

М.Т. МАЗУРЕНКО, А.П. ХОХРЯКОВ

# Структура и морфогенез кустарников



# Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., «Наука», 1977, 160 с.

Приводится описание структуры и циклов развития побегов и побеговых систем более 100 видов дикорастущих или экзотических кустарников и кустарничков из различных ландшафтно-климатических зон СССР главным образом по материалам, собранным авторами в течение 1969-1975 гг. Большое внимание уделяется изменчивости побеговых систем кустарников в зависимости от условий существования. Для 18 видов дается подробное описание фаз развития от прорастания семени до отмирания. Приводится краткая классификация побегов и побеговых систем всех древесных растений. Жизненная форма кустарника (кустарничка, полукустарника) рассматривается как функция циклов развития; побеговых систем, определяющая длительность той или иной фазы онтогенеза и зависящая от изменения условий существования.

Монография рассчитана на специалистов-ботаников, студентов биологических вузов, садоводов разного профиля, широкий круг биологов, интересующихся проблемами метамерии и системного подхода к биологическим явлениям.

Табл. 3, ил. 50, список лит. 66 назв.

Ответственный редактор А. Г. КРЫЛОВ

## Введение

Кустарники представляют собой одну из обычных жизненных форм семенных растений, широко распространенную почти по всей поверхности нашей планеты, исключая самые пустынные области арктических широт, аридных пространств и альпийских высокогорий. На обширных территориях они составляют основу растительного покрова, как, например, в средиземноморских маквисах и шибляке, австралийских сребах, южноамериканских чаппаралах, кустарниковых и кустарничковых тундрах. Очень заметную роль они играют в растительном покрове саванн и степей.

Интерес к кустарникам вызывается также и тем, что многие из них представляют собой большую хозяйственную ценность. В первую очередь, это касается декоративных, широко используемых в озеленении кустарников, таких как многочисленные сорта сирени, чубушников, акаций, спирей, жимолостей. Не менее широко представлены в культуре и ягодные кустарники, такие как вишня, малина, смородина, крыжовник. Все более интенсивно используются и заросли дикорастущих кустарников. Ягоды многих из них служат витаминным сырьем, роль которого особенно велика на северо-востоке Сибири. Наиболее широко в качестве источника витаминов известен шиповник. В Сибири же, особенно Восточной, на первый план в этом отношении выступают смородины и жимолость съедобная.

Значительный интерес представляют собой кустарники и как жизненная форма, занимающая промежуточное положение между деревьями и травами. Именно у них возникают и развиваются те особенности структуры и морфогенеза, которые с течением эволюции привели к образованию многочисленных и разнообразных травянистых растений.

С морфологической точки зрения кустарники — древесные растения, обладающие несколькими, обычно многими главными (основными) скелетными осями — стволами и стволками, среди которых невозможно или очень трудно, да и то только на первых стадиях онтогенеза, выделить главный. Обычно при этом главные скелетные оси (стволки) более или менее быстро сменяют друг друга во времени таким образом, что онтогенез кустарника, его «большой жизненный цикл», складывается из большего или меньшего числа более коротких «онтогенезов» (жизненных циклов) его основных скелетных осей. Эти последние, в свою очередь состоят из единиц (метамеров) более низкого порядка — приростов, побегов и их систем, которые также имеют свои, еще более интенсивные циклы развития.

Цель настоящей работы — изучение структуры и морфогенеза жизненной формы кустарника. Более вниманье мы уделили метамерному строению и развитию побеговых систем, понимая под этим повторяемость некоторых характерных их структур во времени и пространстве, т. е. цикличность. Хотя изучению метамерии и отдельных сторон строения и развития различных жизненных форм в настоящее время придается большое значение, тем не менее вопрос о цикличности развития побеговых систем, соподчинении разных циклов и даже о самом количестве соподчиненных циклов в развитии тех или иных структур у растений в целом еще очень далек от разрешения. Свою работу мы рассматриваем поэтому только в порядке его постановки вовсе не претендуя на окончательное разрешение. Хотим лишь подчеркнуть, что большой жизненный цикл (онтогенез в целом) складывается из большего или меньшего числа более мелких циклов, и на примере кустарников это выступает очень наглядно. Однако прежде чем приступить к непосредственно интересующей нас проблеме циклов развития побеговых систем кустарников и их разнообразия, считаем необходимым дать обзор строения элементарных единиц, из которых складывается тело кустарников, побегов и их приростов.

## Глава I Разнообразие побегов и их систем у кустарников: основные типы побегов

### Типы побегов

Рост, развитие, поведение различных жизненных форм растений в разных экологических условиях зависят прежде всего от биологических особенностей и морфологии их побегов и образуемых ими систем. Отсюда вытекает необходимость рассмотреть прежде всего вопрос о разнообразии побегов и их свойствах, в частности у кустарников. К побегам можно подходить с разных позиций. Очень хорошо изучены к настоящему времени морфология, т. е. форма, внешний вид побегов и их внутреннее строение. Достаточно полно известна к настоящему времени и биология побегов — способы их нарастания, циклы развития, длительность жизни и т. д. И наконец, только в начальной стадии находится разработка вопросов о побеге как основной единице метамерного тела растения. Это необходимо в целях выяснения томологии частей различных жизненных форм или внутри одной понимаемой широка жизненной формы или даже отдельных побегов одного растения.

С морфологической точки зрения побег — это стебель с сидящими на нем листьями, их пазушными почками и иными придатками (волосками, чешуйками, колочками и т. д.). Но и простая соломинка злаков, и ветвистый ствол дуба — одинаково стебли с сидящими на них листьями. Поэтому важно договориться о том, что считать побегом в качестве единицы метамерного тела растения, а что системой побегов. В настоящее время многие исследователи (Грудзинская, 1960; Петров, 1963; Нухимовский, 1970; Гатцук, 1970, 1974а) единодушны в том мнении, что побег — это, собственно, простой неветвистый стебель, вырастающий из почки зародыша или любой другой, находящейся на стебле или корне. Разногласия касаются частных вопросов: считать ли побегими отдельные цветоножки, отдельные приросты одного и того же побега, как их называть. Мы в данной работе будем придерживаться толкования побега как стебля с сидящими на нем придатками (листьями, почками, шишками эпидермального происхождения, простыми цветоножками), образующегося благодаря деятельности одной и той же верхушечной меристемы, не подвергавшейся отмиранию.

Побег — основная, но отнюдь не самая низшая единица побеговых систем, ибо он может состоять из отдельных приростов, т. е. участков, разделенных зонами замедленного или временно прекращавшегося роста. Таковы побеги многих наших древесных пород с монополюльно нарастающими ветвями, как-то: ясеней, кленов, большинства хвойных и др. К осени на их верхушках формируются верхушечные (терминальные) почки, которые весной трогаются в рост, продолжая нарастание одного и того же побега. У многих пород верхушечные почки трогаются в рост еще в середине лета, и за один вегетационный период могут дать два или даже три прироста, как, например, у дуба. Поэтому можно назвать побег, состоящий из одного прироста (по не отдельные приросты одного побега), элементарным или простым; побег, выросший в течение одного вегетационного периода, — годичным, побег, живущий несколько лет и состоящий из нескольких приростов, — многолетним или сложным. Естественно, разнообразие сложных побегов намного превосходит разнообразие простых, но и эти последние с трудом поддаются классификации прежде всего потому, что неизвестно, какие из их признаков считать основными, а какие — менее существенными.

Сложные побеги могут ничем не отличаться от простых, кроме своей сложности, вследствие однородности всех их приростов. Но и простые побеги могут быть не совсем просты, а также неоднородны по своей длине. Неоднородность эта может быть трех основных типов: 1) морфологическая, связанная с закономерным изменением длины междоузлий по односторонней кривой (подробно об этом сказано у И. Г. Серебрякова, 1952, гл. VI) и нарушением этой закономерности, когда все листья оказываются сосредоточенными у основания или вершины побега; 2) морфолого-биологическая, связанная со специализацией, степенью развития соцветий и цветков; 3) биологическая, связанная со степенью отмирания. Обычно чем более специализирован побег, тем более полно он отмирает. Однако частично или полностью могут отмирать и чисто вегетативные побеги. Особенно часто это происходит с сиплетическими возникшими побегами ввиду того, что их верхушечная почка оказывается не сформированной к периоду наступления холодов.

Какой-либо классификации побегов мы сейчас не имеем. Есть лишь более или менее удачные разграничения их по отдельным признакам (Нухимовский, 1970; Гатцук, 1974) или же классификации (обзоры типов) побегов у отдельных групп: родов или даже чаще всего видов растений. Не придерживаясь хронологического порядка, при котором сходные типы классификаций могут оказаться довольно далеко друг от друга, рассмотрим их в зависимости от основного подхода авторов к разграничению типов побегов: морфологического или биологического.

**Морфологическая классификация.** В. Н. Любименко (1900) подразделил побеги деревьев на три группы: 1) обыкновенные или длинные (с листьями срединной формации и удлиненными междоузлиями); 2) типичные укороченные (с листьями срединной формации и укороченными междоузлиями); 3) скрытые укороченные (с листьями низовой формации и укороченными междоузлиями).

Дод (Dode, 1905) дает следующую классификацию побегов. А. Одно-трехлетние побеги: 1) ауксибласты — ростовые побеги, появляющиеся на концах молодых ветвей; 2) мезобласты — промежуточные побеги, характеризующиеся тонкостью и более мелкими листьями; 3) хилые побеги — обычно следующего порядка. Б. Годичные побеги старых пяти-шестилетних ветвей: 4) лампробласты — массивные побеги; 5) теннобласты — тонкие побеги, возникающие летом на коротких весенних побегах; 6) брахибласты — короткие побеги старых ветвей, которые имеют вид узловатых веточек, состоящих из мелких годичных приростов. Из сложного подразделения типов побегов Дода некоторые термины прочно вошли в морфологическую литературу, например брахибласты, противопоставляемые ростовым побегам, называемым ауксибластами.

Е. Варминг (Warming, 1908) делит побеги на длинночленные (ассимиляционные) и короткочленные (розеточные). Б. В. Закревский и Е. П. Коровин (1935), И. И. Курындин и др. (1947), А. В. Гурский и др. (1953), А. А. Федоров и др. (1962) следуют в основном Доду (Dode, 1905), деля побеги на два типа: удлиненные (ауксибласты) и укороченные (брахибласты). К брахибластам эти авторы относят укороченные цветоносные побеги многих плодовых деревьев (например яблонь) именуемых в практике садоводства плодушками или колчатками).

Л. В. Кудряшов и Р. П. Барыкина (1970) для стланиковых кустарников выделяют четыре типа побегов: удлиненные вегетативные, полурозеточные вегетативные, укороченные (розеточные вегетативные), укороченные генеративные.

Г. Н. Зайцев (1962) выделяет следующие типы побегов жимолостей в зависимости от направления роста и расположения почек, из которых они развиваются: *ортотропные* годичные побеги, возникающие на адаксиальной стороне материнского побега и направленные вверх; *амфитропные* побеги, возникающие из трансверсальных почек и направленные примерно горизонтально; *ортоамфитропные* побеги, образованные из адаксиальных и трансверсальных почек; *изофильные* побеги, развивающиеся обычно равномерно из всех категорий почек и расположенные под большим углом к горизонту; *ситотропные* побеги, направленные вниз.

Морфолого-биологическая классификация. И. Г. Серебряков (1949) делит побеги древесных растений на вегетативные (укороченные и удлиненные — ростовые) и цветоносные, или плодушные (как правило, укороченные). Р. А. Мاستинская (1971) по сочетанию двух признаков выделяет побеги ежевики *Rubus caesius*: 1) вегетативно-ортотропные, 2) вегетативно-плагиотропные однолетние, 3) вегетативно-плагиотропные двухлетние, 4) генеративные побеги из пазушной почки дефинитивного листа, 5) генеративные прикорневичные побеги. Биологическая классификация И. Г. Серебряков (1949) в зависимости от специализации делит побеги на три категории: слабо, неполо и крайне специализированные.

Н. Е. Булыгин (1965) классифицирует генеративные побеги на: 1) *генеративные* побеги, после плодоношения полностью отмирающие: а) крайне специализированные, например у вяза *Ulmus scabra* Mill., б) специализированные, например у черемухи *Padus racemosa* (Lam.) Gilib.; 2) *генеративно-ростовые*, у которых отмирает генеративная часть: а) неполо специализированные, например у свидины *Thelycrania alba* (L.) Rojark и клена маньчжурского *Acer manschurica* Maxim, б) слабо специализированные, например у барбариса *Berberis vulgaris* L., в) неспециализированные, например у жимолости голубой *Lonicera caerulea* L. По степени проявления вегетативной и репродуктивной функции Н. Е. Булыгин делит побеги на три основные группы: вегетативные, вегетативно-репродуктивные и строго репродуктивные.

У Е. Л. Нухимовского (1970) мы встречаем несколько подходов к разграничению побегов, например по характеру разветвления верхней части побега: 1) открытые, не заканчивающиеся соцветием, тип *Lonicera caerulea*; 2) условно закрытые, заканчивающиеся кистевидным соцветием, тип *Padus racemosa*; 3) закрытые, у которых верхушечные меристемы образуют закрытые соцветия, заканчивающиеся терминальным цветком, тип *Rosa hirtica*. Е. Л. Нухимовский также классифицирует побеги по степени отмирания, предлагая понятие «резид». Резид — стеблевая часть побега, которая стала многолетней после завершения им фазы видимого или верхушечного роста. В зависимости от степени отмирания резиды делятся на максимо-, мидио- и миниморезиды. Побеги, не образующие резидов, т. е. однолетние, эфемерны. Побеги, образующие мидио- и миниморезиды, по аналогии с эфемерными можно назвать эфемероидными.

Шпет (Sp a t, 1912) делит побеги в зависимости от периода покоя и сформированности почек на: 1) *настоящие ивановы*, в которых после роста весенних побегов почка не сформирована, затем она формируется и дней через 40 начинает расти; 2) *надставленные ивановы*, которые возникают из терминальных конусов нарастания без образования закрытой почки и обычно без перерыва роста, редко после краткой его остановки; 3) *силетические*, в которых на побеге совсем не образуется верхушечная почка и верхушка непрерывно продуцирует листья, в паузах закладываются почки, они сразу трогаются в рост одновременно с продолжающимся ростом «обычного годичного побега»; 4) *пролетические*, развивающиеся на годичном побеге из уже сформированных пазушных почек, которые находились в состоянии покоя.



Фото 1. *Viburnum opulus*

Чисто биологическую, функциональную классификацию побегов ксерофитных древесных растений Каракумов дали Н. Т. Нецаева и др. (1973). В частности, у черного саксаула *Haloxylon aphyllum* они выделяют побеги вегетативные и генеративные; среди вегетативных побегов — ассимиляционные и ростовые, а среди ростовых — порослевые, сильные ростовые и слабые ростовые. Генеративные побеги у черного саксаула могут быть только неспециализированными, а у других древесных растений как специализированными, так и неспециализированными. Реальное разнообразие побегов гораздо более перечисленного, так как возможны самые разные комбинации признаков. Так, укороченные побеги могут быть в разной степени специализированными, отмирающими на разную величину, а удлиненные, кроме того, иметь различное направление и способ роста — прямой, выходящий, опирающийся, цепляющийся и т. п.

Все предыдущее изложение относилось к простым или сложным, построенным из однородных приростов побегам. Но, строго говоря, абсолютно одинаковых приростов быть не может, как не может быть абсолютно одинаковых метамеров любой природы в силу закона изменчивости. Обычно приросты одного побега более или менее различаются длиной. Очень часто первые приросты бывают намного больше последующих. В других случаях неоднородность приростов одного побега может быть выражена резко. Так, укороченные побеги могут дать в последующем удлиненные приросты, что свойственно многим видам деревьев и кустарников (лиственнице, барбарису, карагане) и в той или иной мере присуще всем прочим породам с укороченными побегами. Такие сложные побеги с резко различными морфологическими приростами будут в дальнейшем называться гетерогенными в отличие от побегов с более или менее одинаковыми приростами — гомогенными. Как в случае с простыми побегами, имеющими неоднородное строение, так и в случае со сложными побегами наиболее ярко гетерогенность проявляется тогда, когда побег завершается цветком или специализированным (безлистным) цветоносом. С образованием такого терминального цветоноса или цветка тесно связано последующее отмирание верхушки побега и, следовательно, остановка его роста и развития. Такие побеги И. Г. Серебряков (1952) предложил называть монокарпическими, поскольку они завершают свое развитие формированием плодов и семян.

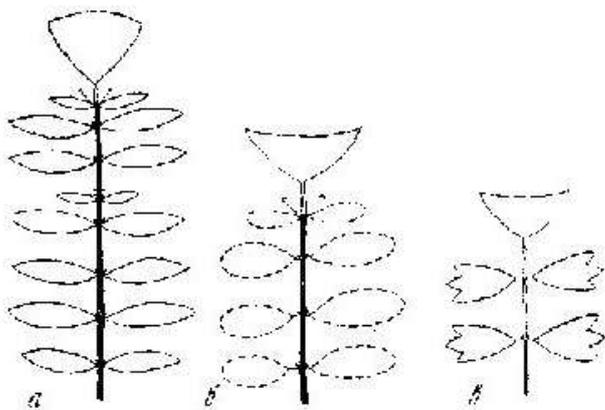


Рис. 1. Цветоносные побеги калины

а — *Viburnum tinus*; б — *Viburnum lantana*; в — *Viburnum opulus*

Побегов с «неполным циклом» попросту быть не может, поскольку один цикл — это один период роста. Неполный цикл может возникнуть лишь тогда, когда рост побега искусственно прерывается. Помимо вегетативных (акарпических) — гомогенных и генеративных (монокарпических) — гетерогенных побегов, сложными могут быть и генеративные поликарпические (Михайлова, 1972; Нухимовский, 1973). В отличие от монокарпических и подобно акарпическим они имеют неопределенное число приростов, как правило являясь полициклическими, и пазушные специализированные цветоносы могут развиваться ежегодно. Частным случаем поликарпического побега может считаться ди- или полициклический дикарпический побег, присущий, например, зеленчуку *Galeobdolon luteum* (Смирнова, Торопова, 1972).

Если монокарпический побег простой, состоит из одного прироста, то его называют моноциклическим, так как он имеет всего один период (или цикл) роста. Если побег сложный, то соответственно количеству приростов он может быть назван ди-, три- или полициклическим. При этом учитывается и конечный прирост, даже если он состоит из крайне специализированного соцветия. Так, например, калины *Viburnum lantana* и *V. tinus* обычно имеют дициклические побеги, но у первого вида конечный прирост его представляет собой лишь специализированное щитковидное соцветие (рис. 1, б), у второго снизу от соцветия находятся 1—2 пары листьев (рис. 1, а). И наконец, у обычной калины *V. opulus* соцветию так же предшествуют 2 пары листьев, но побег и не простые, моноциклические (рис. 1, в).

В странах с умеренным и холодным климатом каждый прирост или цикл роста приходится на 1 вегетационный период. Лишь немногие породы дают по 2 или 3 прироста, да и то не совсем регулярно. Генеративные органы — специализированные соцветия — при этом несут только первые приросты. Очень своеобразна в этом отношении высокогорная среднеазиатская степная жимолость *Lonicera Semenovi*. Годичные побеги состоят у нее всегда из 3 приростов, т. е. трехциклически, но лишь первый из них может нести в пазухе одной из почечных чешуй один двуцветник (рис. 2, ж). Понятие «циклическости», таким образом, применимо к любым сложным побегам, не только монокарпическим, но и чисто вегетативным.



Фото 2. *Lonicera caerulea*

Если все монокарпические побеги сходны в том смысле, что имеют терминальные цветки и соцветия (различаясь типом последних), то поликарпические сильно различаются между собой положением пазушных цветков или цветоносов, концентрирующихся у верхушек приростов, у их середины или основания. Признак этот весьма устойчив и с успехом может использоваться при характеристике таксонов разного ранга. Так, например, у циановых жимолостей подрода *Periclymenum* двуцветники концентрируются у концов побегов или приростов, образуя головчатое соцветие (рис. 2); у большинства жимолостей подрода — в средней части приростов (*Lonicera xylosteum*), у *L. tatarica* — ближе к верхушке, а у видов секции *Caerulea* располагаются всегда в пазухах почечных чешуй в основании приростов.

Поскольку верхушка прироста дольше находится в эмбриональном состоянии, чем его основание, то чем ниже на нем располагаются цветки, тем раньше происходит их зацветание. Если побеги монокарпические, то зацветают раньше те, которые имеют более специализированные конечные приросты, а из поликарпических — с более низко расположенными генеративными побегами и цветками. Очень часто, однако, мы имеем обратную картину. Первыми зацветают поликарпические побеги с цветками, расположенными в верхней части приростов. Это происходит потому, что сформировавшиеся с осени бутоны распускаются не сейчас же, а перезимовывают. Весной следующего года они оказываются уже на приростах предыдущего, а не этого года. Подобное явление свойственно большинству наших древесных ветроопыляемых пород, а из насекомоопыляемых — волчьему лыку *Daphne mezereum*. Таким образом, перед нами раннее цветение фенологически, но позднее с точки зрения цикличности побегов. Субтропическая *D. pontica*, имеющая сходный тип приростов, цветет зимой, когда очень часто невозможно решить, что перед нами — очень позднее или, напротив, очень раннее цветение; у касандры *Chamaedaphne caliculata* конечные соцветия полностью сформированы уже с осени, ранней весной лишь распускаются бутоны. Здесь также моноциклические побеги с сильно растянутым периодом, протекающим между формированием цветков и их раскрытием (Lems, 1962).

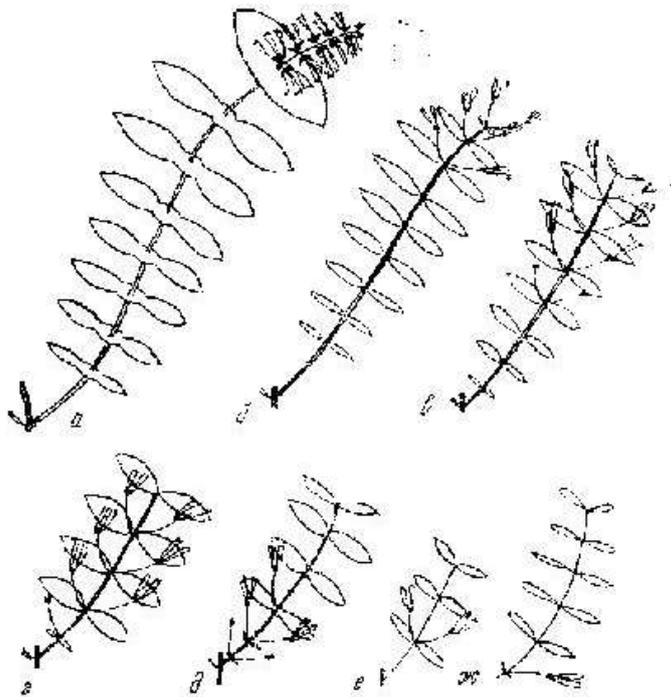


Рис. 2. Побеги ветвления некоторых жимолостей

a — *Lonicera caprifolium*; б — *L. japonica*; в — *L. tatarica*; г — *L. xylosteum*; д — *L. caerulea*; е — *L. fragrantissima*; ж — *L. semenovii*

Еще более интересный пример представляет собой иудино дерево *Cercis siliquastrum*. У него, как и у дафи, укороченные генеративные крайние специализированные соцветия образуются впервые на уже закончивших рост прошлогодних приростах зимой или ранней весной. Затем подобное цветение вследствие раскрытия все новых почек, сидящих гнездами, происходит ежегодно в течение 5—6 лет. Очевидно, в этом случае можно говорить не только о поликарпичности и полицикличности побегов в целом, но и отдельных их приростов. Приросты, на которых специализированные цветоносы развиваются только один раз, — монокарпические: в первый год — моноциклические (например, большинство жимолостей), в второй — дициклические (волчье лыко), на третий, четвертый и т. д. годы — три- и полициклические; приросты, развивающие специализированные цветоносы из года в год, как *Cercis siliquastrum*, — акарпические. Приросты, не развивающие генеративных органов, — акарпические. Таковы первые приросты ди- и полициклических монокарпических побегов. По аналогии с акарпическими побегами они также должны иметь свою цикличность. Заклю чается она может, например, в длительности жизни листьев. Приросты с детнезеленой листвой — моноциклические (например, простые побеги липы, как цветоносные, так и без соцветий), с зимнезеленой — дициклические, с многолетней — полициклические.

Из приведенных примеров видно, насколько сложно явление цикличности у побегов древесных растений, ибо на их собственную цикличность может накладываться цикличность отдельных приростов, одинаковая или разная в пределах одного и того же побега. Во многом оно зависит также от того, будем ли мы рассматривать специализированные генеративные побеги в качестве самостоятельных побегов или только придатков побегов первого порядка. В первом случае понятие поликарпичности теряет свой смысл и под цикличностью приростов можно понимать только длительность жизни листьев на них. С другой стороны, в качестве придатков побегов можно рассматривать укороченные не только крайние специализированные побеги, но и менее специализированные побеги, и в этом случае явление цикличности побегов и их приростов еще более усложняется. Явление это пока нельзя считать окончательно изученным.

Итак, признаков, по которым можно классифицировать побеги, достаточно много. Какой же из них следует положить в основу комплексной классификации побегов хотя бы древесных растений так, чтобы она охватывала все их разнообразие? Нам представляется, что принципом, который должен лечь в основу классификации побегов, должна быть та роль, которую играет тот или иной тип побега в построении кроны древесного растения, всей его сложной побеговой системы. Исходя из этого, побеги древесных (включая полудревесные) растений мы делим на следующие основные типы.

- 1. Первичные побеги.** Они основа всей многолетней системы побегов растения, закладывающейся еще в семени. Их базальная часть всегда оканчивается корнем, и они никогда не могут быть эфемерными. Первичные эфемерные побеги свойственны только однолетним травам, да и у них свойство эфемерности относится не только к первичным побегам, но и ко всей системе побегов, составляющей растение.
- 2. Побеги ветвления.** Это боковые побеги (веточки), развивающиеся на первичном или любом другом побеге. Их роль в жизни растения весьма многообразна, но в основном сводится к увеличению вегетативной многолетней массы ассимиляционных органов (листьев или зеленых веток) и семенной продуктивности, так как именно на них находится большинство цветков и соцветий. Развиваются из обычных зимующих почек, реже — силентических и протепических.
- 3. Побеги формирования.** Выполняют в основном функции омоложения побеговой системы в той или иной части или всей кроны в целом и завоевания нового пространства. Морфологически на фоне побегов ветвления всей кроны они выделяются крупными размерами, усиленным ростом, особенно в первый, иногда и во второй год жизни, отсутствием или сравнительно небольшим количеством цветков и соцветий. У кустарников именно они служат той основой, на базе которой развиваются их стволы — главные скелетные оси. У деревьев, аэроксильных и геоксильных кустарников они вначале всегда имеют ортотропное направление роста. Они также образуют стволы у лиан, а у облигатных стлаников — их стелющиеся по поверхности земли длинные плети. Развиваются, как правило, из спящих почек, но при быстром старении побегов и их систем или при необходимости усиленного роста на первых этапах онтогенеза могут развиваться и из обычных, зимующих почек. Изредка в состоянии усиленного роста переходят укороченные побеги, как, например, у многих хвойных, особенно у лиственницы, и некоторых лиственных: берез, тополя, и др. Соответственно со своими основными функциями или морфологическими особенностями разными авторами назывались по-разному (табл. 1). Далее мы часто будем пользоваться термином «турион».
- 4. Побеги дополнения.** Морфологически во всем походят на побеги ветвления, но роль их сходна с ролью побегов формирования. Они могут появляться из дополнительных и спящих почек в качестве реакции на старение или повреждение растения, но свойством усиленного роста не обладают. Изредка имеют весьма специальное назначение, развиваясь в виде колючек или укороченных цветоносных побегов (каулифория).

Развитие из спящих почек побегов как формирования (турионов), так и дополнения стимулируется не только собственно старением, но и такими чисто механическими факторами, как обрезка, обламывание и изменение положения ствола или ветви с вертикального на наклонное и тем более горизонтальное. При этом просыпаются и трогаются в рост только почки, расположенные на стороне, обращенной вверх, и развивающиеся из них побеги, таким образом, как бы стремясь восстановить «вертикальность» наклонившейся оси.

Обозначение побегов формирования (по литературным данным)

Вид	Термин	Расположение побегов	Автор
<i>Malus domestica</i>	Приросты замещения Вилки	В кроне В кроне	Шитт, 1952
<i>Coryllus avellana</i>	Приросты замещения	В основании дерева	Серебряков и др., 1954
<i>Rosa spinosissima</i>	Побеги возобновления	В основании куста	
<i>Pinus silvestris</i>	Побеги кущения	В основании куста	Родман, 1957
<i>Spiraea media, S. salicifolia,</i> <i>Caragana arborescens, Lonicera tatarica</i>	Замещающие побеги	В основании дерева	Крылова, 1958
<i>Lonicera tatarica, Caragana arborescens, Syringa vulgaris</i>	Побеги возобновления Стеблевая поросль	В приземной части куста В кроне	Лучник, 1960
<i>Haloxilon persicum</i>	Побеги замещения	В основании куста	Ляшенко, 1964
<i>Potentilla parvifolia</i>	Побеги возобновления		Серебряков, 1962
<i>Haloxilon persicum, Ephedra strobilifera</i>	Ростовые побеги Порослевые побеги		В кроне
<i>Haloxilon persicum, Ephedra strobilifera</i>	Побеги нарастания	В основании куста	Ротов, 1969
<i>Calluna vulgaris</i>	Побеги возобновления	В основании куста	Gimingham, 1970
<i>Ledum palustre, Vaccinium uliginosum</i>	Побеги нарастания	В кроне	
<i>Rubus</i>	Побеги нарастания	В основании куста	Солоневич, 1970
<i>Berberis vulgaris</i>	Удлиненные осевые побеги	В основании куста	
<i>Quercus pontica</i>	Сильные побеги	В основании куста	Соколова, 1974а, б
<i>Caprifoliaceae</i>	Побеги возобновления	В основании куста и в кроне	
	Ростовые годовичные побеги	В основании куста и в кроне	Барыкина, 1974
	Побеги обновления	В кроне	Колищук, 1970
	Удлиненные побеги	В основании куста и в кроне	Troll, Weberling, 1966

**5. Скрытые побеги** — долго живущие спящие почки и продукты их ветвления. Подрастая ежегодно на величину годичного прироста древесины спящие почки превращаются в настоящие, хотя и укороченные, побеги (Любименко, 1900). Обычно скрыты в коре, образуя более или менее крупные скопления (сферобласты), и играют роль резерва, на основе которого могут развиваться побеги двух предыдущих типов, но в «полускрытом» виде могут выступать и самостоятельно, выпуская как бы прямо из ствола несколько листиков (каулифиллия) или неолиственных цветоносов (каулифория).

**6. Эфемерные побеги** — однолетние. По своему виду походят на побеги как ветвления, так и формирования, развиваются из почек всех типов, в том числе, и притом наиболее часто, из не зимующих, сидепитических и прорепитических. По некоторым своим свойствам могут быть распределены на группы, соответствующие второй, третьей и четвертой группам данной классификации, но всех их объединяет одна важная черта: они не играют никакой роли в построении многолетней системы побегов древесного растения (не участвуют в построении его «базы»), что для этого последнего, разумеется, далеко немаловажно. В основном играют роль обогащения кроны ассимиляционным и репродуктивным аппаратом.

Эфемерность побегов, как и эфемерность, может быть факультативной и облигатной. Факультативная эфемерность возникает из-за полного отмирания тех или иных обычно многолетних побегов в особо суровые зимы, или вследствие общего ослабления растения в конце онтогенеза, или вследствие нападения вредителей и т. п.

Между всеми перечисленными типами побегов имеются, разумеется, как и в любой другой классификации, переходы. Особенно часты они между побегими формирования и дополнения, а также между побегими ветвления и эфемерными побегими. Положение осложняется тем, что некоторые типы побегов могут переходить в другие в процессе их собственного развития. Так, свойство усиленного роста могут приобретать все типы побегов (кроме эфемерных), побеги же формирования в конце своего развития могут замедлять свой рост. Какому принципу классификации надо следовать в этом случае? По нашему мнению, первичный побег, как бы он ни изменял темп своего роста, всегда остается первичным побегом, основой дедоватой системы всего растения. В других же случаях следует отдавать предпочтение свойству усиленного роста. Так, побеги ветвления, дополнения и скрытые превращаются иногда в побеги формирования, скрытые побеги — в побеги дополнения, укороченные побеги ветвления — в длинночленные побеги ветвления. Ниже рассмотрим каждый из выделенных типов более подробно.

При дальнейших подразделениях названных выше типов побегов мы следуем тому же принципу важности роли, которую играет та или иная особенность побега в построении кроны древесного растения. Важность эта возрастает пропорционально размерам побегов, что при прочих равных условиях зависит от: 1) числа их приростов, т. е. степени сложности; 2) степени «розеточности» приростов; 3) степени их эфемерности (обратно пропорциональная зависимость). Число приростов, в свою очередь, зависит от степени цикличности; чем цикличность выше, тем больше число приростов в побеге, а так как акарические и поликарпические побеги обладают большей в среднем цикличностью, чем монокарпические, то за открытыми побегими надо признать более важную роль в построении побеговых систем. В целом наиболее целесообразной представляется нам следующая иерархия признаков, которая может служить основой для классификации выделенных типов.

**I. Побеги сложные:** 1) удлиненные и полурозеточные: а) открытые (вегетативные и генеративные), б) закрытые (те и другие далее делятся на группы соответственно своей цикличности); 9) розеточные: а) открытые, б) закрытые.

**II. Побеги простые:** А) неэфемерные (образующие максиморезиды): 1) удлиненные и полурозеточные: а) открытые (вегетативные и генеративные), б) закрытые; 2) розеточные: а) открытые, б) закрытые; Б) эфемерные (образующие медио- и миниморезиды) — по-видимому, только удлиненные и полурозеточные: а) открытые, б) закрытые.

Первичные побеги, а также побеги ветвления и дополнения имеют все градации данной шкалы. Побеги формирования в морфологическом плане можно было бы именовать сверхудлиненными. Они не имеют градаций, соответствующих розеточному типу. Их место занимают побеги с корневыми, подземным основанием, свойственные геоксильным кустарникам, очень короткие у одних видов (например, лещина *Coryllus avellana* L.) и длинные у других (шиповник *Rosa cinnamomea* L.). Называются они ксиллоподиями (Du Rietz, 1931) или ксиллоризомами (Дервиш-Соколова, 1966).

Кроме приведенной классификации побегов по их биоморфологическим признакам, возможны и классификации по другим признакам, как-то: 1) производные побеги почки: а) биологические свойства (таковы выше приведенные градации Шпета), б) положение (придаточные, пазушные, корневые и т. д.); 2) взаимное положение побегов (см. следующий раздел); 3) направление и способ роста — ортотропные, полутропные, пространные, обвивающие и т. д. (см также классификацию Зайцева); 4) возраст — многолетние, однолетние (первого года развития), годовичные, весенние, осенние; 5) находящиеся на побегах придатки - колючие, гладкие, шероховатые, с супротивным или очередным листорасположением и т. д.

#### Основные системы побегов

Системы побегов, образующих крону древесного растения (кроны, образованные всего одним побегом, так называемые пальмовидные, присущи только древовидным папоротникам, саванникам, пальмам и еще небольшому числу древесных однодольных, оби тающих в тропиках, побег, возникнуть не иначе, как только путем их ветвления. Наиболее распространенные типы ветвления — монопоидальное, т. е. одновременное с ростом основного, материнского побега первого порядка, и симподиальное, следующее только после завершения его роста. Наиболее сильные (длинные и долговечные) боковые дочерние ветви (или конечного его прироста), либо в средней или нижней его части. В первом случае говорят об акротонии, во втором — о мезотонии и в третьем — о базитонии боковых побегов.

Частным случаем акротонного симподиального (акросимподиального, по Л. Е. Гатцук, 1970) ветвления является ложнодихотомическое ветвление, при котором рост материнского побега (первого порядка) продолжают 2 побега, развивающихся у самой его верхушки, так что она часто бывает почти незаметна. Иногда же рост материнского побега продолжает всего 1 дочерний побег, и тогда совокупность 2 и более побегов бывает очень сходна с совокупностью приростов 1 побега или даже более того с совокупностью узлов и междоузлий 1 прироста. Подобный случай представляет собой стебель многих виноградов, настоящий побег которых всегда заканчивается усиком, а побег, продолжающий его рост, развивается из пазухи единственного листа. Здесь уместно, очевидно, говорить о ложных побегах, являющихся на самом деле совокупностями простых побегов все более высокого порядка, но биологически все же вполне аналогичных настоящим побегам. Побег, продолжающий нарастание материнского побега, носит название побега продолжения (Troll, 1937). Наиболее сильные побеги, возникающие при симподиальном ветвлении или при монопоидальном в том случае, если дочерние побеги (один или несколько) перерастают материнский, — побеги замещения.

Такие термины, как побеги продолжения, замещения, материнские, дочерние первого, второго и более высшего порядков, лидеры (наиболее сильные из замещающих), боковые, верхние или нижние и некоторые другие, характеризуют не сами побеги, а их взаимное положение, возникающее в результате ветвления. Все эти их свойства, естественно, не могут быть использованы в приведенной выше классификации побегов по морфо-биологическим признакам.

Совокупность материнского и дочерних побегов уже представляет собой простейшую систему. Частный ее случай — «система скелетного монопоидального побега — скелетный монопоидальный побег вместе со всеми возникшими на нем цветоносами и монопоидальными побегими обростания и обогащения» (Гатцук, 1974а, с. 107), т. е., согласно этому автору, простейшую систему побегов образует долговечный побег с сидищими на нем эфемерными побегими — генеративными и вегетативными. Мегамерная единица следующего порядка — это совокупность побегов, образующих всю крону дерева или стволика куста, — «система монопоидальных побегов главной оси» (Гатцук, 1970, с. 108).

Однако между одним долговечным побегом и их множеством, образующим крону, дистанция столь огромного размера, что невольно возникает мысль о существовании иных систем побегов, более высокого ранга, чем «система скелетного монопоидального побега», и более низкого, чем вся крона. Системы, образуемые различного рода побегими, как и сами эти побеги, весьма различны и, следовательно, играют разную роль в построении кроны древесного растения, одни — более, другие — менее важную. Так, очевидно, что основу «скелета» кроны составляют неспециализированные удлиненные побеги, а не укороченные (если, конечно, они не единственный вид побегов, образуемых растением). Скрытые побеги и системы скрытых побегов вовсе не

принимает участия в построении кроны, являясь лишь резервом, пополняющим ряды побегов дополнения и формирования. Эфемерные побеги и их системы (возникающие силлептически и пролептически) — лишь временные поселенцы в кроне, не участвующие в создании ее многолетней части, «скелета».

Напротив, без первичных побегов и их систем не может быть и самого растения. Они фундамент для других побегов и систем побегов. У одних растений первичные побеги или замещающие их системы существуют очень долго, зато у других они крайне недолговечны. У многих геоскисльных кустарников они живут всего около 10 лет, что при общей продолжительности жизни этих кустарников более 100 лет, конечно, срок небольшой. Однако где проходит граница между системой первичного побега и последующими системами и, вообще, что надо считать за основную единицу систем побегов?

Как мы видели выше, среди всех типов побегов побеги формирования занимают особое место. Во-первых, именно благодаря им образуется сама кустовидная форма роста, почему они и носят часто название побегов кущения или возобновления. Во-вторых, именно они формируют в основном крону куста благодаря своим крупным размерам (сверхудлиненности), из-за чего часто называются ростовыми побегами или побегами «нарастания». И наконец, в третьих, на них в основном лежит миссия обновления стареющих систем побегов как от дальних частей кроны, так и в целом всей кроны, о чем свидетельствуют такие их наименования, как побеги «возобновления», «обновления», «замещения» (табл. 1). Очевидно, побег (и система, им образуемая), приходящий на смену отмирающей системе, не может принадлежать ей же, а играет уже самостоятельную роль, имея, так сказать, совершенно противоположную, «омолодительную», а не «старую» физиологию, что морфологически и биологически выражается в явлении усиленного роста. Поэтому не будет, повидимому, большой ошибкой считать, что «правом» образовывать свои автономные системы обладают три типа побегов: первичные побеги, побеги формирования и дополнения. У кустарников, особенно геоскисльных, кустящихся на уровне почвы и ниже, совершенно выдающаяся роль при этом принадлежит побегам формирования. Собственно, кустарниковая форма роста представляет собой совокупность систем побегов формирования (СПФ) в пространстве и смену этих систем во времени.

Под «автономными» мы понимаем такие системы, которые не являются частями других систем того же уровня полимеризации метамеров. Если побег — это первый уровень, основной блок метамерной системы тела всех семенных растений, то система первичного побега (СПП) и СПФ — второй.

Степень автономности может быть, естественно, различной. Так, несомненно, СПФ, развивающиеся в основании куста, а тем более с ксилоризомами, обладающими своими корневыми системами, более автономны, чем СПФ в корне. Системы побегов дополнения (СПД) менее автономны, чем СПФ, развивающиеся в корне, о чем свидетельствуют и их «нормальные» или даже укороченные размеры. Поэтому СПД, как и системы побегов ветвления (СПВ), развивающиеся в кроне, мы считаем не равноценными СПФ, а лишь частями их или СПП. Самостоятельное значение они приобретают тогда, когда ветвь (СПП) укоренится и сможет существовать вполне автономно. Тогда СПВ и СПД выходят на тот же уровень полимеризации, что и СПП и СПФ.

К третьему уровню полимеризации побегов принадлежат системы, образованные самими СПФ, т. е. «системы систем» — слагающие куст стволки (основные или главные скелетные оси, по П. Г. Серебрякову, 1962), к четвертому — кусты в целом и, наконец, к пятому — совокупности таких (первичного и парциальных) кустов, создающие клон.

Автономность СПФ, возникающих даже в кроне деревьев, хорошо подтверждается тем, что на фоне всех ветвей кроны, являющейся СПП, они выглядят как инородное тело, развивая свою собственную крону, часто в виде миниатюрного дерева, подобного материнскому, со своим стволом, растущим ортотропно и образованным побегом формирования (настоящим или ложным) и горизонтально распростертыми ветвями, образованными СПВ. Размер таких «деревцев» сильно варьирует от очень крупных, достигающих нескольких метров (развиваются они, как правило, на горизонтальных сучьях и наклоненных стволах, рис. 3), до довольно мелких, всего в 10–20 см, развивающихся, как правило, на мелких сучьях и вертикально стоящих стволах (рис. 4).



