

В. Е. ВОСКАНЯН

О ПАРТИКУЛЯЦИИ ВЫСОКОГОРНЫХ РАСТЕНИЙ ГОРЫ АРАГАЦ

Отмирание органов и тканей растений, приводящее к расщеплению материнской особи на несколько частей, известно давно [46]. Термин «партикуляция» впервые введен Высоцким [5], изучавшим корневые системы травянистых растений степи.

В настоящее время существуют многочисленные исследования по изучению партикуляции растений различных жизненных форм кустарников, полукустарников, кустарничков, полукустарничков и многолетних стержнекорневых, кистекорневых и корневищных трав степей, полупустынь, пустынь и других местообитаний [1—20, 23—27, 29—32, 35—44]. Она обнаружена также и у некоторых субальпийских и альпийских растений [21, 22, 28, 33, 45].

Ряд исследователей рассматривает ее как своеобразную форму вегетативного размножения [2, 8, 19—22, 27, 29, 30]. Другие исследователи [1, 7, 10—12, 31, 34, 35, 44] связывают ее со старением растений и считают, что партикуляция является способом приспособления растений к неблагоприятным условиям существования [7, 28], несколько продлевающим жизнь растения [1, 7, 10—12].

По Мокеевой [25], партикуляция является следствием ежегодного отмирания верхушек побегов после цветения и стравливания побегов скотом. Автор рассматривает ее как приспособление, дающее возможность организму жить в жестких условиях пустыни, однако при этом утверждая, что она приводит растение к преждевременной гибели.

Многолетние наблюдения Казаряна [15] над люцерной и красным клевером, а также Игнатьевой [9, 12] показали, что партикуляция корней начинается со второго года жизни после отмирания плодущего главного побега. При этом она считается основной причиной старения и отмирания многолетних стержнекорневых трав, а у злаков является основным способом вегетативного размножения [15—17].

Пироговым [28] партикуляция отмечена у некоторых видов альпийских растений, произрастающих на скалах и осыпях северного склона Центрального Кавказа. Он считает, что основная причина ее—это нарушение водного режима, в связи с чем возникает потребность в формировании дополнительной водопроводящей системы.

Исследования, проведенные в различных экологических условиях, показывают, что партикуляция более распространенное явление у рас-

тений засушливых местообитаний, однако она обнаружена и у растений альпийских ковров, почти постоянно обеспеченных влагой [21, 22]. Типичные представители этих местообитаний в основном являются мезофитами.

При изучении подземных органов растений ковров, скал, осыпей и россыпей верхней части альпийского пояса горы Арагац нами обнаружена партикуляция корней у многих видов растений, произрастающих главным образом на каменных осыпях и россыпях. Последние на Арагаце занимают довольно большие территории и встречаются в основном на крутых микросклонах, местами и на пологих склонах, образовавшихся вследствие выветривания скал. Растительность подобных местообитаний отличается от ковравых фитоценозов флористическим составом и отсутствием сомкнутых фитоценозов. В отличие от ковров растения осыпей и россыпей в основном крупные, с хорошо выраженными прямостоящими стеблями (высотой до 40—50 см). Сравнительные изучения растений ковравых ценозов, осыпей и россыпей показали значительные различия в росте надземных и подземных органов. Если у 75% ковравых растений вес сухой массы надземных органов 1 растения не достигает 1 г и колеблется в пределах 0,005—0,95 г, а вес сухой массы корней—0,01—0,085 г, то у 70% видов растений, произрастающих на осыпях и россыпях, эти показатели соответственно колеблются в пределах 1,22—13,55 г и 0,16—20,74 г. Однако соотношение надземной и подземной массы у обеих групп растений в среднем одинаково.

Из двудольных наиболее распространенными видами на каменных осыпях и россыпях альпийского пояса г. Арагац являются *Nepeta supina* Stev., *Delphinium foetidum* Lomak., *Thymus rariflorus* C. Koch, *Doronicum oblongifolium* D. C., *Chaerophyllum maculatum* Willd., *Hieracium schelkovnikovii* Woron., *Ziziphora raddei* Juz. и др. Эти виды на г. Арагац не встречаются в фитоценозах с сомкнутым травостоем. Для некоторых из приведенных видов партикуляция корней является весьма характерной особенностью: *N. supina*, *D. foetidum*, *Th. rariflorus*, и иногда *Ch. maculatum*, *Z. raddei*.

