впервые зацветают, не достигнув своей максимальной вегетативной мощности» (Т. А. Работнов, 1950). Следовательно, с возрастом увеличивается вегетативная мощность растений, внешне выражающаяся в увеличении числа и размеров листьев, в удлинении цветоносного стебля, в увеличении размера цветков и подземного органа, и наступает время, когда все органы растения достигают «постоянной» для вида величины. Из сказанного следует заключить, что *Samolus tridentata* в первом периоде зрелости образует только один верхушечный цветоносный побег, а в периоде полной зрелости способна образовывать несколько цветоносных побегов.

Для наглядности приводим описание одного из многочисленных препарированных нами экземпляров, образующих несколько цветоносных побегов. Этот экземпляр весной образовал один цветоносный побег

в центре розетки и несколько в пазухах листьев, ее составляющих. К моменту выкопки 23 июня он нес один цветоносный побег 16 см дл. с одним зеленым листом и высохшей коробочкой. Побег сидел в пазухе нижнего листа розетки и из образовавшихся весной в базипетальном направлении он цвел последним. Выше этого побега следовал ряд побуревших оснований отмерших листьев и цветоносных побегов, а затем густая розетка зеленых листьев. В центре этой розетки сидел хорошо олиственный цветоносный стебель до 3 см дл., который нес вполне развитый цветок нормальной величины. У основания цветоноса сидела новая замещающая почка возобновления в виде листьев, собранных в густую розетку, у которой продолжалось их образование. Ниже цветоносного стебля (в пазухах листьев его розетки) сидели еще три генеративные почки. Все они были микроскопических размеров, но в то же время находились в различной фазе образования. Верхняя была больших размеров, чем две нижние, и полностью дифференцирована на ясно различимые в микроскоп цветонос, лепестки и тычинки. Средняя также была дифференцирована на цветонос, лепестки и тычинки, но менее, чем верхняя, и, наконец, самая нижняя генеративная почка значительно меньших размеров, чем средняя, заложенная в пазухе одного из нижних листьев розетки, была почти недифференцирована на части цветка, сидевшего на едва различимом микроскопических размеров цветоносе, листья которого, как и в двух верхних почках, окутывали цветок.

Из описания этого экземпляра следует, что в предшествующем году была заложена зимующая почка (условно первая почка возобновления), которая состояла из небольшого числа листьев, собранных в розетку. Весной в пазухе ее верхнего листа была заложена генеративная почка, а у ее основания новая вегетативная почка—почка возобновления или замещающая розетка (вторая почка возобновления). С нарастанием температуры воздуха и почвы генеративная почка вступила в фазу цветения, а во второй почке возобновления продолжалось образование листьев. По мере развития генеративной почки, в пазухах нижних листьев розетки (первой), в порядке очередности, сверху вниз заложались новые генеративные почки, которые с значительным отставанием от первой цвели весной в порядке очередности заложения.

К концу плодоношения вторая почка возобновления, все это время не прекращавшая образования листьев, развилась в густую розетку и в пазухе ее верхнего листа уже успела образоваться генеративная почка, а у ее основания новая почка возобновления (третья). Когда в третьей почке возобновления образовались листья, в пазухе листьев розетки второй почки возобновления заложилось несколько новых генеративных почек, которые успели закончить свое развитие плодоношением к середине лета (в июле). (См. рис. 1).

Нас давно интересовало назначение трех зубцов на верхушке листа *Campanula tridentata*. Изучение роста и развития листа с момента его образования до взрослого состояния показало, что наличие трех зубцов у листьев способствует лучшему утеплению зимующей почки.

В почкосложении у ее листьев два заостренных боковых зубца короче среднего (у взрослого листа боковые зубцы отрастают и разница между их величиной и средним зубцом стирается), они заворачиваются внутрь пластинки листа так, что один зубец полностью налегает на другой и их вершинки образуют одно острие. Волоски, сидящие на их краях, способствуют более плотному прилеганию их друг к другу. Более крупный средний зубец загибается книзу, перекрывает сверху острие, образованное боковыми зубцами, и туго его обтягивает. Волоски, сидящие на его краях, также способствуют его более плотному прилеганию к боковым зубцам и заделывают щель между средним и боковыми зубцами. Так как боковые зубцы перекрывают друг друга, а верхний зубец перекрывает их сверху, то верхушка листа принимает форму заостренного колпачка. В остальной своей части края листа не смыкаются.