Рис. 3. Две системы формирования в кроне тунга

Кроме систем, образующих соподчиненную иерархию, можно выделять комплексы побегов. В системе все побеги тесно связаны между собой, и, естественно, без побега формирования или главной скелетной оси не может быть СПФ или СПП. Комплексы же продолжают существовать при удалении любого побега, образующего его (если их, естественно, больше двух). Такие комплексы образуются, например, при развитии в побеги всех пазушных сериальных или коллатеральных почек, или при ветвлении спящих почек, или при любом другом скученном расположении побегов.

В некоторых случаях побеги в комплексе образуют весьма естественные группы, например тогда, когда они развиваются из сериальных или коллатеральных почек, находящихся на одном узле. Очень часто в таком комплексе находятся цветоносы и вегетативные побеги.

Итак, основной единицей побегового тела кустарника является система побега формирования (СПФ), поэтому основой морфогенеза кустарников должно быть развитие этой структуры во времени — основной цикл (Лучник, 1960).

Система побегов формирования разных видов и особенно жизненных форм отличаются друг от друга размерами побегов формирования и ветвления, направлением их роста, степенью специализации, расположением побегов ветвления на побегах формирования, количеством порядков побегов ветвления, наличием и особенностями побегов дополнения.



Рис. 4. Система побега формирования на стволе платана

У разных видов основные циклы как понятие временное различаются главным образом длительностью своих периодов. Так как в начале преобладают процессы роста, затем ассимиляции и плодоношения и в конце отмирания, мы выделили три периода: I — период преимущественного роста («рост»); II — преимущественная ассимиляция и плодоношение («стабилизация», или «кульминация»), который в зависимости от длительности основного цикла может быть растянутым или кратким, совпадая с его пиком; III — «отмирание», в течение которого, наряду с продолжающимися процессами роста, ассимиляции и плодоношения, происходит все большая интенсификация процессов отмирания побегов, что ведет к снижению интенсивности всех прочих функций и в конце концов к полному или почти полному отмиранию всей СПФ, хотя не менее половины побега формирования остается иногда живой и входит в систему побегов более высокого ранга.

В большинстве случаев переход одного периода в другой происходит плавно и развитие некоторых порядков побегов ветвления совпадает с периодами «рост» и «стабилизация», а на нисходящей стадии — с периодами «стабилизация» и «отмирание». Поэтому основной цикл и его периоды можно измерять как в единицах временных (год, месяц, вегетационный период), так и в порядках побегов ветвления. Рассмотрим периоды основного цикла более подробно. I период — «рост» — начинается с момента образования побега формирования из спящей почки. В типичном случае, например у чубушников, жимолостей, большинства шиповников и др., он длится один вегетационный период, в течение которого побег формирования достигает значительной величины. У некоторых других кустарников этот период более долгий: например, у многих рододендронов, *Viburnum avabuci*, *V. tinus*, *V. japonicum*, *Hibes triste* период «рост» охватывает время развития побегов формирования и ветвления первого — четвертого и более порядков, если они отходят от нижних приростов побега формирования. II период — «стабилизация» или «кульминация» — начинается обычно с роста побегов ветвления первого — третьего порядков. У кизила, рододендронов, жимолостных — плейокормных деревьев и азроксильных кустарников он длительный и может продолжаться во время развития побегов ветвления второго — десятого порядков. У типичных геоскисльных кустарников этот период более короток и приходится на развитие побегов ветвления второго — четвертого порядков. У многих видов именно в этот период активно образуются побеги дополнения. III период — «отмирание» — начинается у чубушников, форзиции, бузины, жимолостей и многих других уже при развитии побегов ветвления третьего порядка; у древесных жимолостных он не резко ограничен от предыдущего. У гордовины в основном цикле до 15 порядков побегов ветвления, однако уже с четвертого — шестого порядка количество побегов ветвления не увеличивается.

В дальнейшем начинается отмирание побегов конечных годичных приростов и, когда образуются побеги ветвления седьмого-восьмого порядка, количество вновь образовавшихся и отмерших побегов становится разным. Затем число отмерших побегов все быстрее увеличивается по сравнению с образовавшимися, так как начинают отмирать не только конечные приросты, но и предыдущие. В период «отмирания» на ослабленных ветвях нерегулярно появляются побеги дополнения, подобные ослабленным побегам ветвления, всегда без цветков или соцветий. За счет их развития основной цикл продлевается иногда до 10 лет и более.

У бузины *Sambucus racemosa* верхняя часть побега формирования отмирает уже к концу первой вегетации. На второй год отмирает значительная часть побега формирования, побеги ветвления также отмирают на две трети. К концу основного цикла функционирующей остается только половина побега формирования, до места образования на нем побега формирования следующего порядка.

Таким образом, СПФ отмирают не полностью. Нижняя часть побега формирования становится многолетней; на ней появляется дочерний побег формирования, нижняя часть которого со временем также становится многолетней.

Чем выше в кроне, тем больше образуется дочерних систем побегов формирования, но более мелких, со все быстрее проходящим основным циклом и все более сильным отмиранием. Тут проявляется как бы равновесие между отмиранием и появлением новых систем побегов. Жизнедеятельность кушта в целом и его метамерных осей представляет собой как бы борьбу между процессом обновления и отмирания.

Периоды основного цикла в какой-то мере можно сравнить с виргинильным, генеративным и сенильным периодами большого жизненного цикла онтогенеза. Вначале в онтогенезе преобладают процессы роста (виргинильный период), затем в генеративном периоде плодоношения и в сенильном периоде отмирания. По И. Г. Серебрякову (1952), водяные побеги (побеги формирования) обладают рядом свойств молодых растений.

Периоды основного цикла изменяются в зависимости от возрастного состояния и экологии вида. В начале онтогенеза, когда все ростовые процессы усилены и основной цикл сокращен, преобладает период «рост», процессы отмирания, хотя и имеются, но выражены слабо. В средневозрастом генеративном состоянии периоды основного цикла выявляют свои ритмы с наибольшей полнотой. В сенильном периоде система побегов стареет, период «отмирания» может быть растянутым и длиться несколько лет. Периоды основного цикла изменяются и в зависимости от местообитаний, особенно в суровых природных условиях.

От периодов основного цикла зависит строение СПФ, в частности расположение и цикличность побегов ветвления. В начале основного цикла на побеге формирования побеги ветвления первого порядка развиваются акросимподиально в его верхней части, а почки в средней и нижней частях побега формирования остаются спящими. Побеги ветвления, как правило, располагаются в его верхних 4-5 узлах, например у жимолости кавказской (*Lonicera caucasicca*), чубушника (*Philadelphus coronarius*), азалии понтийской (*Azalea pontica*), рододендрона мелколистного (*Rhododendron parvifolium*), физокарпуса (*Physocarpus opulifolia*), или только в 1, реже в 2 верхних узлах побега формирования, например у свидвы (*Theledcrania alba*), калины лавровидной (*Viburnum tinus*), сирени (*Syringa vulgaris*). Сильнее эта особенность выражена у жимолости Карелина (*Lonicera karelinii*), у которой побеги ветвления первого порядка образуются из 2 боковых почек, формирующихся рядом с терминальной. Реже встречаются виды, побеги ветвления которых располагаются по всей длине побега формирования. К такому типу относится жимолость блестящая (*Lonicera nitida*), а так же, например, кизильник (*Cotoneaster melanosagra*), спирей средняя (*Spiraea media*), у которых побеги ветвления образуются акросимподиально, но также встречаются в средней и нижней частях побега формирования. Для видов, у которых побег формирования ко времени образования побегов ветвления стал плагиотропным, побеги ветвления располагаются на его верхней стороне, тогда как на нижней стороне они ослаблены или их нет вовсе. Это особенно характерно для вьющихся жимолостей, например для жимолости японской и каприфоли, а также для стелющихся, например для жимолости Семенова, реже для прямостоячих (Зайцев, 1962).

У некоторых видов намечается закономерность в размещении вегетативных и генеративных побегов ветвления. Например, у *Spiraea media*, калины обыкновенной (*Viburnum opulus*), калипы восточной (*V. orientale*) вегетативные побеги ветвления с 3-5 парами листьев располагаются в средней части побега формирования, а генеративные — в верхней его части с 2-3 парами ассимилирующих листьев ниже соцветия. У бузины красной вегетативные побеги ветвления располагаются в средней части побегов формирования с 3-6 парами ассимилирующих листьев, генеративные — в верхней части побега формирования с 2 парами ассимилирующих листьев.

У видов с побегами ветвления, дифференцированными на вегетативные и генеративные, первые всегда длиннее вторых и имеют большее количество пар листьев. У кустарников с открытыми побегами (крыжовников, смородины, жимолостей и др.) нет резкой разницы между вегетативными и генеративными побегами ветвления, так как число соцветий может сильно колебаться. Обычно побеги без соцветий — ослабленные, затененные веточки, а побеги с наибольшим количеством соцветий находятся на наиболее освещенных местах кроны.

У некоторых видов резко различаются побеги ветвления разных порядков. Например, у жимолости кавказской побеги ветвления первого порядка в основном без двуцветников, в чем они сходны с побегами формирования. С увеличением порядка размер и количество узлов на них уменьшаются. Приводим примеры типичных побегов ветвления первого порядка некоторых жимолостей (рис. 2).

Величина и количество междоузлий побегов ветвления более постоянны, чем те же параметры побегов формирования.

У видов с полициклическими побегами с течением основного цикла изменяется и цикл побегов ветвления либо в сторону уменьшения, либо увеличения. Например, у калины Авабука (*V. awabncki*) сначала побеги полициклические, затем начинают преобладать ди- и трициклические, а в конце и моноциклические. У калины лавровидной (*V. tinus*) в начале цикла побеги ветвления ди- и трициклические, а в конце — ди- и моноциклические. У рододендронов и других вересковых с 3-5 циклическими побегами чем ближе к концу основного цикла, тем более возрастает цикличность отдельных побегов (до 10 лет и более).

Как правило, побеги ветвления выполняют функции плодоношения, фотосинтеза и ассимиляции. Но у некоторых видов побеги первых порядков морфологически переходны к побегам формирования, выполняя, очевидно, также и ростовую функцию, как, например, у жимолости кавказской, дёрена белого, саксаулов белого и черного. У жимолости Маака побеги ветвления в его верхних 4-5 узлах, достигают 40-50 см, имея 8-10 узлов. У *Philadelphus coronarius* (Москва, Останкино) побеги ветвления первого порядка — 50-70 см, второго — 30-40 см, третьего — 15-20 см; у гортензии раскидистой (*Hydrangea paniculata*) (Москва, ГБС) побеги ветвления первого порядка — 50-60 см, второго — 35-40 см. Побеги ветвления последних по рядков СПФ у многих кустарников также не несут цветков и соцветий и не выполняют, таким образом, функции плодоношения.

Каждый вид в определенном местообитании и возрасте имеет определенное количество порядков побегов ветвления, что является характерной его особенностью. Например, у калины лавровидной их 10—16, у жимолости Карелина — 5-7, жимолости душистейшей — 4, жимолости голубой — 3-4, бузины кистистой, жимолости японской и снежноягодника белого — 2-3, бузины канадской — 1-2, бузины травянистой — 1, у *Hydrangea opuloides* (Батумский ботанический сад) и у *Theledcrania alba* (Москва, ГБС) в системе побега формирования 4-5 порядков; у деици шероховатой (*Deutzia scarba*) (Батумский ботанический сад) — 3-4 порядка; у шиповника иглисто (*Rosa acicularis*) (с. Молды Бурятской АССР) — 3 порядка и т. д.

У большинства кустарников жимолостных количество порядков колеблется в пределах 3-4, у шейвокорных деревьев может достигать 20, а у трав — всего 1. В крайних условиях высокогорной количество порядков может быть большим. Так, для жимолости Турчанинова среднее число порядков побегов ветвления в таежном поясе — 3-4, а в высокогорьях Восточного Саяна — 20 и более.

Периоды основного цикла влияют на свойства побегов формирования, главным образом на продолжительность и направление их роста. Вначале побег формирования ортотропный, но затем направление его роста и побегов ветвления постепенно изменяется. В период стабилизации верхняя часть системы побега формирования дуговидно изгибается. Особенно наглядно это видно на примере крыжовников, чубушников, физокарпусов, жимолостей кавказской, монетелистной, Глена и многих других.

В дальнейшем под тяжестью побегов ветвления побег формирования постепенно приобретает плагиотропное направление роста, ортотропной остается лишь его нижняя часть. У шпалерных кустарников побеги формирования более длинные, стелющиеся, ортотропно растущие только в самом начале своего развития. У лиановых жимолостей побег формирования может менять направление своего роста неоднократно, что зависит от наличия или отсутствия опоры.

Очень существенным признаком СПФ, определяющим многие ее свойства, является длительность роста побега формирования, так как именно он — основа всей системы. В зависимости от длительности нарастания побега формирования СПФ можно подразделить на следующие группы (рис. 5):

- а) монопоидальную**, когда нарастание побега формирования потенциально продолжается весь основной цикл; как, например, у лилейной, кассиоп, караганы гривастой, смородины;
- б) монопоидально-симподиальную**, когда нарастание побега формирования иногда продолжается долго, но не весь основной цикл, а может и прекратиться на второй-третий год; как, например, у многих шиповников, рододендронов, багульников, жимолостей татарской и Глена;
- в) симподиальную**, когда побег формирования состоит всегда из одного элементарного побега, на второй год основного цикла нарастания его никогда нет (бузина кистистая, снежноягодник, леспедеза двуцветная, чубушник, сорбария и др.).

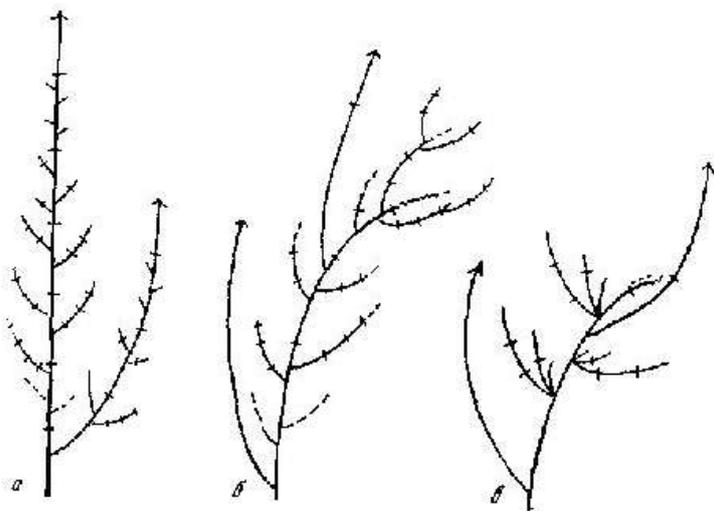


Рис. 5. Три основные группы СПФ.

а — монопоидальная; б — монопоидально-симподиальная; в — симподиальная

ежегодно появляется только 1 порядок побегов ветвления, а цветут они зимой, в декабре-январе. В зависимости от длительности мы предлагаем выделить у кустарников следующие три группы основных циклов: длительностью 10 и более лет; длительностью 3-10 лет; длительностью 1-3 года.

Первый тип характерен только для деревьев, аэроксильных и крупных геоксильных кустарников, у которых турбионы морфологически походят на побеги ветвления первых порядков; величина побегов в продолжении основного цикла постепенно падает. Второй тип СПФ характерен для аэроксильных и геоксильных кустарников с регулярными сменами. Системы побега формирования располагаются в кроне и в основании главных скелетных осей. Турбионы специализированы и четко отличны от побегов ветвления разных порядков, хотя у некоторых типов имеются плавные переходы от побега формирования к побегам ветвления. У большинства видов побеги моноциклические. Третий тип СПФ характерен для низкорослых геоксильных кустарников, развивающихся, как правило, подземные побеги (снежноягодники, бузины, сорбарии). Новые СПФ образуются в основании долговечных скелетных осей или от подземных ксилонидов (ксилоризом).

Две последние группы разделяются на две подгруппы каждая: а) вегетативную, с открытыми побегами формирования — терминальная почка на них всегда остается вегетативной (чубушник, кассиоп, жимолости, бузина кистистая), б) генеративную — нарастание побега формирования прекращается вследствие заложения терминального соцветия (большинство калин, снежноягодники, лейстерия, рододендроны, багульники, шиповники и др.).

У различных видов основной цикл протекает в разные сроки. В северных районах умеренного пояса этот срок ограничен сезонностью климата. Каждую вегетацию развивается 1 порядок побегов, хотя иногда в благоприятные годы возможно образование пролетических или Ивановых побегов.

У некоторых видов уже облигатно за один сезон развивается 2-3 прироста. Например, у высокогорной жимолости Семенова (в культуре, ГБС) побеги формирования и ветвления дают 2-4 прироста за вегетацию, а основной цикл длится 3 года. У дёрена белого, леспедезы двуцветной, интродуцированной в ГБС среднеазиатской жимолости монетелистной побеги ветвления первого порядка развиваются большей частью в год роста побега формирования. На следующий год появляются побеги ветвления второго и третьего порядков. Система побега формирования у жимолости монетелистной состоит из 3 порядков побегов ветвления, а основной цикл длится 2 вегетационных периода. Еще более ускорен основной цикл у субтропической жимолости японской, которую мы наблюдали в Батуми, где она дичает. СПФ ее имеет 3, реже 4 порядка побегов ветвления, а весь основной цикл проходит в течение 1 вегетационного периода. Ускоренные ритмы основного цикла характерны для южных видов, например гортензии *Hydrangea opuloides* (Батумский ботанический сад), миррикарнии *Myricaria alopecuroides* (Таджикская ССР, окр. Гарма). Но у субтропической жимолости душистейшей и жимолости Стендиша

Термины «скелетные ветви» и «скелетные сучья» были использованы впервые плодоводами (Шпигт, 1952) для характеристики наиболее долговечных частей кроны плодовых деревьев. Такой же неопределенный характер он носит и у морфологов, что справедливо отметила Гатцук (1970). Мы под скелетными осями будем понимать все многолетние ветви, а под главными скелетными осями — стволы, стволки и крупные сучья деревьев. Характерная черта кустарников та, что они в отличие от деревьев имеют не один крупный ствол, а несколько более мелких стволков или стволков — главных скелетных осей, связанных основанием друг с другом и образующих как бы пучок - куст. Величина растения при этом не играет существенной роли. Кусты могут быть «древовидными», мало в чем уступающим деревьям по размерам, как, например, образуемые березами и другими древесными породами при срубании ствола и росте новых стволков из водяных побегов. В этом случае говорят обычно о многоствольных деревьях, но это все же кустарники, образующиеся только не с самого начала онтогенеза растения, а лишь с его середины или уже к его концу. Вторичные стволки весьма похожи на первичный, но все же меньше по размерам и менее долговечны. По существу, развиваясь из водяных побегов, т. е. из побегов формирования, они представляют собой СПФ, только с достаточно длительным, в несколько десятков, а может быть и до более чем 100 лет, циклом развития. И хотя для большинства древесных пород умеренной полосы характерно явление смены крон, т. е. замены отмирающих сучьев новыми, развивающимися из СПФ, тем не менее их ствол образован обычно системой первичного побега или одной СПФ. У типичных же геоскисльных кустарников их стволки (главные, или основные скелетные оси) всегда построены из нескольких СПФ. Как происходит их формирование, легко проследить на примере широко распространенных в культуре спирей, чубушников, жимолостей, калин.

Многолетние стволки (главные скелетные оси) геоскисльного кустарника отходят от его основания и состоят как бы из отдельных этажей — ярусов. В нижней части стволки или ветви каждого яруса имеют ортотропное направление, а в средней — дуговидное или несколько плагитропное. Это объясняется тем, что побеги формирования, из частей которых возникает главная скелетная ось, сначала растут вертикально, а затем их верхушки дуговидно изгибаются. На плагитропной части побега формирования размещаются дочерние побеги формирования, более молодые и потому менее толстые по сравнению с материнским, а еще выше на плагитропной части дочерней оси — оси следующего порядка, более тонкие и меньшие по размеру, чем предыдущие и т. д. Поэтому многолетние скелетные оси создают этажный силуэт кустарника, все уменьшаясь снизу вверх, по становясь все многочисленнее (рис. 6).

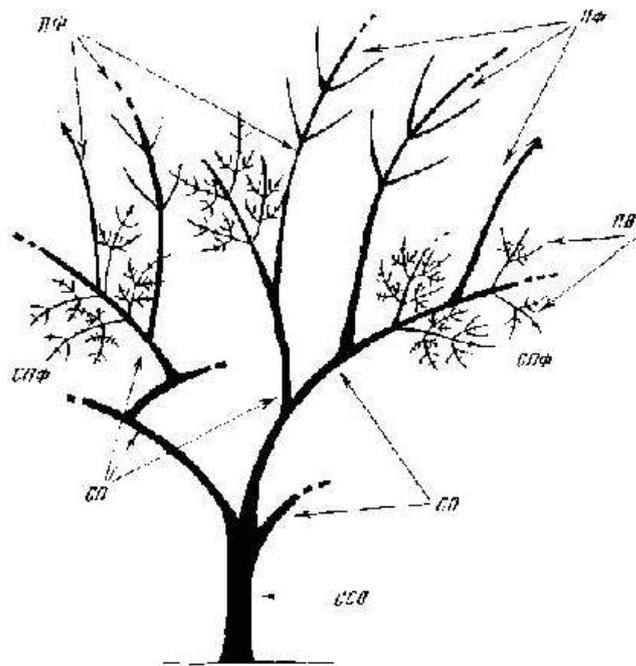


Рис. 6. Строение системы составной скелетной оси

ПФ — побеги формирования; ПВ — побеги ветвления; СПФ — системы побегов формирования; СО — скелетные оси; ССО — составные скелетные оси

Из всего этого можно заключить, что так называемые скелетные оси кустарников (Серебряков, 1955, 1962), т. е. их стволки, отличаются от скелетных осей (стволов) деревьев не только меньшей продолжительностью жизни, но и более высокой степенью полимеризации побеговых систем. Если у деревьев их стволки образованы системой первичного побега, то стволки кустарников построены частями СПФ, т. е. они не могут быть гомологами первых. Стволки кустарников — ложные стволки, похожие на стволы деревьев лишь внешне. Следовательно, они заслуживают и другого названия — сложные или составные главные скелетные оси (ССО). Составные скелетные оси, как сказано отчасти выше, — совокупности нижних частей побегов формирования все более возрастающего порядка. Система ССО — все СПФ, участвующие в их построении, а также и все другие побеги — формирования, дополнения и ветвления, включая и эфемерные, расположенные на стволках и их ветвях.

Количество порядков СПФ в составе сложной скелетной оси, высота и долговечность ССО зависят от местообитаний (Серебряков, 1962; Шафранова, 1964, 1968; и др.). В одних местообитаниях мы находим длительно живущие системы скелетных осей, в других они отмирают быстрее. Побеги формирования и ветвления, СПФ, скелетные оси разных порядков, ССО (стволки) имеют разное количественное соотношение у разных кустарников. У большинства видов побегов ветвления сотни, побегов формирования несколько десятков, дочерних скелетных осей десятки и главных скелетных осей (стволов) всего несколько, единицы.

Каждому виду присущи свои особенности ССО. Во многом это зависит от длительности основного цикла, степени отмирания СПФ. Например, в основном цикле у бузины красной отмирание сильно выражено уже на второй - третий годы. К моменту развития дочерних СПФ вторых - третьих порядков верхняя часть системы материнского побега формирования полностью отмирает, а многолетняя вертикальная часть (его основание, стволки) остается оголенной. Происходит интенсивное очищение кроны, поэтому бузина, особенно в конце онтогенеза, выглядит часто одноствольным деревцем, построенным из не очень резко выраженных ярусов. Отмирание систем побегов у других видов, например у жимолости съедобной, выражено слабее, и в кроне кустарника всегда скапливаются отмершие или почти отмершие верхушки мелких СПФ разных порядков.

Таблица 2

Характеристика главных скелетных осей некоторых кустарников в условиях интродукции (Москва, Главный ботанический сад)

Вид	Основной цикл, годы	Высота, м	Количество ярусов скелетных осей	Количество главных скелетных осей
<i>Syringa vulgaris</i>	7-10	2,0-2,5	5-7	5-10
<i>Thelycrania alba</i>	7-10	1,8-2,0	5-7	20-30
<i>Philadelphus coronarius</i>	4-5	1,5-2,0	3-5	15-30
<i>Physocarpus opulifolia</i>	4-5	1,5-2,0	1-6	20-30
<i>Rosa rugosa</i>	3-4	1,0-1,5	3-4	20 и более
<i>Sibirea altaiensis</i>	2-3	1,0-1,3	2-3	5-10

Поэтому ярусность этого кустарника просматривается четко, но только зимой, когда побеги лишены листьев. У жимолости татарской главная скелетная ось состоит из 5-6 дочерних порядков побегов формирования, у жимолости кавказской, голубой и др. она построена в среднем из 4-6 порядков. Один стволки более долговечны, другие — менее. Стволки бузины канадской живет не более 3 лет, жимолости камчатской — до 20, у жимолости татарской — 20-25 лет. Долговечность составных скелетных осей — стволков зависит от длительности основного цикла. Чем быстрее протекает основной цикл, тем большая часть побега формирования отмирает, тем меньше входит в состав главной скелетной оси, тем короче эти оси.

В одних случаях становится многолетней большая часть побега формирования, и такие кустарники при небольшом количестве ярусов довольно высоки. Например, у жимолости маака высотой 3 м около 4-5 порядков побегов формирования, а у жимолости голубой высотой не более 2 м - до 6 ярусов. В других случаях большая часть побега формирования отмирает, например у бузины красной и бузины черной. Число ССО также различно у разных видов и изменяется в онтогенезе. У *Viburnum tinus* их 2-3, у *V. lantana* — 4-6, у жимолости голубой — 3-15 в средневозрастном периоде. У очень многих кустарников других семейств наблюдается та же зависимость: чем короче основные циклы, тем меньшим числом дочерних СПФ образованы основные (главные) скелетные оси и тем интенсивнее, следовательно, проходят циклы развития этих последних (табл. 2).

Из морфологических признаков систем ССО в первую очередь бросается в глаза степень выраженности ярусов отдельных ветвей. Наиболее четки они у ССО, образованных СПФ второй группы со средней продолжительностью основного цикла. Четкая ярусность возникает за счет того, что СПФ, формирующие стволки, отходят от средних частей СПФ предыдущего порядка в месте их перегиба, в то время как побеги ветвления эти последние продолжают рост и ветвление в горизонтальной плоскости (рис. 7). Если последующие СПФ отходят от предыдущих близ их основания, то ярусы, образуемые разными порядками СПФ, почти сливаются. Если же дочерние СПФ образуются достаточно близко к горизонтально простертой верхушке (материнской), то вся ССО в скором времени, если не найдет опоры, под тяжестью новых систем побегов полегает. Но если побеги ветвления материнской СПФ имеют ортотропное направление роста, то ярусов вообще не образуется, откуда бы ни отходили дочерние СПФ.

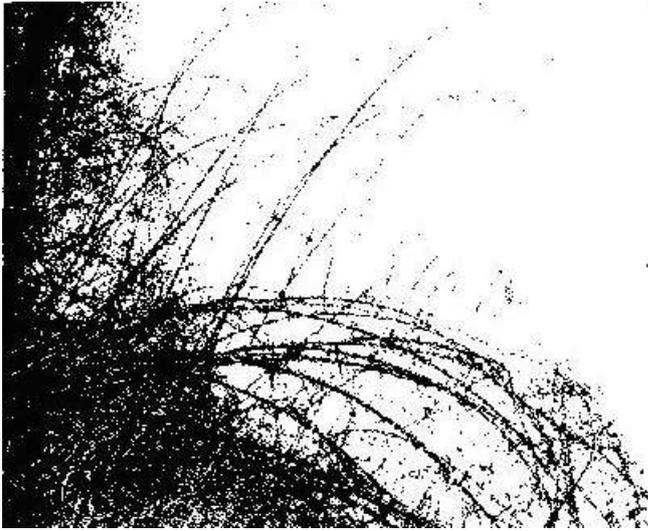


Рис. 7. Побеги формирования у *Rosa gallica* L.

В настоящее время главными характеристиками жизненных форм признаются долговечность и количество главных скелетных осей (Серебряков, 1954, 1962). А эти особенности, как мы видели, являются, в свою очередь, функциями основных циклов. Чем быстрее проходит основной цикл (чем он короче), тем менее долговечны главные скелетные оси, тем этих осей больше, растения ниже и кустистее. Именно поэтому основное внимание при описании кустовидной формы роста мы уделили СПФ и основным циклам.

## Глава II Циклы развития побегов и их систем

В этой главе мы даем описание побеговых систем и циклов их развития некоторых конкретных видов кустарников. Выбор их диктовался главным образом тем, насколько их изучение было для нас доступно, а также обычностью тех или иных видов и морфо-биологическим их разнообразием. Все кустарники мы делим на три группы соответственно характеру их СПФ и скелетных осей: моноподиальную, монопо-диально-симподиальную (смешанную) и симподиальную.

### Моноподиальная группа

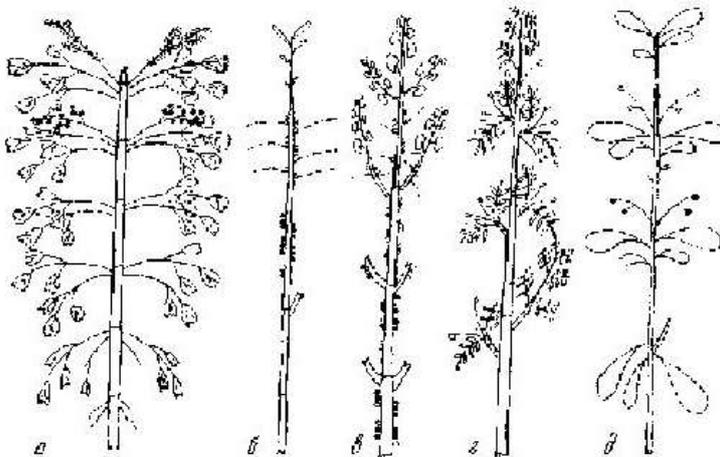


Рис. 8. Нарастание побегов и циклы их развития.

a — *Mahonia aquifolium*; б — *Daphne mezereum*; в — *Cercis siliquastrum*; г — *Caragana arborescens*; д — *Daphne pontica*

**Махония** — *Mahonia aquifolium* (Pursh.) Nutt. Батумский ботанический сад. 1974. Вечнозеленый кустарник с немногочисленными слабо ветвистыми главными скелетными осями, полегающими в основании или восходящими, до 1,5 м.

Нарастание осей длится 20—30 лет. При отмирании верхушки возникает побег продолжения из ближайшей к ней неотмершей части. Побеги из спящих почек образуются редко, на самых разных по возрасту участках скелетных осей, нарастают также длительно.

Приросты полурозеточного типа с листьями, собранными у верхушки, и короткой слабооблиственной частью 4—8 см длины. Зимой или ранней весной в верхней части прироста из пазух чешуевидных листьев появляются многочисленные кистевидные специализированные соцветия из ярко-желтых цветков. После цветения продолжается рост побегов. Листья на приростах живут 3—4 года.

Таким образом, хорошо выделяется лишь сезонный цикл развития отдельных приростов, связанных с их ростом, образованием соцветий, плодоношением и отмиранием листьев (рис. 8, а). Цикл развития моноподиальных побегов и их систем сильно смазаны и не имеют определенных периодов.



**Волчье лыко** — *Daphne mezereum* L. Средняя полоса России. 1970-1973. Невысокий кустарник или чаще дерево, до 1,5 м, немногочисленными ветвями.

Ветви, идущие от основания стволика (побеги дополнения или формирования), развиваются крайне редко в связи с различного рода повреждениями главного ствола, который в этом случае может несколько полежать в основании. Ежегодные приросты до 7-8 см, продолжительность жизни всего растения - до 40 лет (Вахрамеева, Денисова, 1974).

Приросты первого года вегетативные. Крайне укороченные соцветия из 3-5 цветков появляются в пазухах опавших листьев ранней весной следующего года в верхней и средней частях прироста. После созревания плодов никаких изменений на нем более не наступает (рис. 8, б). Цикл развития прироста — 2 года.

**Иудино дерево** — *Cercis siliquastrum* L. Новороссийск. Городские посадки. Апрель 1971. Высокий кустарник, образованный несколькими стволками, нарастающими длительное время (до 20 лет). Ежегодные приросты до 10 см. Одновременно с ростом главного побега на приросте предыдущего года акротонно образуется 1-2 боковых вегетативных побега, нарастающих длительное время. Направление их роста пазушное, вскоре изменяющееся на ортотропное. Одновременно в основании двухлетнего прироста главного и боковых вегетативных побегов раскрываются цветочные почки и дают весьма укороченные и сильно специализированные генеративные побеги ветвления, имеющие вид немногочисленных зонтиков. На трехлетнем приросте в это время раскрываются спящие цветочные почки в среднем и верхней части побега, на четырехлетнем — немногочисленные еще не раскрывшиеся в предыдущие годы почки. Пазушные почки у этого вида сериальные, одна главная и две боковых. Боковые раскрываются позже главных, на пятый-шестой год, поэтому в одних и тех же пазах оставшихся листьев могут находиться грозди сухих стручков и цветочные зонтики (рис. 8, в). Образование соцветий на более старых приростах происходит крайне редко.

**Дафна понтийская** — *Daphne pontica* L. Аджарская АССР, окр. Батуми. Опушки и редины в буковом лесу. 1970-1975. Кустарник, до 1 м или немного более, с несколькими слабевидно изогнутыми в основании ветвями. Приросты до 20 см со скрученными у верхушки вечнозелеными листьями. Ранней весной, в феврале - марте, начинается рост побегов. Редкие, из 2-3 цветков на длинных ножках соцветия находятся в основании приростов, в пазах нижних чешуй. Летом созревают плоды. Листья держатся до 3 лет. Изредка (один раз в 2-3 года) из паза одного из верхних листьев почти одновременно с главным отрастает боковой побег. Он также развивается по типу материнского, имеет ортотропное направление роста и ничем от него не отличается. По мере нарастания системы основание ее полегает. Возраст приростов полетей части 5-7 лет. На третий-четвертый год после полегания на ней развивается придаточная корневая система, а при различного рода повреждениях — побеги из спящих почек.

**Желтая акация** — *Caragana arborescens* Lam. Московская обл., г. Жуковский. В культурных посадках. 1974. Кустарник, с направленными вверх 2-10 главными скелетными осями, до 2,5 м. Приросты главных осей 20-25 см, нарастание их длится до 20 лет. В пазах нижних листьев годичного прироста иногда развиваются пазушные цветки. На прошлогоднем приросте по всей его длине в это время отрастают укороченные, розеточные побеги (до 0,5 см) с 3-5 листьями и 1-3 пазушными цветками. Эти розеточные побеги живут 3-4 года, в первые 2-3 года выполняя роль плодушек, после чего большинство из них отмирает (рис. 8, з). В редких случаях, однако, такие укороченные побеги на четвертый-пятый год дают удлиненный прирост в 20-30 см, превращаясь в побег формирования и в свою очередь продуцируя плодушки. Таких побегов формирования может образоваться до 3 порядков. Кроме них, на прошлогодних удлиненных приростах могут образоваться побеги ветвления. До 20 см. Побеги формирования из спящих почек от основания куста образуются редко, уже на многолетних частях стволиков. Таким образом, у желтой акации побеги четко дифференцированы на укороченные сравнительно малолетние плодушки и удлиненные вегетативные, выполняющие скелетные функции. Цикл развития годичного прироста главного побега благодаря этому дополняется (или усложняется) циклами плодушек.

**Крушина даурская** — *Rhamnus dahurica* Pall. Приморский край, Хасанский р-н, мыс Гамова. Опушка дубняка. 1975. Аэроксильный кустарник, 2-2,5 м, с 1-3 ортотропными главными скелетными осями (стволками) и множеством боковых ветвей, отходящих по всей длине стволиков. Побег, образующий основной ствол, постоянно сохраняет ортотропное направление роста. Приросты его до 15 см. Цветки, по 1-2, развиваются во второй половине лета в пазах только нижних листьев или их не бывает вовсе. На двухлетнем приросте в верхней его части изредка (один раз в 3-5 лет) развивается боковой побег, подобный главному, но нарастающий несколько менее интенсивно. Почти из всех пазушных почек главного побега, кроме самых нижних, появляются укороченные побеги ветвления, до 1 см, в пазах их листьев по 1-2 сидят цветки. Таким образом, они выполняют функции плодушек. Живут плодушки 5-7 лет, постепенно снижая темпы приростов и становясь совершенно вегетативными. Изредка, очевидно при осветлении кроны, они могут перейти к нормальному росту, а затем снова замедлить его. Укороченные приросты могут образоваться и на главном побеге, что, очевидно, связано с его старением. Побеги формирования из спящих почек отходят от основания или от нижней части ствола и образуются только при его повреждениях или в результате старения. Вначале они дают довольно длинные приросты, 20-30 см, снижающиеся через 3-4 года. В это же время они начинают продуцировать дочерние боковые ветви. В более затененных местообитаниях, где боковые ветви, находящиеся в нижней части кроны, развиваются менее интенсивно и быстрее отмирают, возможна древесвидная форма, ствол которой может быть образован, по-видимому, системой первичной оси или самой первичной осью. У этого вида, так же как и у двух предыдущих, в отличие от предыдущих уже можно выделить периоды основного цикла: 1) развитие побегов формирования (или первичного) и первых удлиненных побегов ветвления в первые 4-5 лет; 2) развитие удлиненных побегов ветвления следующих порядков и укороченных вегетативных и генеративных побегов ветвления; 3) замедление или прекращение роста главных осей, постепенное отмирание всей побеговой системы, начало этого периода приходится, очевидно, на возраст в 25-30 лет.

**Крушина ломкая** — *Fragula alnus* Mill. Подмосковье. Смешанные хвойно-широколиственные леса. 1970-1975. Аэроксильный кустарник, до 2 м, с 1-3 прямыми или восходящими стволками, изредка — одним прямым и несколькими восходящими при приподнимающихся. Ветвление ствола и боковых ветвей — монопоидальное. Приросты 10-15 см, по мере их, роста в пазах ниже расположенных листьев сипелитически развиваются укороченные кистевидные соцветия из незрелых розоватых цветочков. Так как период роста побегов длительный, то на одном приросте возможно существование соцветий в верхней части и сползший из черных ягодообразных плодов в нижней. Боковые побеги в числе 3-5 закладываются близ верхушечной почки и трогаются в рост одновременно с главным побегом, имея тот же ритм развития. Однако направление роста у них не ортотропное, а косо вверх направленное, приросты их заметно мельче, утолщение менее интенсивно. Таким путем создается крона мутноватого типа, похожая на крону молодых елей и сосен. Нижние ветви изредка полегают и, выходя из-под влияния кроны главного побега, начинают производить ортотропные приросты. Побеги формирования из спящих почек развиваются только от основания куста при его повреждениях или в результате старения системы главного побега, когда она начинает давать все более мельчающие, вегетативные приросты.

**Терн** — *Prunus spinosa* L. По материалам И. Г. Серебрякова (1962) и собственным наблюдениям в Центрально-черноземной области в 1968-1970 гг. Побег формирования корнеотпрыскового происхождения. Первые 2-3 года приросты его достигают 60-70 см. В период от 4 до 10 лет приросты снижаются до 25 см и далее, вплоть до 20-30 лет, — до 15 см. Первые 4-5 лет побег формирования производит удлиненные боковые вегетативные, укороченные генеративные и вегетативные побеги. Впоследствии они возникают также на двух-, трех- и четырехлетних приростах как на побеге формирования, так и на удлиненных побегах ветвления первых порядков.

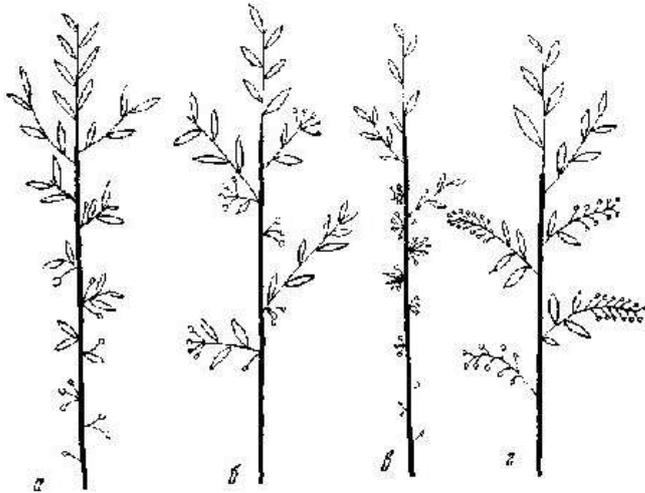


Рис. 9. Двухлетние системы побегов у некоторых розоцветных

а - *Prunus spinosa*; б - *Gerasus vulgaris*; в - *Amygdalus nana*; з - *Padus rac e mos*

ось (ССО). По мере старения ствола побеги формирования спускаются все ниже и, наконец, развиваются в самом его основании (аналогия с кущением), благодаря чему старый ствол сменяется на новый, как это имеет место в онтогенезе настоящих геоксильных кустарников.

**Кассиопя вересковая** — *Cassiopea ericoides* (Pall.) D. Don. Магаданская обл., Северо-Эвенский р-н, Верхне-Омолонская котловина, р. Правая Хадаранджа. На щебнистых осыпях. 1971. Небольшие стержнекорневые шаровидные кустарнички 20-30 см высоты с 10-20 главными скелетными осями, густо покрытыми чешуевидными, «эрикоидными» листьями, живущими 3-5 лет и опадающими постепенно. Побеги ортотропные, могут нарастать до 20-30 лет. Приросты более или менее одинаковые, 0,5-1 см. Последний прирост — открытый, вегетативный. В верхней части прошлогоднего прироста развивается 10-14 цветков, под ними — 1-3 очень коротких, 0,2-0,3 см, почти скрытых в пазах листьев вегетативных побегов. Почки в нижней части прироста остаются покоящимися. Иногда, на второй-шестой год из них развиваются побеги дополнения, нарастающие, как и побеги ветвления, по типу материнского. Боковые побеги в первые 2-5 лет вегетативные, большинство из них отмирает уже на второй-третий годы. Оставшиеся имеют ортотропное направление роста и также ветвятся. Образуются разветвления до 3-4 порядков. Чем выше порядок, тем побегов закладывается меньше, они мельче и менее долговечны.