Ниже приводится описание подземных органов и их партикуляции, а также некоторые данные по биологии и экологии партикулирующих «терженекопневых растений».

Nepeta supina произрастает преимущественно на сухих каменистых склонах, местами встречается на влажных песчаных почвах (в «кратере»). Растение с многочисленными ортотропными стеблями высотой 15—30 см. Вес зеленой массы составляет около 15 г. Надземные органы на зиму отмирают. Почки возобновления у *N. supina* закладываются на плагиотропных, слегка одревесневших корневищеподобных побегах, расположенных на поверхности почвы под камнями. Обладает гибкой корневой системой, характерной и для некоторых других расте-

* У других жизненных форм, как у кистекопневых и дерновых многолетников партикуляция обычно носит иной характер и в настоящей работе не приводится.

ний, обитающих в подобных условиях. Корни длинные (до 150 см), шнуровидные, темные, волокнистые, распространяются пучками и хорошо приспособлены к подвижному субстрату. Партикуляция у данного вида очень распространена и начинается с различных мест—с основания или с центра корня, иногда с корневищеподобного побега и хорошо выражена у взрослых особей. Первые признаки ее (утолщение, сплющивание корня) наблюдаются у молодых, еще неполовозрелых растений. С увеличением возраста растений партикуляция углубляется и распространяется на всю длину корня до полного его расщепления. Вместе с тем, еще до полного обособления партикул наблюдается последующее (повторное) расщепление корней, образующее у взрослых растений так называемый «многожильный пучок». Число жилок у старых особей доходит до 15, а иногда и больше. Однако партикулы мало удаляются друг от друга (особенно в подземной части), остаются прижатыми, образуя сплетенный веревкообразный пучок корней (рис. 1). Вполне воз-



Рис. 1. Глубокая партикуляция у *Nepeta supina* Stev.

можно, что такое состояние корней является как бы приспособлением, способствующим противостоянию подвижного субстрата на склонах. Партикуляция у *N. supina* не приводит к интенсивному заселению территории, однако вследствие увеличения количества особей и распространения надземных органов наблюдается некоторое расширение занимаемой площади, более заметное в условиях влажных местообитаний, где наряду с партикуляцией происходит также образование тонких придаточных корней на плагиотропных корневищеподобных побегах.

Партикуляция выявлена нами также у других видов рода *Nepeta*— у *N. reichenbachiana* Fisch et Mey., произрастающего на скалах и каменных россыпях верхней части альпийского пояса (на высоте 3250 м над ур. м.) и *N. sp.* на крупнокаменистых осыпях (2400—2500 м над ур. м.).

Delphinium foetidum — является одним из распространенных видов на осыпях и россыпях альпийского пояса г. Арагац. Встречается, главным образом, на крутых, щебнистых склонах. Ядовитое растение с многочисленными ортотропными облиственными стеблями высотой до 40 см. Вес зеленой массы одного растения составляет в среднем 56 г. Надземные органы незимующие, отмирают перед уходом под снег. Почки возобновления находятся в почве на глубине 2 см на гибких плагиотропных подземных одревесневших побегах. Обладает мощной корневой системой длиной 160 см и более. Молодые особи имеют стержневой главный корень, проникающий вглубь каштаново-щебнистой почвы до 100—110 см. Корень в дальнейшем расщепляется, разделяясь на несколько частей. Первые признаки партикуляции нами отмечены у молодых, но переходящих к плодоношению особей. При этом расщепление начинается или с основания главного корня, или с корневищ (последние у *D. foetidum* в природных условиях почти не образуют придаточных корней). В дальнейшем, с возрастом растений, процесс партикуляции усиливается, образуются новые очаги на нижних частях, охватывающих весь стержневой корень. Полная партикуляция обнаруживается очень поздно, лишь у взрослых, главным образом, стареющих особей, причем последними разъединяются ткани корневой шейки. Надо отметить, что продолжительность жизни у *D. foetidum* (также как и у других высокогорных многолетников) большая, и процесс партикуляции протекает очень медленно в течение многих лет.