Таким образом, листья в почкосложении сидят в верхней части в виде колпачков, вдетых друг в друга, а в средней и нижней—черепачато перекрывают друг друга, причем здесь они налегают друг на друга так, что каждый лист обнимает другой немного больше, чем на половину его ширины. Длинные белощетинистые волоски, сидящие по краям листьев, также способствуют плотному прилеганию одного листа к другому и заделывают щели в местах их соприкосновения.

Из описания следует, что листья в почкосложении очень хорошо защищают конус роста и друг друга от вымерзания. Утеплению зимующей почки, как уже сказано, способствуют и отмершие листья, которые, высыхая, осенью не опадают, а плотно окутывают зимующую почку. В суровых условиях альпийского климата, где осенью, до снегопада, и весной, в период схода снега, наблюдаются резкие колебания дневных и ночных температур, и растения с почками возобновления, зимующими у поверхности почвы, остаются под непосредственным воздействием низких температур, такие приспособления по их утеплению поражают своей целесообразностью и изобретательностью.

На основании изложенного следует:

1. Листья зимующей почки закладываются осенью, весной распускаются и весной же отмирают. Листья первой почки возобновления, образовавшейся весной, весной распускаются и отмирают летом. Листья второй почки возобновления, образовавшейся летом, летом распускаются и часть их (нижние) отмирает осенью, а часть (верхние) остается в зачатке и зимует, то есть образуется новая зимующая почка.

2. Образование генеративных почек может длиться все время, пока вегетируют листья. Иногда они, образовавшись в пазухах нижних листьев розетки, не успевают развиться в цветonoсные побеги до затягивания в почву несущей их части стебля. Оказываясь под поверхностью почвы, они обычно весной следующего года способны развиться в нормальный наземный цветonoсный побег.

3. Первым образуется верхушечный цветonoсный стебель, затем нижние, которые развиваются со значительным отставанием от верху-