Главные скелетные оси живут в среднем до 30-40 лет, побеги ветвления первого порядка — 6-10 лет, второго — 3-5 лет, третьего-четвертого — 2-3 года. После 10-15 лет нарастания основания главного побега (по всей видимости это побеги формирования или ветвления первого порядка СПП) полегает, высота всей системы, следовательно, становится меньше на несколько сантиметров. После 20-30 лет нарастания верхушка главного побега отмирает и его рост продолжает один из верхних боковых побегов. То же самое происходит с этим и другими боковыми побегами и так до 4-5 раз. Постепенно, вследствие продолжающегося полегания основанием плагнотропная часть системы увеличивается? и на ней образуются слабые придаточные корешки. Однако связи со стержневой корневой системой ветвь не теряет.

Сложная главная ось, состоящая из основного и нескольких побегов замещения, живет 100-150 лет, а возможно, и более. Количество нарастающих и отмирающих побегов в ее системе постепенно стабилизируется, т. е. возникает столько же новых побегов, сколько их отмирает. Отмирают побеги в основном в нижней части системы, нарастают — в верхней. Таким образом, основание, нижняя часть кустика постепенно оголяется. Многолетние ветви в основании могут перегибаться, и связь их со стержневой корневой системой прерывается. Некоторое время они существуют за счет своих придаточных корневых систем. Однако в это время количество отмирающих побегов начинает превалировать над нарастающими, так что система постепенно деградирует.

Из всех элементов морфогенеза кустарничка наиболее универсальным является прирост и его развитие, имеющее следующие стадии: рост, образование пазушных цветков и побегов, отмирание и опадение листьев, полегание на почву, образование придаточных корней, отмирание и сгнивание. Соответственно этим признакам длительность его можно исчислять по-разному, от двух до нескольких десятков и до 100 лет. Можно также выделять следующие элементы морфогенеза: развитие одного побегов, ложного побега, ветви. Здесь также можно брать разные сроки: от образования конечных приростов до их полегания, возникновения придаточных корней, отмирания. Естественно, они будут равны соответствующим параметрам цикла развития прироста.

Одновременно с ростом побега формирования или удлиненного ветвления первых порядков из почек, находящихся близ верхушки прошлогоднего прироста в числе 1-2, развиваются вегетативные удлиненные побеги ветвления следующего порядка, несколько более короткие, однако, чем прирост главной оси. Далее за ними следуют укороченные побеги ветвления, в верхней части прироста преимущественно вегетативные, 2-3 см, с 3-5 листьями, заканчивающиеся колочкой, и укороченные генеративные с 1-2 мелкими листьями и 2-5-цветковыми зонтиками (плодушки). Цветки могут находиться и в основании колочек (развиваются в пазах их почечных чешуй). Живут плодушки до 4 лет. Колочки более не нарастают, но ветвятся, давая 1, редко 2 порядка дочерних колочек. Это же имеет место у многих вишен (рис. 9) и боярышников. Цикл развития их приростов, таким образом, длится около 5 лет.

Корень, на котором возник побег формирования, утолщается только на участке между основанием турнона и его растущей верхушкой. Изредка побеги формирования отходят и от основания стволков, образованных многолетними побегами формирования предыдущего порядка, что приводит в конце концов к замене старой скелетной оси новой СПФ.

Подобным же образом организованы побеговые системы и у других *Pruno-* и *Pomoidaea*. Персики и миндали при этом отличаются тем, что цветки в их зонтиках имеют очень короткие цветоножки и сидят как бы непосредственно на ветке, подобно волеуму лыку. У миндалей, яблонь, груш, рябин, черемух, кизильников гораздо более активно развиваются побеги формирования, особенно в кроне, благодаря чему она часто, особенно у яблонь, имеют ярусное строение. Процесс смены кроны у плодовых деревьев подробно описан П. Г. Шиттом (1952). В результате ствол у яблонь и груш из простой превращается в сложную скелетную



*Cassiopa tetragona*

**Кассиопа четырехгранная** — *Cassiopa tetragona* (L.) D. Don. Чукотский национальный округ, пос. Лаврентия. Кустарничковая тундра, 1974. Vegetatively-подвижные кустарнички образуют густые куртины из приподнимающихся ветвей, представляющие собой побеги ветвления или дополнения. Все многолетние ветви лежачие, простирающиеся, оголенные или с побуревшими листочками. Только последние наиболее молодые 5-6 приростов с зелеными листьями имеют ортотропное направление. Побеги открытые, нарастают 15-20 лет. Приросты 0,5-1 см. На прошлогодних приростах в пазухах верхних листьев находятся 2-4 цветка на длинных цветоножках, под ними начинают рост 1-6 вегетативных побега ветвления. По мере нарастания главного из года в год появляются все новые и новые боковые побеги. Первые 2-5 лет они остаются вегетативными, но ветвятся, затем на них появляются цветки и, как и на главном побеге, боковые дочерние побеги ветвления второго порядка. Таким путем образуются разветвления до 4-5 порядков.

На некоторых приростах побегов ветвления иногда не образуется. В неблагоприятные годы на них не бывает и цветков. Количество цветков уменьшается и с увеличением порядка боковых побегов. На побегах четвертого порядка их, как правило, не бывает. На пяти-десятилетних приростах побега первого, реже второго порядков появляются побеги дополнения. Большинство из них на второй-пятый год отмирают, меньшинство же превращается в побеги, подобные материнскому.

После 10-20 лет нарастания верхушка побега отмирает. На смену ему приходит побег продолжения, развивающийся из почки верхнего прироста. Нарастает он так же, как и материнский. По мере нарастания и ветвления система побегов полегает в основании и укореняется. Полегают приросты пяти-шестилетнего возраста, придаточные корни появляются на приростах десяти-пятнадцатилетних и функционируют около 10 лет, после чего участок ветки, на котором они находятся, отмирает и начинает перегнивать. Это ведет к вегетативному размножению кустарничка и возникновению клона, который представляет собой в основном систему побегов ветвления или, в меньшей степени, систему побегов дополнения. Во всем остальном данный вид кассиопы сходен с предыдущим. Отличия его, таким образом, сводятся в основном к более интенсивному полеганию ветвей, и их укоренению, к сокращению длительности цикла приростов, исчисляемого от их образования до полегания и укоренения. В конечном итоге это ведет к более интенсивной вегетативной подвижности и размножению.

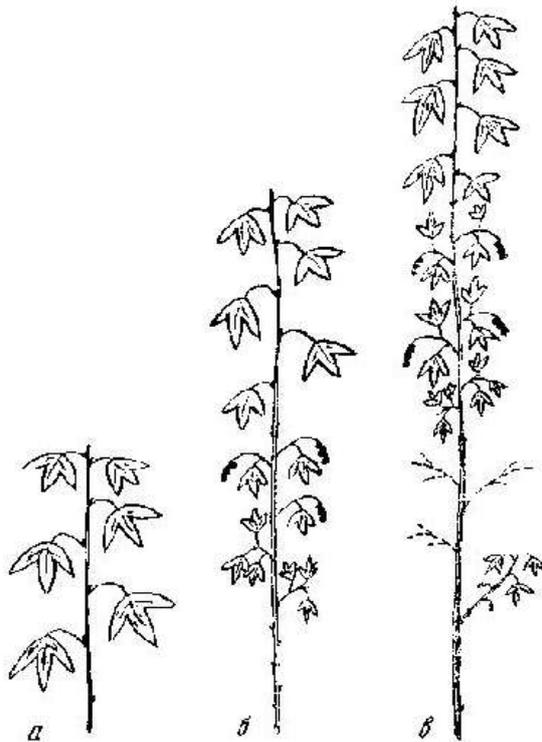


Рис. 10. Смородина печальная. Нарастание побега формирования в течение первых трех лет

a — первый год; б — второй год; в — третий год

**Смородина печальная** — *Ribes triste* Pall. Магаданская обл. пос. Усть Омчуг, сопка Чихара. Наблюдения проводились в лиственничнике, на южном склоне. 1971 г. Образует заросли и представляет собой прямостоячие кустарники с 5-8 главными скелетными осями, большей частью прямыми от основания, по иногда приподнимающимися вдоль склона. Вегетативные побеги формирования обычно развиваются в основании куста, достигают 20-30 см в первый год. На второй год продолжается их монопоидальное нарастание. Второй прирост равен предыдущему, на котором в это время в 2-5 верхних узлах развиваются цветоносные побеги с 2-3 листьями в основании и терминальной кистью. Почка же в нижних узлах остаются спящими или изредка из них развиваются укороченные вегетативные побеги ветвления.

На третий год прирост побега формирования примерно той же величины, что и предыдущий, на котором развиваются цветоносные боковые побеги. На первом же приросте (уже трехлетнем) они в зимнее время отмирают. Таким образом, цикл развития прироста длится всего 2 года, существования плодушек — 1 год (рис. 10). Здесь они являются простыми закрытыми полуспециализированными эфемерными побегами. Вегетативные побеги ветвления, как и у всех предыдущих видов, во всем подобны главному и нарастают так же длительно, как и он, в течение 5-7 лет. Побегов ветвления второго и больших порядков никогда не образуется (сходство с караганой гривастой). Иногда на трех-четырёхлетних приростах побегов формирования образуются побеги дополнения, в дальнейшем развивающиеся по типу вегетативных побегов ветвления.

Затененная форма смородины печальной отличается от световой ярко выраженной способностью полегания и укоренения побегов формирования. Ежегодные их приросты более мелкие, 5-15 см, однако нарастание более длительно, до 8-12 лет. Если же оно прекращается по причине поврежденной терминальной почки, то возникают побеги продолжения, нарастающие также длительное время. Причина этого заключается в полегании оснований и интенсивном корнеобразовании осей, в результате чего корневая система следует за нарастающей частью побегов.

Теневая форма отличается от световой слабым цветением и плодоношением. Многие побеги ветвления остаются долгое время чисто вегетативными. Однако при полегании они могут укорениться и образовывать побеги формирования. Таким образом, возникает лесная стланиковая форма смородины печальной.



*Ribes dicuscha*

**Душка** — *Ribes dicuscha* Fisch. Магаданская обл., пос. Сеймчан, 1975. Образует заросли на лесных островах в пойме Колымы. Кустарник с многочисленными тонкими стволками и ветвями, до 1 м.

Побеги формирования отходят в основном от полегших ветвей или нижних частей составных главных скелетных осей. Прирост первого года 20-30 см, последующих — несколько менее интенсивен, на третий - пятый годы — 5-10 см. Одновременно с нарастанием очередного прироста от верхней части предыдущего отрастают генеративные укороченные побеги (плодушки). В отличие от предыдущего вида живут они до 2 лет и в этом случае цикл развития прироста главного побега равен 3 годам.

Кроме того, под генеративными побегами ветвления образуются 2—3 вегетативных, на первых приростах—15-20 см, нарастающие 2-3 года с быстрым падением приростов. Иногда образуются и укороченные вегетативные побеги, нарастающие более длительно — 4-5 лет.

Основной цикл заканчивается полеганием СПФ и отмиранием верхней его части. Всего он длится 5—6 лет и в нем можно выделить следующие периоды: 1) рост побега формирования и побегов ветвления в первый-второй годы; 2) интенсивное развитие плодушек — второй-четвертый; 3) полегание СПФ и отмирание ее конечных веточек — пятый-шестой годы.

**Ракитник** — *Cytisus ruthenicus* Fisch. ex Bess. Московская обл., ст. «Отдых». Сухой сосняк. 1975. Невысокий, до 1,5 м, кустарник с дуговидно изогнутыми, распадающимися во все стороны ветвями. Из спящей почки в основании куста отрастает побег формирования, 10-40 см. Нарастание его длится 2-3 года с последующим падением величины приростов, редко он простой. На его прошлогодних приростах образуются боковые побеги. Верхние, 8-10 из них, — укороченные генеративные; нижние, 3-5, — вегетативные, 10-40 см. Укороченные и более короткие из вегетативных побегов — эфемерные, более длинные вегетативные в числе 1-2 играют роль ростовых (побегов формирования) и нарастают по типу материнского, не более 3 лет. Расположены они на первом приросте побега формирования ниже эфемерных боковых побегов ветвления. На втором приросте побега формирования ростовые дочерние побеги образуются очень редко, на третьем — их не бывает. Часто побег формирования состоит только из 2 или даже 1 прироста. На третий-четвертый год верхняя часть побега формирования отмирает до места отхождения верхних дочерних, которые возникают из обычных, неспящих почек. Всего их может образоваться до 4—6 порядков с постепенным падением размеров. По мере нарастания дочерних СПФ турнон первого порядка, превратившийся к этому времени в нижнюю часть составной главной скелетной оси, под тяжестью вновь возникших ветвей наклоняется и ложится на почву. На этом полегшем многолетнем стволке (ССО) образуются новые побеги формирования из спящих почек, дающие начало новым ССО (рис. 11). Основной цикл (цикл развития СПФ), таким образом, длится 2, редко 3 года; первый год — рост побега формирования, второй — эфемерных побегов ветвления и новых побегов формирования, третий — то же, на втором приросте турнона. Цикл развития ССО — 5-7 лет (по числу порядков побегов формирования плюс один год основного цикла последней СПФ).

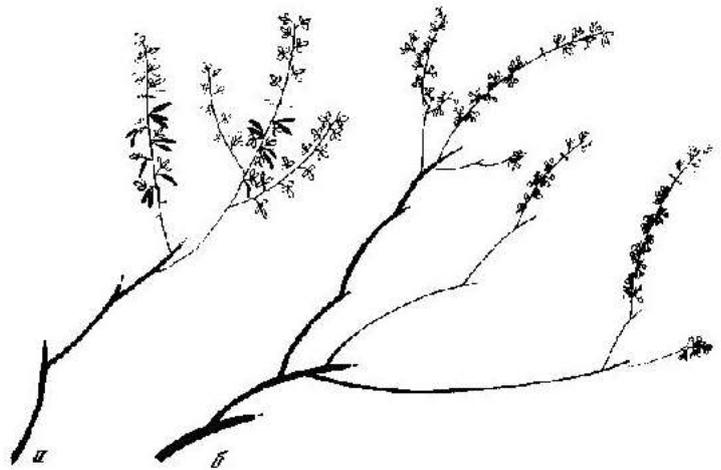


Рис. 11. Составные скелетные оси у ракитника  
а - ортотропная форма; б - плагитропная форма

**Солнцегляд серый** — *Helianthemum canum* (L.) Baumg. Крым, Ай-Петри. Скалистое плато. 1971. Распластанный стержнекорневой «полукустарничек», до 15 см, с отходящими от шейки корня многочисленными разновозрастными ветвями, наиболее старым из которых около 20-25 лет. Многолетние ветви, распластанные по поверхности каменной щебенки, дают ежегодные приросты 2-5 см и покрыты довольно густо расположенными щетинистосеропушенными перезимовывающими (вечнозелеными) листьями. В пазухах нижних листьев прироста силленгически развиваются ортотропные боковые побеги 1-3 см длиной, образующие на верхушке, как и прирост главного побега, небольшую розетку. Весной, с началом роста главного побега боковые побеги ветвления дают удлиненный восходящий прирост 10-15 см, увеличивающийся завитыми в начале цветения кистями ярко-желтых цветков, после плодоношения полностью отмирают. Побеги ветвления являются дициклическими. Изредка развиваются и трициклические побеги ветвления с моноциклическими побегами ветвления третьего порядка. В большем числе они образуются из спящих почек в основании старых ветвей и от шейки стержневого корня. Придаточных корней никогда не бывает, вследствие чего скелетные оси живут ограниченное время — не более 20-25 лет, обновляясь от основания куста. Старые кусты отличаются большим количеством «сухостоя» из отмерших осей и также большим количеством молодых, но недолговечных скелетных осей.



*Vinca minor*

**Барвинок** — *Vinca minor* L. Подмосковье. В старых парках. 1970-1975. Подобно линейно, основу системы побегов у барвинка малого образует стелющаяся плеть, нарастающая монодиально в течение неопределенно длительного времени. Ежегодные ее приросты достигают 30-50 см. Весной из пазух листьев двухлетних приростов появляются цветоносные побеги ветвления с цветками в нижней части. Листья на них скучены у верхушки, но ко времени цветения еще собраны в крупную почку, не закрывающую цветков. По отцветании почка эта полностью раскрывается, побег достигает 10-15 см, листья его закрывают плод, который ко времени созревания несколько отвисает. Семена, по-видимому, распространяются муравьями.

К середине лета в основании побегов ветвления образуются придаточные корни. На следующий год побег ветвления первого порядка остается без изменения или дает второй, небольшой и всегда вегетативный прирост, очень редко — более длинный, превращающийся затем в плагитропную плеть. В основании побега ветвления развиваются 2 дочерних, проходящих тот же цикл, что и материнский. На четвертый год могут образоваться таким же образом побеги ветвления третьего порядка, уже в числе 4, так что в одном узле плагитропной плети формируется кустик из 14 побегов ветвления. На этом, как правило, цикл его развития заканчивается, хотя побеги могут оставаться живыми еще 2-3 года.

**Гвоздика восточная** — *Dianthus orientalis* Ad. Окр. Тбилиси. Каменные склоны с фриганной растительностью. 1971. Корвяк, «трагакантоидный» стержнекорневой полукустарник, до 30 см, с распластанный или приподнимающейся деревянистой многолетней частью до 50 см в диаметре.

Деревянистые ветви нарастают в течение нескольких, до 20-25 лет. Приросты 2-2,5 см, приподнимающиеся, с верхушечной розеткой линейно-шиловидных листьев. Во время нарастания нового прироста из пазух прошлогодних листьев старых приростов появляются длинные эфемерные цветоносы, 15-20 см, с малочетковыми головчатыми соцветиями. Иногда, каждые 2-5 лет, вместе с цветоносами отрастают вегетативные, так же длительно нарастающие, вначале приподнимающиеся, а затем полегающие ветви. Близ толстого стержневого корня на стареющих ветвях «прорываются» спящие почки, производя побеги дополнения. Большинство из них недолговечно, но некоторые со временем переходят в категорию ростовых, обновляя таким путем крону.



*Empetrum nigrum*

**Водяника** — *Empetrum nigrum* L. s. l. Окр. Магадана. Лиственничники и горные тундры. 1971—1975. Стелющийся кустарничек с приподнимающимися ветвями и вечнозелеными эрикоидными листьями. Вначале, как и *Cassiope lycopodioides* (Курилы, о-в Итуруп, 1974), развивается как стержнекорневой кустарничек, подобный *C. ericoides*. Затем ветви полегают основаниями. Нарастание их при хорошем укоренении длится неопределенно долго. На влажных местообитаниях укореняются приросты четвертого-пятого года, на более сухих — позже. Приросты до 10 см, одновременно с их ростом акротонно развиваются несколько боковых ветвей, более коротких, чем основная ось, с приростами 2-4 см. При отмирании верхушки главной ветви одна из боковых ветвей начинает лидировать. При отсутствии укоренения боковые ветви через 5-7 лет начинают отмирать. Главная ось отмирает несколько позже, вызывая активное образование побегов дополнения ближе к материнской корневой системе.

**Линнея** — *Linnaea borealis* L. 1. Магаданская обл., Хасынский район, Ольское плато. Лиственничник 1969-1971. Кустарничек, основу которого составляет плагитропный длительно нарастающий побег формирования. В первый год из терминальной почки полужей плети развивается стелющийся прирост, 25-30 см, состоящий из 10-15 узлов. На второй год почти во всех его узлах с внешней, обращенной от поверхности почвы стороны развиваются ортотропные побеги ветвления первого порядка, как генеративные, с терминальными двучветниками, 6-8 см, с 2-3 узлами, так и вегетативные, 2-4 см, с 3-5 узлами, а также и придаточные корни.

На третий год на трехлетнем приросте генеративные побеги ветвления полностью или реже частично отмирают. На живой их части, в нижнем узле иногда образуются укороченные побеги ветвления второго порядка, до 2 см, с 4 узлами, большей частью вегетативные, очень редко генеративные. Вегетативные побеги ветвления первого порядка обычно дают генеративный прирост, 2-3 см, с 3-4 узлами, реже — вегетативный, 5-10 см, с 6-10 узлами. На этом, как правило, цикл развития прироста плети заканчивается. Четырехлетний прирост побега формирования почти полностью оголен. 1-2 вегетативных побега ветвления на нем, длительно нарастая, превращаются в плагитропные плети 20-30 см длиной, подобные материнской. Эти побеги дают начало дочерним парциальным особям, так как укореняются и часто теряют связь с материнским растением, продолжая развитие самостоятельно. Длительность жизни парциального куста. Он начинается с нарастания побега формирования до отмирания. Длится 6-15 лет.

2. Чукотка, пос. Залив Креста, 1972. В обилии встречается в кустарничковой тундре, образуя густые дернины переплетенных между собой побегов вместе с рододендром камчатским и брусничкой. В отличие от лесной формы приросты плагитропных побегов маленькие — 1-2 см, с 2 узлами. На второй год продолжается их нарастание, а на приросте предыдущего года почки могут остаться покоящимися или образуются 1 или 2 вегетативных или генеративных побега ветвления, 1-1,5 см, с 1-2 узлами. На третий год генеративные побеги полностью отмирают или остается живой их нижняя часть. В таком случае возможно образование бокового вегетативного побега третьего порядка. На вегетативных побегах образуются приросты часто минимальных размеров, 2-3 мм, с 1 узлом, благодаря чему они выглядят розеточными. Моноподиальное нарастание этих побегов может длиться 10-15 лет. По мере того как



*Hydrangea paniculata* Sieb.

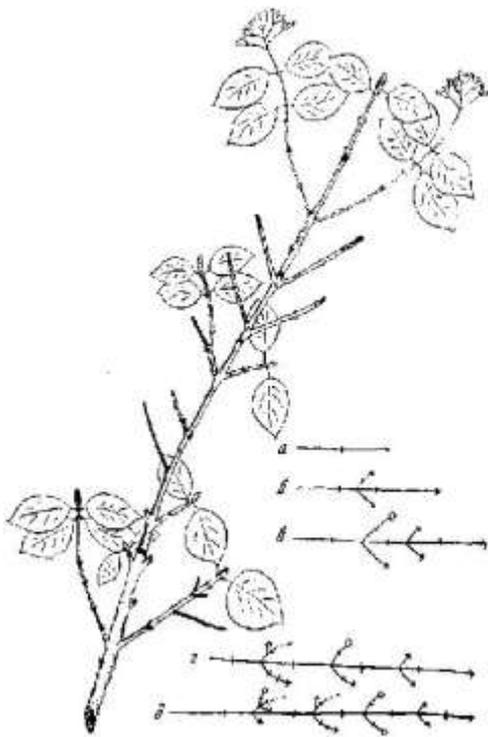


Рис. 12. Гортензия черешковая. Ветвь и цикл ее развития  
 а — первый год; б — второй; в — третий; г — четвертый; д — пятый год

они, вырастая, укореняются, их приросты увеличиваются, и они начинают развиваться по типу материнского. Эти побеги могут производить дочерние скелетные оси. Таким образом образуются ответвления до 6-7 порядков, причем связь с материнским растением может не нарушаться. На двух-трехлетних приростах, т. е. из почек, покоившихся 2-3 года, часто образуются как вегетативные, так и генеративные побеги дополнения. Нарастание основной оси длится 10-15 лет, затем терминальная почка, как правило, замирает. Тогда из ближайшей к отмершей части почки появляется побег продолжения, подобный терминальному. Многолетние, лишенные листьев приросты постепенно погружаются в почву. На многолетней части нерегулярно образуются укороченные вегетативные побеги дополнения, 0,3-0,5 см. После 2-3 лет нарастания они полностью отмирают или, реже, нарастание их продолжается, побег вытягивается, укореняется и развивается по типу материнского. Все вместе побеги образуют густую куртину перевитых друг с другом разновозрастных, полностью распластанных плетей, над которыми возвышаются ортотропные генеративные побеги с нежно-розовыми двучветниками.

Но связь с материнским растением со временем прерывается. Многолетние приросты отмирают и образуется парциальный куст. Ложный побег формирования составлен 4-6 порядками побегов и живет от 30 до 50 лет. Развитие прироста длится 2 года. Линия северная, подобно карагане гривастой, в более суровых условиях обитания образует большее количество скелетных осей, длительность их жизни больше, но элементарный цикл развития приростов сокращается. Размеры скелетных осей и приростов побегов меньше, меньше количество побегов ветвления. Активно образуются побеги дополнения, часто из спящих почек, покоившихся всего 2-3 года. Они могут быть как вегетативными, так и генеративными. Побегам ветвления свойственно длительное монопоидальное нарастание. В основном за счет их развития образуются дочерние скелетные оси.

**Плющ колхидский — *Nedera colchica* C. Koch.** Батумский ботанический сад. 1975. Лиана, прикрепляющаяся к стволам деревьев с помощью специализированных придаточных корней. Нарастание побега формирования длится неопределенно долго, приросты его около 25 см. Побеги ветвления первого порядка вегетативные, нарастают 3-4 года, после чего на них образуются генеративные дициклические побеги ветвления второго порядка с зонтиковидным соцветием и метаморфизированными, непластными листьями в числе 5-8. Побеги ветвления следующего порядка образуются в верхней живой части побега предыдущего порядка, достигающей 10-15 см, в год его цветения. Всего на одном побеге ветвления первого порядка может образоваться до 10 порядков замещающих дициклических побегов.

**Гортензия черешковая — *Hydrangea petiolaris* Sieb. et Zucc.** О-в Итуруп. Лиственный бамбуковый лес. Сентябрь 1974. Лиана, лазящая с помощью придаточных корней. Нарастание побега формирования длится неопределенно долго, до 10 и более лет. Побеги ветвления дициклические, иногда вегетативные и нарастающие в течение нескольких лет. Побеги ветвления второго-третьего порядков (больше не бывает) также дициклические или вегетативные. Цикл развития прироста побега формирования длится не более 5 лет, обычно же 4 года (рис. 12.). Новые ростовые побеги образуются при отмирании верхушки материнского от случайных причин (обгрызание, обмерзание) из вегетативных побегов ветвления или из спящих почек на трех-четырёхлетних приростах. Как видно, в монопоидальную группу попали довольно разнообразные типы кустарников. Большинство из них характеризуется отсутствием четко выраженных систем побегов, и основной единицей морфогенеза у них является цикл развития прироста, у прямостоячих форм еще очень простой, а у простратных — сильно усложняющийся. Вместе с тем, в монопоидальной группе оказываются и кустарники с регулярно развивающимися побегами формирования с СПФ, как, например, смородины и особенно ракитник. Этот последний, однако, очень близок к симподиальной группе, так как его побеги формирования нарастают крайне ограниченное число лет или даже иногда могут и вовсе не нарастать.

## Глава II Циклы развития побегов и их систем. Продолжение

### Монопоидально-симподиальная группа

**Рододендрон понтийский — *Rhododendron ponticum* L.** Батумский ботанический сад. Заповедный буковый лес. 1974. Образует сомкнутый вечнозеленый кустарниковый ярус 3-4 м высотой. Часто имеет вид небольших одно- и малоствольных деревьев. На крутых склонах ветви простираются вниз, саблевидно приподнимаясь на концах. СПФ образуются редко, как правило в кроне или в верхней части стволиков. Побеги формирования нарастают до 10 лет, в среднем — 5-6 лет, первые их приросты — 50-70 см, последующие — 20-30 см. Боковых ветвей не образуется. Цикл, как правило, завершается заложением терминального соцветия. После цветения начинается рост косо вверх направленных замещающих побегов ветвления из верхней части последнего прироста побега формирования. На второй-третий год один из них становится лидирующим: он приобретает строго ортотропное направление, как бы продолжая нарастание побега формирования, имея такие же приросты. Остальные побеги ветвления простираются горизонтально, приросты их более короткие, они ди- и трициклические.

По мере нарастания лидирующего побега на его прошлогодних приростах образуется от 1 до 5 косо вверх направленных боковых побегов, нарастающих 3-5 лет по типу материнского. Приросты их 15-20 см. По мере нарастания они так же горизонтально отгибаются. Лидирующий побег нарастает 5-8 лет, после чего переходит к цветению и замещается лидирующим побегом следующего порядка. Таких смен бывает до 3-5-8. Размеры приростов и цикличность постепенно убывают. Побеги последних порядков — 5-10 см, дициклические, генеративные. Многие из них отмирают, так как после цветения не образуют боковых. Находящиеся в затенении остаются вегетативными, дают маленькие приросты в 2-5 см, но живут до 10 лет. Вследствие своей слабости отгибаются вниз, чем придают кроне плакучий вид. После прекращения роста полностью отмирают.



*Alnaster fruticosa*

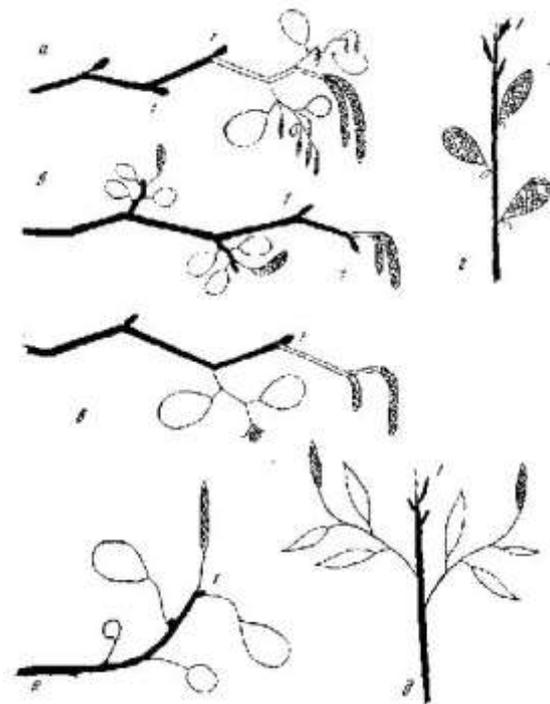


Рис. 13. Побеги ветвления у некоторых сережкоцветных  
 а — *Alnaster fruticosa*; б — *Betula midd e ndorfii*; в — *Corylus avellana*; г — *Salix schwerinii*; д — *S. pseudopentandra*; е — *S. reticulata*; 1 — почки побегов продолжения

**Калина Авабука** — *Viburnum awabucki* С. Koch. Батумский ботанический сад. 1970-1971. Культурное, небольшое деревце, до 4 м, с 1-4 главными скелетными осями (стволками). Ярность выражена слабо, но иногда имеет 2 яруса ветвей. Побег формирования достигает 2-3 м, с 30-35 узлами, ортотропный, нарастает в течение 4-6 периодов роста, после чего формируется терминальное соцветие. После цветения в 1-3 узлах под соцветием развиваются замещающие побеги ветвления первого порядка, которые могут достигать 2 м и состоять до основания соцветия из 5 проростов. Под соцветием, на побеге ветвления первого порядка в 1-2 узлах развиваются побеги ветвления второго порядка. Обычно побеги, расположенные в первом под соцветием узле, более сильные, чем нижние, и с увеличением порядка эта тенденция усиливается. Начиная с четвертого, побеги ветвления развиваются только в верхнем узле под соцветием. Число периодов роста (циклов), размер, количество узлов с увеличением порядка постепенно сокращаются. Например, побег ветвления второго порядка, 1 м, с 16 узлами, состоит из 4 проростов, а с третьего-четвертого порядка чаще всего встречаются трициклические побеги ветвления, 20 см длиной, из 7-8 узлов. Среди побегов 8-10 порядка и выше, кроме трициклических побегов, встречаются также и дициклические, хотя первых больше, а в конце основного цикла часто встречаются и моноциклические побеги, 3-4 см длины, с 1-2 узлами (парами листьев). Побеги ветвления четвертого и более порядков довольно редко формируют терминальное соцветие. Часто верхушечная почка замирает и рост продолжается за счет развития следующего порядка из почек, расположенных рядом с терминальной. К моменту развития четвертого и более высоких порядков многие слабые побеги ветвления, особенно расположенные в нижней части тулона, полностью отмирают. В СПФ насчитывается до 10-15 порядков побегов ветвления. К моменту окончания основного цикла СПФ представляет собой многолетнюю ветвь, обычно сохраняющую ортотропное направление роста с плагитотропно распростертыми побегами ветвления. Периоды основного цикла: 1) развитие побега формирования и побегов ветвления первого - четвертого порядков; 2) развитие побегов ветвления четвертого - десятого порядков; 3) развитие побегов десятого - пятнадцатого порядков и отмирание всех побегов ветвления.

**Рододендрон мелколистный** — *Rhododendron parvifolium* Adams. 1. Магаданская обл., Тенькинский р-н, пос. им. М. Расковой. Сухой лиственный кустарник, 70-100 см, с 3-6 главными скелетными осями. Обильно цветет. Основной цикл, как обычно, начинается с роста побегов формирования, которые у этого вида образуются в нижней части куста. Первый пророст небольшой, 2-5 см. Нарастание побега длится 2-7 лет; в процессе его иногда образуется 1-3 боковых побега, которые всегда меньше главного. Когда общая его длина достигает 10-20 см, формируется терминальное соцветие. После цветения под ним отрастают 2-3 боковых побега ветвления первого порядка, которые нарастают 2-4 года, завершаясь терминальным соцветием. Один из них обгоняет в росте другие, замещая побег формирования и продолжая нарастание стволика, начатое им. То же происходит с побегами ветвления второго порядка. Но в этом случае могут лидировать 2 побега, в результате чего и начинается образование кроны. Отстающие в росте побеги ветвления образуют еще 1-2 порядка более мелких ветвей, часто не закладывая соцветий, постепенно отмирают. Стволик в нижней части оголяется (рис. 14). Ослабленные боковые побеги могут нарастать 8-10 лет, но в этом случае годовые их приросты достигают всего нескольких миллиметров. Средние размеры проростов лидирующих осей в среднем 1 см, а длина побегов 5-7 см.

К 20-25 годам существования СПФ нарастание стволика (путем последовательных смен замещающих побегов) прекращается. Основной цикл продолжается за счет нарастания побегов ветвления разных порядков в течение еще 10-15 лет. Общая его продолжительность до 40-50 лет. В конце его цветение крайне ослаблено. На боковых побегах ветвления и лидирующих (стволке) часто начинают появляться побеги дополнения, создающие системы из 2-4 порядков.

Периоды основного цикла: 1) рост побега формирования и замещающих его побегов первого-второго-третьего порядков — до 15 лет; 2) рост замещающих побегов третьего-пятого (шестого) порядков — 15-25-30 лет; 3) рост побегов ветвления последующих порядков и систем побегов дополнения — от 30 до 40-50 лет.

**Ольховник** — *Alnaster fruticosa* Rupr. Окр. Магадана. Каменистые склоны сопок на месте лиственнично-каменноберезовых лесов. 1975. Высокий кустарник, до 3 м, из 1-5 радиально расходящихся, приподнимающихся или лежащих в основании ветвей. Большинство из них направлено в сторону от центра куста. Главные скелетные ости-стволки по своему происхождению — побеги формирования или разветвления первичной оси. Первые их приросты крупные, около 20 см, на 10-15-й год резко снижаются, до 10 см и менее. Одновременно с нарастанием акротонно образуются боковые побеги — в верхней части прироста по 1-2 удлиненных побега, то менее, то более мощных, конкурирующих с главным. Кроме них, в нижних узлах прироста главного побега отрастают укороченные розеточные побеги, живущие 3-5 лет.

Менее мощные удлиненные боковые побеги ветвления образуют почти только укороченные побеги; вначале приросты их менее 10 см, а затем еще более уменьшаются. На четвертый-пятый год они прекращают нарастание и либо отмирают, либо существуют за счет развития системы боковых, обычно укороченных побегов. Более сильные боковые побеги первого порядка образуют также и удлиненные побеги ветвления второго порядка, а по прекращении своего роста (на пятый - восьмой год) — замещающие. Побеги ветвления второго порядка на пятый - третий год жизни ветви (чем ближе эта ветвь находится к вершине оси первого порядка, тем этот срок короче) образуют терминальное соцветие из нескольких сережек. В двух ближайших к нему почках закладываются женские «шишечки», а из следующей почки развивается побег продолжения (рис. 13, а).

Максимум развития мощных ветвей первого порядка падает на 8-12-й год жизни главной оси, в результате чего она как бы теряется среди них. Моноподальное ветвление боковых осей постепенно сменяется на симподальное, все удлиненные ветви становятся примерно одинаковыми. Главная ось нарастает примерно до 20 лет. К этому времени приросты ее снижаются до 5 см, сережками заканчиваются боковые ветви уже первого порядка на второй и даже первый год жизни. Они, следовательно, становятся ди- и моноциклическими. Вскоре сережка закладывается и на главной оси или ее терминальная почка отмирает. Вся система переходит к симподальному ветвлению. Моноподально продолжают нарастать лишь укороченные вегетативные побеги (до 20 лет). Вследствие преобладания крупных ветвей на одной стороне вся система, как правило, наклоняется в эту сторону и основание ствола несколько полегает, чему очень способствуют и обильные снегопады, особенно на крутых склонах. Однако в благоприятных условиях в городских посадках ортотропная форма роста ветви может сохраниться. Длительность жизни всей ветви установить не удалось. Пока можно указать лишь на нижний ее предел — не менее 30-40 лет.

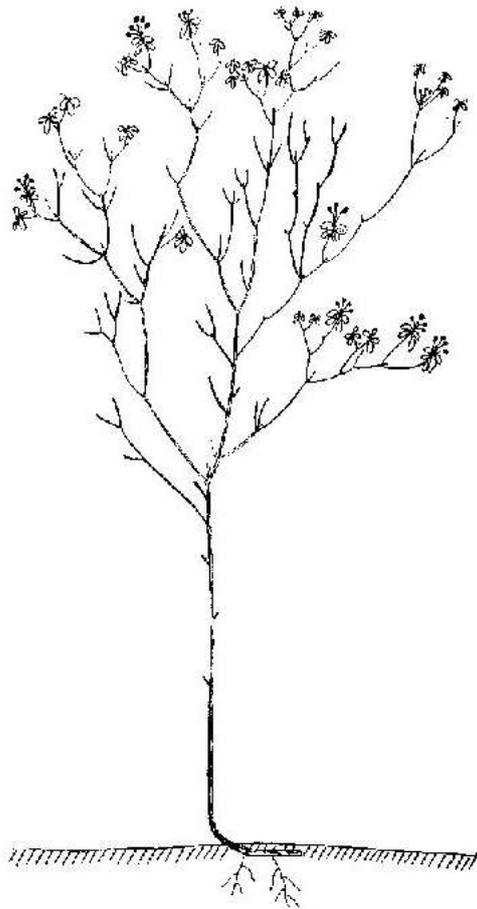
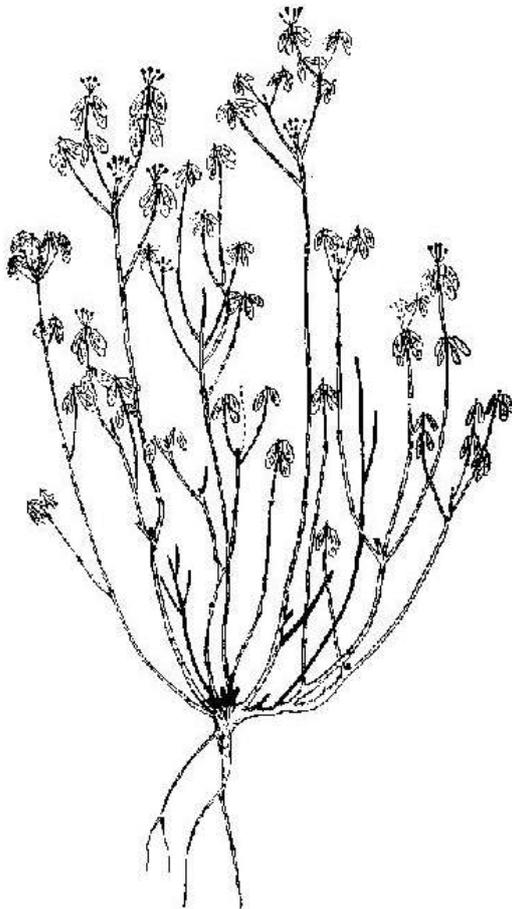


Рис. 14. *Рододендрон мелколистный*. Прямостоячая форма



К моменту развития побегов ветвления шестых - седьмых порядков система достигает высоты 20-40 см, лидируют 2-3 побега, происходит разветвление стволика на большое количество ветвей. Чем выше, тем их становится больше (на высоте 50 см их, например, 20-25). В кроне продолжается отмирание слабых веточек. Начиная с десятого - двенадцатого порядка, размеры побегов уменьшаются до 0,3-0,5 см, но они нарастают дольше, до 10 лет. К моменту образования в среднем пятнадцатого порядка ослабевает цветение, усиливаются процессы отмирания, крона оголяется. В разных частях кроны появляются вегетативные побеги дополнения, 0,2-0,5 см. СПФ отмирает в пятидесяти-шестидесятилетнем возрасте. В основании куста еще в середине основного цикла появляется СПФ следующего порядка, так что к концу основного цикла материнского стволика дочерняя система находится в полном расцвете.

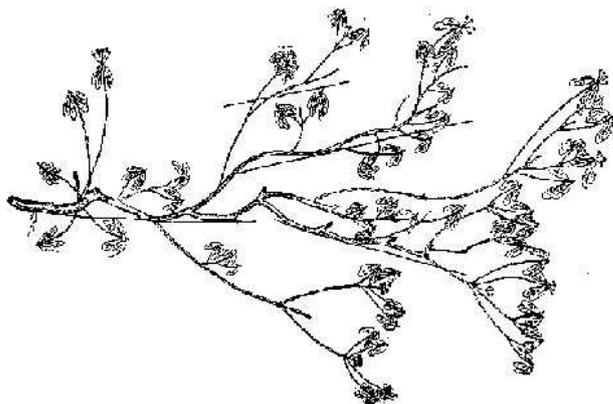
2. Магаданская обл., окр. пос. Кулу. На каменистых осыпях на высоте 700 м над уровнем моря. 1971. Растения здесь построены из 3-5 главных скелетных осей, распластанных на почве и радиально расходящихся от главного корня. Основной цикл подобен ортогрозной форме, но размеры и количество порядков иные. Вначале побеги формирования и ветвления первых 2-4 порядков нарастают монопоидально 3-5 лет, достигая 7-10 см, затем образуют терминальное соцветие. Как и у ортогрозной формы, из 2-4 побегов ветвления начинают лидировать 1-2, а остальные, ослабленные после нескольких лет нарастания, отмирают. Чем дальше от материнской корневой системы, тем активнее ветвление, в результате чего побеги разрастаются в разные стороны. Близ материнской корневой системы 1 основная скелетная ось, которая на расстоянии 10-20 см раздваивается, далее мы видим 4, затем 6 и до 8 ветвей. Вначале они несколько приподняты, но затем полегают. Постепенно по мере нарастания ствол оголяется. Отдаляясь от материнской корневой системы, скелетные оси и годичные приросты уменьшаются, но монопоидальное нарастание становится длительнее — от 10 до 15 лет. Очень редко наблюдается слабое укоренение главных скелетных осей, но связь с материнской корневой системой никогда не нарушается. Постепенно по мере отдаления нарастающей части от материнской корневой системы ослабевает цветение, размеры побегов становятся маленькими и все больше отмирающих побегов мы видим в кроне. На многолетних частях основных и дочерних скелетных осей появляются многочисленные побеги дополнения. Большинство из них после 2-5 лет жизни погибают. Приросты их минимальные — 0,2-0,4 мм. Другие же (их меньшинство) могут давать и дочерние боковые побеги, также маленькие, изредка зацветающие. И только единичные из них превращаются в побочные скелетные оси, никогда не достигающие размеров главной. Основной цикл длится от 40 до 50-60 лет. В конце его общая длина ветви достигает 50-70 см. Иногда на каменистых осыпях встречаются ветровые формы с 1-2 главными скелетными осями, распластанными по направлению ветра.