Таким образом, партикуляция у *D. foetidum* приводит к увеличению числа особей, которые продолжают самостоятельную жизнь, но не удаляются, оставаясь прижатыми друг к другу.

Thymus gariiflorus—высокогорный полукустарничек, произрастает преимущественно на щебнистых сухих, солнечных склонах. Стволик сильно разветвляется, образуя горизонтально развивающиеся одревесневшие побеги. Цветоносные побеги травянистые, тонкие, приподнятые. В конце вегетации в почках возобновления закладываются генеративные почки, которые, однако, до ухода под снег не дифференцируются. Почки возобновления—на одревесневших побегах на высоте 2—3 см от поверхности почвы, побеги разветвленные, плагиотропные (обычно лежащие на земле), укореняющиеся. Корни стержневого типа, одревесневшие, разветвленные. Для взрослых растений характерно явление партикуляции. При этом главный корень расщепляется на отдельные части, которые нередко спирально извиваются, образуя скрученный, веревковидный пучок. Скручивание связано с анатомическими особенностями строения корня и способствует его сокращению и втягиванию корневой шейки [42].

Часто, еще до полного обособления партикул, отдельные одревесневшие побеги *Th. gariflorus* укореняются. Придаточные корни постепенно углубляются в каменистую почву, принимая вид стержневого, подобно корню материнской особи. В дальнейшем происходит полное расчленение материнского растения, при этом каждый укореняющийся партикул продолжает самостоятельную жизнь. Таким образом, в начальном периоде партикуляции отделившаяся часть растения получает воду и питательные вещества через корневую систему материнской особи. В дальнейшем, с образованием придаточных корней у партикул, значительно улучшается снабжение водой и питательными элементами, происходит обновление и омоложение особи. Осуществленное таким путем вегетативное размножение обеспечивает медленное расселение *Th. rariflorus*.

Партикуляция и скручивание корней нами обнаружены также и у *Th. kotschyanus* в зоне каменистой полынной полупустыни у подножия горы Арагац (на высоте 1300 м над ур. м.), а также и у *Ziziphora gad-dei*, произрастающего на крупнокаменистых склонах верхней части альпийского пояса на высоте 3300—3400 м над ур. м. Эти виды по морфологическим особенностям вегетативных органов и по характеру партикуляции очень похожи на *Th. gariflorus*, и вышеприведенные описания партикуляции в полной мере можно отнести также и к ним.

Chaetophyllum maculatum произрастает на зарастающих, крупнокаменистых россыпях. Крупные растения с высоким (до 80 см) прямым стеблем. Обладает главным длинным стержневым корнем, проникающим в каменистую почву более чем на 1 м. Имеет подземный, разветвленный в верхней части каудекс, от которого отходят придаточные, вертикально развивающиеся корни.

Партикуляция начинается с каудекса (главным образом с участка разветвления) и распространяется вниз по корень, однако полная партикуляция у *Ch. maculatum* наблюдается очень редко. Партикулы остаются обычно связанными с материнским корнем или с каудексом, хотя снабжаются в основном собственными придаточными корнями.

Партикуляция в условиях верхней части альпийского пояса г. Арагац обнаружена нами также и у *Scrophularia olympica* Boiss., *Hedysarum armena* Boiss. и *Crepis sahendi* Boiss. et Bushe. У указанных трех видов она неглубокая, начинается с головки каудекса и распространяется вниз, обычно до корневой шейки. Причиной партикуляции у *S. olympica*, также как и у некоторых других видов [12, 15, 16] является гниение и углубление мертвой поверхности, образовавшейся в результате ежегодного отмирания надземных органов (главным образом генеративных побегов). Она наблюдается также у некоторых других видов рода *Scrophularia* (*S. grossheimii* Schischk., *S. rupestris* Bleb., *S. bentherrana* Boiss.), встречающихся в других районах республики.