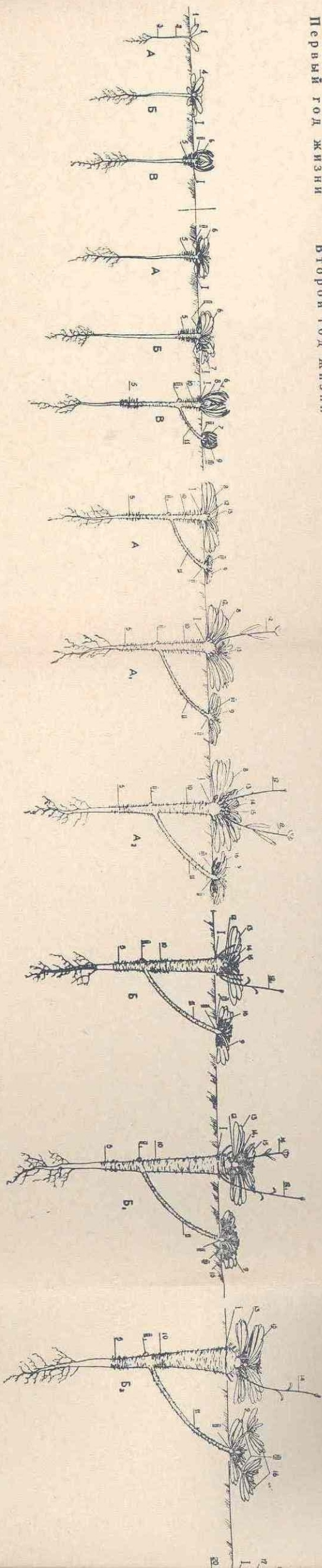


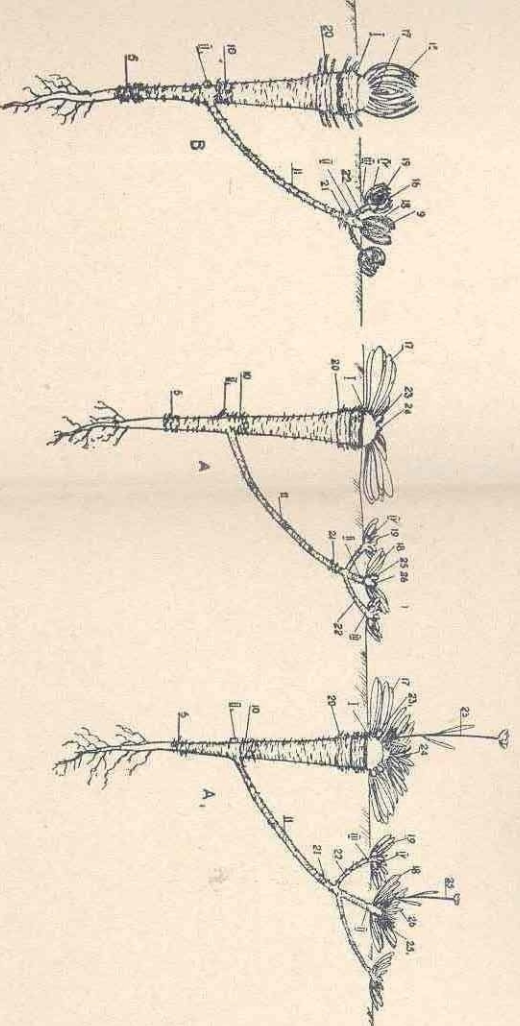
СХЕМА РАЗВИТИЯ *CAMPANULA TRIDENTATA*

Первый год жизни. А—весна. Проросток. 1—семядоли, 2—гипокотиль, 3—корень. I—побег первого порядка в зачатке и в последующем развитии. В—лето. Фаза розетки. 4—розетка. В—осень. 5—часть побега первого порядка, затянута в почву, 6—зимующая почка побега первого порядка с зачатками побегов второго порядка. II—побег второго порядка в зачатке и в последующем развитии. **Второй год жизни.** А—весна. 6—Перезимовавшая почка побега первого порядка в фазе розетки. Побег второго порядка в зачатке. В—лето. Побег первого порядка в фазе розетки. 7—один побег второго порядка в фазе розетки, другой—в зачатке. В—осень. У побега первого и второго порядков зимующие почки—8 и 9. В пазухах зачатков листьев побега второго порядка зачатки побегов третьего порядка. III—побег третьего порядка в зачатке и в последующем развитии. 10—часть побега первого порядка, затянута в почву на втором году жизни растения. 11—часть побега второго порядка, затянута в почву в первый год его жизни. 11—побег второго порядка в виде спящей почки.

Третий год жизни. А—начало весны. У побега первого порядка: 12—зачаток верхушечного цветка и 13—зачаток первой почки возобновления. Побег второго порядка в фазе розетки. А₁—середина весны. У побега первого порядка цветение 12—верхушечного цветка и 12₁—бутионизация пазушных цветков. 13—первая почка возобновления в фазе розетки. А₂—конец весны. У побега первого порядка цветение и 12—верхушечного цветка и 15—зачаток второй почки возобновления. Побег второго верхушечного цветка и 15—зачаток второй почки возобновления. Побег второго и третьего порядков в фазе розеток. 16—розетка побега третьего порядка. В—начало лета. У побега первого порядка конец цветения. В₁—середина лета. У первой почки возобновления цветет 14—верхушечный цветок и 14₁—бутионизация пазушных цветков. В₂—конец лета. У первой почки возобновления побега первого порядка конец плодоношения. В—осень. Зимующие почки: 17—второй почки возобновления побега первого

порядка, 18—побега второго порядка, 19—побега третьего порядка, 20—побега четвертого порядка. В—начало весны. У побега первого порядка цветение 12—верхушечного цветка и 12₁—бутионизация пазушных цветков. В₁—середина весны. У побега первого порядка цветение 12—верхушечного цветка и 12₁—бутионизация пазушных цветков. В₂—конец весны. У побега первого порядка цветение 12—верхушечного цветка и 12₁—бутионизация пазушных цветков. В₃—конец лета. У первой почки возобновления побега первого порядка конец плодоношения. В—осень. Зимующие почки: 17—второй почки возобновления побега первого

ЧЕТВЕРТЫЙ ГОД ЖИЗНИ



второго порядка, 19—побега третьего порядка. IV—зачатки
 порядка, 20—часть побега первого порядка, затянута в поч-
 ву. У побега второго порядка, затянута в почву
 жизни. 21—часть побега второго порядка, затянута в почву
 жизни. 22—часть побега третьего порядка, затянута в почву
 жизни.