3. Чукотка, пос. Залив Креста. В кустарничковой тундре встречается только плагиотропная форма роста рододендрона мелколистного. Скелетные оси, подобно формам с горных тундр, радиально распластаны. Основной цикл длится около 60-70 лет. Но ветви разных порядков, как правило, укореняются более основательно и простираются на большую длину, иногда достигая 1 м. При этом связь с материнской корневой системой иногда нарушается и ветви полностью становятся самостоятельными, превращаясь в парциальный куст, морфологически представляющий собой СПБ.

**Рододендрон Адамса — *Rhododendron adamsii* Rehd.** 1. Подгольцовый пояс Восточного Саяна, долина р. Хулугайша (приток Иркуты). На высоте 2400 м над уровнем моря. 1970. Произрастает среди обломочных пород, образуя большие, 4-5-метровые, шаровидные куртины, до 1 м высотой. Главные скелетные оси в середине куста плагиотропные. Основной цикл несколько напоминает основной цикл рододендрона мелколистного, но с некоторыми изменениями. В основании многолетних ортогрозных и на плагиотропной части главных осей появляются побеги формирования 7-10 см, нарастающие 5-6 лет, пока побег не достигнет высоты 25-30 см. Часто, но не регулярно, так же как у рододендрона мелколистного, по мере нарастания образуются 1-3 боковых побега ветвления 1-3 см длиной, развивающихся по типу материнского. На пятый-шестой год рост побега формирования завершается образованием терминального соцветия, а ему на смену приходят 2-3 замещающих, из которых 1-2 лидируют. В основном за их счет происходит ветвление и образование кроны СПФ. Чем больше побегов, тем пышнее крона; чем выше в кроне побеги, тем они короче. СПФ в полном развитии имеет 4-5 порядков замещающих осей и живет 20-25 лет. По мере роста основание СПФ изгибается и укореняется, на укорененной части из спящих почек образуются побеги двух типов: ростовые побеги формирования, 8-10 см, создающие СПФ следующего порядка, и большое количество слабых побегов дополнения, которые после нескольких лет жизни полностью отмирают. Периоды основного цикла: 1) до 5 лет; 2) до 10—15; 3) до 20-25 лет. В среднем кусты рододендрона насчитывают более 30 разновозрастных СПФ, все они образуются в основании куста.

2. Район оз. Дарпир, Момский р-н Якутской АССР. 1974. В обилии встречается в разреженных лиственничниках. Шаровидные, плотно сомкнутые кусты, в диаметре 3-4 м, достигают высоты 70-100 см (рис. 15), во время цветения представляют собой замечательное зрелище, будучи сплошь покрыты светло- и темно-розовыми красивыми соцветиями, издающими сильный приятный аромат, смешивающийся с запахом эфирных масел, содержащихся в листьях. Основной цикл ортогрозной формы совпадает с основным циклом вышеописанной формы. Но на оз. Дарпир распространена также стелющаяся форма рододендрона Адамса. По мере подъема в горы, окружающие озеро, на высоте около 700 м кусты его становятся невысокими — 20-30 см. Строение их СПФ изменяется по мере появления новых побегов в системе, основание более старых полегает, благодаря чему они распластаются по склону и укореняются. Вследствие укоренения и притока воды и минеральных веществ через придаточную корневую систему новые побеги не становятся меньше, как у ортогрозной формы, а продолжают активно ветвиться, опять полегают и все дальше отодвигаются от материнской корневой системы, связь с которой постепенно прерывается. Одновременно отмирают более старые ветви. Укорененные побеги продолжают рост. Теперь это вполне самостоятельная часть клона — система побега ветвления (СПВ). В ней выделяются плагиотропное укорененное основание и приподнимающаяся ортогрозная крона. Размеры плагиотропной части сильно варьируют в зависимости от рельефа. Если куст стелется вниз по склону, она может простираться на 2-3 м, на ровной поверхности — от 0,5 до 1 м.

Рис. 15. Рододендрон Адамса. Прямостоячая форма



Ортотропная ветвящаяся крона составлена четырьмя — пятью порядками замещающих побегов. У стенощихся форм реже цветение и длительное монополюлярное нарастание (5-6 лет, приросты 1-1,5 см). Слабые побеги в кроне нарастают до 10-15 лет, приросты их — 0,5-0,6 см. Образование боковых побегов одновременно с нарастанием главных очень редко (рис. 16). На основных скелетных осях, а также на многолетних частях ветвей в кроне ежегодно образуется множество маленьких побегов дополнения. Особенно их много в основании куста. Циклы их различны, большинство побегов после 2-5 лет нарастания полностью отмирает, некоторые создают микросистемы побегов из одного - двух порядков. Размеры их минимальные. Только немногие очень редко дают начало новой СПФ, которая по мере укоренения отчленяется от материнской, существует самостоятельно и со временем также превращается в СПВ. Встречаются кусты, у которых, так же как у рододендрона мелколистного, связь с материнской корневой системой не прерывается. Это зависит от субстрата, на котором растет куст. На мелкой щебенке негде укорениться распростертым ветвям. По мере отдаления от центра куста ветвь постепенно отмирает. СПВ никогда (по крайней мере у простратных форм) не отмирает целиком, от верхушки до основания, как СПФ, а существует в виде клона, нарастая с апикального конца и отмирая с базального. Длительность жизни СПВ измеряется числом годовых приростов от конечных, наиболее молодых однолетних веточек до отмирающего прироста. Отмирающий прирост определить бывает нелегко, так как внешне недавно отмершие приросты от живых неотличимы, а от отмирания до гнивания ветви проходит немало времени. Поэтому целесообразно определять длительность цикла СПВ по времени жизни ее кроны, измеряемого числом приростов от конечных веточек до полетшей части или первых придаточных корней.

Рис. 16. Рододендрон Адамса. Простратная форма (прямые линии отмечают уровень почвы)

**Азалия желтая, понтийская** — *Azalea pontica* L. Опушка букового леса в заповеднике Батумского ботанического сада. 1971-1975. Высокий раскидистый кустарник, до 3-4 м, с несколькими прямыми, восходящими и распластанными (по периферии куста) стволками. Побеги формирования немногочисленные, отходящие от разных частей кроны, обычно от многолетних горизонтально простертых ветвей. Мощные турпоны, идущие от нижних частей куста, достигают 1,5 м и состоят из 3-5 приростов, первый из которых наибольший (60-80 см). Первые побеги ветвления крупные, образуются акротонно, в числе 3-6, направлены косо вверх или плагиотропно, 20-30 см, на последующих приростах побега формирования мельчают. Все побеги ди-, три-, полициклические, заканчиваются зонтиковидными соцветиями. В период кульминации, который наступает на третий-четвертый год основного цикла, большинство побегов ветвления дициклические. Затем по мере загущения кроны все больше появляется три- и полициклических побегов ветвления, до цветения нарастающих без образования боковых ветвей. Начиная примерно с 10-го года основного цикла, на ветвях различного возраста все в большем числе появляются побеги дополнения. У горизонтально простертых веток обычно образуется лишь 1 побег замещения. На смену закончившему свой цикл побегу ветвления приходит 2-3 дочерних, один из которых обычно лидирует. Он продолжает таким же образом ветвиться и дальше, образуя и более долговечные, по сравнению с стрессными, системы. Более слабые побеги замещения остаются простыми или дают очень маленькие, до 0,5 см, приросты и скоро отмирают. Если ветвь выбивается в осветленную часть кроны, образование побегов из спящих почек на ней сильно активизируется, образуется несколько побегов формирования. В конце основного цикла побеги сильно мельчают, до 3-1,5 см. Примерно с 10-го года основного цикла начинается период отмирания. Появление побегов дополнения не намного его продлевает. Всего основной цикл длится около 15-20 лет. Если нижние ветви касаются почвы, они могут укорениться и давать новые побеги формирования. Приросты их в первое время, однако, небольшие — 20-30 см.

**Кизил** — *Cornus mas* L. Крым. Апрель 1971. Крупный кустарник, иногда деревцевидный, до 5 м, с несколькими или одним крупным стволком, построенным не менее чем из 5-6 отрезков побегов формирования. Эти последние крупные, до 1,5 м. Первые их приросты до 50-60 см. Нарастание длится около 10 лет, с постепенным падением приростов до 10 см и менее. Ежегодно образуются боковые побеги ветвления первого и следующих порядков, в первые годы — только удлиненные, также длительно нарастающие, в последующие годы все более короткие, до 1 см. На четвертом-пятом годах начинают появляться генеративные укороченные побеги ветвления, вначале только на ветвях третьего-четвертого порядков, потом по мере роста побега формирования на ветвях все более низкого порядка. На седьмой - девятый год основного цикла они появляются как пазушные образования на верхних приростах побегов формирования и ветвления первого - второго порядков. Нарастание их после этого сильно замедляется и прекращается вовсе, однако основной цикл продолжается по причине развития многочисленных побегов дополнения, особенно в средней части СПФ. Весь основной цикл длится не менее 20 лет. Его периоды: 1) до 3 лет, 2) до 10-12 лет, 3) до 20 лет. Укороченные побеги ветвления сильно различаются по длительности нарастания. Один из них формирует терминальное весьма специализированное соцветие уже к концу первого года и после плодоношения отмирают, другие нарастают, не ветвясь несколько лет, и затем переходят к цветению (полициклические побеги), третьи — ветвятся, чаще всего симподиально, образуя как вегетативные, так и генеративные побеги. Возникающая таким образом система популяции может жить до 10 лет. По мере замедления роста побега формирования и вегетативных побегов ветвления на первом начинают пробуждаться спящие почки. Некоторые из них дают новые побеги формирования, но большинство — побеги дополнения, сравнимые по длине с удлиненными ветвями на данном приросте побега формирования. Нарастают они 2-3 года, образуя как вегетативные, так и генеративные боковые побеги. Постепенно в СПФ отмирают все побеги ветвления, и жизнь ее продолжается некоторое время за счет развития новых побегов дополнения, циклы которых все более ускоряются. Наконец, отмирают и они. К этому времени верхняя часть СПФ уже приобретает наклонное положение, ветви ее простираются горизонтально или даже опускаются. Новые побеги формирования продолжают ортотропный рост ССО.



*Ledum palustre*

**Багульник** — *Ledum palustre* L. и *L. decumbens* (Ait.) Small. У багульника характер нарастания тот же, что и у рододендронов, т. е. побеги после одного или нескольких лет развития формируют терминальное соцветие, а под ним образуются замещающие побеги следующего порядка, повторяющие циклы материнского. Размеры, длительность нарастания, количество замещающих побегов, так же как и у рододендронов, варьируют в зависимости от географического распространения, местообитаний (Мазуренко, Антропова, 1973; Мазуренко, 1974).

1. Московская обл. Ст. Хрипань Казанской железной дороги. 1972. Окр. г. Звенигорода. 1973. Сфагновые сосняки. Прямостоячий кустарник (Серебряков, 1962), до 0,5-0,8 м. Побеги формирования появляются преимущественно в основании куста, нижние многолетние скелетные оси постепенно погружаются в сфагnum, а верхние продолжают нарастание, т. е. одновременно сосуществуют СПФ и СПВ. Основной цикл длится 10-15 лет. Побеги формирования до 60 см, ди- и трициклические. Первые побеги ветвления 10-20 см, 4-5-циклические, в конце основного цикла — 5-10 см, 2-3-циклические, часто без соцветий. В надземной ортотропной части СПФ или СПВ 4-5 порядков замещающих побегов. Пятнадцати - двадцатилетние приросты погружаются в торф и дают придаточные корни.

2. Южное побережье оз. Байкал, близ пос. Мангутай. 1970. Образует густые заросли на склонах сопки, на месте сведенных кедровых лесов. Кусты высотой 1-1,2 м. Ветви густо переплетены, основные скелетные оси полегают и укореняются, нарастая с одного конца и отмирая в основании. На плагиотропной части скелетных осей активно образуются ортотропные побеги формирования. У формы из Мангутая, так же как и у Подмосковной, одновременно сосуществуют как СПФ, так и СПВ, причем первая переходит во вторую по мере полегания и укоренения. Все побеги и скелетные оси, за исключением главных, ортотропны. Длительность жизни приростов от их образования до полегания (цикл СПВ) — 20-25 лет. В надземной ортотропной части до 10 порядков замещающих побегов ветвления. Побег формирования, 10-20 см, нарастает от 2 до 6 лет. После цветения на приросте предыдущего года появляются 3-4 ди- или трициклических побега ветвления, 7-12 см. Затем по мере развития системы размеры побегов ветвления сокращаются, но увеличивается длительность нарастания побегов, в конце побеги небольшие, 1-2 см, долго нарастают, почти все вегетативные. Основной цикл длится также до 20 лет.

3. Юг Магаданской области, окр. г. Магадан, пос. Снежная Долина, пос. Омсукчан, окр. пос. Кулу. 1971-1973. Сфагновые лишайничники. Также прямостоячий кустарник, 30-40 см. По беги формирования появляются довольно редко, только на плагиотропных главных скелетных осях, основная единица морфогенеза — СПВ. В надземной ее части 3-5 порядков побегов ветвления. В условиях достаточного освещения они 5-10 см, ди- три- циклические. В затенении побеги слабые, приросты их 2-3 см, но длительность их нарастания увеличивается до 5-7 лет, поэтому затененные

побеги иногда достигают 15-20 см, длинные прутьевидные, без соцветий. Близкий к багульнику болотному багульник распростертый *Ledum decumbens* всегда имеет приподнимающиеся ветви с длинной плагитропной частью, о чем говорит его видовое название. На юге Магаданской области это обычный вид в горных тундрах. Мы изучали этот вид на сопке Марчекан Магаданской обл.

4. Окр. Магадана, 700 м над уровнем моря, перевалы Жаркий и Капранова Омсукчанской трассы. 1971-1973. В горной каменной тундре. Укоренение горизонтальных частей ветвей почти отсутствует. Побеги формирования образуются только на ранних фазах онтогенеза. За счет нарастания замещающих побегов протертая ветвь разрастается в разные стороны, не теряя связи с материнской корневой системой. Основной цикл длительный, не менее 50-60 лет. Побеги ветвления имеют разную величину и длительность нарастания, что зависит от нескольких причин. Основная — это возраст побегов ветвления. В начале развития они сравнительно большие — 2-4 см, ди- и трициклические. По мере роста ветви размеры их уменьшаются (1-2 см), а длительность нарастания увеличивается от 5 до 10 лет. Размеры побегов сильно зависят от микрорельефа: в ложбинах, защищенных от ветра, они больше, а на обдуваемых местах — меньше. Побеги на поверхности куртины, освещенные, больших размеров, а те, что появляются внутри нее и затененные, — меньше. Распластанные ветви часто приобретают причудливые ветровые формы, большей частью разрастаются в одну сторону, реже имеют вид блях и куртин, когда несколько систем ветвей разрастаются в радиальном направлении. В середине их скапливаются остатки отмерших побегов, а на живых частях скелетных осей появляются многочисленные небольшие побеги дополнения, создающие системы из 3-4 порядков также укороченных побегов или отмирающие на второй - четвертый годы, не производя замещающих побегов.

5. На мелкоземке распластанные ветви активно укореняются, теряют связь с материнской корневой системой и длительно нарастают в виде парциальных кустов, которые представляют собой СПВ, так как побеги формирования, образовавшиеся в начале онтогенеза, давно отмерли и парциальный куст утратил с ними связь.

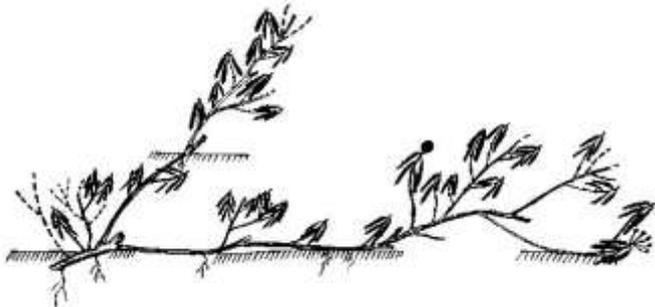


Рис. 17. Багульник лежачий. Простратная форма

У багульника болотного и распростертого с увеличением экстремальности условий наблюдаются изменения величины, структуры побегов, основной единицы морфогенеза. У подмосковной и байкальской форм активно образуются побеги формирования. Одновременно сосуществуют СПФ и СПВ, размеры побегов большие, а длительность их нарастания короче. Скелетные оси имеются и в наземной части — благодаря длительному развитию ортотропной наземной части систем. С увеличением экстремальности растения приобретают стелющуюся форму роста, размеры побегов сокращаются, но увеличивается длительность нарастания. Скелетные оси располагаются только в приземной части. Побегов формирования на скелетных осях из спящих почек не образуется, развиваются они только в начале онтогенеза. Благодаря укоренению и разрастанию систем побега ветвления появляется новая единица морфогенеза — парциальный куст. Активно развиваются побеги дополнения.

Таким образом, основной цикл растягивается на неопределенно долгое время, теряя характер цикла. СПФ заменяется СПВ, растущей к периферии и отмирающей с базальной частью. Побегов формирования на скелетных осях СПВ не образуется. В этом случае можно выделить цикл развития ортотропной части куста, исчисляемый по количеству приростов от концов побегов до первых придаточных корней. Он равен 80 годам. В ортотропной части 2-3 порядка в основном 4-5-циклических (1-2 см) побегов ветвления, замещающих побегов иногда один. На укорененных частях активно развиваются побеги дополнения.

6. В кустарничковых тундрах Чукотки (пос. Залив Креста, 1972; пос. Лаврентия 1974) багульник протертый широко распространен. Все его ветви здесь плагитропны и укоренены, но часто связь с материнской корневой системой не прерывается. Побегов формирования не образуется. Побеги ветвления небольшие, тонкие, часто ветвистые, 1-2 см, 3-5-циклические. Цикл развития ортотропной части куста при слабом укоренении 5-8 лет, при активном — 3-5. Образование побегов дополнения — обычное явление. Большинство из них замирает на второй — четвертый год развития. Изредка из спящих почек появляются этиолированные полуподземные побеги. Единичные побеги дополнения ветвятся, полегают и, укореняясь, образуют дочернюю систему СПВ (рис. 17).

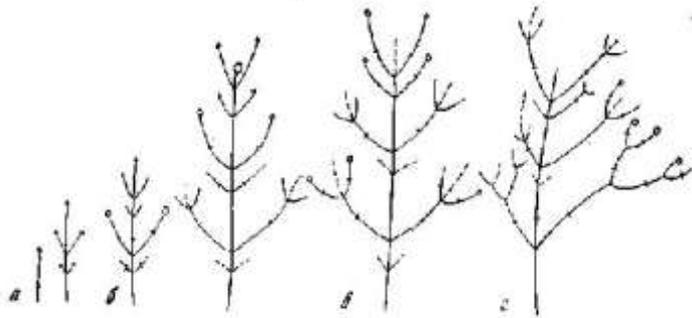


Рис. 18. Калина лавролистная. Развитие СПФ

а — первый год; б — второй; в — третий; г — четвертый год

2. Иная картина в Крыму, где этот вид также широко распространен в парках. Здесь калина лавролистная — шаровидный кустарник 2-2,5 м высотой с 10-15 скелетными осями, скрытыми за густой массой зелени. СПФ активно образуются как в кроне, так и в основании скелетных осей. В СПФ не более 12-15 порядков. Периферийные ветви, соприкасаясь с почвой, укореняются, в местах укоренения возникают парциальные кусты. В старых парках калина без обрезки и ухода образует густые заросли. СПФ в затенении почти всегда без соцветий, угнетены, а на освещенных участках обильно цветут.

Калина лавролистная — *Viburnum tinus* L. 1. Батумский ботанический сад. 1970-1971. Культурное, плейокормное дерево, до 2,5 м, с 1-5 стволиками. СПФ образуются нерегулярно, большей частью к кроне. Тип нарастания и ветвления подобен *Viburnum awabuckii*. В начале основного цикла преобладают полициклические побеги, в середине — ди- трициклические и в конце — ди- моноциклические. За одну вегетацию силлпетически часто развивается до 3 порядков побегов ветвления. Поэтому, хотя в СПФ образуются более 15 порядков побегов, основной цикл проходит за 7-8 лет. Побеги формирования 100-150 см, с 6-8 узлами, нарастают до 4 лет. Побеги ветвления первого-второго порядка 25-30 см, с 3-4 узлами, три-, ди-, моноциклические; третьего - седьмого порядков — 10-15 см, с 3-4 узлами, три-, ди-, моноциклические; седьмого - пятнадцатого порядков — 7-10 см, с 3-4 узлами, моно-, ди-, реже трициклические (рис. 18). Побеги ветвления первых порядков появляются в 3-4 узлах под терминальным соцветием, причем верхние всегда сильнее развиты. В середине и в конце основного цикла побеги ветвления появляются большей частью только в верхнем узле побега предыдущего порядка. Побеги летней генерации три- и дициклические, зимней — в большинстве моноциклические, генеративные. Поэтому калина лавролистная очень ценится как вечнозеленое декоративное растение с максимальным цветением в зимние месяцы. В Батуми калина лавролистная всегда растет деревцем.

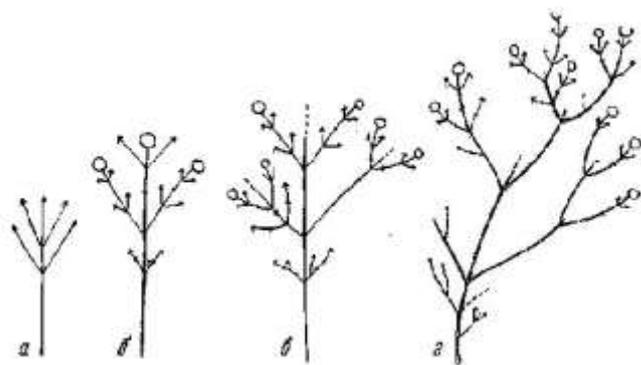


Рис. 19. Свидина белая. Основной цикл

а — первый год; б — второй; в — третий; г — восьмой год

Свидина — *Thelycrania alba* (L.) Pojark. Москва, Главный ботанический сад АН СССР. 1971. До 2,5 м, с 20-25 скелетными осями. В центре куста они полностью ортотропны, а периферические скелетные оси полегают основаниями. Поэтому кусты имеют округлую форму, до 1,5 м в диаметре. Новые побеги формирования активно образуются в приземной части, а также в основании, на нижней половине турионов первого порядка, в результате чего образуются короткие стволики (главные составные скелетные оси). Побеги формирования 150-180 см. Акро- и мезотонно в 5-6 узлах появляются вегетативные (20-40 см, с 4-6 узлами) силлпетические побеги ветвления первого порядка. Иногда они отрастают только на второй год. Нарастание побега формирования длится, как правило, 2—3 года и заканчивается терминальным шитковидным соцветием. Второй и третий приросты меньше первого, от 20 до 30 см. Под соцветием силлпетически образуется пара укороченных побегов ветвления, как правило вегетативных. На следующий год они дают генеративный прирост и также силлпетически производят пару дочерних побегов ветвления. Таким же путем развиваются боковые побеги. Верхние из них могут быть ди- и трициклическими, формируя в конце цикла терминальное соцветие. Нижние боковые побеги после 2-3 лет нарастания отмирают. Нарастание СПФ осуществляется за счет образования замещающих, как правило силлпетических, побегов ветвления под соцветием. В начале цикла часто образуется 2-3 пары замещающих побегов, верхние, более сильные, как правило генеративные, продолжают нарастание СПФ. Нижние слабее, нарастают несколько лет, вегетативные, могут образовать 1-2 порядка еще более слабых побегов и постепенно отмирают. В СПФ до 12 порядков побегов ветвления, 10-20 см, с 1-3 узлами. Размеры их остаются постоянными в течение всего основного цикла, лишь в конце явно мельчают (в среднем 5 см), начинают появляться нерегулярно, часто лишь вегетативные и быстро отмирают. На побеге формирования и побегах ветвления первых порядков в конце основного цикла образуются многочисленные побеги дополнения, в большинстве случаев вегетативные или генеративные, ди-, трициклические, недолговечные. Основной цикл длится 15-20 лет (рис. 19).

Периферийные СПФ полегают и укореняются основаниями. В плагитропную часть входят турион и часто побеги ветвления первых - вторых порядков. Верхняя их часть остается ортотропной. За счет укоренения основной цикл продлевается на 3-5 лет. От укорененной плагитропной части активно образуются новые хлыстовидные побеги формирования. У растений в культуре одна СПФ сменяется другой регулярно. Во взрослом кусте насчитывается до 20 СПФ в полном развитии и около 10 новообразующихся.



*Rhododendron kamschaticum* Pall.

**Рододендрон камчатский — *Rhododendron kamschaticum* Pall. 1.** Окр. Магадана, мыс Ньюкли. В зарослях ольховника, близ морского побережья в поясе лиственничников и камменноберезников. 1972. Кустарничек, до 35—40 см, с приподнимающимися ветвями, которые по мере нарастания лежат основанием и укореняются. Укорененные части засыпаются опадом и со временем начинают отмирать. Отдельные крупные ветви обособляются и таким путем располагаются в разные стороны от центра куста. Каждый побег до цветения нарастает 2-5 лет и увенчивается терминальным соцветием. После цветения на приросте предыдущего года появляются 2-3 замещающих побега, верхний из которых сильнее нижних. Эти побеги после 2-5 лет нарастания тоже зацветают, и цикл повторяется. Средняя длина монокарпических побегов 4-7 см, приростов — 1-2 см. Слабые побеги нарастают дольше, иногда 8-10 лет, приросты их меньше — 0,5-0,7 см, а общая длина может быть больше. Эти побеги, как правило, отмирают в вегетативном состоянии. В разных частях кроны из спящих почек, которые могут покониться всего 2-3 года, появляются небольшие вегетативные побеги дополнения, 0,2-0,3 см, в год развития выглядящие розеточными.



Рис. 21. Рододендрон камчатский. ортотропная форма

Если выкопать кустик рододендрона камчатского, обнаруживается множество подземных ветвей разной величины. Густая их сеть пронизывает всю почву под кустами. В зависимости от размеров их можно разделить на три категории: 1) главные скелетные оси, 1-2 см в толщину и до 3 м в длину; 2) скелетные оси более тонкие, 2-5 мм в толщину и 0,5-2 м в длину; 3) тонкие, длинные (10-20 см), недолговечные шнуровидные, столоновидные побеги, покрытые чешуйчатыми листьями. Столоны эти в обилии отходят от

После 2-4 лет жизни большинство этих побегов отмирает, а единичные становятся многолетними, развиваясь по типу материнского, образуя СПД. По мере ветвления основание их укореняется, затем отгнивает. Так появляется новый парциальный куст — СПВ с длительностью цикла ее ортотропной части 15-20 лет (рис. 20).

2. В кустарничковых тундрах Чукотки, например близ пос. Эгвекино или пос. Лаврентия, рододендрон камчатский имеет иной облик. 1972, 1974. Во время цветения создается полное впечатление, что большие малиновые цветки рододендрона появляются прямо из-под земли, так мала надземная часть побегов. Над землей возвышаются небольшие, 2-6 см высотой веточки. На них не более 3 порядков побегов. Нарастание их длится от 3 до 7 лет, годовичные приросты всего 0,3-0,6 см. Ослабленные, долго нарастающие побеги, как правило, не формируют соцветий и отмирают полностью или частично через 5-7 лет. Из спящих почек разного возраста, от 2-3 и более лет, в обилии появляются побеги дополнения. Они нарастают 2-3 года, затем отмирают. Лишь немногие производят дочернюю систему побегов, которая живет 5-10 лет. В ее основании из одной верхней спящей почки может образоваться новая система из 1-3 порядков побегов, ее цикл проходит быстрее. После образования 2-3 поколений таких систем со все более скоротечными циклами [как это наблюдается у грушанковых (Ротов, 1962)] весь парциальный кустик отмирает. Максимально его жизнь продолжается до 15 лет (рис.21).

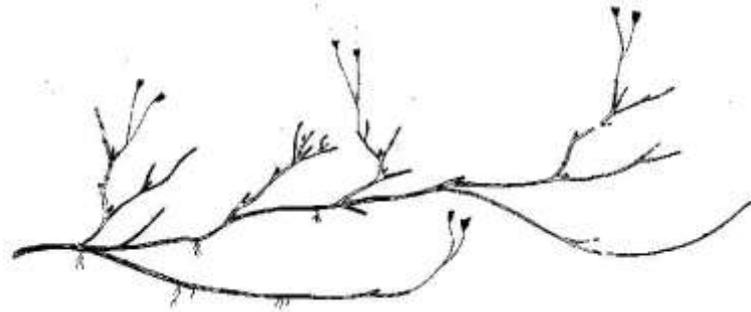


Рис. 21. Рододендрон камчатский. Плагиотропная форма.

скелетных осей как первого, так и второго порядка. Многие гибнут в первые годы, не выходя на поверхность почвы. Другие после 2-3 лет подземной жизни выходят на поверхность. Еще под землей после 1-2 лет монопоидально-го нарастания их терминальная почка может замереть, и тогда этот побег замещается боковым. После выхода на поверхность на нем появляются зеленые листья. Он ветвится, цветет и проходит описанный выше цикл. В. А. Гаврилук (1966) указывает, что у рододендрона камчатского на Чукотке столоны развиваются всего год; это неверно, очень многие из них нарастают 2-3 года, некоторые ветвятся под землей. После того, как побег образует надземную систему ветвей, его подземная часть может стать многолетней скелетной осью, а впоследствии, возможно, и главной скелетной осью.

Сравнивая две формы роста рододендрона камчатского, мы видим, что на Чукотке все многолетние скелетные оси подземные, активно образуются удлиненные побеги из спящих почек. Наземные кусты меньше, приросты меньше, активнее образуются надземные побеги из спящих почек.

**Бирючина — *Ligustrum compactum* Hook. f. et Thoms.** Крым, Южный берег. В посадках. 1971. Кустистое вечнозеленое дерево, до 7 м, с 4-5 стволиками, крона каждого из которых может быть построена из 5-7 ярусов СПФ. Турионы, идущие от основания куста, за 2-3 периода роста могут достигать 5-6 м. В конце роста верхушка их приобретает горизонтальное направление и ветвление происходит в основном в этой плоскости. Побеги ветвления первых порядков образуются акротонно. На последнем приросте побега формирования после прекращения им роста (обычно по причине заложения терминального соцветия) образуется система из 3-5 порядков все более уменьшающихся в размерах дициклических побегов ветвления. Верхние из них играют роль побегов замещения и развиты наиболее сильно. По мере увеличения порядка ветвления цикличность затененных побегов может увеличиваться, а степень разветвления их систем и длительность жизни сокращаются. Побеги, расположенные на материнском приросте, ниже, слабее и менее долговечны, чем расположенные выше. Один из побегов замещения может также быть сильнее другого и образовать более разветвленную, крупную и с большей интенсивностью вторичного утолщения систему.

На пятый-шестой год основного цикла начинают активно возникать побеги из спящих почек — в большинстве побеги дополнения, образующие недолговечные СПД, в нижних же частях первого прироста туриона — дочерние побеги формирования, однако более короткие, чем материнский, благодаря чему размеры всей СПФ и образуемых ими ярусов снизу вверх убывают. Всего основной цикл длится 15-20 лет. Сходную с древовидными бирючинами организацию побеговых систем имеют кустарничковые клены: среднерусские *Acer tataricum*, *A. camppestre*, среднеазиатский *A. Semenovii*, дальневосточные *A. Ginnala*, *A. pseudosieboldianum* и др. Побеги формирования у них в основном вегетативные, из нескольких приростов; в СПФ несколько порядков дициклических с метельчатым или щитковидным соцветиями побегов ветвления.

**Березка Миддендорфа — *Betula Middendorffii* Trautv. et Mey.** Окр. Магадана. Заросли кустарников на склоне на месте лиственнично-каменноберезовых лесов. 1975. Кустарник, до 2 м, с 3-5 радиально расходящимися прямыми или чаще наклонными стволиками, приподнимающимися или восходящими в основании. Образование стволика начинается с побега формирования, отходящего от приземных частей куста. Первый-второй приросты до 25 см; третий-четвертый — около 10-15 см или несколько меньше. Более 5 приростов обнаружить не удалось. Одновременно акротонно происходит ветвление. Скелетные функции выполняют только 2-3 ветви, образовавшиеся в верхней части прироста, остальные — крайне недолговечны. Первые скелетные ветви 10-15 см, затем — около 10 см, нарастают не более 3 раз, закачиваясь сережкой.



*Betula Middendorffii*

Чем выше по главной оси, тем более сокращается число приростов боковых побегов. Главная ось также заканчивается, как правило, сержкой. Переход системы от моно- к симподиальному ветвлению знаменует начало периода «стабилизация» основного цикла. Он характеризуется наличием довольно стабильных циклов каждого прироста, каждой отдельной ветви и дальнейшим нарастанием главной оси и ветвей первого порядка, хотя и по симподиальному типу. Ветвление начинается с пробуждением пазушных почек, находящихся близ вершины прошлогоднего прироста. К середине лета образуется побег, 5-10 см, с 5-15 листьями и сержкой на верхушке. На следующий год из верхних пазушных почек начинают рост 2-3 следующих побега замещения, а из остальных отрастают укороченные генеративные побеги с 2-3 листьями и терминальной женской сержкой. В первые годы основного цикла эти плодушки однолетние, в последующем становятся многолетними, но более 5 лет не живут. Последующее их возобновление происходит по симподиальному типу. Таким образом, цикл развития удлиненного прироста равен продолжительности жизни «плодушки». Период «стабилизация» длится 10-15 лет. Затем правильность образования очередных замещающих побегов начинает «ломаться». Главная ось теряется среди боковых. Приросты уменьшаются, многие слабые системы побегов, оказавшиеся в затенении, отмирают. Отмирает все большее число плодушек, все меньше образуется генеративных побегов. Начинают пробуждаться спящие почки, находящиеся в основании каждого прироста, производя короткие побеги дополнения. Ветви из сравнительно прямых превращаются в корявые и причудливо изогнутые и все более склонны к полеганию. Длительность периода «отмирание» весьма велика, однако более или менее точной оценке не поддается.



Рис. 22. Держи-дерево. ССО с двумя ярусами СПФ

**Держи-дерево — *Paliurus spina-christi* Mill.** (рис. 22). Южный берег Крыма. 1971. Кустарник, до 2 м, из множества СПФ и сложных стволков (ССО), составленных 2-3 ярусами ветвей. СПФ, идущие от основания куста, в первый год достигают 1,5 м, нарастают до 5 лет с последующими приростами 15-20 см. В первый же год образуются вегетативные до 40 см ветви, на чем период «рост» и заканчивается. В следующем году начинается период «стабилизация» образованием генеративных закрытых, полуспециализированных побегов ветвления до 10 см длиной. Генеративная верхушка их после плодоношения отмирает, а из пазушных почек вегетативной части идет рост побегов ветвления все более высоких (до 10-15) порядков, под конец сильно мельчающих, до 3-5 мм, становящихся вегетативными. На пятый - шестой год СПФ наклоняется и на ней начинается образование новых СПФ, наступает период «отмирание». Всего основной цикл длится до 15 лет.

**Скумпия — *Cotinus coggygria* Scop.** Южный берег Крыма. Заросли шибляка на сухих приморских скалах. 1971. Чрезвычайно ветвистый кустарник с 2-5 корявыми стволками, периферийные из которых могут полегать и касаться сухими почвой или, напротив, имеют восходящее направление роста. Побеги формирования развиваются во всей кроне и от основания стволков, укорачиваясь снизу вверх. В корне может быть 3-4 яруса СПФ. Турيون, идущий от основания куста, в первый год может достигать 1 м, нарастая 2-3 года с последующим падением приростов. Одновременно происходит акротонное ветвление. Первые побеги ветвления крупные, 20-30 см, располагаются мутовкой, дают 2 прироста. Период «рост» заканчивается образованием на побеге формирования и первых побегах ветвления крупных ажуроветвистых терминальных соцветий. После плодоношения верхняя часть побегов отмирает и далее ветвление идет по симподиальному типу: все последующие побеги ветвления моноциклические, с вегетативной многолетней частью в 5-10 см. Один из замещающих побегов может лидировать и формировать основную скелетную ось, другие же, более слабые, образуют сравнительно недолговечные системы. Период «стабилизация» охватывает образование побегов ветвления до десятого порядка, когда уже активно возникают побеги дополнения и новые формирования, в результате чего правильность отхождения порядков сильно нарушается. Количество отмирающих побегов, СПВ и СПД увеличивается, крона приобретает ажурную форму, многие стволки ложатся вниз по склону, однако укоренения не происходит.

Примерно такое же строение побеговых систем имеет низкорослый кустарник *Cistus tauricus* Pr., также обычный на Южном берегу Крыма. В начале онтогенеза ветви его также нарастают 2-3 раза, затем формируют терминальные соцветия из 3-5 крупных цветков и переходят к симподиальному ветвлению. Вследствие больших размеров цветоножек и малых размеров многолетних частей это растение имеет вид полукустарника. Его восходящие ветви, плотно прижимаясь к почве, иногда укореняются.

**Городовина — *Viburnum lantana* L.** Крым, Ялта, Никитский ботанический сад. В культуре. 1971. Кустарник, до 3 м, с 5-10 скелетными, простыми и составными осями (ССО). Первый прирост турниона 50-70 см, с 8-10 узлами, ортотропный. Побеги формирования, вырастающие в загущенной затененной середине куста, более длинные, 100-120 см, несколько извитые (лиановидные). Побеги ветвления первого порядка могут образовываться пролептически в 3-4 верхних узлах. Рост турниона длится 2-4 года, завершаясь крупным шитковидным соцветием. По мере его нарастания развиваются все новые генерации побегов ветвления, также ди- или трициклических, но меньших размеров — первые приросты 15-20 см, вторые-третьи — 5-10 см. Листья в числе 3-5 пар имеют только на их вегетативных приростах. Генеративный прирост представляет собой одно крупное шитковидное соцветие. Ветвление акротонное. Побеги продолжения развиваются из 2 первых узлов непосредственно под соцветием. Побеги ветвления, выходящие из пазух более нижних листьев, большей частью вегетативные, отмирают после 3-5 лет нарастания. С увеличением порядка ветвления побеги замещения появляются только из пазух верхней пары. Размер и циклическость их уменьшаются. Преобладают дициклические — 10-15 см. В СПФ развивается всего 6-10 порядков побегов ветвления. Основной цикл длится 5-8 лет. Побеги ветвления под конец вегетативные, плагитропные. ССО могут состоять из 3-5 порядков СПФ, со все более быстро проходящими основными циклами и более короткими побегими формирования. Всего ССО живут до 20 лет.

2. Окр. Тбилиси, Коджорское ущелье. Грабовый лес. 1968. Стланник. Многолетние скелетные оси, 30-50 см, погружены в опад и почву на 2-3 см. Побеги формирования, появляющиеся на них, 15-22 см, с 4-7 парами листьев, нарастающие 1-2 года. На второй - третий год они полегают, верхушка их отмирает. В 2-3 узлах на обращенной кверху стороне акротонно развиваются побеги ветвления, 13-20 см, также с 4-7 парами листьев. Побеги ветвления второго порядка уже гораздо мельче — 1,5-4 см, с 1-2 узлами, но появляются они редко и после 1-2 лет нарастания отмирают. В СПФ не более 2 порядков побегов ветвления, основной цикл длится 3-4 года. Таким образом, в отсутствие укоренения основной цикл простратной формы, выросшей в затенении, сильно сокращается и характеризуется отсутствием среднего периода — «стабилизации». Период «рост» непосредственно сменяется «отмиранием».

**Бирючина обыкновенная — *Ligustrum vulgare* L.** Краснодарский край, Туапсе, Дубняк. 1971. Полуветчозеленый кустарник, до 2 м, из нескольких скелетных осей. Основной цикл прямостоячей формы сходен с основным циклом *Ligustrum compactum*, лишь все периоды его сокращены: 1) 2 года — рост побега формирования и нижних побегов ветвления первого порядка; 2) до 5-6 лет — завершение роста побега формирования, образование наибольшего числа цветоносных побегов ветвления и начало роста первых побегов дополнения; 3) до 10-15 лет развитие последних порядков побегов ветвления, СПД и их отмирание.

2. Крым, Южный берег. Буковый лес. 1971. Стелющийся по поверхности почвы полупростратный кустарник. Надземные побеги развиваются из спящих почек полетных укорененных ветвей или являются их приподнимающимися концами. Турнион 20-30 см, может нарастать 2-3 года. В этом случае обычно полегает на всю длину и укореняется. Побеги ветвления первого порядка простые или растут 2-3 года, не давая боковых. Иногда турнион в первый год отмирает более чем на половину. Тогда ближайший к отмершей части побег выполняет замещающую функцию, также достигая 10-25 см. Побеги ветвления и в этом случае не образуют боковых, нарастая до 4 лет, после чего полегает. Если при этом растение выберется на освещенный участок, развитие СПФ может пойти по обычному типу.

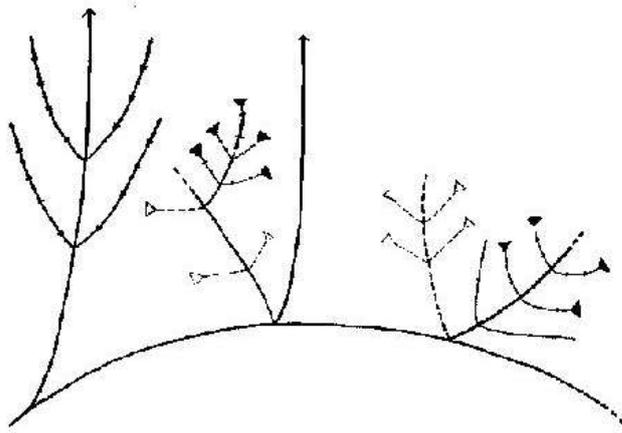


Рис. 23. Калина обыкновенная. Верхняя часть СПФ на четвертый год основного цикла

парой листьев. Побеги ветвления следующих порядков образуются только в самом основании материнского побега и, таким образом, становятся эфемерными. Начиная с пятого порядка, появляются только ослабленные вегетативные побеги, 7—12 см, также в большинстве эфемерные.