Партикуляция отмечена нами также и у *Paraver orientale* L., произрастающего на г. Арагац на высоте 1900 м в разреженном лесу. Как в культуре [10—12], так и в условиях естественного местообитания у

P. orientale имеет место полицентрическая партикуляция (рис. 2). Наряду с ней у *P. orientale* наблюдается обыкновенная партикуляция, начинающаяся с каудекса и распространяющаяся на главный корень. Однако у изученных нами экземпляров полного расчленения партикул не обнаружено.

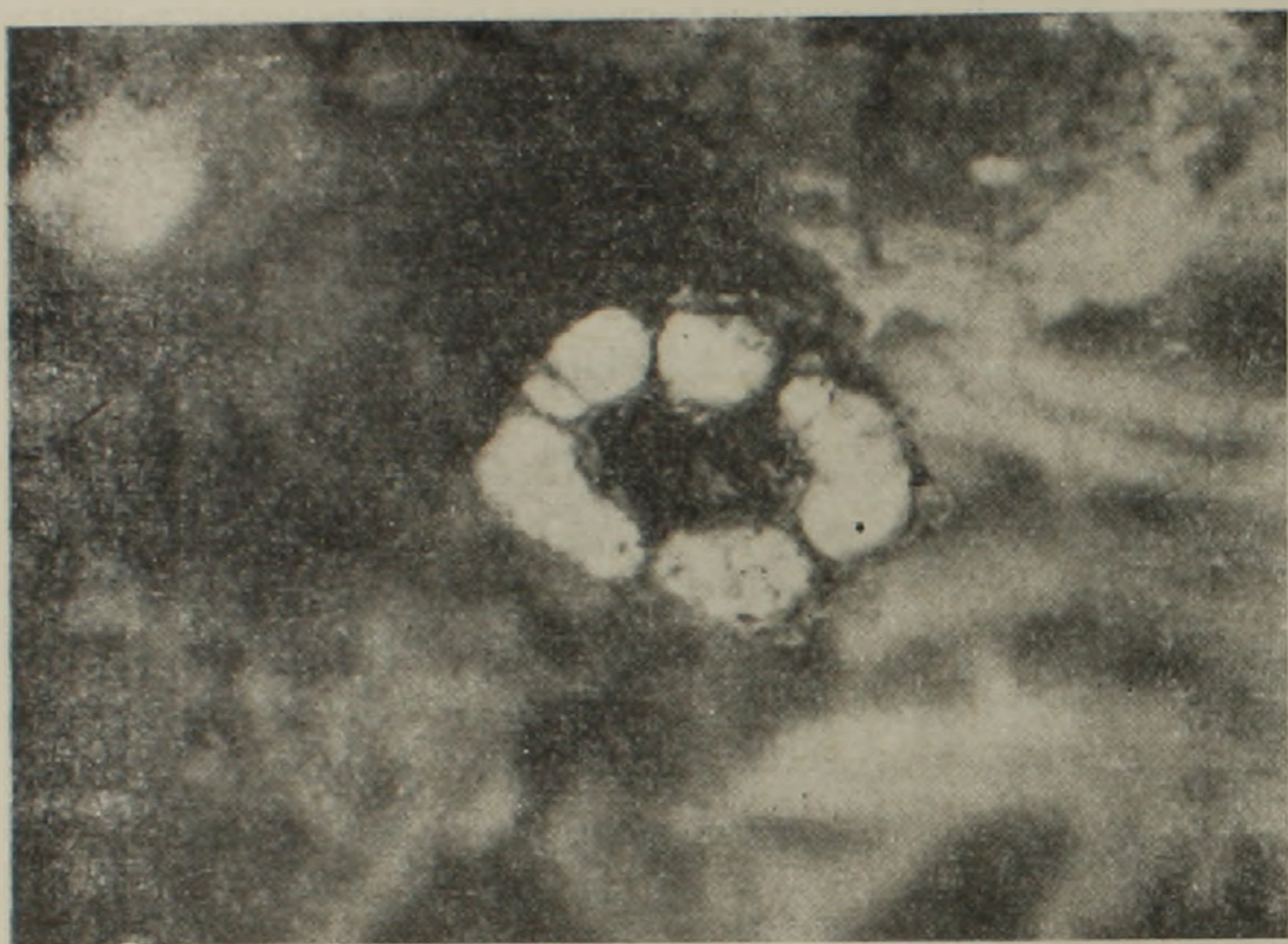


Рис. 2. Полицентрическая партикуляция у *Papaver orientale* L.