ни. А—начало весны. У второй почки возобновления по-
 а 23—зачаток верхушечного цветка и 24—зачаток третьей
 . У побега второго порядка 25—зачаток верхушечного цвет-
 рвой почки возобновления. А₁—середина весны. У побегов
 порядков цветение верхушечных цветков и 23 и 25—бутони-
 змов. У побегов первого и второго порядков почки возобнов-
 с. Побеги четвертого порядка в зачатке

шечного цветоносного стебля, но сближены по фазам развития друг с другом.

4. По классификации жизненных форм И. Г. Серебрякова (1952), *Campanula tridentata* относится к полурозеточным растениям, то есть у нее побег с укороченными междоузлиями и развитыми зелеными листьями (розеточные листья) и олиственные цветоносные стебли.

5. В виргинальном периоде (от проростка до первого плодоношения) у *Campanula tridentata* ветвление моноподиальное; с половозрелостью становится симподиальным, то есть верхушка главной оси прекращает свой рост образованием генеративного побега и развивается боковая ветвь (у *Campanula tridentata* почка возобновления), растущая по направлению главной оси.

6. Все побеги последующих порядков, до образования верхушечного цветоносного стебля, так же как и побег первого порядка, развиваются моноподиально (в это время в пазухах их листьев образуются побеги последующего порядка), затем переходят к симподиальному ветвлению, то есть побеги последующих порядков повторяют путь, пройденный побегом первого порядка в виргинальный период его жизни. Все побеги последующих порядков отходят от одного стеблекорня, но способны образовывать придаточные корни для использования талых вод верхних горизонтов почвы. Отмирание одного или нескольких побегов последующих порядков не влечет за собой отмирания всей особи, как не отмирает все дерево, если отмирает одна или несколько его ветвей различных порядков.

7. По данным В. Е. Восканяна (1966), у *Campanula tridentata*, произрастающей на г. Арагац на высоте 3250 м над ур. м., генеративная почка закладывается осенью. По нашим данным, особи этого вида, произрастающие в альпинарии Ботанического сада, закладывают генеративные органы весной, в год цветения и, как уже сказано, только в исключительные годы встречаются особи с генеративными органами, заложенными осенью.

Смещение времени заложения генеративных органов с осени на весну присуще многим видам растений при перенесении их в новые условия обитания. По наблюдениям И. А. Райковой (1965), у растений, перенесенных с Памира, с высоты 3860—4700 м над ур. м. в Ташкент, на высоту 480 м над ур. м., «формирование генеративных органов в почках возобновления в Ташкенте сдвигается с осени на весну и начинается одновременно с ростом перезимовавших почек, в то время как на Памире у большей части видов генеративные органы в почках возобновления уже сформированы к осени».

8. У *Campanula tridentata* в альпинарии за один вегетационный период могут развиваться две или три последовательно замещающие почки возобновления, в которых формирование генеративных органов происходит без воздействия на них пониженных температур в осенне-зимнее время.

9. В альпинарии *Campanula tridentata* цветет в конце апреля или

в начале мая, то есть в то время, когда метеорологические условия в Ботаническом саду близки к природным в период ее цветения. В некоторые годы единичные экземпляры цвели за вегетационный период два-три раза—весной, летом и осенью. У растений, выращенных из семян, наблюдалась растянутость периода цветения с апреля по август не только благодаря способности образовывать многочисленные генеративные почки, но и за счет смены одних цветущих особей другими. Аналогичные данные приводит И. М. Культиасов в своей работе «Особенности экологии высокогорных растений Западного Тянь-Шаня» (1955). По его наблюдениям, не только отдельные виды проходят основные фазы вегетации в разные сроки, но и особи одних и тех же видов на участках, отличающихся характером увлажнения, могут находиться в совершенно различных фазах развития.