• Псковская обл., Пушкинские горы. Тенистый смешанный лес. 1971. Стланник, образующий густую сеть переплетающихся веток. Многолетние (10-15 лет) скелетные оси лежат на почве, погребены опадом и укоренены. Придаточные корни отходят обычно от узлов. Турيونы, возникающие из спящих пазушных почек, ортотропные, 10-20 см, с 2-5 узлами. Нарастание длится 2-3 года, проросты 5-10 см. На второй год они полегают и укореняются. Побеги ветвления также 5-10 см, нарастают до 2 лет, полегают и укореняются. Распространяясь в стороны от материнской оси и теряя с ней связь, побеги ветвления и образующая ими СПВ существуют самостоятельно. Цикл развития СПФ (когда она развивается) 3-4 года. В случае укоренения побега формирования выражено только два периода: 1) рост побега формирования (первый год); 2) дальнейшее нарастание побега формирования, рост и укоренение его и побегов ветвления.

**Абелия корейская** — *Abelia coreana Nakai*. 1. Москва, Останкино, ГБС АН СССР. 1972. Кустарник, около 1,5 м, с 7-10 раскидистыми скелетными осями. Побеги формирования образуются в основании скелетных осей, до 1,5 м, с 22-24 парами листьев. Прирост второго года 10-12 см, с 2 парами листьев, с двуцветником на верхушке или без него. В редких случаях нарастания не бывает. На проросте первого года в 6-10 верхних узлах акротонно образуются генеративные побеги ветвления, 8-10 см, с 2-3 узлами. Ниже их, в 7-10 узлах — вегетативные побеги ветвления, 25-30 см, с 5-7 узлами. На третий год турيون нарастает редко, прирост его 10-12 см, с 2-3 узлами, генеративный. На прошлогоднем проросте появляются побеги ветвления 10-12 см, с 2-3 узлами. Одновременно с ними из дополнительных почек отрастают более мелкие побеги, 1-2 см, с 1-2 парами листьев. Генеративные побеги ветвления первого порядка моноциклические, вегетативные — обычно дициклические. Их второй генеративный прирост 3-5 см. Во всех узлах побегов ветвления первого порядка на третий год образуются побеги ветвления второго порядка в 3-5 см. На четвертый год развитие побегов ветвления следующих порядков происходит редко. Основной цикл, как правило, заканчивается отмиранием всех побегов ветвления, в том числе и новообразовавшихся.

2. Приморье, Уссурийский заповедник. Кедрово-широколиственный лес. 1974-1975. Лесной стланник. В условиях сильного затенения абелия корейская представляет собой систему укореняющихся и ползущих по поверхности почвы ветвей. Нарастающие концы ветвей приподнимаются. Проросты прошлого года полегают. На более светлых местах возможен возврат к ортотропной форме. Вместе с главным обычно длительно нарастающим побегом так же длительно могут нарастать и боковые. В начале роста они ортотропны, в большинстве случаев остаются короткими и быстро, через 2-3 года, отмирают. Развитие их стимулируется повреждениями главной оси. Генеративные ди- или моноциклические побеги ветвления образуются крайне редко. Укоренение ветвей происходит на третий - четвертый год после их полегания. Лежащие ветви не утолщаются и остаются живыми около 10 лет. Таким образом, система плагиотропных ветвей абелии корейской нарастает по периферии и отмирает в центре. При сильных повреждениях нарастающих ветвей идут в рост спящие почки.

**Экзохорда тьяншаньская** — *Exochorda tianshanica Gontsch.* Таджикистан, долина р. Обинхингоу. Заросли кустарников в среднегорном поясе. 1970. Аэроксилный, сильно ветвистый кустарник, до 3 м. Турيونы отходят по всей высоте кроны почти от самого основания. Первый прирост до 50 см, второй — до 10 см, третий (если он есть) — до 5 см. Боковые побеги, образующиеся при моноподиальном ветвлении главного побега, небольшие, 2-3 см, или укороченные, образующие 2-3 пророста, до 10 см, дициклические, с крупным терминальным кистевидным соцветием. В СПФ 3-5 порядков все более уменьшающихся побегов ветвления. Основной цикл проходит за 5-7 лет. Примерно такое же строение СПФ побегов ветвления и периоды основного цикла имеют *Staphylea pinnata* по наблюдениям в районе Туансе (1971) и *Sibiraea altaensis* (Москва, ГБС, 1972).

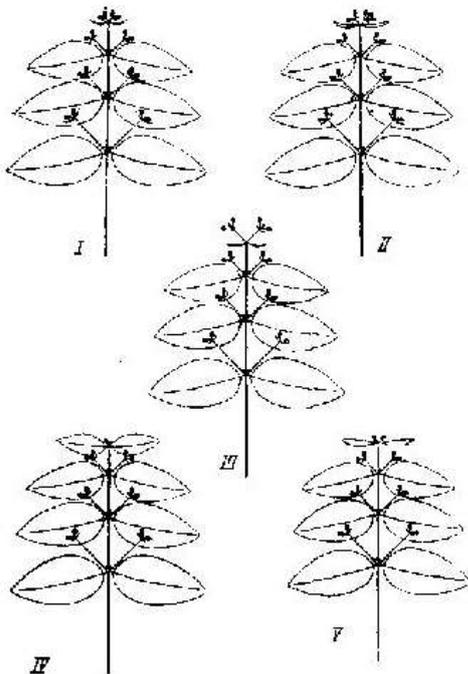


Рис. 24. Жимолость татарская. Побеги ветвления (Troll, Weberling, 1968)

**Жимолость татарская** — *Lonicera tatarica L.* Москва, Останкино, Главный ботанический сад. В культуре. 1971. Высокий, до 3 м, кустарник с 1-2 сложными стволиками (ССО) и многочисленными более мелкими скелетными осями. ССО и их кроны состоят из 5-7 ярусов ветвей, образованных дочерними СПФ. Побеги формирования активно образуются в основном в кроне. Турيون, идущий от нижней части куста, может достигать 2 м, с 20-23 парами листьев, в среднем — 1,5 м. В пазухах листьев формируется 1 центральная и несколько дополнительных почек, образующих «гнездо» (Ляшенко, 1964). В конце лета из нижней почки серии иногда пролептически развиваются побеги ветвления, 20-30 см, с 1-4 парами листьев, генеративные или вегетативные. Второй прирост туриона 20-30 см с 2-3 парами листьев. Акротонно в 6-7 верхних узлах развиваются побеги ветвления (если они не появились еще в прошлом году). В зависимости от мощности туриона они бывают то более крупными — до 60 см, с 7-8 узлами, то более мелкими, в среднем 30-40 см, с 4-6 узлами. Двуцветники, как правило, располагаются в средней части побега. Различные варианты расположения двуцветников изображены на рис. 24. Если турيونы были повреждены или подрезаны, то побеги ветвления вырастают более длинными, до 80 см. Одновременно могут появиться более мелкие побеги ветвления из дополнительных почек. Побеги ветвления второго порядка меньших размеров, чем первого, 15-20 см, с 2-3 двуцветниками в средней части. Одновременно на побеге формирования активно образуются побеги дополнения, мелкие в верхней части и все более укрупняющиеся, переходящие в побеги формирования, в нижней. Основной цикл длится в среднем 3 года, изредка — 4. вновь возникающие побеги ветвления и дополнения короткие, 2-6 см, с 1-2 узлами, вегетативные. Однако в это время уже более активно происходит их отмирание. Так как турيونы отходят главным образом от средних частей побегов предыдущего порядка, то ССО нарастает довольно быстро. Длительность ее жизни — около 20 лет. Новые побеги формирования, возникающие к концу этого срока, как правило, недолговечны или эфемерны. Лишь отходящие от самых оснований стволиков, поближе к материнской корневой системе, могут сформировать свою СПФ, а затем и новую скелетную ось.

Все виды жимолостей очень сходны между собой по строению ССО, СПФ и течению основного цикла, который у большинства видов проходит за 3-5 лет (Мазуренко, 1974). Различия касаются в основном размеров побегов формирования, строения побегов ветвления, расположения на них двуцветников, количества и размера междоузлий. У *L. xyloteum* дочерние побеги формирования малочисленны, возникают главным образом в средней части материнского побега в месте его перегиба. Ветвление СПФ происходит только в горизонтальной плоскости, причем с нарастанием дочерней СПФ материнская СПФ все ниже пригибается к земле и может угнетаться в нее ветками, однако укоренения их не происходит. Внешне по своей конструкции крона этого вида очень напоминает этакый мох (*Hylocomium*).

Субтропическая *L. fragrantissima* интересна тем, что побеги формирования у нее очень длинные, часто дуговидно изогнуты. Побеги ветвления на них начинают зимой свой рост и цветение, которое растягивается до середины весны. Только после этого начинают отрастать новые побеги формирования. Многие виды жимолостей, как, например, среднеазиатская *L. Alibertii*, приморская *L. Ruprechtiana*, благодаря отмиранию крупных сучьев и целых стволиков к концу онтогенеза выглядят деревцевидными, однако ярусный характер кроны при этом выражен еще резко.



*Rosa acicularis*

**Шиповник иглистый** — *Rosa acicularis* Lindl. 1. Магаданская обл., пос. Усть-Омчуг, на южном склоне сопки Чихара. 1971. На опушке сухого лиственничника образуются заросли высотой 1-1,2 м, обильно цветет и активно разрастается за счет подземных корневищ — ксилоподиев. Побег формирования, 20-30 см, образуется чаще всего в основании скелетных осей, реже - в их нижней части или является последним приростом корневищ (осью парциллиции). Прирост второго года вегетативный, 10 см, или генеративный, закрытый, заканчивающийся крупным розовым цветком или же, реже, вовсе отсутствует. На прошлогоднем приросте акротонно образуется 4-6 вегетативных побегов ветвления, 3-5 см. На этом заканчивается период «рост». Нарастание побега формирования может продолжаться на третий год, но последний его прирост, вегетативный или генеративный, небольшой, 2-3 см. Чаще же отмирает почти весь прошлогодний прирост, а на неотмершей его части отрастают побеги ветвления, 0,3-0,5 см (рис. 25). Приросты побегов ветвления предыдущего года также могут быть укороченными вегетативными или чаще (у расположенных выше) генеративными (дициклическими), 1 см, с терминальным цветком. На четвертый год побег формирования, как правило, не растет. В редких случаях развивается генеративный прирост, 1 см. Трициклические побеги ветвления первого порядка также дают генеративный прирост и, кроме того, боковые побеги, 0,3-0,5 см. Дициклические побеги ветвятся далее. После цветения верхние части побегов отмирают. На этом заканчивается второй период основного цикла. На пятый год верхняя часть побегов формирования отмирает, но побеги ветвления разных порядков могут нарастать и ветвиться далее. Появляются большей частью вегетативные эфемерные побеги. На седьмой год вся СПФ, как правило, отмирает до места отхождения дочерней СПФ, большей частью до самого основания, ССО образованы не более чем 2 порядками СПФ, чаще же совсем отсутствуют. Парцильные кусты образованы 2, редко 5 скелетными осями — СПФ и ССО.



Рис. 25. Шиповник иглистый. Основной цикл

а — первый год; б — второй; в — третий; г — четвертый; д — пятый год

2. Бурятская АССР, Тункинский р-н, с. Монды. Кедрово-лиственничный лес. 1970. Кустарник до 1,5 м. Побег формирования до 1 м, побеги ветвления независимо от порядка до 10 см. В начале основного цикла преобладают моноциклические побеги с 3-5 листьями и крупным цветком, затем — дициклические. И те и другие развиваются в большом числе. Периоды основного цикла те же, но ССО образуются чаще, некоторые из 3 порядков СПФ живут до 10 лет. При этом намечается ярусная структура кроны куста.

Прочие виды шиповников и роз имеют сходное строение СПФ в течение основного цикла. Сильные различия обнаруживаются только в строении соцветий, то более многоцветковых из мелких цветков, то более редких из крупных цветков. ССО и ярусное строение крон обычно выражено более ярко, так как побеги форм-ирования отходят в основном от материнских побегов в месте их перегиба, что особенно характерно для южных форм (см. рис. 7). Северные *R. spinosissima*, *R. cinnamomea* характеризуются сильным развитием длинных корневищ и рыхлым строением парцильных кустов из-за немногочисленных побегов кущения. Лианоидные розы характеризуются сильно вытянутыми побегами формирования и ветвления первого порядка, а также развитием дочерних СПФ почти только в кроне.

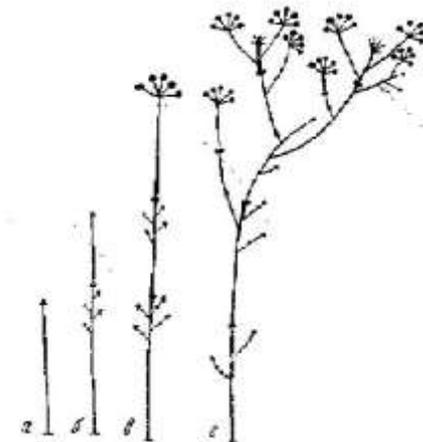


Рис. 26. Элеутерококк. Основной цикл

а — первый год; б — второй; в — третий; г — пятый год

Роза морщинистая (*Rosa rugosa*) как бы объединяет в себе признаки южных и северных форм, образуя крупные, но рыхлые кусты. В Южном Приморье (мыс Гамова, 1975) ее ССО построены из 5-6 ярусов СПФ, достигают 2 м, побеги формирования к середине основного цикла, длившегося до 10 лет, приобретают горизонтальное направление роста и ветвления и даже загibaются вниз. Соцветия многоцветковые. В одичавшем состоянии (на берегу Финского залива, 1975) ее скелетные оси большей частью простые, до 0,5 м, соцветия малоцветковые, основной цикл проходит за 2-3 года. В культуре в Подмосковье основной цикл длится до 7 лет, кусты до 1-1,5 м, ССО из 2-3 порядков СПФ.

**Элеутерококк** — *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim. Сихотэ-алинский заповедник, ручей Кабаний. Заросли в кедрово-широколиственных лесах. 1975. Компактные кусты до 1,5 м высотой, образованные многочисленными довольно тонкими стволиками. Ортотропные турпоны отходят главным образом от основания куста или реже от нижних частей стволиков. Нарастание их длится 2-4 года, завершаясь терминальным зонтиковидным соцветием. Первый прирост, самый большой, 50-70 см, второй — 40-50 см, третий — 20-30 см. Одновременно с ростом побега формирования на всех его приростах акротонно в числе 3-4 развиваются вегетативные побеги ветвления. Большинство из них укороченные, с розеточными приростами, до 0,5 м, ди- и трициклические. На второй - третий год могут дать удлиненный прирост со своими укороченными пазушными побегами. Кроме них, на приростах побега формирования двух последних лет развиваются удлиненные ди- и моноциклические побеги ветвления (первые только на двухлетнем приросте), до 30-40 см. Побеги ветвления второго порядка почти все укороченные, удлиненные моноциклические редки. На третий-четвертый год побег формирования и вся СПФ дуговидно наклоняется вниз. В это время на его первом приросте, который становится частью ССО, может иметься уже новый побег формирования, растущий вначале ортотропно, а затем также наклоняющийся. Таким образом может образоваться до 3 этажей СПФ. Верхушка СПФ первого порядка постепенно отмирает, однако укороченные ее побеги могут существовать до 10 лет (рис. 26). Периоды основного цикла: 1) рост побега формирования; 2) удлиненных побегов ветвления первого порядка, до четвертого года; 3) отмирание верхушки побега формирования и удлиненных побегов ветвления, постепенное затухание роста укороченных побегов ветвления, до шестого года. Стволики (ССО) состоят из отрезков побегов формирования 2-3 порядков и живут до 10-15 лет.

**Крыжовник** — *Grossularia reclinata* (L.) Mill. Подмосковье. Культурные посадки, 1975. Кустарник, до 1,5 м, с колочими дуговидно изогнутыми ветвями. Турпоны отходят, как правило, от основания куста, до 40 см длины, с 10-15 листьями и колочими прилистниками, остающимися после опадения листьев. Второй прирост 10-15 см. На первом приросте развиваются укороченные генеративные побеги ветвления с 2-3 листьями и 2-3-цветковой кистью. На третий год некоторые из этих плодушек, находящиеся в верхней части прироста побега формирования, могут перейти к нормальному росту, давая прирост 10-15 см, другие же остаются укороченными. Некоторые из плодушек производят боковые побеги. Турпоны редко нарастают на третий год. В это время активизируются спящие почки, производя в его основании побеги дополнения и новые побеги формирования, до 15-20 см. Основной цикл, таким образом, длится 3, редко 4-5 лет. Его периоды соответствуют последовательным годам вегетации, лишь последний растягивается на 2-3 года.

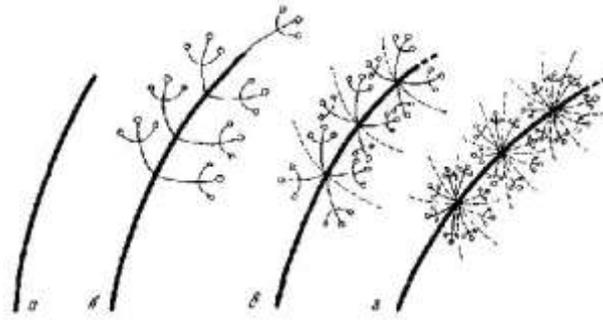


Рис. 27. *Weigela Middendorffiana*. Основной цикл  
а — первый год; б — второй; в — третий; г — четвертый год

**Вейгела Миддендорфа — *Weigela Middendorffiana* (Carr.) C. Koch.** Москва, Останкино, Главный ботанический сад. 1972. Кустарник, выше 1,5 м, с кроной из длинных раскидистых ветвей. Побеги формирования отходят главным образом от приземной части куста. Турионы около 1,5 м, с 13-20 парами листьев. В начале роста — ортотропные, затем дуговидно изгибаются. Прирост второго года (если он есть) 15-20 см. В верхних 4-6 узлах туриона располагаются эфемерные плодушки, 10-12 см, со сближенными 3 парами листьев и терминальным соцветием, состоящим из 3-5 трехцветников крупных лиловых грамофеновидных цветков. В 4-6 последующих узлах находятся вегетативные побеги ветвления, 50-60 см, с 6-7 парами листьев. На третий год в 2-3 верхних их узлах появляются эфемерные плодушки, 10-15 см, с 2-3 узлами. По паре таких же плодушек отрастает от основания прошлогодних плодушек (рис. 27). На четвертый год побеги ветвления отмирают, однако в основании их и эфемерных побегов первых годов вновь могут образоваться по паре вегетативных или реже эфемерных генеративных побегов, в результате чего в узлах туриона образуется комплекс разновозрастных побегов ветвления. На пятый год СПФ обычно отмирает до самого основания. Таким образом, сложных скелетных осей у этого кустарника вовсе не образуется.

**Гортензия — *Hydrangea opuloides* C. Koch.** Окр. Батуми. В культуре. 1972. Кустарник, до 2 м, с 20-40 недолговечными скелетными осями, ССО отсутствуют. Турионы до 1,5 м, с 10-15 парами листьев, образуются только в основании скелетных осей. Часто уже в год возникновения дает второй прирост, 40-60 см, с крупным терминальным щитковидным соцветием. Одновременно с этим на первом приросте акротонно появляются побеги ветвления, также 40-60 см, ди- и моноциклические (вверху). Иногда они отрастают только на второй год и тогда большей частью дициклические. На втором приросте туриона боковые побеги развиваются пролептически. После цветения верхушки побегов отмирают и далее идет симподиальное ветвление. Боковые побеги второго порядка также за один год дают 2 прироста и также большей частью дициклические. На побегах формирования возможно образование единичных вегетативных побегов дополнения. На третий год верхняя часть СПФ изгибается и почти полностью полегает, верхние ее две трети отмирают. На живой части СПФ появляются побеги следующих порядков, большей частью вегетативные и эфемерные, 5-10 см длины. Хотя в СПФ может развиваться до 6 порядков побегов, основной цикл проходит всего за 3, реже 4 года. Его периоды: 1) рост побега формирования и побегов ветвления первого порядка (первый, реже также начало второго года); 2) развитие побегов ветвления первого-второго реже третьего порядков (второй год); 3) отмирание верхушки СПФ, развитие и отмирание побегов ветвления третьего-шестого порядков (третий - четвертый год). Таким образом, число порядков побегов здесь больше, чем число годов основного цикла.

**Ежевика — *Rubus caesius* L.** По данным Р. А. Магинской (1971) и собственным наблюдениям в окрестностях Новосибирска (1974). Кустарник, до 1,5 м, с раскидистыми ветвями. Ветви образованы побегами формирования нескольких родов, преимущественно простыми вегетативными, до 0,5 м, отрастающими от подземной части (ксилоризма). На следующий год в пазухах их верхних листьев образуются генеративные простые закрытые полуспециализированные побеги ветвления до 40 см, заканчивающиеся терминальным цветком и имеющие пазушные цветоносы. Цикл развития этого рода СПФ, как и у малины, заканчивается цветением и плодоношением. Они, таким образом, относятся к симподиальному типу. Кроме этих СПФ с двухлетним циклом, имеются эфемерные побеги формирования, заканчивающиеся соцветием и отмирающие в первый же год — моноциклические. Кроме того, от основания куста у ежевики развиваются длинные дуговидные побеги формирования до 2,5 м, подобные побегам формирования предыдущих типов, но укореняющиеся верхушкой. После укоренения некоторые из них отмирают в своей средней части, другие перезимовывают. Весной укоренившийся конец побега дает второй ортотропный прирост до 0,5 м, подобный побегу формирования первого или второго типа. Таким образом, дуговидные побеги формирования всегда имеют 2 прироста и не менее чем двучиклические. Пазушные почки в укоренившейся части могут дать по завершении цикла главного побега дочерние побеги формирования, которые в совокупности образуют парциальный куст.

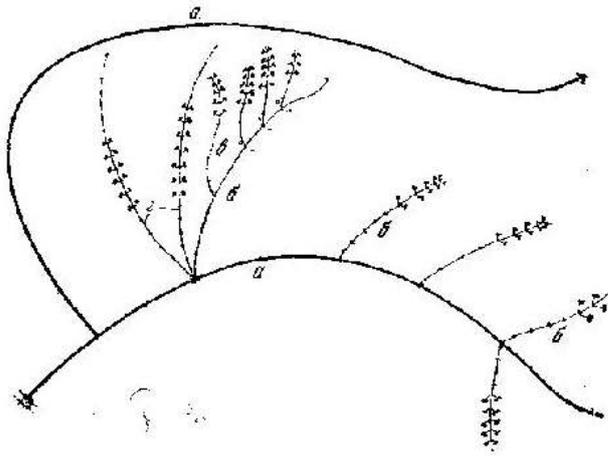


Рис. 28. *Жимолость японская*. СПФ.  
а — побег формирования; б — побег ветвления первого порядка; в — побег ветвления второго порядка; г — побег дополнения

Таким образом, все надземные части, скелетные оси куста не более чем двухлетни. Многолетнюю основу составляют базальные укоренившиеся части побегов формирования, образующие так называемый ксилоподий, симподиально нарастающий. Изредка побеги формирования образуются из спящих почек и на многолетней части ксилоподия. По такому типу развивается и большинство других, в основном субтропических, ежевик (Соколова, 1974а).

**Жимолость японская — *Lonicera japonica* Thunb.** Окр. Батуми. 1972. Лиана на изгородах вдоль дорог и соседних деревьях. Главные скелетные оси живут 10-15 лет. Турионы до 2 м, возникают главным образом в кроне, с 16-22 парами листьев, по мере роста оплетают опору, а в отсутствие ее стелются. Второй прирост 60-70 см, с 9-12 парами листьев отрастает после непродолжительного (2-3 месяца) периода покоя, одновременно с побегими ветвления. Последние образуются в верхних 5-10 узлах предыдущего прироста побега формирования, 40-60 см, с 8-12 парами листьев и двуцветниками в средней части, одновременно из 2 или даже 3 почек одной серии. Побеги ветвления второго порядка развиваются силлептически или пролептически, 40-60 см, с 8-12 парами листьев, как генеративные, так и вегетативные. Двухцветники, как и на конечных приростах материнских побегов, концентрируются в их верхних узлах (рис. 28). На побегах формирования в это время появляются побеги дополнения, до 90 см. Побеги ветвления третьего порядка редки, всегда вегетативные, 4-7 см. В средней части скелетной оси образуются дочерние побеги формирования из почек, покоившихся всего немногим более полугода. Начало их роста не зависит от сезона года. Если рост побегов ветвления второго-третьего порядков приходится на зимние месяцы, то они становятся укороченными, со скученными у верхушки листьями. Лишенные опоры побеги формирования стелются по земле, укореняются и производят вегетативные побеги ветвления первого, редко второго порядков, не более 10 см, и более активно — дочерние побеги формирования, густо переплетающиеся между собой.



**Жимолость этруская — *Lonicera etrusca* Santi.** 1. Крым, Массандра. Вдоль дорог. 1971. Прямостоячий кустарник, 1,2-1,5 м, с 5-8 главными скелетными осями, имеет 5-7 ярусов. Побеги формирования ортотропные, простые или реже с 2 приростами, до 2 м. Первые побеги ветвления до 0,5 м, последующие — не более 10 см. В СПФ 6-8 порядков побегов ветвления с терминальным головчатым соцветием и верхней частью, отмирающей на значительную величину. 2. Крым, Массандра. В дубовых лесах среди зарослей кустарников. 1971. Лиана. Побеги формирования простые, до 3 м, оплетают стволы и стелются по близлежащим кустарникам и на почве. Побеги ветвления образуются акротонно, в СПФ их 2-4 порядка. Полегающие на почву ветви укореняются и дальнейшее разрастание лианы идет за счет СПВ, на которой активно образуются новые турионы. Таким образом, в затенении жимолость этруская превращается в лиану (Мазуренко, 1973а), длительность основного цикла сокращается, ослабевает плодоношение, все побеги становятся простыми (рис. 29).

**Актинидия** — *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim. Окр. Владивостока. Широколиственный лес. 1975. Лиана. Скелетные оси, как и у лиановых жимолостных, сложные, построенные из нескольких порядков побегов формирования. Последние до 2 м, обвивают опору. Вершины их завиваются усиком и отмирают. Побеги ветвления развиваются акротно. Первые побеги ветвления (40–50 см) в пазухах листьев несут короткие немногочетковые соцветия. Последующие побеги ветвления сильно мельчают. Многие не ветвятся и биологически выполняют роль плодущек. Основной цикл проходит за 3–5 лет. Новые побеги формирования отрастают от средних частей старых. Подобную же организацию систем побегов имеет лимонник *Schisandra chinensis*, а также стаунтония *Stauntonia hexaphylla* (Батумский ботанический сад). Эта последняя интересна тем, что пазушные соцветия у нее ветвистые и функционируют 2–3 года; последующие отрастают из чешуевидных листьев в основании предыдущих.

**Калина скученная** — *Viburnum congestum* Rehd. Батумский ботанический сад. В посадках. 1970. Кустарник, с 5–10 длинными мн стелющимися скелетными осями. Побег формирования 150–170 см, с 20–25 парами листьев, начинает стелиться с самого начала. Нарастает 2–3 года, завершаясь обычно соцветием. По мере его роста силлептически акро- и мезотонно появляются моно- и дициклические побеги ветвления. В ноябре на побегах ветвления в 1–2 нижних узлах образуются укороченные побеги второго порядка, 0,5 см, с одной парой листьев, вегетативные. В следующую вегетацию они дают 2–3 прироста, завершаясь соцветием. В основании побегов ветвления первого порядка активно образуются моно- и дициклические побеги дополнения. Побеги ветвления третьего порядка очень редки, 3–5 см, с 2–3 парами листьев, вегетативные, образуются осенью второго года. Таким образом, основной цикл длится всего 2 года, но за это время в СПФ развивается 4 порядка побегов.



*Phyllodoce coerulea*

**Филлодоце** — *Phyllodoce coerulea* (L.) Vab. Чукотский нац. округ, пос. Залив Креста. Кустарничковая тундра. 1972. Простратный вечнозеленый кустарничек, со стелющимися многолетними и приподнимающимися молодыми ветками. Величина приподнимающейся части зависит от условий: в теплых защищенных местах до 10 см (в окр. Магадана — до 25 см), в незащищенных — 2–3 см. Также варьируют величина годичных приростов и степень укоренения. Связь со стержневым корнем обычно не теряется, ветви тянутся от него на 30–50 см, но при возрастании степени влажности мощность придаточной корневой системы усиливается, что иногда приводит к образованию клона. Длительность монопоидального нарастания ветвей от 2 до 10 лет. В процессе его ветвление происходит редко, ветви слабые. Рост побега обычно заканчивается заложением терминального соцветия. Ось его остается вегетативной, но пазушные цветки (в количестве 2–6) располагаются очень близко к верхушке, которая отмирает после плодоношения. Во время отцветания начинают отрастать 2–5 замещающих побегов. Большинство из них более или менее скоро отмирает, 1–2 продолжают нарастание системы и проходят полный цикл до цветения, плодоношения и укоренения. Возникающие на старых ветках побеги из спящих почек не вносят существенного изменения в ход морфогенеза кустарничка, так как приросты их обычного размера — от 5 до 2,5 см.

**Падуб морщинистый** — *Plex rugosa* Fr. Schmidt. О-в Сахалин, г. Корсаков. Елово-пихтовый лес. 1974. Вечнозеленый лесной стланец, с ветвями около 1 м. Побеги открытые, до 15 см, приподнимающиеся на концах, дают не более 2 приростов. Цветки на длинных цветоножках, ближе к концам приростов. Ветвление акросимподиальное. Образуется от 1 до 3 замещающих побегов, один из которых впоследствии лидирует. Укореняются пяти-шестилетние приросты. Близ мест укоренения возможно развитие побегов из спящих почек. Обычно они слабые и производят весьма короткие системы. Однако в некоторых случаях из спящих почек развиваются настоящие побеги формирования, до 40 см, перерастающие вершину ветви, что, очевидно, ведет к смене одной СПФ другой. В СПФ развивается 5–7 порядков побегов ветвления. Простратную форму образует и падуб колхидский *Ilex colchica* (буково-грабовые леса в окр. Тбилиси, 1969). Ветви его имеют восходящее направление роста и лежат только в основании. Рост побегов более длителен, побеги более крупные, до 0,5 м.



*Loiseleuria procumbens*

**Лоизелеуря** — *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. и некоторые другие вересковые. Чукотский нац. округ, пос. Залив Креста. Кустарничковая тундра. 1972. Стержнекорневой стелющийся кустарничек с распадающимися ветвями, до 70 см. Укоренение слабое, только на влажном мхе. Конечные приросты нарастающей ветви 1,5-2 см, побеги ди- и полициклические, заканчиваются зонтиковидным соцветием. Замещающие побеги от 1 до 3 пар, развиваются как на конечном приросте, так и на предыдущих. Часто на многолетних частях ветвей отрастают побеги допозволения и формирования, до 3 см, с 3-4 парами листьев. Большинство из них затем быстро, через 2-3 года отмирают, лишь наиболее сильные продолжают рост и ветвление. Таким образом, главный элемент морфогенеза здесь — развитие «элементарного» побега.

По такому же типу нарастает и ветвится толокнянка *Arctostaphylos uva-ursi* L. с той только разницей, что концы побегов у нее приподнимаются, приросты (в сухих сосняках в окр. Якутска, 1974) 6-8 см, отчего шпалеры этого лесного станичка более рыхлые и захватывают гораздо большую площадь. Придаточные корни образуются очень нерегулярно, и связь со стержневой корневой системой, по-видимому, не прерывается.

Таков же, как и у толокнянки, характер нарастания шпалеры и у красноплодного арктоуса *Arctous eritrocarpa* Small (северо-восточная Якутия и верховья р. Колымы, 1968-1975). Однако придаточные корни образуются более активно, хотя и на довольно старых, десяти-двадцатилетних участках ветвей.

**Альпийская толокнянка** *Arctous alpina* (L.) Niedenzu (Магаданская обл.) характеризуется небольшими приростами, 1,5-2,5 см, теряющимися среди крупных многочисленных перезимовавших листьев верхушечной розетки. Придаточные корни образуются более активно, на пятидесятилетних ветвях. На них же возникают из спящих почек длинные столоновидные полуподземные побеги до 15 см, нарастающие 2-3 года, активно укореняющиеся и дающие начало новым парциальным «кустам». У диантисии *Diapensia obovata* Nakai ту же роль выполняют наземные плетевидные побеги с длинными междоузлиями и редко расставленными листьями. Таким образом, у этих двух видов циклы развития побегов становятся составными частями циклов развития «парциальных кустов» гомологических СПФ, поскольку столоновидные побеги развиваются из спящих почек и несут ростовые функции.

**Дафна серебристая** — *Daphne sericea* Vahl. Абхазская АССР, окр. оз. Рица. Светлый сосняк. 1969. Стержнекорневой вечнозеленый сильно ветвистый кустарничек, до 0,5 м. Побеги ди- и полициклические, до 5 см, с головчатым конечным соцветием, приросты с верхушечной розеткой листьев. Побеги замещения в числе 1-5 отрастают после цветения. Один из них впоследствии может лидировать. Побеги, простирающиеся по почве, дают более длинные приросты. Побеги из спящих почек развиваются редко, они короткие и недолговечные. Всего в кусте не менее 20 порядков побегов ветвления.

**Дафна сборная** — *D. glomerata* Lam. (Грузинская ССР, Кресто вый перевал, 1969) имеет такой же характер побегов и ветвления. Но рост их плагнотропный, они простратные, с приподнимающимися верхушками, активно укореняются, в результате часто образуют вполне автономные СПФ, с отдельными побегами 5-6 см. Сходную организацию побеговых систем имеет и лесной станик из семейства рутовых *Skimmia repens* Nakai (Курильские о-ва, о-в Итуруп, дубняки с бамбуком, 1974). Приросты у него не-сколько больше, побеги до 10 см, с более приподнятыми верхушками и короткими, но кистевидными соцветиями.

**Фумана** — *Fumana vulgaris* Spach. Окр. Тбилиси. Каменные склоны с фриганоидной растительностью. 1971. Стержнекорневой кустарничек, до 25 см высотой, до 50 см в диаметре, с многочисленными полупростратными ветвями и узкими листьями. Побеги полициклические, возникают пролептически в виде небольших розеток, трогающихся в рост ранней весной. При полициклическом росте к осени на верхушке побега опять формируется розетка, при дициклическом — он

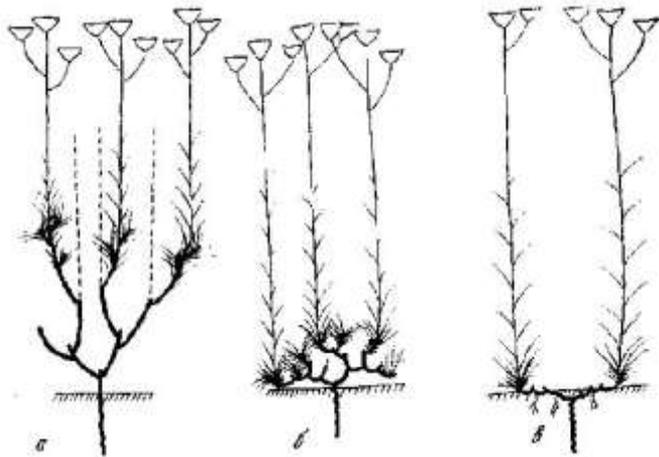


Рис. 30. Володушка блестящая. Различные формы роста а — кустарниковая; б — подушковидная; в — травянистая

заканчивается сравнительно крупным терминальным цветком. Побеги продолжения отрастают из пазух ближайших к нему листьев в числе 1-3. Кроме них, по длине двухлетнего прироста сидят несколько розеток, которые могут существовать в качестве укороченных побегов ряд лет, затем отмирая или реже переходя к обычному росту. В процессе роста главные боковые побеги образуются редко, они большей частью недолговечные. Длина приростов у средневозрастных кустов до 4-5 см. У старых кустов приросты сокращаются, усиливается тенденция к длительному росту побегов одновременно с отмиранием более слабых и развитием новых побегов из спящих почек или укороченных розеток. Побеги допозволения (или формирования), отходящие ближе к основанию стержневого корня, достигают за 3-5 периодов роста 20 см и более и могут образовать свои системы, приходящие на смену отмирающим ветвям. Придаточных корней обнаружить не удалось.

**Володушка блестящая** — *Vupleurum exaltatum* M. B. Окр. Тбилиси. Каменные склоны с фриганоидной растительностью. 1971. Стержнекорневой полукустарничек, с многолетней деревянистой частью до 20 см высотой. Побеги ди- и полициклические. Первый их прирост розеточный. Розетка образована узкими и длинными, до 10 см, листьями. Конечный прирост, до 50 см, заканчивается ветвистым соцветием с терминальными зонтиками на концах его разветвлений. В пазухах же чешуй и листьев в нижней части побега, на высоте до 10 см, в числе 1-3 развиваются дочерние розетки, прорывающиеся тот же цикл развития. Всего в кроне разветвленных кустов насчитывается до 5 порядков побегов. Новые турбионы такого же полурозеточного строения отрастают от шейки стержневого корня или от основания многолетних ветвей. Часто, однако, нижняя часть побегов, на которой формируются дочерние розетки, весьма невелика, составляя около 1 см. В таком случае образуются подушковидные формы роста, а при усилении вягивающей деятельности стержневого корня — розеточные многолетники (рис. 30).

**Иберийка** — *Iberis taurica* DC. и некоторые другие полукустарничковые крестоцветные. Крым, Байдарские ворота. Скалы и щебнистые осыпи. 1971. Стержнекорневой «полукустарничек», до 10 см, с распадающимися вниз по склону ветвями до 28 см. Стержневой корень до 2 см в диаметре. Он и нижние части идущих от него ветвей в старых растений погружены в почву, очевидно, в связи с его вягивающей деятельностью. Побеги, образующие нарастающие части ветвей, дициклические. Первый прирост до 5 см, с узкими мелкими листьями, скученными у вершины. Второй прирост, появляющийся весной, генеративный, до 15 см, почти безлиственный и представляет собой одинокое кистевидное соцветие, отмирающее после плодоношения. Побеги продолжения развиваются из пазух розеточных листьев в числе 1-5. Из них впоследствии выживают и становятся скелетными осями не более 2. На старых десятилетних и более старых ветвях образуются побеги допозволения, несколько листьев в числе 1-5. Чем обычные, однако общий характер ветвления и нарастания «кроны» от этого не изменяется. По-прежнему основной единицей морфогенеза, слагающей «скелет» куста, остается вегетативный прирост дициклического побега. На более молодых приростах побеги допозволения появляются только вследствие их обламывания. То же самое имеет место у ярутки *Thlaspi tauranthrum*. Розетки у нее выражены более ярко, так как листья с широкими пластинками; цветоносы до 30 см; деревянистая часть, собственно «куст», до 15 см, более рыхлый, чем у иберийки, так как замещающий побег большей частью один. Главные ветви восходящие, по-видимому, способны к укоренению. Чем ближе к периферии куста, тем многолетние части побегов становятся меньше, в основании они до 5 см, краевые — 1 см. Чем мельче и скученнее приросты, тем более подушковидный облик приобретает растение. Побеги из спящих почек могут отходить от самой вершины корня. Они тонкие, до 10 см, три- и полициклические. Свои скелетные системы создают редко. В этом можно видеть элемент обновления кроны. У многолетних бурчанок побеги дициклические. Первый прирост лежачий, со скученными на конце листьями, второй — восходящий, генеративный, с конечным соцветием. Побеги второго - третьего порядков, отходящие от средних частей первого прироста, обычно вегетативные. Новые цветоносные побеги отходят главным образом от вершины стержневого корня или от самых оснований ветвей предыдущих порядков.

**Шлемник восточный** — *Scutellaria orientalis* L. Окр. Тбилиси. Каменные и щебнистые склоны с фриганоидной растительностью. 1971. Полупротрадный стержне-кистекорневой кустарничек, с немногочисленными многолетними и более многочисленными молодыми восходящими цветоносными побегами, до 20 см высотой и более 0,5 м в диаметре. Побеги в основном дициклические, реже три- и поли-, еще реже — моноциклические. Первые приросты вегетативные, до 10 см, в основном протрадные. Последний — генеративный — ортодронный или восходящий, с крупным кочановидным соцветием на верхушке, не более 10 см. Новые побеги начинают развиваться в основном от верхней части прошлогоднего прироста, но иногда и от однолетнего в числе 1-2 пар во время или после цветения главного побега. Всего удалось обнаружить до 7 порядков побегов. Наибольшие многолетние приросты, до 10 см, дают побеги первого — третьего порядков, затем они резко сокращаются. Обновление куста происходит за счет довольно активного развития побегов из спящих почек на гипокотиле и в самом основании многолетних ветвей. Эти побеги ростовые (формирования), несколько этиолованные, до 25 см, три-, полициклические, активно укореняются в основании и средней части, откуда отрастают новые полуползучие побеги формирования, что ведет к образованию клона.

**Жимолость Семенова** — *Lonicera Semenovii* Rgl. Таджикистан, Дарваз. На склонах в альпийском поясе. 1970. Стелющийся приземистый кустарничек. Турноны образуются на плагиотропных, укорененных и частично погребенных почвой скелетных осях, плагиотропные, полициклические, но заканчивающие свой цикл за одну вегетацию. Первый и второй приросты около 15-17 см, с 6-8 узлами, третий и четвертый (когда они есть) — 2-5 см, с 2-3 парами листьев. Приподнимаются только в начале роста, затем полегают и могут укореняться. На второй год последний прирост побега формирования отмирает. Мезосимподиально образуются побеги ветвления первого порядка, дающие за одну вегетацию 2-3 прироста, всего до 25 см. Лишь на третий год развиваются генеративные побеги ветвления с двуветвником в одной пазухе нижнего листа, ди- и трициклические, до 20 см, с 6-8 узлами. Побеги ветвления следующего порядка ди- и моноциклические, до 15 см, с 5-7 узлами, как генеративные, так и вегетативные.