Партикуляция наблюдается также и у некоторых видов ковровых фитоценозов верхней части альпийского пояса г. Арагац (*Carum caucasicum* Boiss., *Pulsatilla albana* (Steev.) Bercht et Presl. и др.).

Таким образом, на основании проведенных нами исследований можно заключить, что партикуляция у высокогорных стержнекорневых растений наблюдается как у видов сомкнутых фитоценозов ковров, так и в открытых группировках скал, осыпей и россыпей, причем у последних она встречается сравнительно чаще.

В литературе имеется указание, что партикуляция вызывается стравливанием побегов скотом [25, 41]. Однако нами выявлено сравнительно широкое распространение партикуляции у растений крупнокаменных осыпей, которые почти не втапываются и не стравливаются скотом.

Партикуляция обнаруживается у видов самых различных семейств и, как отмечает Шалыт [42], не связана с систематическим положением растений. Вместе с тем, литературные данные и данные наших исследований дают основание полагать, что партикуляция характерна для многих представителей определенных систематических групп.

Партикуляция может начаться с разных мест — с основания или с середины корня, с каудекса — и распространяться на всю длину многолетних органов растений. Первые признаки партикуляции, а иногда (редко) частичное расщепление корня у некоторых видов отмечается у молодых,

еще неполовозрелых особей. Однако полная партикуляция обычно наблюдается у взрослых и старых растений.

Институт ботаники

АН АрмССР

Поступило 2.XII 1971 г.

Վ. Ե. ՈՍԿԱՆՅԱՆ

ԱՐԱԳԱՍԻ ԲԱՐՋՐԱՆՈՆԱՅԻՆ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ՊԱՐՏԻԿՈՒԼՅԱՅԻԱՅԻ ՄԱՍԻՆ

Ա. մ փ ո փ ո լ մ

Արագած լեռան ալպիական գոտու վերին մասի բույսերի ընդերկրյա օրգանները ուսումնասիրելիս մի շարք բուսատեսակների մոտ նկատվել է արմատի պարտիկուլյացիա (մասնատում):

Հստ մեր տվյալների, այդ երևույթը համեմատաբար հաճախ է հանդիպում քարացրոններում աճող տեսակների մոտ ինչպիսիք են՝ *Nepeta supina* Stev., *Delphinium foetidum* Lomak., *Thymus rariflorus* C. Koch, *Ziziphora raddei* Juz. և այլն:

Պարտիկուլյացիա դիտվել է նաև ալպիական գորգերի խիտ համակեցությունների բուսատեսակների մոտ՝ *Carum caucasicum* Boiss., *Pulsatilla albana* (Stev.) Bercht et Presl.

Նշված տեսակների պարտիկուլյացիան կարող է սկսվել տարբեր տեղերից՝ արմատի հիմքից կամ կենտրոնից, կաուղեքսից և տարածվել բույսի բաղմամյա օրգանների ամբողջ երկայնքով: Պարտիկուլյացիայի առաջին նշանները, իսկ երբեմն էլ մասնակի ճեղքում նկատվում է երիտասարդ՝ դեռևս չպտղաբերող բույսերի մոտ, սակայն լրիվ մասնատումը բնորոշ է հասուն և ծեր անհատներին:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Борисова И. В. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, серия III (геоботаника), вып. 13, 1961.
2. Булгаков С. В. ДАН СССР, 45, 1; 1944.
3. Василевская В. К. Уч. зап. Ленингр. Гос. универ., сер. биол., вып. 14, 1940.
4. Василевская В. К., Шокина Г. И. Сб. Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы, 1968.
5. Высоцкий Г. Н. Тр. Бюро по прикл. бот., 8, 1915.
6. Голубев Б. Н. Тр. Центр. чернозем. гос. заповедника, вып. 7, 1962.
7. Гордеева Т. К. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. III (геоботаника), вып. II, 1957.
8. Закржевский В. С., Коровин Е. П. Тр. «САГУ», сер. VIII—в. Ботаника, в. 23, 1935.
9. Игнатьева И. П. Известия ТСХА, вып. 2 (21), 1958.
10. Игнатьева И. П. Докл. ТСХА, вып. 53, 1960.
11. Игнатьева И. П. Ботанический журнал. 46, 1961.
12. Игнатьева И. П. Ботанический журнал. 50, 7, 1965.
13. Казакевич Л. И. Известия саратовск. обл. с-х. опытн. станции, 3, вып. 3—4, 1922.
14. Казарян В. О. Научн. тр. Ереванского ун-та, 64, сер. биол. наук, вып. 7, 1958.

15. Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений. Изд. АН АрмССР, Ереван, 1959.
16. Казарян В. О., Балагезян Н. В. Известия АН АрмССР (биол. науки), XIII, 9, 1960.
17. Казарян В. О. ДАН АрмССР, XLI, 2, 1965.
18. Казарян В. О. Старение высших растений. Изд. «Наука», М., 1969.
19. Кудряшева О. И. Физиол. раст. 5, вып. I, 1958.
20. Кузнецов В. М. Тр. Главн. бот. сада АН СССР, 2, 1951.
21. Микеладзе Р. М. В сб. «Пробл. бот». V, Л., 1960.
22. Микеладзе Р. М. Автореф. канд. дисс., Тбилиси, 1960.
23. Мирошниченко Ю. М. Ботанический журнал, 49, 11, 1964.
24. Михайловская И. С. Ботанический журнал, 45, 6, 1960.
25. Мокеева Е. А. Бюлл. Ср.-аз. Гос. ун-та, вып. 23, Ташкент, 1945.
26. Нечаева Н. Т. Ботанический журнал, 34, 1, 1949.
27. Новиков Г. Н. Сов. ботаника, 2, 1943.
28. Пирогов В. С. Уч. зап. Сев-осетинск. гос. пед. ин-та, 5, 27, 1967.
29. Прокофьев А. А., Кудряшева О. И., Глазунова Е. М. Физиология растений, 1, 2, 1954.
30. Радкевич О. Н., Шубина Л. Н. Тр. САГУ, сер. VIII-в, Ботаника, в. 25, 1935.
31. Рачковская Е. М. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. III (геоботаника), вып. II, 1957.
32. Сейфулин Э. М. Известия АН Туркм. ССР, сер. биол., 6, 1967.
33. Семенова-Тян-Шанская А. М. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. III (геоботаника), вып. 5, 1948.
34. Серебряков И. Г. Учен. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В. П. Потемкина, 37, каф. ботаники, вып. 2, 1954.
35. Синьковский Л. П. Сообщение Тадж. филиала АН СССР, 29, 1950.
36. Стещенко А. П. Тр. ин-та Бот. АН Тадж. ССР, 50, 1956.
37. Стещенко А. П. О методах определения возраста и длительности жизни пустынных полукустарников. «Полевая геоботаника», II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1960.
38. Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений (Стебель и корень). Изд. АН СССР, М.—Л., 1962.
39. Шалыт М. С. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. III (геоботаника), вып. 6, 1950.
40. Шалыт М. С. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. III (геоботаника), вып. 8, 1952.
41. Шалыт М. С. Вегетативное размножение и возобн. высших растений и метод его изучения. Полевая геоботаника. Изд. АН СССР, М.—Л., 1960.
42. Шалыт М. С. В сб. «Пробл. совр. бот.», 2, Изд. «Наука», М.—Л., 1965.
43. Шокина Г. И. Рефераты докладов всесоюзной межвузовской конференции по морфологии растений. Изд. МГУ, 1968.
44. Шокина Г. И. В сб. «Биол. наука в ун-тах и пед. ин-тах Украины за 50 лет». Харьковск. ун-т, 1968.
45. Daubenmire R. F. Ecology, 22, 4, 370—378, 1941.
46. Jost L. Bot. Ztg., 48, 1890.