Delphinium foetidum Lomak.—Живокость вонючая

Многолетнее растение до 50—60 см высоты с рыхлым немногочетковым соцветием, состоящим из темно-фиолетовых крупных цветков. Листочки околоцветника снаружи с длинными белыми спутанными волосками, мохнатые, совнутри несут такие же волоски, но в меньшем числе, широко, почти округлообратнояйцевидные, со слегка оттянутой тупой верхушкой, перепончатые, 2—2,5 см дл. и до 1,5 см шир., верхний продолжен в слегка крючковидно книзу загнутую шпору. Стебли густо-железисто-опушенные. Листья на длинных волосистых при основании расширенных черешках. Пластинка листа опушенная, округло-почковидная, рассеченная на три глубоко надрезанные ромбические или ромбически-округлые доли. Растение в свежем виде с неприятным запахом, но благодаря крупным, ярким цветкам высокодекоративное.

Распространен в Армении в верхнеальпийском поясе на россыпях, каменисто-щебнистых склонах и закрепленных осыпях г. Арагац (близ оз. Сев-лич, на высоте 3328 м над ур. моря, и в кратере Перечингил, в горах Капуджих и Егасар в южной части Зангезурского хребта; «Флора Армении», т. I, 1954).

В альпинарии Ботанического сада АН Арм. ССР культивируется с 1961 г. Растения переносились с г. Арагац и выращивались из семян, собранных на г. Арагац и на г. Капуджих, и с экземпляров, перенесенных в альпинарий с г. Арагац. Растения, перенесенные из природы в альпинарий, не достигали пышного развития. Они цвели, плодоносили, но на 3—4-й год жизни отмирали. Выращенные из семян развиваются лучше. Всхожесть семян высокая. Всходы дружные, но выпад проростков очень большой, что следует объяснить быстрым повышением температуры в весенние месяцы в Ботаническом саду. Оставшиеся немногочисленные экземпляры развиваются хорошо, обильно цветут и плодоносят. От сородичей, произрастающих в природе, отличаются образованием небольшого числа цветоносных стеблей и листьев, но сохраняют число цветков в соцветиях и размеры цветка. Высейнные в альпинарии

осенью, прорастают весной в зависимости от схода снега с 5 апреля по 25 апреля и зацветают на втором году жизни. Весной длинные, книзу расширенные черешки выносят на поверхность почвы яйцевидные, верху заостренные семядоли с гладкими краями и почечку, а под поверхностью почвы прорастает длинный гипокотиль и корешок. В первый период развития всходов (до появления 5—6-го листа) гипокотиль нитевидный, светлый и внешне сильно отличается от корня, тоже нитевидного, но красновато-бурого цвета, со слабо развитыми корневыми волосками. Первый лист, как и все последующие листья, тройчатый, доли его цельнокрайние, сидит на черешке с сильно расширенным основанием. Основание черешка первого листа в несколько оборотов (улиткообразно) окутывает верхушечную почечку. Таким образом, каждый последующий лист, образовавшийся в почечке, оказывается в несколько оборотов окутанным расширенным основанием черешка предшествующего листа. С заложением и развитием последующего листа расширяется и укороченный стебель, на котором сидит черешок предшествующего листа, вследствие чего он разворачивается и дает выход на дневную поверхность следующему листу.

По мере появления листьев увеличивается их надрезанность и зубчатость и, наконец, появляются присущие виду листья, рассеченные на три ромбические или ромбически-округлые глубоко надрезанные и зубчатые доли, сидящие на длинных, книзу сильно расширенных черешках. В первый год жизни растения корень значительно отрастает, образуются многочисленные корневые волоски и один-два боковых корня.

По своеобразному строению подземной части, «которая состоит из одревесневших нижних участков многолетних побегов, несущих на своей вершине почки возобновления, а основаниями, соединенными с одревесневшим (часто разрошшимся) гипокотилем, переходящим в деревянистый стержневой корень», обладающий контрактильностью, т. е. способностью втягивать растение в почву (Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников и З. Т. Артюшенко, 1962), мы относим его к растениям, образующим стеблекорень.