**Клюква обыкновенная** — *Oxycoccus quadripetalus* Gilib. 1. о-в Итурул. Сфагновое болото близ берега моря. 1974. Стелющийся кустарничек, с длинными плетевидными побегами формирования, забирающимися по ветвям соседних кустарников на высоту до 0,5 м. Плетви могут достигать длины около 1 м, состоя не менее чем из 3-4 приростов, первые из них по 15-30 см, последние — 3-5 см. Старые части приростов обрастают придаточными корнями и терзаются глубоко в сфагнуме. Чаще всего, однако, плетевидные побеги формирования состоят из 2-3 приростов общей длиной до 50 см, беря начало из пазухных спящих почек близ верхушки материнского побега формирования. Ортодронные побеги ветвления развиваются на двухлетнем (прошлогоднем) приросте, формируя к осени цветочную почку. Цветение, как и у других вересковых, не сопровождается ростом побега. Уже в первый год в основании побегов ветвления могут образоваться придаточные корни, и они таким образом приобретают автономность. Плодоношение обычно сопровождается отмиранием верхушки побега. Изредка соцветие оказывается с вегетативной отмирающей верхушкой или кистевидным, так что ось его дает следующий прирост до 6-7 см. Побеги ветвления второго порядка большей частью стерильные, простые, иногда цветоносные, иногда полегают и дают начало новой плети — побегу формирования. Всего в СПФ удается проследить до 4 порядков побегов ветвления. В первый год они всегда ортодронны, на второй — полегают. Придаточные корни могут отрастать в основании побегов ветвления последнего порядка, наиболее молодых, к концу вегетационного периода. Таким образом, побеги ветвления образуют свои системы — СПВ и могут существовать без побега формирования, который отмирает с базального конца.

2. Ленинградская обл., ст. Лемболово. Май 1975. Сфагновое болото. Растение сходно с предыдущим, но побеги формирования обычно простые, второй прирост дают редко, израстание соцветия и образование побегов формирования из побегов ветвления наблюдать не удалось. Периоды развития цикла: 1) первый, реже второй год — рост побега формирования; 2) второй - третий год — рост побегов ветвления первых двух порядков; 3) четвертый - пятый год — рост и отмирание побегов ветвления третьего - четвертого порядка; отмирание прироста побега формирования, на котором развивался СПВ. Новые СПВ развиваются здесь не от основания или средних частей старых, а от их верхушек или как приросты укорененных побегов ветвления.

**Тимьян японский** — *Thymus japonicus* (Hara) Kitag. Приморье, Хасанский р-н, мыс Гамова. Щебнистые склоны в дубово-миксентусовой саванне. 1975. Стержнекорневой вечнозеленый кустарничек, со стелющимися по земле ветвями, до 50 см. Побеги формирования, идущие от основания куста, нескольких типов: 1) сравнительно короткие, ортодронные, нарастающие 2-3 года, с приростами 2-3 см, а затем — 3-1 см, производящие короткие вегетативные боковые побеги и затем отмирающие; 2) плагиотропные, простые или реже из 2 приростов до 20 см, побеги ветвления развиваются пролигически, в первый год розеточные, на второй дают длинный, 4-6 см, цветоносный или вегетативный прирост; 3) длинные, плагиотропные, дуговидные, до 50 см, с укореняющейся верхушкой, дают от 1 до 3 приростов. Затем верхушка побега укореняется и производит последний, ортодронный прирост, заканчивающийся соцветием. Побеги ветвления развиваются так же, как у типа 2. Цветоносные побеги развиваются акротонно. Несколько почек в основании приростов остаются спящими. При укоренении побега формирования они могут дать дочерний турнон. Таким образом происходит вегетативное размножение, ведущее к образованию клона.

**Солнцегляд монетелистный** — *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. Тбилиси. Щебнистые склоны с фриганоидной растительностью. 1971. Невысокий стержнекорневой полукустарничек, до 0,5 м в диаметре. От верхушки стержневого корня отходят многочисленные ветви. Каждая развивается по дициклическому типу, т. е. дает сначала плагиотропный вегетативный прирост, 10-15 см, заканчивающийся розеткой, на следующий год — восходящий генеративный, до 20-25 см. Побеги продолжения пролигически развиваются из пазух листьев нижней части второго прироста в количестве 1-3 пар. Всего развивается до 3-4 порядков замещающих побегов, после чего вся ветвь отмирает. Новые побеги возобновления отрастают от шейки главного корня или от самого основания старых ветвей, очень редко — на расстоянии 3-4 см от центра куста. Основания старых ветвей изредка укореняются, однако существенного изменения в ход морфогенеза ветвей это не вносит.

Представители моноподиально-симподиальной группы очень различны по строению побеговых систем и циклам их развития. Однако таких простых, как в первой группе (наподобие махони, волчьего лыка, караганы), здесь все же нет. Как и в предыдущей группе, в ней можно выделить два до некоторой степени противоположных типа: с хорошо выраженными побегами формирования (турнонами) и соответственно СПФ и основными циклами и без таковых, построенных как бы из одних побегов ветвления, хотя подчас и разнородных. К первому принадлежит большинство «настоющих», геосильных кустарников (хотя в него же могут входить и некоторые деревья типа плодовых) и лианы с хорошо выраженным ярусным строением кроны, иногда с наличием корневых в подземной или приземной части, ко второму — в основном аэросильные кустарники, стержнекорневые кустарнички и стланники.

Представители первого типа при сокращении основных циклов очень сильно приближаются к травам, хотя и весьма высокорослым, как, например, ежевики; представители второго типа при сокращении циклов побегов только уменьшаются в размерах, «съеживаются», при тесном расположении побегов превращаясь в подушки, а при расхождении и протрадном — в стланники. Сходство с травами здесь, в первую очередь, определяется степенью развития придаточных корневых систем и втягивающей деятельностью стержневого корня.

#### Симподиальная группа



*Salix Schwerinii*

**Ива Шверина** — *Salix Schwerinii* E. Wolf. Окр. Магадана. Пойменные низины. 1975. Деревцеобразный кустарник, до 3 м, с 1-3, редко более стволами. На первых стадиях онтогенеза побеги крупные, до 30-40 см, отмирает лишь самый их кончик. Замещающие побеги, обычно в числе 1, располагаются у самой верхушки материнского, так что образуется довольно крупный ложный побег. Затем начинают лидировать два — несколько побегов, в результате чего происходит разделение и дальнейшее разветвление кроны. У деревца около 2 м высотой побеги 15—20 см, отмирает до четверти их длины. Сразу под отмершей частью располагаются 2-5 вегетативных почек и под ними ряд генеративных почек, распускающихся ранней весной в пушистые сережки. Вегетативные почки дают начало побегам продолжения, продлевающим тот же однолетний цикл. Из нескольких замещающих побегов лидируют 1-2, редко — 3, создающие «скелет» кроны. Другие рано или поздно отмирают. С течением времени ствол или отдельные его ветви наклоняются. На косяк стоящем стволе и ветвях, склоненных горизонтально, активно, в большом числе образуются турноны. Однако большинство из них недолговечно. Чем ниже по стволу они находятся, тем мощнее, тем долговечнее образуемые ими системы — СПФ, что в конце концов приводит к смене первичного ствола вторичным.

**Черный саксаул** — *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Pjij. Окр. г. Термеза. Песчаная пустыня. 1970. Сильноветвистое почти от основания деревце, 3-6 м, или аэросильный кустарник, с 2-5 ССО, построенными из 3-5 и более порядков СПФ. Последние с поникающими верхушками, активно образуются по всей длине стволиков; нижние из них, около 50 см и более, постепенно, выше в кроне переходят в побеги дополнения, 10-15 см.

На мощных побегах формирования развивается до 6-8 порядков простых побегов ветвления. Первые из них эфемероидные, последующие 3-8 эфемероидные и эфемерные, до 20 см, последние 6-8 только эфемерные свисающие, вегетативные и генеративные. Эфемерные побеги разных годов могут развиваться из одних и тех же узлов многолетнего материнского побега. За счет развития СПД основной цикл может длиться до 15 лет, после чего верхняя часть СПФ отмирает. Генеративные побеги ветвления неспециализированные, сходны с вегетативными и отличаются от них наличием цветков в нижних 2-4 узлах. Каждая ССО живет около 50 лет, так как основной цикл каждой последующей СПФ, возникающей выше по стволу, быстро сокращается и у самых верхних проходит за 5 лет. В конце жизни стволки сильно растрескиваются, на нем возникает масса эфемерных ростовых побегов, и он в конце концов отмирает. Жизнь куста продолжают стволки, отходящие от самого основания материнского. Всего куст живет примерно до 60-80 лет.

**Тамарикс** — *Tamarix rostratissima* Ledeb. Таджикская ССР, окр. г. Комсомолобада, долина р. Обихингоу. 1970. Немногоствольные деревья или деревцеобразные высокие кустарники, до 3 м, с четко выраженным ярусным строением кроны, весьма сходной с кроной саксаулов и жигунов, и крупными ветвями с дуговидно изогнутыми верхушками, заканчивающимися крупными ветвистыми ярко-лиловыми поникшими соцветиями. Основной цикл начинается с роста от разных мест кроны мощного, в несколько десятков сантиметров длиной побега формирования (чем ниже он расположен, тем он длиннее), густо покрытого мелкими чешуйчатыми листьями, в пазухах которых силептически развиваются эфемерные, также густо покрытые чешуйчатыми листьями веточки, обычно по 1, но часто по 2 и по 3.



Рис. 31. Тамариск ветвящийся. Верхняя часть кроны

Заканчивается турнион пышным соцветием, веточки которого представляют собой также эфемерные побеги ветвления, в пазах чешуй которых, однако, сидят цветки. На следующий год из тех же узлов, в которых находились ассимиляционные веточки (побеги образования и обогащения), развивается вторая генерация побегов ветвления, обычно пучком по 3-5, с симпатическими эфемерными ассимиляционными веточками. Большинство из них, в свою очередь, эфемерны, однако один из них — центральный — может быть долговечным. Таких побегов на турнионе развивается от 3 до 5-6, обычно в его верхней, оставшейся живой части. Ведут они себя как материнский побег, заканчиваясь терминальным соцветием и достигая большой величины — в 20-40 см (рис. 31). На следующий год картина повторяется: на побегах ветвления первого порядка таким же образом отрастают побеги второго порядка. В то же время и на турнионе могут продолжаться появляться как эфемерные, так и долговечные побеги (дополнения), подобные побегам ветвления первого - второго порядков. Однако с течением времени и с увеличением порядка размеры долговечных частей побегов уменьшаются, уменьшаются в размерах и сами побеги. Новый цикл начинается новым турнион, развившийся ниже ветвящейся и обычно понижающейся верхушки материнской СПФ. У стареющих растений недолговечные побеги формирования появляются по всему стволу, который благодаря этому становится весьма корявым и сильно ветвистым. Всего основной цикл длится от 3 до 5-6, ССО живут, видимо, несколько десятков лет.

**Барбарис амурский** — *Berberis amurensis* Rupr. Приморский край, Хасанский р-н, мыс Гамова. Приморские склоны, заросшие разными кустарниками. 1975. Высокий, до 2,5 м, сильно ветвистый, колочий, немногостовный кустарник с многочисленными побегами формирования, отрастающими от ствола на разной высоте и от уровня почвы. У хорошо развитых, крупных кустарников турнионы мощные, до 1,5 м, с трехраздельными, превращенными в колочки листьями и симпатически развивающимися укороченными побегами в их пазах. В верхней части турниона пролептически могут возникнуть и удлиненные побеги. На второй год рост турниона обычно продолжает побег замещения до 20 см длиной, в верхней же его части из коллатеральных почек рядом с укороченными побегами отрастают удлиненные, до 40 см (пролептически возникшие в прошлом году удлиненные побеги ветвления дают замещающий побег несколько меньшей длины). Они, в свою очередь, пролептически могут дать удлиненные ветви следующего порядка. Все удлиненные побеги покрыты симпатическими укороченными побегами, состоящими из розетки колочий по краям листьев, и заканчивающихся поникающим соцветием — кистью. Такие «плодушки» обычно ветвятся за счет образования пазушных почек в своем основании и могут жить несколько (до 5-6) лет. Иногда и они переходят к обычному или даже усиленному росту. Всего в СПФ развивается 5-7 порядков удлиненных побегов ветвления. В конце основного цикла из плодушек часто образуются побеги дополнения, верхушка СПФ приобретает несколько наклонное положение, на смену ей приходит новая СПФ, отрастающая обычно от средней части материнского турниона.

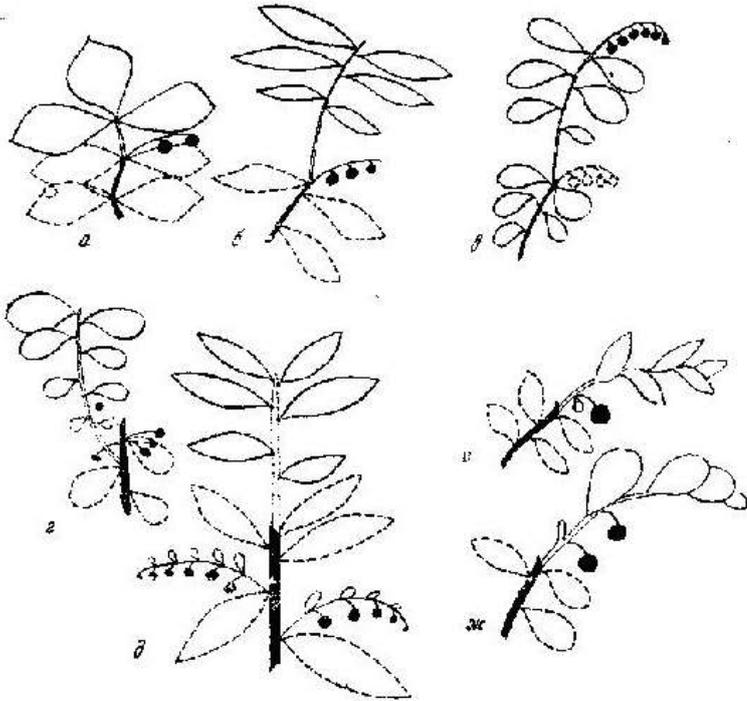


Рис. 32. Побеги ветвления и соцветия некоторых *Vaccinium*

a — *Vaccinium praestans* Lamb.; б — *V. hirtum* Thunb.; в — *V. vitis-idaea* L.; г — *V. uliginosum* L.; д — *V. arctostaphylos* L.; е — *V. myrtillus* L.; ж — *V. ovalifolium* Smith; а, б — дициклические побеги с терминальными цветками и соцветиями; в — моноциклические побеги с терминальными цветками и соцветиями; г, д — дициклические побеги с пазушными цветками и соцветиями; е, ж — моноциклические побеги с пазушными и соцветиями

**Кавказская черника** — *Vaccinium arctostaphylos* L.

. Батумский ботанический сад. Тенетские склоны. 1971-1975. Раскидистый кустарник, до 2-2,5 м, из 3-5 ССО и 4-6 ярусов СПФ. Все побеги простые, но обычно образуют ложные. Побеги формирования состоят из 5-6 элементарных побегов, первые из них 40-60 см, последние — 10-15 см. Первые побеги ветвления (ложные) крупные, образуются акротонно, 15-25 см, последующие соответствуют по величине тому элементарному побегу, на котором они образовались, также дают побеги продолжения постепенно убывающих размеров. По мере роста СПФ постепенно принимает наклонное положение. Побеги ветвления могут нарастать до 7 лет, почти не образуя боковых (рис. 32). В СПФ до 6-8 порядков ложных побегов, основной цикл длится 5-7 лет, за год может образоваться 2 «прироста» (2 порядка элементарных побегов). Каждый прирост может быть дициклическим. Вначале он чисто вегетативный, но к осени имеет в пазах листьев уже сформированные цветоносы — эфемерные специализированные кистевидные побеги с довольно крупными прицветниками. Цветение может быть осенним, до начала периода роста побегов, но обычно совпадает с ним. Если предшествующее цветение было поздним, а последующее цветение ранним, возможно нахождение на одном и том же растении зрелых плодов и распускающихся цветков. Новые побеги формирования развиваются в небольшом числе как в основании старых побегов, так и в их средней части. В последнем случае цикл их развития менее длителен. ССО живут до 20-23 лет, весь же куст, по видимому, может существовать не менее 100 лет.

**Сирень обыкновенная** — *Syringa vulgaris* L. Подмосковье. Культурные посадки. 1972. Кустарник, до 2,5 м, с 1-5 главными стволами и множеством мелких. Кроны крупных стволов построены из 4-5 ярусов СПФ. Побеги формирования как в основании куста (отходят от коротких ксиллоподиев), так и в кроне. Побег формирования до 1,2 м. На второй год в одном верхнем узле образуется пара генеративных побегов ветвления 20-30 см и в 2-3 нижних узлах - вегетативные, 40-60 см. На третий год верхняя часть СПФ вместе с генеративными побегами ветвления отмирает, на вегетативных отрастает второй порядок побегов: в верхних 2-3 узлах генеративные, под ними вегетативные, причем первая пара из них наибольшая, 60-80 см, а нижние более слабые и, как правило, вскоре отмирают. На этом заканчивается период «фроста» и начинается «стабилизация». Побеги третьих - пятых порядков подобны материнским, но несколько меньше — 30-40 см, с 3-4 узлами. С увеличением порядка величина побегов продолжает убывать. К седьмому году основного цикла наступает период «отмирания»: побеги сильно мельчают, количество соцветий уменьшается, проявляется тенденция к моноподиальному нарастанию побегов. Все больше возникает побегов дополнения, 10-15 см, симподиально ветвящихся 2-3 года и затем отмирающих. Длительность основного цикла не превышает 10 лет. Длительность жизни ССО может быть значительной, 20-25, до 50 лет.

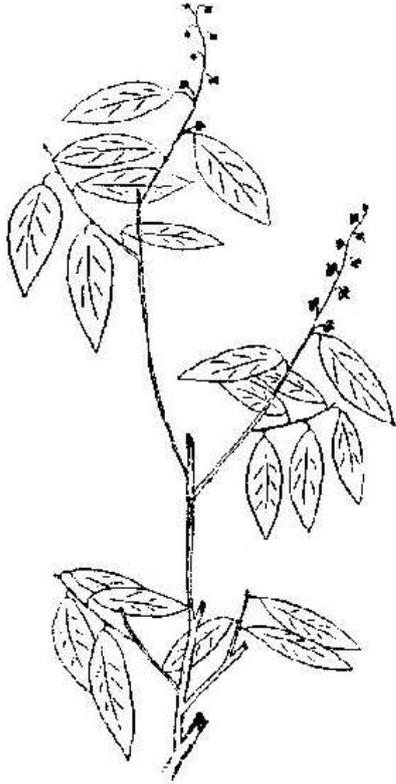


Рис. 33. Эуботриоидес. Верхняя часть СПФ

**Эуботриоидес** — *Eubotryoides grayana* (Maxim.) Nara. Курильские о-ва, о-в Итуруп. 1974. Широколиственный лес. Кустарник, 1,5–1,8 м, с 2–6 ССО, с четко выраженным ярусным строением кроны. Побег формирования, идущий от основания куста, 30–50 см, обычно вегетативный, но иногда заканчивается длинным, 10–15 см, кистевидным соцветием. На второй год под отмершей верхушкой побега формирования отрастают 2 дочерних: верхний — генеративный, 20–30 см, и нижний — вегетативный, 5–10 см, отмирающий после вегетации до основания. На третий год снова под отмершим соцветием развиваются 2 очередных побега ветвления: эфемероидный генеративный и эфемерный вегетативный. Таким путем нарастают 5–6 порядков многолетних частей побегов, мельчающих до 10–15 см. Величина их, впрочем, зависит от условий: на более освещенных местах она несколько больше (рис. 33). Иногда оба замещающих побега оказываются генеративными, и тогда происходит разветвление кроны. Побеги шестого — восьмого порядков мельчают уже до 5–2 см. Замещающие побеги ветвления часто становятся дициклическими. По мере нарастания верхушка СПФ наклоняется. В средней ее части, на пяти-шестилетних приростах появляются побеги дополнения до 5 см, развивающие свои системы из 3–5 порядков. Всего в СПФ развивается до 10 порядков побегов ветвления, последние из них мелкие и ослабленные, быстро отмирающие. Затем отмирает и вся система ветвей СПФ до места отхождения побега формирования следующего порядка. ССО состоит из 4–6 порядков СПФ и живет 15–20 лет.

**Жузун голова медузы** — *Calligonum caput medusae* Schrenk. Окр. г. Термеза. Песчаная пустыня. 1970. Раскидистый кустарник, с дуговидно изогнутыми и частично полегающими ветвями. Побеги формирования многочисленны, развивающиеся в основном в нижней части куста до 1 м, выше — до 0,5 м, сидлентически образуют побеги ветвления первого, а иногда и второго порядков длиной 30–50 см. Последующие порядки побегов эфемерные и эфемероидные. Первые — вегетативные (15–20 см) и генеративные (10–15 см) с пазушными цветками — отрастают ежегодно из одних и тех же узлов эфемероидных, образуя за счет ветвления пазушных почек пучки (Нечаева и др., 1973). Всего в СПФ образуется до 8 порядков побегов, основной цикл длится до 10 лет. К концу цикла СПФ дуговидно наклоняется, а если побег формирования отходит от основания куста, то полегает в основании. Новые побеги формирования образуются на дуговидной или полегшей части материнского побега предыдущего порядка. В первом случае образуются ортотропные ССО, составленные 3–4 порядками СПФ, во втором — плагиотропные. Длительность жизни ортотропных стволков около 20 лет.

**Курчавка кавказская** — *Atraphaxis saucasica* (Hoffm.) Pavl. Окр. Тбилиси. Каменные склоны с фриганоидной растительностью. 1971. Распластанный стержнекорневой кустарник, с приподнимающимися ветвями, до 1 м в диаметре и до 50 см высотой, с массой отмерших веток и веточек и ярко-зелеными живыми побегами с белыми кистевидными соцветиями на верхушке. Побеги из спящих почек развиваются в кроне, но особенно обильно в приземной, прикорневой части. Турнионы до 20 см, ортотропные или восходящие, заканчиваются вегетативной или редким, немногочетковым соцветием; завершают рост намного позже, чем многочисленные генеративные веточки (в среднем 3–5 см, с 4–7 листьями в основании и метельчатой кистью). На следующий год развиваются побеги ветвления первого порядка, с более развитым соцветием, довольно длинные, ортотропные — до 10 см, а плагиотропные (на восходящих турнионах) — до 15 см. Побеги ветвления третьего порядка до 6–7 см, следующих порядков — всегда ортотропные. Наиболее сильные ветви первого порядка отходят от турниона в его средней части и впоследствии развиваются вполне автономно от других, заканчивая свой цикл на 1–2 года позже более слабых верхушечных, развивая, соответственно, не 2–3, а 3–5 порядков побегов ветвления. Основной цикл, таким образом, длится до 6 лет. Новые турнионы возникают в основании старых ветвей на расстоянии до 10 см от стержневого корня, вначале по одному, а затем и целыми пучками. Побеги из спящих почек (дополнения) могут возникать и на более молодых ветвях, однако существенного изменения в цикл развития ветви они не вносят. У самого основания многолетних ветвей возможно развитие придаточных корней, стимулирующих отрастание новых турнионов. Иногда на стелющейся, прижатой к субстрату ветви турнионы не развиваются, и она представляет собой СПВ, нарастающую благодаря тому, что один из побегов ветвления (обычно средний) постоянно оказывается долговечнее других, выполняя замещающую функцию, все прочие побеги рано или поздно отмирают, а система этого побега продолжает нарастать далее. Иногда таких побегов бывает 2, и тогда происходит разделение ветви. Всего она может нарастать до 20 лет, достигая 30 см.



*Vaccinium uliginosum*

**Голубика** — *Vaccinium uliginosum* L. 1. Окр. Магадана. Ерик в пойме реки. Стержнекорневой кустарничек, до 50–60 см, с несколькими (5–10) стволками. Побег формирования, идущий от основания куста, достигает 20–25 см, первые побеги ветвления — 10–15 см, последующие постепенно уменьшаются в размерах до 0,5 см, простые, в верхних 2–3 их почках закладываются короткие кистевидные соцветия из 1–3 цветков, в 2–3 последующих почках — побеги следующего порядка, один из которых (обычно верхний) может значительно превышать другие (лидровать). С восьмого-девятого порядка ветвления, однако, развивается лишь один замещающий побег. С десятого года основного цикла начинают в небольшом числе развиваться побеги дополнения со своими системами. Всего основной цикл длится около 25 лет. СПФ со временем несколько полегает у основания, и новые СПФ могут развиваться от него.

2. Окр. Магадана. Щербнистое плато. Стержнекорневой кустарничек с многочисленными (20–30) распластанными ветвями. Каждая ветвь (стволк) развивается по типу прямостоячей формы, но развитие побегов дополнения более активно. Их системы могут перерастать верхушки материнских СПФ, которые со временем отмирают до места их отхождения. Но СПД второго порядка не столь мощные, как первого, и редко перерастают их верхушки. Побеги формирования появляются более активно как от верхушки стержневого корня, так и от нижних частей ветвей. Кроме того, отдельные ветви в основании могут укореняться. Возраст укореняющихся приростов около 20–25 лет.

3. Южная часть Магаданской области. Горные кустарничковые тундры. Здесь голубика представляет собой систему стелющихся укореняющихся ветвей.



Рис. 34. Голубика. Основной цикл (Жуйкова, 1969)

**Крушина Палласа** — *Rhamnus Pallasii* Fisch et Mey. Окр. Тбилиси. Каменные склоны с фриганной растительностью. 1971. Корявый низкорослый кустарник, до 1 м, с колочими ветвями и узколинейными, сидящими пучками листьями. Крона построена из побегов до 10 см, заканчивающихся колочкой. В пазах их листьев силептически развиваются укороченные цветоносные «плодушки». На следующий год большинство из них дает следующий укороченный прирост, но некоторые, 1—3, сидящие у верхушки материнского побега, вытягиваются в подобный ему удлиненный побег, проходящий тот же цикл развития. Эти побеги продолжения отходят от материнского под разными углами, близкими к прямому, и в разных плоскостях, чем и определяется чрезвычайно корявый облик кроны кустарника. Плодушки живут до 5 лет, поэтому цикл развития удлиненного простого побега равен максимально 5 годам. Цикл развития всей системы ветвей весьма длителен.

**Спирея средняя** — *Spiraea media* F. Schmidt и некоторые другие виды спирей. Магаданская обл., Среднеканский р-н, пос. Сейман. Опушка пойменного тополевого. 1975. Раскидистый кустарник, до 1 м, крона стволков из 2-3 ярусов СПФ. Подземная часть представляет собой ксилоподий — симподиальную систему деревянистых оснований стволков. Турнионы, отходящие от ксилоподия, 30-40 см, вегетативные, с дуговидной изогнутой средней частью и горизонтально простирающейся верхушкой. На второй год в верхней их части образуется 5-10 генеративных полуспециализированных, с шитковидным соцветием на верхушке побегов ветвления, до 10 см. Ниже их несколько вегетативных побегов, 20-30 см. Генеративные побеги в большинстве эфемерные, некоторые — эфемероидные. На следующий год от их оснований могут отрастать вегетативные побеги, 10-15 см. На вегетативных же побегах ветвления первого порядка в их верхней части появляются генеративные, а в средней — вегетативные замещающие побеги, до 10 см. На четвертый год верхняя часть СПФ отмирает, ветвление продолжается за счет образования новых поколений ветвей на вегетативных побегах ветвления до 8-10 лет с постепенным уменьшением побегов, и в особенности их многолетней части, до 0,5 см. К концу основного цикла образуются побеги дополнения с 2-3 порядками ветвей. В процессе ветвления побег формирования постепенно полегает и может укорениться. От мест укоренения отрастают новые СПФ, в основании которых образуется гнездо из 3-5 почек, служащих резервом для побегов формирования следующего порядка. Такие парциальные кусты отстоят друг от друга на расстоянии 20-30 см.

Строение СПФ и основные циклы других спирей, как степных (*S. crenata* L., *S. hypericifolia* L.), так и таежных (*S. salicifolia* L., *S. Stevenii* Rydb. и др.), удивительно однотипны. Различия касаются в основном строения генеративных побегов ветвления, степени их специализации, существенно варьирующей в пределах одной ветви (чем ближе к ее вершине, тем специализированнее дочерние побеги). У спирей извилистой и некоторых других соцветием иногда заканчивается и побег формирования. У спирей зверобойнолистной в Закавказье почти все побеги ветвления, включая и вегетативные, эфемерны. Лишь 1-2, редко 3 из них долговечны. Один из них обычно лидирует, достигая наибольшей величины, до 10 см. Ведет он себя далее как турнон. СПФ, образуемая таким образом, обычно стелется по склону и может состоять из 5-8 порядков.

**Лаванда** — *Lavandula spica* L. Тбилисский ботанический сад, В посадках. 1971. Чрезвычайно ветвистый вечнозеленый кустарник, до 1,5 м, с толстыми и корявыми многолетними ветвями, обычно восходящими или полупространными, и ортотропными тонкими веточками. Побеги формирования до 10 см, отрастают от многолетних сучьев, покрытых многочисленными многолетними укороченными побегами, 2—3 см. Обычно к усиленному росту переходит один из таких побегов. Заканчивается он коротким соцветием, под которым отрастают 2-3 (редко более) побега продолжения той же примерно длины, прорывающие тот же цикл. В последующем, однако, лидирует лишь система 1, редко 2 побегов продолжения, постепенно мельчающих, со все более развитым соцветием и все более сильными и многочисленными силептическими укороченными побегами «обратания», которые в последующем обычно длительно нарастают, ветвятся и даже производят свои соцветия. По мере увеличения порядка ветвления побеги продолжения сильно мельчают, укороченные побеги становятся генеративными и таким образом цветоносная часть ветви становится все пышнее и пышнее. Под тяжестью вновь образующихся побегов система материнского побега все более наклоняется вниз. Переход от вертикального к горизонтальному положению стимулирует как дальнейшее нарастание системы, так и «пробуждение» укороченных побегов, которые по мере полегания ветви стремятся сохранить ортотропное направление роста. Некоторые из них со временем дают длинный прирост и тем самым начало новой системе (СПФ), после чего материнская система постепенно все более сокращает приросты и отмирает до места отхождения дочерней. Всего цикл длится не менее 10 лет.



Рис. 35. Подбел  
а — прямостоячая форма;

**Подбел** — *Andromeda polypholia* L. Ленинградская область, Зеленоград. У дренажной канавы в сфагновом сосняке. 1975. Кустарничек, 40—50 см, с полегающим основанием. Основной цикл начинается с роста побегов формирования из спящей почки в основании или средней части куста, на веточках трех—шестилетнего возраста. В первый год они достигают весьма различной величины, от 10-15 до 25 см. Чем выше в кроне, тем они короче, тем быстрее проходит основной цикл. В типичном случае на второй год акросимподиально под отмершей верхушкой побега формирования развиваются 2-3 побега ветвления, 5-7, редко до 10-11 см, продолжающие рост системы. К осени они формируют крупную цветочную почку. Ранней весной почечные чешуи раскрываются и происходит цветение. Фактически побеги моноциклические, лишь с сильно задержанным цветением. После цветения идет нарастание следующей генерации побегов, неравномерно, но все же мельчающих. Побеги пятого-шестого порядка могут быть 2—3 см, но некоторые из них достигают 5-7 см. Побеги третьего и более высоких порядков производят побег большей частью лишь по одному дочернему. Некоторые из них вегетативны, но второй прирост дают крайне редко. Развитие всей системы длится 5-6, до 10 лет. Уже на третий год в нижней или даже средней части побега формирования развивается дочерний побег новой генерации. Основной цикл его системы заметно короче. В основании вся ветвь постепенно полегает, новые побеги формирования начинают отходить преимущественно от этой полегшей части, а некоторые из них имеют столбовидную форму, давая начало новому парциальному кусту. ССО построены не более чем 3 порядками отречков побегов формирования, так как уже в процессе нарастания СПФ второго порядка первая СПФ постепенно наклоняется, начиная с основания, и в конце концов полностью полегает. Верхушки СПФ отмирают, а ССО оказываются лежащими горизонтально (рис. 35).

Морфогенез подбела в условиях Хибин и сфагновых болот Московской области описан И. Г. Серебряковым и М. В. Чернышевой (1955). По их данным, основной цикл подбела длится 5-6 лет, ССО составлены не более чем 2 порядками, достигая 40 см. На каменистом субстрате кустарнички остаются стержнекорневыми, их побеги формирования восходящие, но не полегающие, большинство их отходит от основания куста. На сфагновых болотах СПФ и ССО полегает и прегубается торфом, новые побеги формирования отходят в большинстве случаев от полегших участков материнских. Некоторые из них столбовидны, дают начало парциальным кустам. Из-за быстрого их полегания парциальные кусты рыхлые, состоят из небольшого числа СПФ. Полегшая многолетняя деревянистая часть намного превышает восходящую.

2. На сфагновых болотах Курильских о-вов (о-в Итуруп, 1975) ортотропные побеги формирования подбела могут достигать 20 см, состоя иногда из 2 приростов. Основной цикл длится 5-7 лет, но побеги ветвления немногочисленные, побеги формирования полегает на третий - пятый год и дочерние побеги отходят от уже полегших, имея часто длинное восходящее основание. Настоящие столбы образуются редко, от более старых участков побегов. Благодаря рыхлому расположению побегов и их полеганию ортотропные стволки почти не выражены, ортотропные ветви достигают 25—30 см, основная часть растения горизонтально расположенные ветви, достигающие длины не менее 50 см.

3. На сфагновых болотах юга Магаданской области (1970—1975) у подбела полегают не только основания побегов формирования, но и верхние части СПФ. Укореняются не только многолетние части ветви, но и иногда двухлетние побеги и приросты. Величина ортотропной части весьма изменчива, но не превышает 10 см, имея не более чем пятилетний возраст. Обычно развивается 1 замещающий побег, так что СПФ становится сходна по своей конструкции с ложным побегом. Парциальные кусты выразены плохо, представляя собой совокупности СПФ, отходящих на расстоянии 2-3 см друг от друга от общего плагитропного стволика. Новые побеги формирования развиваются все дальше от полегшей верхушки материнского. Наибольшие достигают 8 см, имея уже полегшее основание. Побеги ветвления могут быть с самого начала восходящими. Начало новым парциальным кустам дают столбы, развивающиеся на трех - пятилетних приростах. Развитие их носит вполне закономерный характер.

4. В кустарничковых тундрах Чукотского полуострова (пос. Залив Креста, 1972; пос. Лаврентия, 1974) ортотропные побеги формирования отсутствуют, заменяясь побегами дополнения. Величина приростов крайне мала, 3-5 мм, редко до 1 см. Побеги формирования всегда с более или менее выраженным, часто довольно длинным (до 10 см) корневищным основанием могут отходить от общего стволика компактно, так что парциальные кусты часто выражены достаточно четко. Восходящая часть куста не превышает 6-7 см, в среднем 3-4 см. Очень редкие ортотропные побеги

формирования не более 5 см. В СПФ не более 5 порядков побегов продолжения, обычно стерильных. Столоны образуются регулярно, в большом числе. В компактном парциальном кусте не более 2 порядков побегов формирования (кущения), причем вторичные отходят от самого основания первичной СПФ.

**Кассандра** — *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. Окр. Магадана. Сфагновые лишайничники. 1972-1974. Кустарничек, с длинным деревянистым полегшим основанием и восходящими ветвями, до 50 см. Побеги формирования редки, отходят от плагнотропных или восходящих ветвей, 10-20 см высоты, простые. Побеги ветвления первого порядка обычно в числе 2, моноциклические, с кистевидным одноклосковым соцветием и цветками, полностью сформированными к концу осени. Однако цветение задерживается до ранней весны следующего года. Замещающие побеги следующих порядков ортотропные, образуются ниже горизонтальной кисти, постепенно мельчают до 0,5 см, развиваясь обычно в числе 1. Всего в СПФ может быть до 8-10 порядков побегов. Постепенно СПФ полегает, начиная с основания, на полегшей части развиваются придаточные корни. Степень их развития может быть разной. Иногда они появляются на приростах четырехлетнего возраста, чаще всего шести — восьмилетнего, но не редко даже десятилетнего, на побегах как формирования, так и ветвления. На пятом-шестом годах на трех-четырёхлетних приростах могут появиться побеги дополнения, большей частью вегетативные, весьма короткие, до 1 см. Рост системы продолжается за счет разрастания укorenившейся СПВ. Ортотропная ее часть, однако, и в этом случае не превышает 6-8 порядков. Мощные побеги формирования, до 20 см, появляются на приростах не моложе шестилетнего возраста. Всего же в такой СПВ вместе с горизонтально распростертой частью можно насчитать до 20 порядков ветвления — до места сильного развития придаточных корней или отмирания древесины побегов.

**Солынка деревцевидная** — *Salsola arbuscula* Pall. Грузинская ССР, окр. Рустави. Солыново-попынная полупустыня. 1971. Стержневой кустарничек, до 70-80 см, с несколькими разновозрастными побегами формирования и коротким стволком, до 10 см. Побеги формирования 50-60 см, вегетативные, простые, с силлептически развивающимися укороченными вегетативными побегами. Удлиненные побеги ветвления первого - третьего порядков 20-40 см, развиваются мезосимподиально, несут многолетние эфемероидные укороченные побеги с отмирающими верхушками. Побеги ветвления последующих порядков, 10—20 см, со все увеличивающейся долей отмирающей части или эфемерные, вегетативные и генеративные, располагаются на побегах предыдущего порядка пучками, близ их остающейся живой верхушки. Всего развивается до 6 порядков побегов, последующие из которых возникают уже в самом основании предыдущих. Основной цикл длится 5-7 лет. Новые побеги формирования отрастают от основания куста, на высоте до 10 см от поверхности почвы. Короткие стволки живут 10-15 лет, в конце своего цикла сильно партикулируют. Циклы СПФ быстро сокращаются, в конце жизни растения развивается много эфемерных, длинных и коротких побегов. Всего жизнь растения длится около 30 лет.

**Кохия** — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Грузинская ССР, окр. с. Марнеули. Сухие каменистые склоны с полупустынной растительностью. 1971. Прутьевидный растопыранный стержнекорневой полукустарник, почти до 1 м. Турионы, отходящие от верхушки стержневого корня (каудекса), 70-80 см, несколько извилистые, в основании восходящие, вверх с пролептическими побегами ветвления до 30 см и по всей длине туриона и этих побегов с силлептическими веточками до 10 см, густо покрытыми узкими листьями. В нижней части туриона они только вегетативные, в верхней части и на побегах ветвления первого порядка — генеративные с цветками в пазухах листьев. После плодоношения верхняя, генеративная часть СПФ и все ветви отмирают, живой остается менее половины длины туриона. В следующую вегетацию близ живой верхушки отрастает новая генерация ветвей в числе 3-5, каждая из которых подобна мате-ринскому туриону, но меньших размеров, до 50 см. После плодоношения живой остается около трети ветви (14-17 см). Таким образом развивается до 3-5 генераций все уменьшающихся размеров особенно живой части. На второй — четвертый год и эфемерные и долговечные побеги отрастают не только от побегов предыдущей генерации, но и от всех прочих, вплоть до туриона первого порядка, но постепенно все в меньшем числе. Сокращение долговечной части побегов до нескольких сантиметров и менее приводит к тому, что побеги последних генераций начинают располагаться как бы пучками или розетками в основании ветвей второго - третьего порядков. Под тяжестью всей системы турион первого порядка почти полегает на почву, однако укorenения его не происходит. Новые мощные побеги формирования возникают в самом основании предыдущих или от деревянистой верхушки стержневого корня, которая со временем начинает растрескиваться и распадаться на части соответственно числу образующихся, хотя и коротких, но все же существующих основных ветвей (гомологичных ССО). Таким образом, у кохии мы видим следующие типы побегов: 1) ростовые, долговечные, создающие скелет куста: а) наиболее длинные, идущие от верхушки стержневого корня или нижних частей побегов предыдущих порядков, развивающихся из спящих почек, — несомненные турионы; б) более короткие, отходящие от средних частей побегов группы «а», развивающиеся из обычных зимующих почек; 2) эфемерные: а) более длинные, вегетативные; б) более короткие, вегетативные и генеративные. И те и другие отрастают как силлептически или пролептически (побеги ветвления), так и из зимующих и спящих почек (побеги дополнения). В принципе такое же строение побегов и их систем имеют и другие деревянистые солыновки, с некоторыми вариациями. У шведок, например, стержневые корни более мощные, многие турионы отмирают почти до основания, но зато остающиеся в живых более долговечны и образуют более толстые и длинные ветви, так что крона «полукустарника» имеет вид корявого сучковатого дерева.

**Кольквиция** — *Kolkwitzia amabilis* Graebn. Батумский ботанический сад. В культуре. 1970-1971. Кустарник, до 1,5 м, с 10-15 скелетными осями и 3-4 ярусами ветвей в кроне. Турионы ортотропные, 1-1,5 м, с 20-25 парами листьев и терминальным соцветием. Верхняя их часть (3-5 см) после плодоношения отмирает, а в следующих сверху 10-15 узлах развиваются генеративные, горизонтально простирающиеся побеги ветвления, 60-80 см, с 20-25 парами листьев. На третий год отмирает две трети этих побегов. Веточки второго порядка, 10-15 см, отрастают нерегулярно. Но зато на турионах появляются многочисленные побеги дополнения, 50-70 см, с 20 парами листьев, большей частью генеративные, часто пучком по 2-3 пары в каждом узле. На четвертый год вегетативные побеги дополнения дают несколько ослабленных веточек, 3-5 см, с 1-2 парами листьев. На побегах ветвления появляются единичные дочерние побеги третьего порядка, большей частью вегетативные и эфемерные. После этого основной цикл заканчивается. Благодаря обильному развитию соцветий отмирание ярко выражено уже с первых его этапов. Период «рост» здесь завершается ростом туриона, «стабилизация» — к концу второго года.