В альпинарии к появлению пятого-шестого листа семядоли отмирают. В первый год жизни растения в течение всего вегетационного периода появляются новые листья и отмирают ранее вышедшие, причем черешок каждого последующего листа образуется длиннее черешка предыдущего листа и постоянно вегетируют 5—6 листьев. По мере появления листьев в их пазухах закладываются вегетативные почки (побеги второго порядка).

Осенью вегетация листьев приостанавливается, ранее вышедшие листья отмирают и заложённые в их пазухах почки возобновления затягиваются корнем в почву, то есть образуется подземный стебель (стеблекорень), несущий многочисленные почки. За осенне-зимний период в почках (у побегов второго порядка), перешедших к подземному образу жизни, продолжается образование листьев, в пазухах кото-

рых, по мере их образования, закладываются почки последующего порядка (побеги третьего порядка). Они представляют собой подобие почек второго порядка, но в миниатюре. В это время зимующие почки (побеги второго порядка) состоят из ряда микроскопических веерообразно сложенных листовых пластинок, сидящих почти непосредственно на плотных, молочно-белого цвета, сильно расширенных основаниях черешков, превышающих листовые пластинки в 3—4 раза.

В почкосложении расширенные основания черешков сидят спирально на зачатке стебля и, подобно чешуям луковиц, по всей длине в несколько оборотов улиткообразно окутывают друг друга. Зачатки стебля с листьями заключены в молочно-белого цвета чехлик, а поверх чехлика вся зимующая почка защищена затвердевшим расширенным основанием черешка листа, в пазухе которого она образовалась.

Весной, т. е. на второй год жизни растения, после схода снега в альпинарии первой достигает надземного развития верхняя почка, т. е. заложенная последней. Затем развиваются нижележащие почки, заложенные первыми. Таким образом, образование почек в пазухах листьев зимующей почки, их рост и развитие происходит в акропетальном направлении, но верхние почки обгоняют в своем развитии нижние и распускаются первыми.

Аналогичные наблюдения приводит в своей работе И. П. Игнатьева (1960).

Как уже сказано, в осенне-зимний период в зимующих почках, по мере образования листьев, в их пазухах закладываются новые почки (побеги последующего порядка); следовательно, весной в пазухах прикорневых листьев, вынесенных стеблем на поверхность почвы, уже сидят новые почки. Попутно с ростом и развитием листьев, в пазухах которых они заложились, но в замедленном темпе, в этих почках продолжается образование зачатков листьев. В альпинарии в надземные побеги развиваются не все заложенные почки, обычно не больше двух, остальные остаются спящими и со временем высыхают. Не исключена возможность их развития в надземные побеги в период полной зрелости растения в случае избытка в стеблекорне накопленного запаса питательных веществ. Весной почки второго порядка, достигшие надземного развития, уже в виде большого числа зеленых листьев. Они сидят на коротких междоузлиях, резко подразделяясь на нижние, основания которых остаются в почве с заложенными в их пазухах новыми почками, и верхние—стеблевые, в которых нет почек. Нижние сидят на очень длинных черешках, причем черешок каждого последующего листа не длиннее, как в первый год жизни растения, а наоборот, короче черешка предыдущего листа. Верхние листья, в пазухах которых не образуется почек, сидят на коротких черешках, причем и здесь каждый последующий лист сидит на черешке короче черешка предыдущего листа. Таким образом, пластинки всех листьев возвышаются над поверхностью почвы почти на одном уровне, что обусловлено температурными условиями, задерживающими их дальнейший рост. В альпинарии в на-

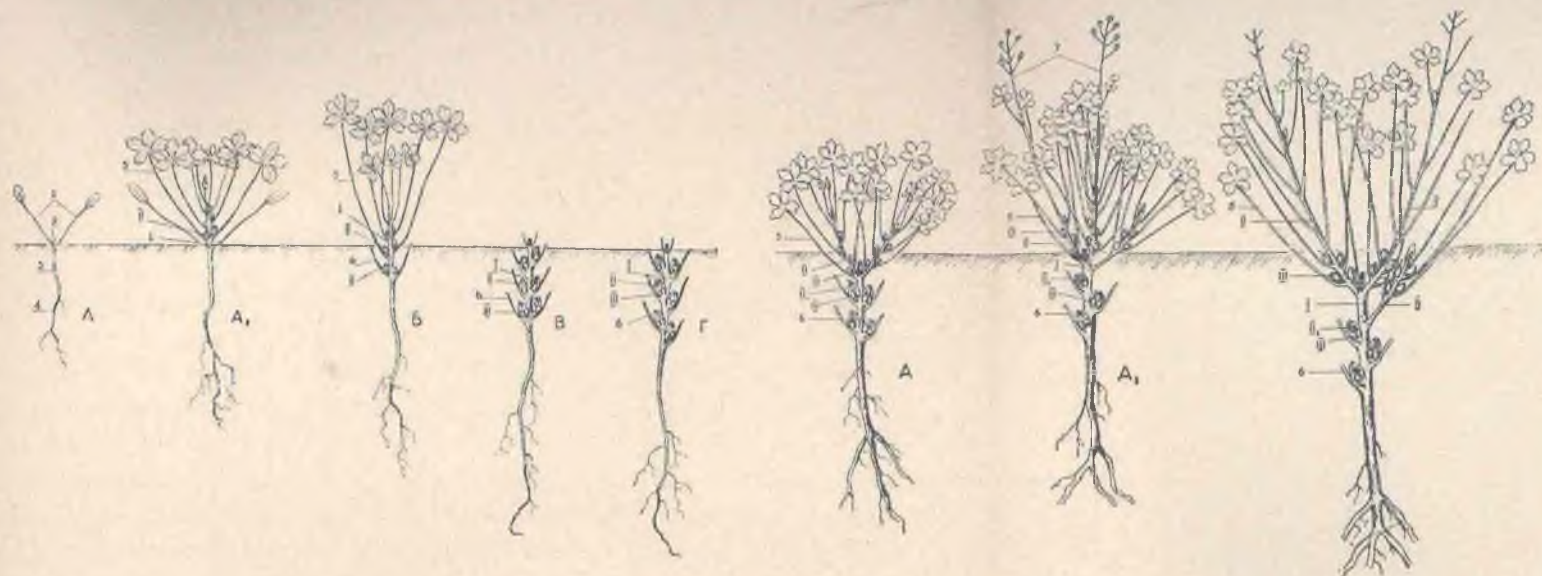


СХЕМА РАЗВИТИЯ DELPHINIUM FOETIDUM

Первый год жизни. А—начало весны. Проросток. 1—семядоли, 2—почечка, 3—гипокотиль, 4—корень. А₁—середина весны. По мере образования листьев в их пазухах закладываются зачатки побегов второго порядка. I—побег первого порядка. 5—листья. II—побег второго порядка в зачатке и в последующих фазах развития. Б—лето. Отмирание листьев и затыгивание в почву сидящих в их пазухах зачатков побегов второго порядка. 6—затвердевшие расширенные основания черешков отмерших листьев. В—осень. В пазухах листьев зачатков побегов второго порядка образование побегов

третьего порядка. III—побеги третьего порядка в зачатке и в последующих фазах развития. Г—зима. Подземное развитие побегов второго порядка.

Второй год жизни. А — начало весны. Развитие верхних побегов второго порядка в надземные побеги. II₁ — побеги второго порядка в виде спящих почек. А₁—конец весны. У побегов второго порядка образование цветоносных стеблей. 7—цветоносный стебель. В — осень. Отмирание надземных частей побегов второго порядка и затыгивание в почву сидящих в пазухах отмерших листьев, зачатки побегов третьего порядка.

чале или середине мая, в зависимости от метеорологических условий данного года, на побегах образуются бутоны, которые вскоре распускаются. Следом за первым побегом, развившимся из верхней почки, развивается второй побег из нижележащей почки, а затем и третий. Все эти побеги находятся в различной фазе развития. В то время как побег, развившийся из верхней почки, в фазе цветения, побег, развившийся из второй, может быть еще в фазе бутонизации, а побег, развившийся из третьей почки, пребывать в вегетативной фазе. С окончанием плодоношения побегов, достигших «зрелости», и высыханием стеблей и листьев корень постепенно затягивает стебель в почву. Как и в первом году жизни растения, расширенные основания черешков листьев, закончивших вегетацию и затянутых в почву, не опадают, а плотно прикрывают почки (побеги третьего порядка), т. е. выполняют роль защитных чешуй. В следующем году весь процесс развития повторяется.