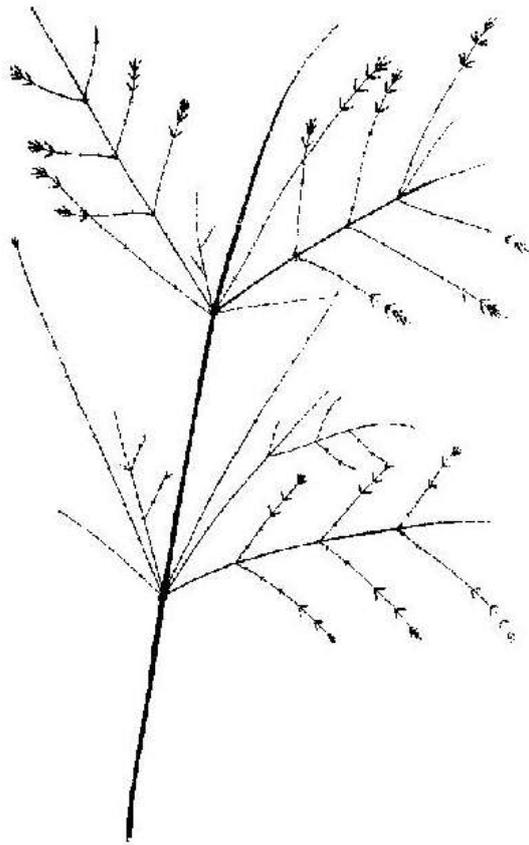


Рис. 36. Снежногодник белый. Верхняя часть СПФ на второй год основного цикла

**Вздутоплодник** — *Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim. Подмосковье. Культурные посадки. 1972. Кустарник, до 2,5 м, с множеством прутьевидных скелетных осей. Крона из нескольких ярусов. Побеги формирования до 150 см. Верхняя их часть (5-10 см) к концу вегетации отмирает. На второй год акротонно развиваются 8-10 генеративных побегов ветвления, 10-15 см, с терминальным щитковидным соцветием и мезотонно-вегетативные, 10-30 см. К концу вегетации верхняя часть СПФ с генеративными побегами и верхушки вегетативных побегов отмирают. На следующий год на них отрастают 2-3 генеративных побега, 2-4 см, и под ними — несколько вегетативных, 10-20 см. На четвертый год верхушки вегетативных побегов опять отмирают, и под ними отрастает следующая генерация из 5-8 генеративных (2-4 см) и вегетативных (3-4 см) побегов. В некоторых случаях образуются только вегетативные побеги 2-3 см или даже укороченные — 0,5-2 см. Все они эфемерные. Редко вегетативные побеги дают второй генеративный прирост, после чего основной цикл заканчивается.

**Снежногодник белый** — *Symphoricarpos albus* (L.) Blake. Москва, Главный ботанический сад. В культуре. 1970-1972. Плотный кустарник, до 1,5 м, с многочисленными, часто сильно раскидистыми ветвями и стволками. Побеги формирования отрастают от оснований скелетных осей или от подземных длинных ксилоподиев. Турионы до 1,5 м, с 18-20 парами листьев и конечным кистевидным соцветием. Веточки первого порядка отрастают пролептически или появляются на второй год в 2-4 верхних узлах под соцветием, 40-50 см, с 6-8 парами листьев, заканчиваются кистью. На следующий год верхушки всех побегов отмирают. Веточки второго порядка 8-10 см, с 2-3 парами листьев, генеративные. Одновременно с ними в основании веточек первого порядка появляются по 1-2 побега дополнения, 15-20 см, с 5-8 парами листьев, как генеративные, так и вегетативные (рис. 36). На третий год они дают единичные побеги ветвления, после чего вся СПФ наполнута (до места отхождения последующего туриона) или до основания отмирает. В ССО не более 3 порядков СПФ, размеры их небольшие, не превышают 0,5 м. По сообщению Б. Н. Годовкина (1973), в Полярно-альпийском ботаническом саду в Кировске все турионы и СПФ у снежногодника однолетни, т. е. не перезимовывают, и, таким образом, что растение там — травянистый корневищный многолетник.

**Чубушник, садовый жасмин** — *Phyladelphus coronarius* L. Подмосковье. В посадках на дачных участках. 1970. Плотный кустарник, до 2,5 м, из множества разновозрастных стволков и турионов. Побег формирования, идущий от основания куста, вегетативный, до 1,5 м, с 10-15 парами листьев. Верхняя часть его (5-10 см) в конце вегетации подсыхает. Из 3-4 верхних узлов следующей весной отрастают ветви 30-70 см с 5-10 парами листьев, терминальная почка которых отмирает. На третий год начинается период «стабилизация» появлением в 2-8 узлах генеративных побегов ветвления второго порядка, 20-50 см, с 2-4 парами листьев и конечным соцветием из немногочисленных нежно-белых цветков. Под соцветием возможно развитие силлептических цветоносных побегов следующего порядка, 10-15 см, с 2 парами листьев. Иногда, вследствие существования коллатеральных почек, они сидят пучками по 3-4 пары.

Под тяжестью нарастающей массы СПФ дуговидно изгибается, что стимулируется последующими снегопадами. На четвертый год под отмершими соцветиями с внешней, обращенной к солнцу стороны отрастают 1-2 пары генеративных побегов следующей генерации, 10-15 см, с 2 парами листьев. На этом заканчивается период «стабилизация». На пятый год изредка развиваются побеги ветвления следующего, пятого, порядка, до 10 см, но большинство побегов отмирает. На шестой год основной цикл уже всегда заканчивается.

**Керрия** — *Kirgita japonica* (L.) DC. Батумский ботанический сад. Культурные посадки. 1972. Кустарник, до 1,5 м, с многочисленными тонкими ветвями. Побеги формирования отходят главным образом от основания кустов. Турионы до 1 м, часто заканчиваются терминальным соцветием из немногочисленных крупных цветков. В верхней его части силлептически развиваются генеративные ветви, до 20 см, с 3-4 парами листьев, заканчивающиеся крупным терминальным цветком. На следующий год верхняя часть СПФ и верхние (1-3) междоузлия побегов ветвления первого порядка отмирают. На турионе в основании ветвей первой генерации отрастают по паре ветвей второй генерации, а от нижних 2-3 узлов побегов ветвления первого порядка — следующий, второй порядок — 10-15 см длины, с 2-3 парами листьев и терминальным цветком. На следующий год таким же образом могут возникнуть побеги третьей генерации как в основании ветвей на турионе, так и образуя третий порядок ветвления. Эти последние еще мельче — около 5 см, с 1-2 парами листьев, обычно закрытые. Побеги же третьей генерации, отходящие от туриона, лишь немногим мельче побегов первой. Главным образом за счет развития побегов дополнения на турионе основной цикл может продлиться до 5 лет. При этом некоторые побеги ветвления даже первых порядков отмирают до основания. Отмирание побегов ветвления и дополнения до основания имеет место и у многих других розоцветных. Особенно сильно этот процесс выражен у персиков (*Armeniaca*).



Рис. 37. Жасмин кустарниковый. Крым

**Жасмин настоящий — *Jasmin fruticans* L.** 1. Окр. Тбилиси. Каменистый кустарниковый склон. 1971. Раскидистый кустарничек, до 1 м, с многочисленными полегающими скелетными осями и отрастающими от них турнионами. Побеги формирования, отходящие от полегших ССО, до 0,5 м, со сближенными к верхушке узлами. Побеги ветвления первого порядка до 10–20 см, акромезотонные, второго — до 10 см, с 5–7 листьями, заканчиваются желтым цветком или небольшим соцветием. Системы 1–2 побегов первого порядка, а на них 1–2 побегов второго порядка, оказываются долговечнее других и производят далее ветви все уменьшающихся размеров (2–3 см) до десятого порядка. Одновременно с этим на более старых приростах турниона, особенно часто на первом, возникают дочерние побеги формирования, но меньших размеров, чем материнский (30–40 см), развивающие свои СПФ: на них, в свою очередь, — турнионы следующего порядка и так вплоть до пятого. Всего цикл образованной таким образом ССО длится около 15–20 лет. По мере нарастания новых систем первичный турнион все более сильно наклоняется к поверхности почвы, пока не ложится на нее совсем. Здесь обычно на более или менее крутом склоне он быстро заносится мелководом и активно укореняется. Новые мощные турнионы, обновляющие стареющие стволки, отходят именно от него.

2. Крым, Байдарские ворота. Каменистый южный склон. 1971. Здесь кусты жасмина более низкорослые, не более 40 см, основной цикл длится не более 5 лет, ССО живут не более 10 лет, побеги формирования отходят главным образом от основания турнионов предыдущего порядка, формируя настоящие парциальные кусты (рис. 37).

**Вязель — *Coronilla emeroides* Boiss. et Sprun.** и некоторые другие бобовые. Крым, мыс Мартыан. Можжевельно-дубовая роща. 1971. Раскидистый стержнекорневой кустарничек, около 0,5 м, с прямыми и восходящими ветвями. Турнионы, отходящие главным образом от нижней части куста, от приподнимающихся ветвей, как и все прочие побеги, открытые, ортотропные, до 25 см, в основании иногда с зонтиковидными соцветиями на длинных, до 8 см, цветоносах. Отмирает около трети их длины. Побеги ветвления первого порядка развиваются мезотонно, до 15 см, всегда с 1–2 цветоносами в основании; третьего порядка — до 10 см, также с цветоносами в 2–3 нижних узлах. Отходят они уже ближе к основанию материнских побегов и развиваются базитонно. На четвертый год некоторые слабые побеги первого-второго порядков уже отмирают и от их основания начинают рост новые турнионы. Ветвление же материнской СПФ идет далее, до побегов пятого-шестого порядков, все более мельчающих и недолговечных, со все увеличивающейся долей отмирающей

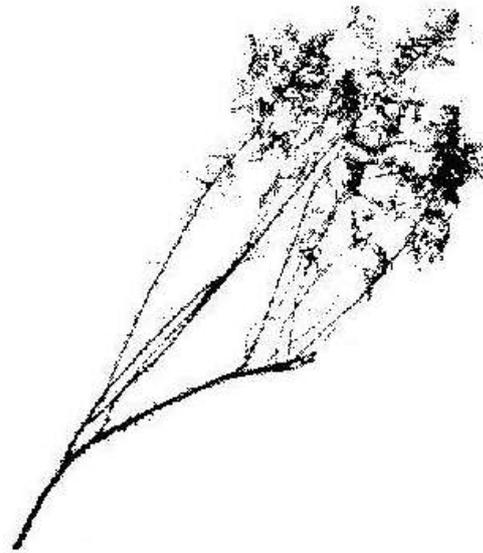


Рис. 38. Одна ССО полыни Гмелина. Владивосток

части. В кроне появляются короткие и недолговечные побеги дополнения, как правило в основании более старых ветвей. Всего основной цикл длится до 8 лет, ССО живут до 10–15 лет. Сходное строение побегов и циклы развития у колютей (*Colutea orientalis* Mill. - окр. Тбилиси, 1971), (*C. persica* Boiss. - южная часть Узбекистана, 1971), отличающихся в основном более крупными и длинными побегами и соответственно более крупными размерами куста — до 2 м высотой. У них же иногда ниже удлиненных развиваются укороченные побеги, наподобие побегов караган.

**Испанский дрок — *Spartium juncum* L.** Южный берег Крыма. В посадках. Интересен тем, что все его побеги прутьевидные безлистные. На одном узле турниона развиваются побеги ветвления разного типа: в первую вегетацию — цветоносные, до 25 см, с колосовидным соцветием на верхушке, во вторую — побеги ветвления, до 40–50 см, с такими же, но более короткими, до 20 см, сидептическими цветоносами. Все стебли выполняют ассимиляционную функцию и в связи с этим долго не покрываются коркой.

**Польнь Гмелина — *Artemisia Gmelinii* Web. ex Stechm.** Владивосток. Открытые подножья каменистых склонов. 1975. Раскидистый кустарничек, 1–2 м, с несколькими ССО и множеством побегов формирования, отходящих главным образом от основания куста. Турнионы вегетативные, с небольшой розеткой листьев у верхушки, достигают 1 м. Верхушка их всегда отмирает. На следующий год акротонно развивается несколько побегов продолжения, до 50–60 см, верхние из которых генеративные, с крупным метельчатым соцветием, эфемерные (таким образом основной цикл длится 2 года), нижние — вегетативные турнионы следующего порядка, эфемерные (с меньшей остающейся живой частью, чем у материнского побега. Всего на ССО может образовываться до 5 порядков побегов формирования с быстро мельчающими дочерними побегами, последние из которых достигают 10–15 см и образуют пучки у верхушек живых частей материнских побегов. Уже на второй год существования ССО наклоняются, а в последующем могут совершенно полежать, если тому не помешают соседние ветви. Из спящих почек на них отрастают новые турнионы, образующие, однако, только генеративные эфемерные побеги (рис. 38).

**Дереза — *Lycium barbarum* L.** 1. Симферополь. На пустырях на окраине города. 1971. Невысокий кустарничек, до 0,5 м, с раскидистыми ветвями, отходящими главным образом от основания куста. Турнионы до 0,5 м, уже с первого года дуговидные, с сидептическими розеточными плодушками и генеративными или специализированными, превращенными в колочки веточками. Некоторые из этих побегов ветвления эфемерные, в основании других на следующий год, повидимому из коллатеральных почек, развиваются удлиненные ветви, до 20 см, со своими сидептически возникающими укороченными генеративными и вегетативными побегами. После этого СПФ обычно прекращает свое существование, но некоторые живут 3 года за счет развития новых удлиненных побегов ветвления из тех же узлов, что и прошлогодние. Новые турнионы очень редко развиваются в средней части материнских побегов, обычно лишь в самом их основании.

2. Окр. Тбилиси. Каменистые, заросшие кустарником склоны. 1971. Здесь дереза достигает 1,5 м, с туристами до 1 м. Основной цикл длится до 7 лет, образуется до 5 порядков удлиненных побегов ветвления. ССО из 2–3 порядков СПФ, дуговидные, затем полегающие.

**Абелия пышноцветущая — *Abelia floribunda* Decne.** Батумский ботанический сад. В культуре. 1970–1971. Компактный вечнозеленый кустарничек, до 3 м, с 40–60 скелетными осями. Турнион до 1,5 м, с конечным весьма раскидистым соцветием. Цветоносные побеги ветвления вплоть до третьего порядка развиваются сидептически, так что между ними и веточками соцветия нет резкой разницы. Наибольшие побеги ветвления первого порядка до 35 см, с 10–15 парами листьев, второго и третьего — 10 см, с 2–3 парами листьев. На второй год верхние цветоносные части побегов отмирают. От нижних частей веток первого порядка отрастают побеги ветвления второго — до 10 см, с 4–6 парами листьев, со своими сидептическими, вегетативными и генеративными, в 3–5 см, побегами третьего порядка. На турнионе же в 4–6 средних его узлах появляются побеги дополнения до 50 см, а в нижних — 1–2 побега формирования следующего порядка. Основной цикл проходит всего за 2 года.

**Мирикария длиннолистная — *Muricaria longifolia* (Willd.) Ehrenb.** Бурятская АССР, Тункинский р-н, с. Монды. Отмели р. Иркут. 1970. Путьевидный кустарничек, примерно до 1 м, с приземной или подземной частью из полегших и укоренившихся осей (побегов формирования и ССО). Турнионы до 1 м, отрастают от подземных или реже от основания ортотропных осей. По всей их длине, кроме верхней трети, тут же сидептически появляются ассимиляционные эфемерные веточки, а на них — побеги ветвления второго порядка до 1 см. На второй год верхняя часть СПФ отмирает, в средней части турниона из коллатеральных и сериальных почек развиваются веточки соцветия 5–6 см, а в их основании и ниже по турниону — вегетативные побеги обростания и обогащения 5–7 см. На третий год отмирает еще часть СПФ с генеративными побегами. На живой части турниона отрастают новые побеги формирования, под тяжестью которых они пригибаются к почве, полностью полегают, засыпаются песком и укореняются.

**Звербой — *Hypericum androsaemum* L.** Аджарская АССР, окр. Кобулет, долина р. Кинтриш. Влажное лесное ущелье. 1973. Раскидистый, маловетвистый вечнозеленый кустарничек, до 1 м. Ветви до 0,5 м, обычно несколько наклоненные, примерно с 10 парами листьев, конечным цветком и парой боковых на цветоножках, выходящих из ближних к верхушке побегов пазух листьев. Иногда имеются сидептические ветви, заканчивающиеся цветком с 3 парами листьев, выходящие из пазух второй-третьей сверху пары листьев главного побега. После отцветания эта система обычно все ниже склоняется к поверхности почвы, а от средней ее части начинает отрастать удлиненный побег следующей генерации, проходящий тот же цикл (рост — цветение — плодоношение). Материнская же ветвь в конце концов полегает и укореняется в том месте, где она более плотно прилегает к почве. От полегшей части могут отходить типичные побеги формирования, развившиеся из спящих почек. Если они отрастают от старых участков материнских побегов, уже присыпанных почвой, то, как правило, имеют вначале корневичный и столбовидный внешний облик и восходящее направление роста. Таким образом, у этого вида основной цикл проходит всего за один сезон (от роста побега формирования до его полегания). Чем в выше турнионы отходят от материнского побега и чем медленнее полегают, тем растение более «кустовидно», в противном же случае — более травянисто.

**Лейцестерия красная — *Leucesteria formosa* Wall.** Батумский ботанический сад. В посадках 1970–1971. Листопадный кустарничек, из 7–10 СПФ. ССО, если они есть, до 30 см, так как побеги формирования после прохождения основного цикла отмирают почти до основания. Турнионы до 1,5 м, с 10 парами листьев, с терминальным кистевидным соцветием. Побеги ветвления первого порядка отрастают сидептически, акротонно, до 0,5 м, с 5–7 парами листьев,



*Vitis amurensis*

генеративные, с ветвями соцветия, незаметно переходящими в генеративные побеги ветвления второго порядка до 10 см. Верхняя часть СПФ и все побеги ветвления после плодоношения отмирают. В их основании из коллатеральных почек развивается новая генерация побегов ветвления первого порядка, до 50 см, с 5-7 узлами, с силептическими ветвями, заканчивающимися соцветиями. Обычно основной цикл длится 2 года. Период «рост» здесь ограничен лишь частью первой вегетации, период «отмирание» начинается с середины второй вегетации. Иногда же, обычно в более суровые зимы, основной цикл ограничивается всего одним годом и, следовательно, все его периоды укладываются в один сезон. СПФ тогда становится однолетними и образование скелетных осей принципиально невозможно. Кустарник, таким образом, превращается в многолетнее травянистое растение, возобновляющееся от подземной, ксилоподиальной части.

**Виноград амурский** — *Vitis amurensis* Rupr. Приморский край, Хасанский р-н, мыс Гамова. Опушка дубняка. Лиана. 1975. Ложный побег формирования (поскольку он состоит из отдельных симподиев) очень длинный, 2-3 м, лоза, лазающая с помощью сидящих против листьев усиков. На следующий год из пазух листьев (или от основания последующего симподия) отрастают побеги ветвления 40-50 см. В их основании и средней части вместо усиков развиваются соцветия, а верхняя часть после



*Salix reticulata*

плодоношения отмирает. Побеги ветвления второго порядка, 30-40 см, отмирают примерно наполовину. От побегов следующего порядка остаются как бы только пенки, на которых новые побеги располагаются пучками. Начиная с третьего порядка, побеги сильно мельчают, становятся вегетативными, большинство из них эфемерны. Появляются недолговечные побеги дополнения. Всего основной цикл длится 5-7 лет. Новый цикл начинается с отрастания турриона от побега формирования предыдущего порядка.

**Ива сетчатая** — *Salix reticulata* L. Магаданская обл., верховья Колымы. 1975. Горные моховые и влажные кустарничковые тундры. Ползучий стланчик. Молодые побеги имеют вначале восходящее направление роста, затем полегают. На каждом побеге развивается всего 3, редко 4 листа и заканчивается он обычно сержкой на длинной ножке. Побег продолжения развивается из самой сильной, верхней почки. Остальные остаются спящими или же трогаются в рост также и вторая почка, что приводит к ветвлению системы. Какими условиями определяется степень ветвистости, не вполне ясно, однако встречаются формы, состоящие как из одной простой оси, так и сильно разветвленные. На трехлетних, но чаще четырех- и пятилетних приростах появляются придаточные корни, которые обеспечивают дальнейшее нарастание системы. В случае повреждения главной ветви развиваются побеги дополнения.

Относительно симподиальной группы справедливо все то, что было сказано о двух предыдущих. Здесь мы также видим более и менее простые побеговые системы, более и

менее длительные циклы развития, различные формы роста, приуроченные к разным экологическим условиям. Однако здесь ярче, чем у двух предыдущих групп, выражен еще один признак — степень отмирания побегов, и в ней можно построить ряд на усиление этого признака: начальные его формы будут древовидными, конечные — травянистыми и этих последних гораздо больше, чем первых. В большинстве случаев степень отмирания усиливается и с течением циклов развития побеговых систем, и к концу онтогенеза.

В симподиальной группе больше, чем в двух других, видов со специализированными эфемерными побегами «обрастания и обогащения», образующими обычно как однообразный, так и разновозрастные комплексы. И если виды без таковых побегов распространены более или менее равномерно по всем географическим зонам и в разных экологических условиях, то с ними — тяготеют к более или менее аридным районам.

### Глава III

#### Изменение систем побегов в онтогенезе

##### Моноподиальная группа

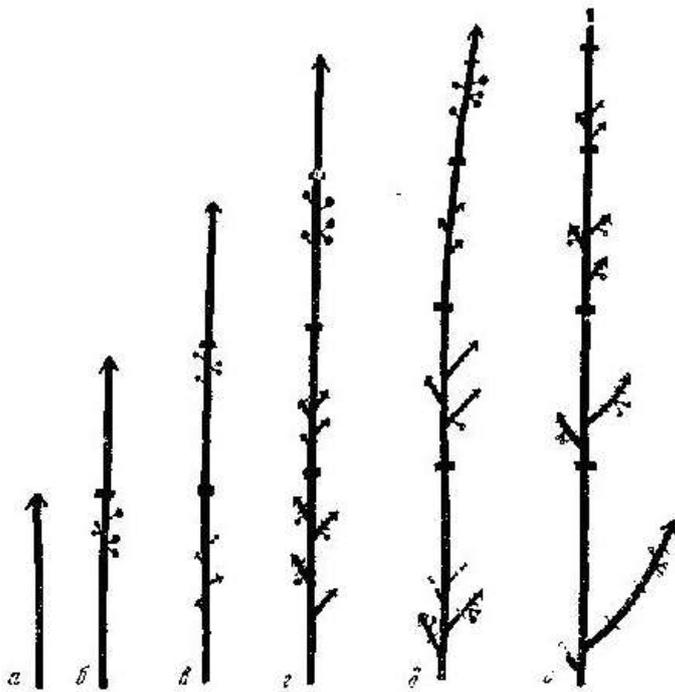


Рис. 39. Карагана гривастая. Нарастание побега и цикл развития его приростов  
а — первый год; б — второй; в — третий; г — четвертый; д — пятый; е — шестой год

2. Окр. Магадана, пос. Атарган. Каменные приморские склоны. 1973. Степной кустарничек с приподнимающимися ветвями. Наиболее часто встречаются кусты с 5-10, иногда (в конце онтогенеза) с 20 радиально распрямленными главными скелетными осями, 0,7-1,5 м. С началом вегетации раскрываются терминальная почка ветви и по мере ее роста распускаются цветочные почки, уже сформированные в прошлом году. Красивые, до 3 см, розовые цветки располагаются в 3-6 нижних пазухах листьев прошлогоднего прироста.



*Caragana jubata*

**Карагана гривастая** — *Caragana jubata* (Pall.) Poir. 1. Бурятская АССР, Тункинский р-н, с. Монды. Галечники. 1970. Проростки первого года с 2 овальными довольно крупными семядолями и укороченным стеблем с 2-3 листьями. Последующие приросты небольшие, 2-3 см, розеточного типа, но постепенно все более увеличивающиеся до 0,5 и 1 см. До 10 лет ветвления первичной оси не происходит, затем, по достижении ею 5-8 см, появляются первые, также розеточного типа побеги ветвления, нарастающие также в течение длительного времени. У растений 15-20 лет приросты достигают 1,5-2 см, но затем темп нарастания главной оси замедляется и верхушка ее может отмереть. Ее замещает ближайший боковой побег. К 25-30 годам могут развиваться побеги из спящих почек, находящихся в нижней части первичной оси, но обязательно в ее основании. Рост их более интенсивен, до 5 см за год. К этому времени растение достигает 1,5 м, имея крону, начинающуюся почти от земли, но все же с главным стволком в основании, постепенно расширяющуюся кверху, с разветвлениями не более 4 порядков. Все ветви покрыты плотной обкладкой из широких оснований листьев и прилистников, с далеко торчащими из нее колочками — неопавшими рахисами листьев. Цикл развития приростов главных ветвей таков: размеры их около 10 см, на второй год в верхней и средней их частях отрастают укороченные, до 4 см, побеги ветвления, наполовину скрытые в пазухах неопавших оснований листьев. Последующие их приросты равны предшествующему приросту, по всей длине которого развиваются укороченные пазушные цветоносы с 1-3 цветками (рис. 39). На каждом последующем приросте побега формирования продолжается развитие новых побегов ветвления и их рост в течение 4-5 лет, но все менее интенсивный. Цветки образуются только на их двухлетних приростах. На четвертый - пятый год побеги ветвления отмирают, но не опадают. Побег формирования нарастает 10-20 лет. Постепенно в его нижней части отваливаются отмершие побеги ветвления, прилистники и колочки. Основание стволка постепенно очищается, жизнедеятельная часть кроны переносится все выше и выше.

Верхняя часть прироста вегетативная, с 5-6 перистыми опушенными листьями, в пазухах которых формируются почки, раскрывающиеся на следующий год. К концу видимого роста конечный прирост имеет длину от 2 до 3 см. Вегетативные побеги ветвления отрастают из пазух листьев верхней части двухлетнего прироста, следующего за прошлогодним, в числе 2-3. Они небольшие, от 0,5 до 1 см. Если материнская ветвь лежачая, то они появляются только на ее верхней стороне. Боковые побеги развиваются по типу материнского побега т. е. цветки появляются только на прошлогодних приростах в их нижней части в числе 1-3. После цветения большая часть побегов ветвления отмирает, некоторые из них живут до 5 лет. Только единичные побеги набирают силу, превращаясь в скелетные оси второго порядка. Их развитие идет по типу материнского побега. На скелетных осях второго порядка иногда образуются оси третьего порядка. Размеры их убывают. Например, средние размеры главных скелетных осей 1 м, осей второго порядка — 20-30 см, третьего — 8-10 см. Оси второго порядка появляются иногда из спящих почек на разных участках главной скелетной оси. Таким же образом образуются оси третьего порядка и в очень редких случаях — четвертого. Вследствие этого от многолетней распрямленной оси в разные стороны змеевидно располагаются дочерние оси, благодаря чему куст приобретает вид округлой колочей подушки. Главные скелетные оси живут 70-90 лет, оси второго порядка — 40-50, третьего — 20-30 лет. На взрослых растениях отмирают скелетные оси второго - третьего порядков целиком, иногда и 1-2 главных. К концу основного цикла на длинных скелетных осях часто нет цветков, ежегодно развиваются одни вегетативные побеги.

На стареющих скелетных осях, особенно активно в основании, из спящих почек в обилии образуются небольшие побеги дополнения. Они без цветков и недолговечны, боковых побегов, как правило, не образуют. После 2-10 лет нарастания эти побеги полностью отмирают. Скелетные оси не освобождаются от колочек сухих листьев и все почти до основания покрыты густым их покровом. Скелетные оси большей частью не укореняются, только в конце основного цикла в их основании могут образоваться 1-2 придаточных корня, но связь с материнской корневой системой не прерывается. Лишь у нескольких стареющих кустов мы наблюдали выгнувшую материнскую корневую систему и отмирающие скелетные оси, из которых 1 или 2 продолжали жить за счет придаточной корневой системы.

В онтогенезе караганы гривастой четко выделяются следующие фазы: 1) розеточная (от 1 до 5 лет); 2) столбиковидная (от 5 до 10-15 лет); 3) системы первичного побега (от 10-15 до 25-30 лет); 4) собственно кустовидная — образование побегов формирования и СПФ (от 25-30 до неопределенно долгого времени, вероятно, не менее 100 лет). Для станиковой формы прибавляется еще одна фаза: 5) партикуляция — образование придаточных корневых систем и обособление отдельных ветвей.

**Трагаканты** — *Astragalus subgenus Tragacantae*. По данным Т. П. Надёжиной (1962) и собственным наблюдениям в окр. Душанбе (1970) и Тбилиси (1971). Зонтиковидные, подушковидные, шаровидные или распластанные аэроксилные кустарнички, до 1 м, с колочкими ветвями. Колочки образованы черешками листьев, остающимися на ветвях в течение 3-5 лет. Обитают на каменистых и щебнистых склонах и плато в составе растительности нагорных ксерофитов. Проростки розеточного типа, к концу первой вегетации достигают 2 см и состоят из 8-15 узлов. В дальнейшем первичный побег нарастает в течение всей жизни или верхушка его отмирает от действия различных повреждающих факторов. Отращивание боковых побегов из верхних частей приростов происходит на второй — пятый годы в зависимости от видовой принадлежности и условий местобитания. При лучших условиях оно более обильно. В начале развития ветвление, как правило, нерегулярное, повторяется через 2-3 года, затем становится ежегодным. К 7-8 годам основные разветвления, которые в дальнейшем станут главными скелетными осями, закладываются полностью. Далее происходит лишь нарастание ветвей и их акро- или мезотонное монопоидальное ветвление.

Первичная ось обычно сохраняет ортотропное направление роста, реже — косо наклоняется, так что боковые ветви отходят от нее вверх. В возрасте 8 лет растения достигают 7-10 см высоты. Примерно к десятому году интенсивность роста увеличивается, приросты достигают 3-5 (7) см. В это же время на приростах вначале главных разветвлений, а затем и второстепенных появляются соцветия (изредка с шестилетнего возраста). Междоузлия при этом несколько растягиваются, приросты теряют розеточный облик, однако у вершин приростов листья располагаются более тесно. С началом роста побега на прошлогоднем приросте, в средней его части распускаются цветки, собранные в пазухах листьев в короткие кистевидные соцветия из 2-5 цветков. Несколько выше их отрастают боковые побеги в числе 2-5. Большинство из них на второй - пятый год отмирают, проходя предварительно тот же цикл, что и прирост главного побега, но обычно без дальнейшего разветвления. Лишь некоторые из них становятся многолетними ветвями, образующими крону кустарника.

В среднем кусты (по структуре скелетных осей — аэроксилные кустарнички или деревья с коротким главным стволком) трагакантов имеют около 0,5 м высоты, в некоторых случаях — до 1 м. Отмирание верхушек побегов и переход к симподиальному ветвлению происходит лишь вследствие их повреждения. Появление побегов из спящих почек в основании кустов возможно лишь при сильном повреждении всего куста. Очень редко наблюдается слабое укоренение боковых ветвей, лежащих на почве. В течение всей жизни особь трагакантов обычно (если не учитывать сильных повреждений) представляет собой систему первичного побега, в морфогенезе которой четко можно выделить лишь две фазы: фазу розетковидного побега, проходящую всего за 1-5 лет, и фазу системы первичного побега. Лишь факультативно в конце онтогенеза появляется фаза развития побегов из спящих почек.

**Вереж** — *Calluna vulgaris* (L.) Hill. По Р. А. Рогову (1960), И. Г. Серебрякову (1962) и собственным наблюдениям в Подмоскowie и окр. Ленинграда (1968-1975). Первичный побег длительно нарастающий. Приросты его вначале 1-2 см. С первого - третьего года на нем сидлипетически возникают короткие боковые веточки, большинство которых опадает на третий - пятый год. Но

некоторые из них на третий - четвертый год могут перейти к усиленному росту и формировать длинные плагитропные побеги (турионы) до 1 м, переходящие через 3-4 года к восходящему и ортоотропному росту. Затем они, как и главная ось, ветвятся моноподиально. На третий - седьмой годы на первичной и главных плагитропных осях в пазухах листьев в верхней части приростов появляются цветки. Примерно к десятилетнему возрасту структура приростов становится такой: размеры их достигают 10 см, верхняя их треть (кроме самой верхушки) занята пазушными цветками, непосредственно над которыми мутовкой отрастает несколько сильных боковых ветвей, развивающихся далее по типу материнской ветви. Ниже цветоносной части располагается большое количество более мелких и менее долговечных (живущих от 2 до 7 лет) далее не ветвящихся побегов. Они, очевидно, и выполняют главным образом ассимиляционную функцию. Все боковые побеги развиваются силепитически.

Долговечные боковые ветви первого и последующих порядков переходят к цветению позже, чем материнские. При ортоотропном росте число этих порядков ограничено 4-5. Однако обычно первичная ось полегают в основании и становится восходящей, чему способствует более теневые и влажные условия существования. В сухих же борах система первичного побега вереска долго остается ортоотропной, деревцевидной, достигая свыше 0,5 м. Цветение здесь более обильно. Цветки часто располагаются у самых верхушек приростов однобокими кистями, и после цветения все соцветие вместе с главной осью отмирает, что приводит к переходу от моно- к симподиальному ветвлению. В пятнадцатилетнем возрасте полетшие нижние части ветвей сильно оголяются, и на них возможно образование побегов дополнения, а при различного рода повреждениях (например, на опушках вследствие выпаса) — побегов формирования, вначале вегетативных, а затем — с обильными пазушными цветками, расположенными довольно далеко от верхушки. При полегании главная, первичная ось быстро теряется среди боковых, число порядков которых сильно увеличивается (примерно до 10), чему способствует образование придаточных корней в их основании. Укоренившиеся ветви достигают 1,5—2 м, кустарник в целом приобретает вид куртины. Однако в большинстве случаев до конца жизни вереск остается стержнекорневым растением, лишь в более тенистых и влажных условиях его придаточные корни столь усиливаются, что укоренившиеся ветви могут существовать самостоятельно в виде плагитропных, почти не образующих цветков ветвей. Таким образом, в онтогенезе вереска можно выделить следующие фазы: 1) столбиковидного первичного побега с укороченными боковыми побегами (первые 3-5 лет); 2) развития удлиненных боковых побегов (нижние из которых могут быть ростовыми, длинными, плагитропными). Далее следуют факультативные фазы: 3) полегания и укоренения главных скелетных осей, симподиального ветвления; 4) образования клона.



Рис. 40. Бересклет. Побег формирования и поникшая верхушка материнской ЦПФ

**Бересклет бородавчатый — *Evonymus verrucosa* Scop.** По данным И. Г. Серебрякова (1962) и собственным наблюдениям в подмосковных смешанных лесах (1970-1975). Геоксильный кустарник, до 2 м, из нескольких или многих тонких скелетных осей, частью лежащих на почве. Сеянец высотой 3-4 см с парой семидолей и розеткой из 2-3 пар листочков. В последующие годы происходит нарастание первичного побега. В первые 2-4 года приросты около 3 см, с вечнозелеными листьями, сосредоточенными у их верхушек. Семь долей и листья живут до 3 лет. С четвертого - пятого года интенсивность роста главной оси у семян возрастает, достигая к 10-15 годам кульминации — у некоторых экземпляров 15-18 см в год. Всего главной осью, образующая ствол, живет до 30 лет. С седьмого - десятого года начинается ветвление главной оси по акротонному типу. Боковые ветви сохраняют плагитропное направление роста и ветвятся далее преимущественно в горизонтальной плоскости, так что создается мутовчатое строение кроны. Приросты боковых ветвей первого и последующих порядков весьма значительны, не уступают приросту главной ветви или даже превышают его. Цветки находятся по несколько на длинных тонких цветоножках в нижней и средней части прироста. Цикл его развития — год. По мере роста кроны, увеличения ее массы слабая главная ось начинает постепенно пригибаться к низу, вначале только верхушкой, а затем на половину или более своей длины, что происходит на 15-20-й год. Одновременно от нижней части главной оси, у самого ее основания или несколько выше, из спящих почек отрастают 1-2 побега формирования, создающие свои СПФ по типу СПП. Сложные стволы (ССО), образующиеся в результате этого, небольшие, до 1,5 м. Одновременно с отрастанием новых побегов формирования в основании первичной оси ее ветви, лежащие на почве, укореняются и продолжают рост. Близ укоренившихся мест из спящих почек развиваются турионы, но более мелкие, чем идущие от нижней части главной оси. Их основные шкелы более короткие, и они полегают на 10-15-й год. Ветви, составляющие верхушки систем побегов (СПП или СПФ), вследствие отрицательного геотропизма растущих стеблей обычно саблевидно приподняты (рис. 40).

По мере роста верхушки они полегают основанием, приспаясь опадом и придавливаясь снегом. Бересклет представляет собой очень оригинальную жизненную форму: в центре куста находятся ортоотропные скелетные оси — несколько более мощных ССО, составленных 2-3 порядками СПФ (при большем их количестве они полегают), затем несколько более тонких стволков, образованных СПФ, далее к периферии куста несколько еще более тонких и низких стволков, образованных также СПФ от укорененных ветвей, и, наконец, на самой окраине все далее расположенные от центра укоренившиеся ветви — СПИ. Таким образом, бересклет бородавчатый — и прямостоячий, и ветвелоукореняющийся, и ползучий (стланниковый) кустарник в одно и то же время. При этом на более освещенных местах преобладают более высокорослые прямостоячие формы, в более затененных — ползучие. Некоторые виды, как например, бересклет европейский *Evonymus europaea*, образуют преимущественно прямостоячую, леревцевидную форму, большинство же — стланниковую (кавказский *E. lalifolius* Mill., среднеазиатский *E. koopmannii*, дальневосточный *E. macroptera* Rupr., *E. maackii*), способную существовать только за счет плагитропного разрастания СПБ. Это — типичные лесные стланники, но не облигатные, как линия и барвинки, а факультативные. Плодоношение у них отсутствует или очень ослаблено. Подобные формы могут образовывать и многие другие лесные кустарники, как-то: липа, жимолости, калины (см. ниже), но у бересклетов они наиболее обычны. В онтогенезе бересклета бородавчатого четко выделяются две основные фазы: 1) образование системы главной скелетной оси (СПП) и 2) фаза клона. Первая фаза делится на следующие подфазы: а) рост первичной оси, б) образование СПП — первичной кроны, в) замедление роста первичной оси и ее полегание. Фаза кущения, четкая у большинства других геоксильных кустарников, как бы смазана и совпадает с началом образования клона.

**Смородина душистая — *Ribes fragrans* Pall.** Магаданская обл., Омсукчанский р-н. Каменные осыпи до 1000 м над уровнем моря. 1973. Единичные кусты из множества разновозрастных скелетных осей, до 1,5 м. Прорастание надземное. Первичная ось дает 2—3 прироста от 2—3 до 5 мм, с 2—3 листочками. На третий - четвертый год от ее основания начинают отрастать 1-2 побега кущения (формирования). Они также имеют 2-3 прироста: первый — до 1,5 см, последующие — до 0,8 см. После отмирания их верхушки развивается второй порядок побегов кущения, уже более крупных и более долговечных, с первым приростом до 2 см и последующими 2-3 — около 1 см. Они уже ветвятся по моноподиальному типу, образуя СПФ. Боковые ветви укороченные, 0,1 см, с 2 листьями 1x1 мм, живут 1-2 года. На пятый - седьмой год первичный побег и побеги кущения первого порядка отмирают. Оставшиеся от них «пеньки» утолщаются. Здесь образуется узел кущения, откуда из почек, покоившихся 3-5 лет, ежегодно отрастают по 1-2 туриона, все более крупных, с более долговечными укороченными побегами. Начиная с третьего порядка, замирает верхушечной почки туриона не ведет к окончанию основного цикла, так как нарастание его оси в течение 3-4 лет продолжает ближайший к верхушке боковой побег продолжения. У турионов последующих порядков бывает по 2-3 побега продолжения.



*Ribes triste*

На 10-15-й год отрастают побеги кущения четвертого - шестого порядков из 3-4 приростов, первый из которых — до 10 см, последующие — 3-4 см (в целом - 20 см и более), с 5-7 листьями, достигающих максимальных в данных условиях размеров (3-4x4-5 см). В основании турионов появляются первые придаточные корни. В это время развиваются боковые побеги двух типов: непосредственно под верхушкой прироста главного побега, 1-2, удлиненные до 8 см, с 7-8 листьями и ниже их — укороченные. Примерно на 20-й год куст достигает 25-30 см в высоту и состоит из 10-15 побегов кущения, 4-5 из которых — скелетные оси, построенные из туриона и 2-3 порядков побегов продолжения. В середине куста они ортоотропны, по краям — с ползущими на 4-6 см основаниями. Новые турионы появляются не только в зоне кущения, но и на этих ползущих, часто засыпанных щебенкой частях осей, благодаря чему они превращаются в ССО. В это же время на укороченных побегах ветвления появляются первые кисти, пока еще короткие и малоцветковые. К 20-30 годам вследствие усиленного роста кусты смородины достигают максимальной в данных условиях высоты — до 1,5 м и состоят более чем из 30 скелетных осей, основания которых могут полегать на 15-20 см и укореняться. Турион нарастает 3-5 лет. Первый его прирост 20-25 см, последующие — 10 см и менее. Затем его сменяют до 5 порядков побегов замещения, формируя главную ось. Удлиненные побеги ветвления нарастают 3-5 лет, их приросты до 10 см. На них, как и на главной оси, располагаются плодушки и свои удлиненные боковые побеги, и так до 4 порядков. Плодушки сидят почти по всей длине приростов, кроме нижней части. Кисти их до 6 см, с 10-15 цветками.

Некоторые из них могут перейти со временем к нормальному росту и иметь пазушные кисти. Живут они до 10 лет. По мере нарастания туриона и главной оси они, в конце концов, начиная снизу, отмирают, но долго еще остаются на ветви в виде многочисленных черных пеньков, придавая ей корявый вид. В течение основного цикла размеры побегов и количество приростов в них уменьшаются, к середине его начинают пробуждаться спящие почки, производя побеги дополнения. На 10-15-й год от основания СПФ отрастают новые турионы, образующие новые СПФ, равноценные предыдущим. Всего в этот период, от 20-30 до 60-80 лет, сменяется до 5 порядков СПФ с основными циклами, длящимися около 20 лет.

У растений в возрасте 80-100 лет приросты удлиненных побегов сокращаются до 2-3 см, нарастание туриона длится 5-6, а побегов ветвления — до 10 лет. Плодушки живут до 15 лет, однако они короткие, 2-3 см, соцветия с 2-5 цветками образуются редко. Уменьшаются в размерах и листья (1,5x2 см). На приростах их всего 3-4. СПФ утрачивает вид компактной ортотропной ветви. Активно образуются побеги дополнения с 2-3 порядками ветвления, в основном вегетативные. За счет длительного роста побегов, в особенности дополнения, основной цикл сильно растягивается, до 30 и более лет. Новые турионы под конец его отрастают в большом числе, но обычно не образуют боковых побегов и через 3-6 лет отмирают. Выжившие турионы продолжают развитие по описанной схеме. Так как на смену 2-3 отмирающим СПФ приходится 1, редко 2 СПФ, куст, начиная с середины, редет. Краевые стволы, лежащие в основании, более долговечны. Однако отдельные части куста не обособляются. Вслед за центральными, несмотря на обильное появление молодых, но недолговечных побегов формирования, деградируют и болевые СПФ и ССО. Полностью куст отмирает, по-видимому, в возрасте около 150 лет.