Из сказанного следует, что проросток *Delphinium foetidum* состоит из двух семядолей, почечки, длинного гипокотилия и корня. В первый год жизни растения образуются прикорневые листья, по мере их образования в пазухе каждого листа закладывается почка (побег второго порядка). Почка состоит из микроскопических листьев, одетых в чехлик. В конце вегетационного периода с отмиранием листьев почки, заложенные в их пазухах, затягиваются корнем в почву. За осенне-зимний период в почках (побегах второго порядка), в пазухах всех или некоторых нижних листьев, закладываются новые почки — зачатки побегов третьего порядка. Весной на второй год жизни растения почки второго порядка (2—3 почки), заложенные в пазухах верхних прикорневых листьев, обогнав в своем росте и развитии почки, заложенные в пазухах нижних прикорневых листьев, преобразуются в надземные побеги (побеги второго порядка), а остальные почки, заложенные в пазухах нижних прикорневых листьев, остаются спящими и обычно со временем отмирают. С развитием почек побегов второго порядка в цветущие надземные побеги, заложенные в пазухах их нижних листьев, новые почки (побеги третьего порядка) несколько развиваются, т. е. достигают 0,5 см длины, а с окончанием надземной жизни побегов второго порядка затягиваются корнем в почву и в дальнейшем повторяют весь процесс развития почек второго порядка (рис. 2).

ЛИТЕРАТУРА

- Ахвердов А. А., Мирзоева Н. В. Поведение альпийских растений, перенесенных в зону каменистой полынной полупустыни. Тр. Бот. инст. АН Арм. ССР, т. XIV.
Восканян В. Е. 1966. О некоторых биологических особенностях растений верхней части альпийского пояса горы Арагац. «Бот. жур. АН СССР», т. 51, № 2.
Гроссгейм А. А. 1949. Определитель растений Кавказа.
Игнатьева И. П. 1960. Некоторые особенности развития дельфиниума. Известия ТСХА, 4.
Кузнецов В. М. 1951. Биоморфология корня горца забайкальского (*Polygonum divaricatum* L.) и методика его изучения. Тр. Глав. Бот. сада, т. 2.

- Культиасов И. М. 1955. Особенности экологии высокогорных растений Западного Тянь-Шаня. Изд. АН СССР, М.
- Микеладзе Р. М. 1960. К познанию альпийских ковров Юго-Осетии. «Проблемы бот.», т. 5, М.—Л.
- Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. ин-та, АН СССР, серия 3, вып. 6.
- Райкова И. А. 1965. Морфобиологические особенности растений Памира. «Проблемы современной ботаники», т. II, изд. АН СССР, Всес. бот. об-во.
- Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.
- Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М.
- Смелов С. П. 1947. Биологические основы луговодства. М.
- Тахтаджян А. Л. 1946. К истории развития растительности Армении. Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР, т. IV.
- Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. 1962. Атлас по описательной морфологии высших растений. М.—Л.
- Федоров Ан. А. 1952. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время. Матер. по четвертичному периоду СССР, вып. 3, М.
- Флора Армении. 1954, том I, Ереван.
- Флора СССР, 1937, том VII, М.—Л.
- Флора СССР, 1957, т. XXIV, М.—Л.

Ն. Վ. ՄԻՐԶՈՅԵՎԱ. Ա. Ա. ԱՆՎԵՐԴՈՎ.

ՆՅՈՒԹԵՐ ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ՖԼՈՐԱՅԻ ՎԱՅՐԻ ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ԲԻՈԼՈԳԻԱՅԻ ՎԵՄԱԲԵՐՅԱԼ (Հաղորդագրություն 2)

(Ա մ փ ո փ ո լ մ)

Հոդվածում նկարագրված է Երևանի բուսաբանական այգում մշակվող ալպիական դդուռ երկու տեսակների բիոլոգիան՝ *Campanula tridentata* և *Delphinium foetidum*.