Таким образом, в онтогенезе смородины душистой можно выделить следующие основные фазы: 1) рост первичной оси (первые 3-4 года); 2) образование первых турионов (побегов кущения) и развитие все более крупных СПФ (до 10 лет); 3) продолжение роста туриона замещающими побегими, появление придаточных корней, продолжение развития все более крупных СПФ не только в зоне кущения, но и на полетных частях материнских побегов (до 15-20 лет); 4) достижение СПФ максимальных размеров в данных условиях существования, состояние равновесия между ростом и отмиранием (от 20-30 до 60-80 лет); 5) деградиация куста — преобладание отмирания над нарастанием, сокращение живой биомассы, активный рост побегов из спящих почек (примерно до 100 лет); 6) то же, но с постепенным угасанием побегообразующей деятельности, заканчивающейся полным отмиранием.

#### Моноподиально-симподиальная группа

**Лещина, орешник обыкновенный — *Corylus avellana* L.** По И. Г. Серебрякову (1962) и собственным наблюдениям в Подмосковье, в лиственных и смешанных лесах. 1968-1970. Раскидистый высокий кустарник, до 3-4 м, с 2-5 главными стволиками. Прорастание подземное, прирост первого года до 20 см, второго — 10-15 см. В последующем нарастание может быть симподиальным. Побеги продолжения отрастают из самой верхней живой почки, формируя ложный побег. Примерно на пятый год приросты достигают максимума — 30-40 см. Боковые побеги, возникающие с третьего года, мелкие и недолговечны. Затем интенсивность приростов падает и в 12-14 лет стабилируется 2-3 см, а в возрасте около 15 лет первичная ось несколько наклоняется, вскоре прекращает рост, а затем начинает отмирать. В период ослабления роста первичной оси боковые побеги усиливаются и она теряется среди них. Ветвление происходит в основном в горизонтальной плоскости.

В это же время, на шестой — десятый год, в основании первичного побега просыпаются спящие почки, из них отрастают турионы первого порядка с 2 первыми приростами 20-30 см. Приросты второго — четвертого годов могут быть крупнее — до 70 см, затем нарастание идет по симподиальному типу с побегими продолжения 20-30 см. С трех-четырехлетнего возраста начинается интенсивное акросимподиальное ветвление, также с постепенным падением приростов боковых побегов. При этом верхушка всей СПФ постепенно наклоняется и ветвление происходит главным образом в горизонтальной плоскости. Имея приросты одной величины с боковыми ветвями, главная ось вскоре теряется среди них и вовсе прекращает нарастать. СПФ к этому времени намного перерастает СПП. Последующие СПФ, развивающиеся на основе турионов второго порядка, еще более крупные и лишь СПФ третьего — пятого порядков достигают максимальных в данных условиях размеров, в среднем 2,5-3 м, развивая до 20 порядков побегов ветвления. Первые 2-3 из них (в нижней части туриона) выполняют еще ростовые функции, имея 25-30 см в длину, последующие — долгое время дают приросты около 10 см, заканчиваясь 1-3 сержками. Ниже них располагаются 1-3 почки с женскими цветками и только за ними — 3-4 вегетативные почки. Таким образом, генеративные побеги ветвления лещины, так же как берез и ольхи, в типе дициклические.

Побеги ветвления последних порядков слабые, вегетативные и недолговечные. К концу основного цикла, одновременно с возрастающим интенсивным отмиранием побегов, усиливается рост их из спящих почек. В основном это побеги дополнения. Однако в месте перегиба ветви, на многолетней части туриона, отрастают и настоящие побеги формирования, создающие второй ярус ветвей образованной таким образом ССО. Однако яркость кроны у лещины выражена плохо, так как побеги формирования обычно возникают в кроне редко, уже в конце основного цикла, когда материнская СПФ уже сильно наклонена. Лишь на стволиках стареющих кустов они становятся более или менее обычными, напоминая «водные побеги» деревьев.

Подземные части первых турионов имеют несколько восходящее основание, от которого со временем отходят придаточные корни. При отмирании СПФ они долго остаются живыми и в совокупности с такими же частями других турионов составляют ксиллоподий. С возрастанием порядка побегов формирования увеличивается и восходящая, подземная их часть, достигая 20 см и превращаясь, таким образом, в подобие настоящего корневища с чешуйчатыми листьями, придаточными корнями и загнутой верхушкой. Так как дочерние приземные турионы отходят в направлении от центра куста, то куст разрастается по краю, а середина его со временем оголяется. С одной стороны, разрастание, развитие придаточных корневых систем, с другой — отмирание первых СПФ и ССО ведет к распаденно единого куста на ряд частей, в которых находится больше отмирающих СПФ, чем развивающихся.

Таким образом, онтогенез куста лещины можно подразделить на следующие фазы: 1) рост первичного побега и развитие СПП (этап древовидного роста И. Г. Серебрякова), в котором, в свою очередь, выделяются этапы: а) усиленного роста, б) усиленного ветвления СПП, в) е деградации; 2) появление и развитие все более крупных СПФ вплоть до достижения ими максимального в данных условиях размера; 3) «стабилизация» — появление СПФ, одинаковых по размеру, но со все более длинной корневичной частью побегов формирования, развитие их также и в кроне; 4) партикуляция — распадение куста на несколько автономных, но менее жизнеспособных, чем первоначальный, кустов.

**Стенная вишня — *Cerasus fruticosa* (Pall) Wronow.** По данным Ю. Е. Алексеева (1959, 1963, 1974) и собственным наблюдениям в Московской и Курской обл. (1968-1970). Невысокий, до 1 м, кустарник, с многочисленными редко стоящими стволиками. Прорастание надземное. В первые 2-3 года приросты в 2-3 см, в последующие — около 10 см и более. Со второго — третьего года акротно образуются боковые удлиненные побеги. Главная ось нарастает 4-7 лет, затем ее сменяет побег замещения, так что пятнадцати—двадцатилетний ствол оказывается построенным из главного и нескольких порядков замещающих побегов. В верхней части главного корня в четырех—десятилетнем возрасте закладываются придаточные почки. Позже они образуются на боковых горизонтальных корнях. Из придаточных корневых почек отрастают турионы как в основании главной оси в качестве побегов кущения, так и на горизонтальных корнях в качестве парциальных осей или побегов партикуляции. Первые их приросты большие, 15-20 см, на четвертый год они падают, в последующем — 5-10 см. Нарастание продолжается в течение 3—6 лет, затем рост стволка, образованного турионом, идет, как и у СПП, за счет побегов замещения. Одновременно с нарастанием побег формирования и замещения акротно ветвятся до шестого порядка. Удлиненные вегетативные побеги отрастают от верхних частей приростов, по всей длине которых располагаются плодушки разной степени специализации. Обычно они укороченные, все заканчиваются зонтиковидным соцветием (см. рис. 9, б), живут не более 2-3 лет. Начиная примерно с десятого года основного цикла, происходит развитие побегов дополнения в кроне последовательно на двух-трехлетних и более долговечных побегов. Однако системы, образуемые ими, недолговечны. Турионы от основания побегов формирования или побег формирования предыдущего порядка отрастают редко, так что стволы состоят из небольшого числа (2-3) стволков главных скелетных осей, которые в случае усиления побегов дополнения и перехода их в категорию ростовых могут быть и сложными. Всего стволки (СПФ) живут до 30 лет.

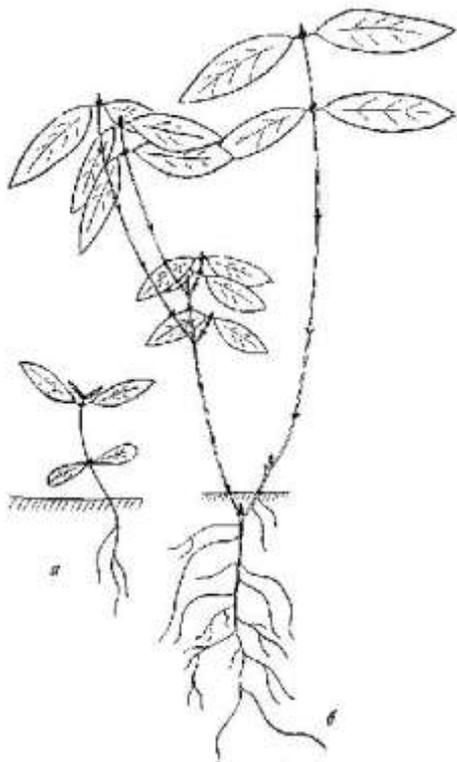


Рис. 41. Свидина белая

а — первый год развития; б — третий год развития

Корни, как и у терна, утолщаются только между побегими формирования (корневыми отпрысками) и растущим конком. Нетрудно видеть, что эти этапы соответствуют выделенным нами для основных циклов периодам: рост, стабилизация и отмирание. Участок корня, идущий к материнскому кусту, остается тонким. Зрелая особь вишни стеной представляет собой материнский куст с отходящими от него несколькими горизонтальными корнями, которые достигают 5-7 м и несут ряд разновозрастных корневых отпрысков — побегов формирования. После отмирания материнского куста (в разных условиях в возрасте 12-30 лет) возникает клон из нескольких особей, каждая из которых состоит из горизонтального корня с системой разновозрастных побегов формирования придаточного происхождения. Такой корень биологически выполняет роль корневища, нарастая с одного конца и отмирая вместе с парциальными кустами с другого. Таким образом, можно выделить следующие фазы онтогенеза: 1) первичного побега; 2) системы первичного побега; 3) первичного куста (образованного, кроме СПП, 1-2 СПФ); 4) парциальных кустов (начало этой фазы накладывается на конец или даже середину предыдущей); 5) клона (начинающаяся с отмирания материнского куста).

**Свидина белая — *Thelycrania alba* (L.) Pojark.** Магаданская обл., среднее течение р. Колымы, пос. Сеймчан. 1975. Пойменные тополники. Кустарник, с красными тонкими прутьевидными ветвями, до 2 м. Первичный побег нарастает в течение 2-3, а если проросток попадает в глубокую тень и во время весенних паводков полегает, то и большего числа лет, до 10. Ветвления при этом не происходит и стелющийся побег может достигать более 0,5 м, в случае отмирания верхушки замещаясь ближайшим к ней боковым. На осветленных местах сохраняется ортотропная форма роста. На второй-третьей год акротно появляется пара побегов ветвления, нарастающих 1-2 года по 5-15 см. После окончания их роста появляется еще по паре замещающих побегов. К третьему — четвертому году кустик достигает 30 см и имеет разветвления 2-3 порядков. Во время паводков основание его заносится илом и укореняется, но не полегает. На четвертый — пятый год под отмершей верхушкой прошлого года появляются уже 2 пары замещающих побегов: нижняя слабая с приростами до 1 см, живущая 1-2 года, и верхняя более сильная, прутьевидная. Если эти побеги имеют 2 прироста, то они ветвятся моноподиально, давая слабые и недолговечные боковые веточки. При акросимподиальном ветвлении верхушки длинных хлыстовидных побегов не вызревают и их верхняя часть (5-10 см) отмирает. Под ними отрастают пара таких же длинных побегов продолжения. Один из них может лидировать (рис. 41). В течение последующих 4-5 лет происходит акросимподиальное ветвление простых и дициклических хлыстовидных побегов 10—20 см. Верхушки их, как правило, отмирают, у простых — в большей степени. К десятилетнему возрасту в 4-5 их верхних узлах появляются силлептически укороченные побеги, которые на следующий год дают терминальное щитковидное соцветие, под которым также силлептически отрастают 1-3 пары дициклических генеративных побегов ветвления следующего порядка, и т. д. Такой порядок ветвления характерен для наиболее сильных верхних побегов, возникающих под самым основанием соцветия из пазух ближайшей к нему пары листьев. Чем пазушный

побег расположен ниже, тем он слабее и недолговечнее. Самые нижние отмирают на второй - третий год, не переходя к цветению. Нарастание системы, следовательно, продолжают главным образом верхние пары побегов. Размеры их многолетних частей вначале возрастают, а затем постепенно падают (табл. 3). Верхняя часть образованной таким образом системы побегов (ветвь) постепенно наклоняется. Первичная ось и основание первых двух ее разветвлений, ставших главными скелетными осями, заносится илом. Начиная с образования генеративных побегов ветвления седьмого — десятого порядков, все больше появляется ослабленных и недолговечных вегетативных побегов, начинают отмирать не только мелкие, но и более крупные ветви. Основания главных скелетных осей полегает на 30—40 см, и на них появляются первые турионы из почек, пожившихся не менее 10 лет.

Средняя длина побегов с системы первичной оси *Thelycrania alba*

Возраст, годы	Порядок ветвления	Длина верхних боковых побегов, см	Длина нижних боковых побегов, см	Возраст, годы	Порядок ветвления	Длина верхних боковых побегов, см	Длина нижних боковых побегов, см
2-3	1-3	3-5	5-6	7-10	6-8	16,1	1,5 1,5
4-5		7,7	10,5	10-15	8-10	12,4	2,4
6-7		33,5		15-20			
							2,7 3,1

периоды: а) усиленного роста (побеги длинные, вегетативные), б) усиленного ветвления (побеги короткие, генеративные), в) деградации (побеги мелкие, вегетативные). Нарастание побега формирования может длиться до 4 лет, в течение которых он достигает более 1 м, заканчиваясь терминальным соцветием, ветвь акротонно, моно- или симподиально. Во втором случае побеги продолжения до 0,5 м, ди- трициклические. Нижние боковые побеги более мелкие, вегетативные и недолговечные, они, не ветвясь, могут нарастать до 10 лет.

Развитие СПФ идет за счет верхних боковых побегов (табл. 3), силлептически отрастающих под соцветием предыдущего. Первый их прирост короткий, второй, генеративный — длинный. Иногда побеги ветвления моноциклические и не имеют укороченного прироста. В дальнейшем ростовые функции этих побегов ослабевают, они становятся всё короче. Таким образом, в течение 4-6 лет образуется 5-7 порядков побегов. Затем ослабевают и их генеративные функции, соответственно увеличивается длительность их нарастания — до 10 лет, основной цикл сильно растягивается — до 40-50 лет. В конце его вершина СПФ, достигшая 2 м, дуговидно изгибается. Начинают просыпаться спящие почки и производить побеги дополнения, 1-3 см, нарастающие обычно до 10 лет. Еще в середине основного цикла основание турниона полегаёт и на нем образуются несколько СПФ второго порядка, затем третьего и т. д. Таким образом, ССО у этого кустарника оказываются с самого начала простратными, лежащими, поэтому-то не образуются и ярусов в кроне.

Кроме того, могут укореняться не только полегающие многолетние турнионы, но и верхушки наклонившихся СПФ. Поблизости от придаточных корней при этом вскоре появляются турнионы, дающие начало новым СПФ и парциальным кустам. К усиленному ортотропному росту, превращаясь тем самым в турнионы, могут перейти и сами укоренившиеся побеги ветвления. Дальнейший онтогенез идет за счет образования все новых парциальных СПФ и кустов. Таким образом, к выделенной выше фазе — развитие СПП — прибавляются следующие: образование первичного куста, СПФ которого, особенно первая, проходят примерно те же фазы, что и СПП, и образование парциальных кустов и клона. Вследствие того, что последующие системы развиваются тогда, когда предыдущие еще находятся в состоянии расцвета, а ветви всех систем сильно переплетаются между собой, фазы их деградации и усиленного роста накладываются друг на друга и тем самым взаимно «гасятся».

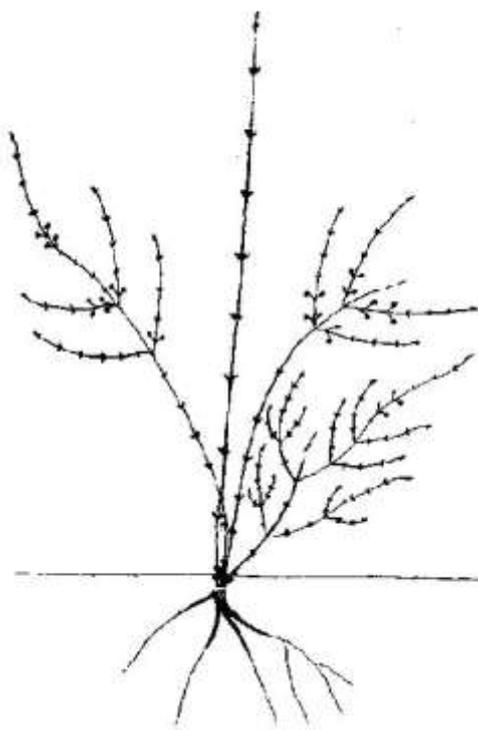


Рис. 42. Жимолость камчатская. Фаза усиленного роста

**Жимолость камчатская — *Lonicera kamschatica* (Sevast.) Pojark.** Начальные фазы изучались в культуре, ГБС (Москва), последующие — в Камчатской обл., долина р. Камчатки, каменоберезники. 1969. Раскидистый кустарник с ярусным строением кроны. Первичная ось проростка нарастает до 3 лет, достигая 20 см и образуя короткие боковые веточки. Основание ее, как правило, коленчато изгибается. Уже со второго года на этой полегающей части возможно появление первого побега кушения, вырастающего за один период роста до 20 см, т. е. до размеров СПП. Далее, в течение примерно 10 лет, отрастают новые турнионы, все более крупные, с побегами ветвления 2 порядков, часто уже с пятого года несущими двучветники. Всего к десятилетнему возрасту отрастает 3-4 порядка СПФ до 30-40 см, последние из них — с горизонтально простертыми верхушками. Основной цикл их проходит за 2-3 года, после чего они, начиная сверху, отмирают. СПП отмирает на четвертый - пятый год почти до основания, кроме маленького пенька, служащего узлом кушения (рис. 42). Примерно с десятого года новые турнионы начинают появляться не только в узле кушения, но и в кроне, в местах перегиба побегов формирования, достигающих 1 м. СПФ в это время состоит из 3 порядков побегов ветвления от 10-15 до 2-3 см. Таким образом начинают формироваться главные составные скелетные оси. Однако последующие турнионы некоторое время продолжают перерастать предыдущие, увеличивается и число ярусов СПФ. Величина побегов, число их в СПФ и ССО достигает предельных величин примерно к двадцатилетнему возрасту. Но еще некоторое время образование новых побегов и их систем явно преобладает над отмиранием, что ведет к увеличению живой биомассы куста. Лишь в 25-30 лет наступает более или менее полное равновесие между нарастающей и отмирающей массой побегов. Основной цикл в это время наиболее типичен. Турнионы состоят из 2-3, редко — более приростов, первый из которых, наибольший, около 1 м, а последующие — такой же величины, как и побеги ветвления соответствующего порядка: 40-50, 15-20, 10-15 см. Ветвление происходит в горизонтальной плоскости, отчего и зависит ярусное строение кроны.

Постепенно, однако, несмотря на регулярное появление побегов дополнения, число отмирающих побегов начинает превышать число нарастающих. ССО, расположенные в центре куста, полностью отмирают. Краевые ССО дугообразно наклоняются, касаясь почвы верхушечными ветками, которые укореняются. Близ мест укоренения отрастают новые турнионы, что ведет к образованию парциальных кустов, а затем в возрасте около 50 лет клоны в условиях, связанных с затенением, в камчатских ельниках возникающие у ювенильных растений побеги кушения (5-6 см) на второй - третий год полегают на почву, имея всего 1 порядок ветвей. Первое время укоренения полегающих турнионов не происходит. СПФ отмирают почти до основания. Однако последующие побеги кушения превышают предыдущие. С увеличением размеров СПФ увеличиваются и остающиеся живыми части турнионов, на которых отрастают придаточные корни и новые турнионы уже на некотором расстоянии от первичной корневой системы. Эта стадия развития стланиковой формы соответствует периоду образования ССО ортотропных форм (рис. 43). Отмирание первичной корневой системы приводит к образованию клона (рис. 44).



Рис. 43. Жимолость камчатская, полупростратная форма



Рис. 44. Жимолость камчатская, простратная форма



*Lonicera kamschatica*

Размеры побегов, число порядков их в СПФ и ССО, длительность основного цикла всецело зависят от условий существования. В более благоприятных, светлых местах они больше, в менее благоприятных — меньше, т. е. меньше размеры ортотропных частей, длительность основного цикла, быстрее происходит полегание СПФ, ветвь в целом имеет более «сланниковый» вид. Но длительность роста побегов может увеличиться. Отдельные побеги формирования и ветвления у полегших СПФ имеют восходящее направление роста, и, как и у бересклетов, нарастая и полегая верхушкой, могут очень долго пребывать в таком «ползучем» состоянии, образуя СПВ. Фазы онтогенеза ортотропной формы: 1) развитие СПП, 2) появление турнионов и все более усиливающийся рост СПФ, 3) стабилизация — равновесие между ростом и отмиранием, 4) деградация первичного куста, 5) ветвукоренение, образование клона. У прорастающей формы все фазы протекают очень быстро, четвертая — вовсе не выражена, но зато последняя очень растянута.

**Курильский чай** — *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. По данным Шафрановой (1964, 1970) и собственным наблюдениям на юге Магаданской области, в сухих лиственничниках (1971-1974). Кустарник, из нескольких разновозрастных осей, до 1 м. Приросты первичной оси 0,5-1 см, на третий-четвертый год — до 2 см, с листьями, ясно сближенными у верхушки. Ветвления не происходит. На третий - шестой годы основание первичной оси на протяжении до 2 см полегает, и на нем трогаются в рост спящие почки в основании первичной оси, образуя побеги кущения (формирования) первого порядка с более интенсивными приростами. Первичная ось нарастает примерно до 15 лет, после чего производит несколько ветвей, на 20-25-й годы СПП полностью отмирает. Турнионы

проходят тот же цикл, что и первичная ось, однако приросты их длиннее. Образуются турнионы все более высокого порядка, все более крупные и долговечные. К 30-40 годам, когда появляются первые цветки, они достигают полной величины (около 1 м высотой). Основания их с придаточными корнями, более долговечны, чем СПФ, и из них формируются подземная многолетняя деревянистая часть куста — ксилоподий с более сильным стержневым корнем. От нее отходят многочисленные разновозрастные скелетные оси, проходящие свой цикл развития за 20-25 лет. Сильно разросшиеся кусты со временем партикулируют. Стержневой корень у них отмирает, и куст распадается на несколько частей по числу наиболее мощных придаточных корней. Отдельные его части благодаря более интенсивному развитию побегов с несколько восходящими основаниями выступают вперед.

В Забайкалье у кустов, достигших двадцатилетнего возраста и состоящих из нескольких скелетных осей, начинают развиваться подземные корневищеобразные стебли, вначале короткие, 3-5 см, затем все более длинные и более длительно нарастающие под землей. Выходя на поверхность, они производят длинный ортотропный прирост, становясь турнионами. От их основания отрастают 1-2 порядка дочерних побегов формирования, образуя парциальный куст. Побеговая система первичного и парциальных кустов живет около 30 лет, их корневые системы намного дольше. Однако и конце концов они также отмирают, в результате чего куртина, образованная парциальными кустами, превращается в клон.

На юге Магаданской области цикл развития СПФ происходит следующим образом. Первый прирост турниона, 15-20 см, часто заканчивается терминальным цветком. В паузах его несколько сближенных верхних листьев, ближайших к терминальному цветку, силепитически развиваются укороченные побеги, которые также могут заканчиваться цветками и в этом случае эфемерны. Второй прирост, если он бывает, 10-15 см, имеет такой же вид, что и первый. В его отсутствие на следующий год укороченные побеги ветвления дают длинные, до 15 см, приросты того же строения. Третий порядок ветвей отрастает от ветвей второго порядка почти по всей их длине, а четвертый — часто от самого основания ветвей третьего порядка, так что создается впечатление расположения в одной паузе листа пучка из 2-3 веточек. Начиная с четвертого - пятого порядков, все больше появляются укороченных побегов, не переходящих к нормальному росту, или систем побегов, дающих попеременно то удлиненные, то укороченные приросты или побеги продолжения. Очень часто турнион под тяжестью ветвей СПФ полегает в основании и на нем развивается следующий порядок турнионов, проходящих тот же цикл. Чем суровее условия, тем полегание побегов выражено резче, тем меньше длина приростов и больше количество укороченных побегов, в результате чего возникают настоящие стержнекорневые стланики. Придаточные корни появляются только в основании крупных ветвей. Факты партикуляции или тем более отрастания корневищ установить не удалось. Фазы онтогенеза: 1) первичной оси и СПП; 2) первичного куста: а) усиленного роста последовательных СПФ, б) стабилизации, в) деградации; 3) факультативная — системы парциальных кустов и клона.

**Куропаточья трава** — *Dryas grandis* Juz. Якутская АССР, Момский р-н, окр. оз. Дарпир. На приречных галечниках. 1974. Стелющийся вечнозеленый кустарничек, с крупными белыми цветками и ветвями, одетыми плотным покровом из оснований отмерших листьев. Проростки розеточного типа. Последующие приросты первичной оси 0,5-1 см, также розеточные. С третьего - четвертого года появляются боковые побеги, вскоре ложащиеся на почву и дающие более длинные приросты, 1,5-2,5 см, с листьями, ясно сосредоточенными в плотную розетку у верхушки. Первичная ось нарастает 5-10 лет, достигая 8-12 см, завершаясь иногда терминальным цветком, образуя ежегодно 2-3 боковых побега, верхние из которых отмирают вместе с ее верхушкой. Нижние боковые ветви с полегающим основанием имеют восходящее направление роста. Ортотропная их часть до 5 см, состоит из 3-5 розеточных приростов. В то время как боковые побеги первого порядка переходят к ортотропному росту, они дают пазушные боковые побеги второго порядка с длиной, 5-10 см, нерозеточной частью и ортотропной розеткой. Последующие их 2-3 прироста производят менее длинные плагитропные и короткие ортотропные боковые побеги. Подобный тип ветвления, кроме диала, очень характерен для некоторых вересковых: *Rhododendron schlippenbachii* Maxim., *Menziesia pentandra* Maxim., *Pieris japonica* (Thunb.) D. Don. На пятый - десятый год роста боковые ветви начинают укореняться в основании. Однако система стержневого корня сохраняется еще долго, в течение не менее 10-15 лет после отмирания главной оси, после чего начинается фаза клона — автономное существование отдельных ветвей. Каждый из боковых побегов первого порядка через 2-5 лет нарастания, как и первичная ось, завершается крупным

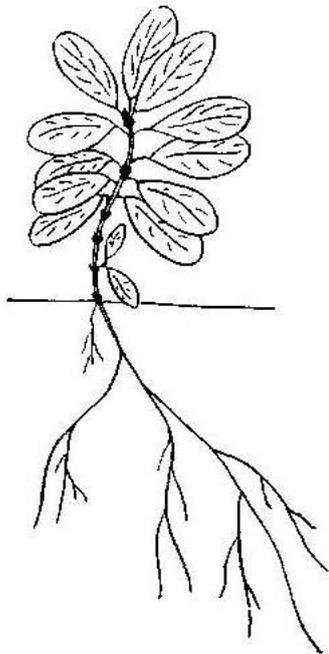


Рис. 45. *Рододендрон золотистый*

терминальным цветком на длинной цветоножке. Уже к концу цветения из пауз верхних листьев верхушечной розетки начинают отрастать 2-3 замещающих побега, один из которых может лидировать. В более благоприятных условиях побеги дициклические, в менее — полициклические. Остатки листьев держатся на них 3-5 лет. Через столько же времени на них могут образоваться придаточные корни, живущие, повидному, не менее 10-15 лет, после чего прирост, на котором они сидят, отмирает и постепенно отгнивает. Приросты у взрослых растений в зависимости от условий 2-5 см. Постоянное лидирование одного из замещающих побегов может привести к формированию главных скелетных осей, боковые ветви которых недолговечны. На многолетних их частях в случае поврежденной могут возникать побеги дополнения. Таким образом, в течение всего онтогенеза диала представлена, собственно, системой первичного побега (в чем она сходна с трагакантами). Его основные фазы следующие: 1) стержневая, 2) клоновая. Первую можно подразделить на подфазы: а) существования первичной прямостоячей оси розеточного типа, хотя и с базитонным усилением лежащих на почве ветвей; б) стланика с восходящими ветвями и придаточными корнями на них.

**Рододендрон золотистый** — *Rhododendron aureum* Georgi. Окр. Магадана. Лиственничник с кедровым стлаником, багульником и другими вечнозелеными кустарниками. 1971-1975. Вечнозеленый стланик с приподнимающимися до 0,5 м ветвями. Проросток до 1,5 см с 3-4 листьями 2x4 мм (рис. 45). Нарастание первичной оси длится 5-6, иногда до 10 лет, приросты около 0,5 см со сближенными у верхушки листьями. Боковые побеги образуются начиная с третьего-четвертого года. С пяти - семи лет приросты первичной оси начинают заметно снижаться, а боковых — увеличиваться. Основание проростка изгибается, 2-3 первых прироста первичной оси оказываются лежащими на почве. От этой части в случае малой интенсивности ветвления могут отрастать побеги из спящих почек, первые приросты которых 2-4 мм, а последующие — до 15 мм. Таким образом, они представляют собой своеобразные турнионы, перерастающие вскоре первичную ось. К 10 годам нарастание ее заканчивается, однако около верхушки развиваются 1-2 замещающих побега, продолжающие нарастание системы первичной оси. Один из них лидирует и вместе с первичной осью формирует лозный побег. Турнионы, выполняющие в данном случае функцию кущения, нарастают до 10-15 лет, изредка монопоидально ветвятся. Вскоре они полегают основанием, так что ортотропными остаются лишь шестилетний проросток, который может привести к формированию главных скелетных осей, боковые ветви которых недолговечны. На многолетних их частях в случае повреждений могут возникать побеги дополнения.

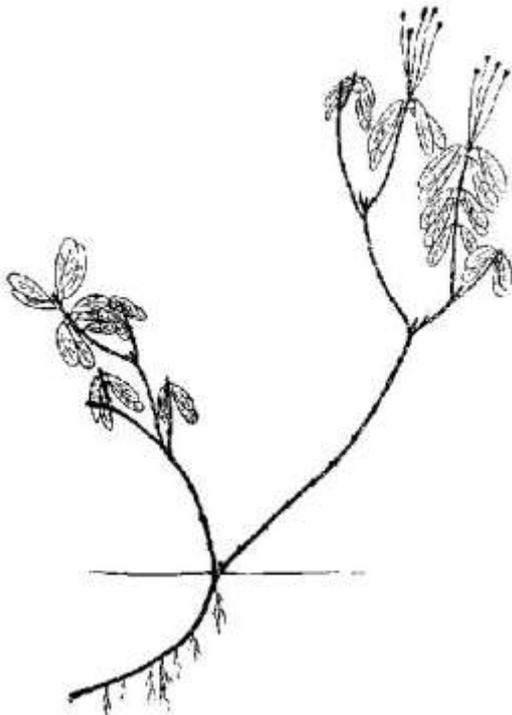


Рис. 46. *Рододендрон золотистый*. Восходящая форма роста

Развитие побегов дополнения стимулируется в неблагоприятных условиях, на щебнистых склонах в высокогорьях. Приросты здесь максимум до 1 см, надземные части СПВ составлены 1-3 порядками побегов, цикл СПВ — 10-15 лет. Активно возникающие побеги дополнения недолговечны и быстро сменяют друг друга. Лишь в случае отмирания верхушки главной ветви, что бывает нередко, они выполняют замещающую функцию. Таким образом, в онтогенезе рододендрона золотистого можно выделить следующие основные фазы: 1) образование первичной оси и СПВ; 2) кущение и первичный куст, состоящий из одной - нескольких СПВ; 3) превращение путем отмирания первичной корневой системы и формирования придаточных корней СПВ в несколько автономных СПВ. В экстремальных условиях существования добавляется фаза активного развития побегов дополнения и СПД.

На пятом - шестом году от начала роста от основания побегов кущения первого порядка и от лежащей части первичной оси отрастает второй порядок или генерация турнионов, также летающих основаниями. Нарастают они более длительно (хотя более слабые отмирают на третий — пятый год). После цветения образуются замещающие побеги, продолжающие рост ветви, в основании которой появляются придаточные корни. К 20-25 годам укорененная плагитропная часть побега кущения становится многолетней скелетной осью. Нарастание некоторых побегов длится до 20 лет. Приросты их 0,5-0,7 см, листья — 3,5x1,5 см. Иногда появляются побеги ветвления 0,3-0,5 см, живущие всего 2-4 года. В местах укоренения из почек, покоившихся 5-7 лет, иногда появляются саблевидно приподнимающиеся, затем полегающие основанием и укореняющиеся побеги кущения третьего порядка. В основном нарастание идет за счет побегов продолжения, которые нарастают 5-8 лет, вновь замещаясь побегами следующего порядка. К 30-35 годам связь с первичной корневой системой не утрачивается, но ослабевает. Куст имеет чашевидную форму, с оголенной серединой, до 10 см в высоту. Побегов кущения больше не образуется. Одновременно с разрастанием и укоренением приросты увеличиваются. Соцветия и листья достигают максимальных размеров 6x3 см. Число цветков в зонтиках повышается до 3-4. Под соцветием отрастают 2-4 замещающих побега. Ближайшие к верхушке побеги развиты сильнее, 3-4-циклические приросты их до 3 см, ослабленные побеги спустя 2-3 года отмирают, но затененные побеги могут медленно, по 5-7 мм в год, нарастать в течение 10-15 лет (рис. 46). Появляющиеся на многолетних частях ветвей побеги дополнения укороченные, недолговечные.

Разрастаясь в стороны, куртина, образуемая разными ветвями, увеличивается в диаметре, и ее живые краевые олиственные части постепенно отодвигаются от первичной корневой системы. К 50-60 годам, когда длина ветвей достигает 20-25 см, связь с ней, вследствие отмирания первых приростов побегов кущения, прерывается и растение распадается в зависимости от числа укорененных ветвей на 3-5 парциальных кустов. Вскоре после этого давно полегшие побеги кущения отмирают полностью и побеговая система всей куртины тем самым из СПФ превращается в СПВ. Ко времени отрастания восьмого — десятого порядков побегов ветвления размеры ветвей достигают максимума. Устанавливаются постоянные в данных условиях существования размеры живой плагитропной и ортогрозной частей СПВ. В лучших условиях эта последняя выше, долговечнее и разветвленнее, достигая в каменоберезниках 30-50 см. Состоит она из 2-5 порядков побегов и имеет возраст от 10 до 20 лет (время от образования прироста на вершине ветви до его полегания и укоренения — цикл СПВ). Плагитропная, стелющаяся живая часть не менее 1 м, погружена в почву и опад и по всей длине укоренена. Отрастающие от старых, десяти - двадцатилетних приростов побеги дополнения обычно недолговечны, но некоторые из них все же набирают силу, укореняются и создают свои системы — вначале СПД, а затем, по отмирании родоначального побега дополнения, превращающиеся в СПВ.

#### Симподиальная группа>

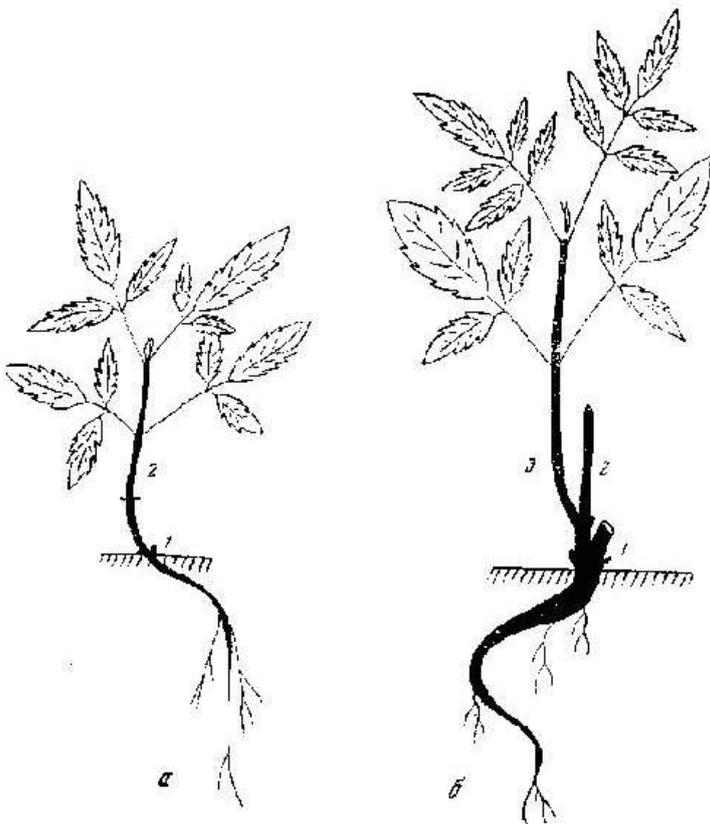


Рис. 47. *Бузина кистистая (красная)*

а — фаза нарастания первичной оси; б — фаза кущения; 1 — первый год развития; 2 — второй; 3 — третий год развития

В первое время по достижении максимального размера куста ростовые процессы еще преобладают, образуется все больше СПФ. В середине основного цикла, на третий - четвертый год все более активно образуются побеги дополнения, отрастающие пучком в основании побегов ветвления первого - второго порядков. Первый период основного цикла — «рост» — длится 2 года, так как

**Бузина красная — *Sambucus racemosa* L.** Подмосковье. В старых парках. 1971-1973. Высокий малостовбный, часто деревцеидный кустарник, до 3 м, с кроной из 3-5 ярусов. Проростки 2-2,5 см, с 2 парами тройчатых и пятерных листьев. Нарастание первичной оси длится 2, реже 3 года с приростами 2-5 см и 1 нижним узлом. На следующий год по окончании роста первичный побег отмирает, за исключением 1-2 нижних узлов, откуда отрастает побег кущения (турнион) в 10-15 см, также с 2 парами сложных листьев. По окончании вегетации он отмирает, за исключением базальной части в 1-1,5 см с 1 нижним узлом. Затем ежегодно появляются все более крупные побеги кущения со все большей остающейся живой частью. К пятому - седьмому году очередной турнион достигает 20-30 см, имея 5-7 пар листьев. В конце вегетации у него отмирает только верхняя половина. На следующий год от живой его части отходят 1-2 пары побегов ветвления, 10-20 см, с 2-3 парами листьев, появляется, следовательно, первая СПФ, основной цикл которой длится всего 2 года (рис. 47). Побеги формирования пятого — восьмого порядков появляются уже в числе 2, до 60 см, к концу вегетации отмирает только верхняя их часть (10-15 см). В СПФ развивается 2 порядка побегов ветвления, основной цикл длится 3 года. Новые турнионы отрастают не только от основания, но и от средних частей предыдущих, формируя ССО. К десяти - пятнадцатилетнему возрасту растение достигает почти предельной величины в 2-2,5 м и состоит из 20-30 СПФ разного возраста. Турнионы, идущие от нижней части куста, до 1,5 м, с изогнутой горизонтально верхушкой. Основной цикл длится до 5 лет. Побеги ветвления первого порядка, сидящие близ живой верхушки турниона, закрытые, с ажурным головчатым соцветием, 20-30 см, с 3-4 парами листьев. Ниже них на турнионе находятся вегетативные побеги ветвления, 40-60 см, с 4-6 парами листьев. Иногда от одного узла отрастает пучок побегов из главной и дополнительных пазушных почек. К концу вегетации слабые генеративные побеги и верхушки сильных генеративных и вегетативных побегов отмирают. На живой их части, а также в основании генеративных побегов на турнионе отрастает следующая генерация вегетативных и генеративных побегов ветвления, но уже меньших размеров. Всего бывает 3-4 порядка ветвей, последний из которых состоит из мелких вегетативных побегов. После этого верхушка СПФ со всеми побегами ветвления отмирает, а нижняя часть турниона входит в состав ССО благодаря развитию на ней дочернего побега формирования. В основании куста в этот период турнионы, как правило, не образуются. Дочерние СПФ выносятся всё выше, а в нижней части скелетные оси (их обычно 2-4) постепенно оголяются.

побеги ветвления первого порядка также выполняют ростовые функции. Период «отмирание» длится последние пятый и шестой годы. К 25-30 годам число новообразующихся СПФ сокращается. Они начинают появляться на скелетных осях из почек, покоящихся не менее 10 лет, но большая часть их недолговечна и многие эфемерны. Размеры их сокращаются до 60 см, побеги ветвления и дополнения большей частью вегетативные. Вследствие сокращения основного цикла максимум до 3-4 лет крона редет. Отмирают не только СПФ, но и скелетные оси и крупные сучья. В конце онтогенеза, как правило, живым остается один ствол. В основании его ежегодно появляются хлыстовидные эфемерные побеги до 1 м. Онтогенез заканчивается полным отмиранием ССО. Его фазы: 1) рост первичной оси (первые 1-3 года), 2) кущение и усиленный рост (до 7-10 лет), 3) возникновение ярусности кроны (ССО) и достижение максимальной высоты (от 7-10 до 20 лет), 4) «стабилизация» — равновесие роста и отмирания (20-30 лет), 5) преобладание отмирания, возникновение деревцевидной формы и конец онтогенеза (до 50 лет).

**Леспедеза двуцветная** — *Lespedeza bicolor Turz.* Приморский край, окр. Владивостока. Светлые дубняки и их опушки. 1975. Малостебельный аэроксилный кустарник, с длинными полуплакучими ветвями, до 2,5 м. Прорастание надземное. Размеры стебля в первую вегетацию сильно зависят от условий. В хороших — он достигает 7-10, иногда до 20 см. По мере роста разветвляются все новые листья, верхушечные — осенью, уже тогда, когда нижние опадают. В конце вегетации побег четко разграничен на тонкую зеленую верхнюю часть без почек или с очень маленькими пазушными почками и нижнюю, одетую перидермой, с крупными часто сериальными почками. Граница между ними очень резкая. В хороших условиях существования соотношение этих частей примерно 3 : 1, в плохих — больше. Травянистая часть не перезимовывает. Весной из самой верхней живой почки отрастает дочерний побег с увеличенной многолетней частью. Иногда образуется 2 дочерних побега, тогда один из них, обычно верхний, более мелкий — эфемерный. На третий год многолетняя часть эфемероидного побега достигает более половины — около 10 см. Так развивается типичная деревцевидная форма аэроксилного куста. В неблагоприятных условиях, особенно на сильно вытаптываемых или каменистых жарких местах, многолетние части побегов нарастают очень медленно. Происходит типичное кущение с возрастанием порядка и размера турбионов на пятый—седьмой год до 50 см, после чего медленно, но неуклонно многолетняя часть побегов все же начинает увеличиваться. В обоих случаях корневая система остается стержневой, придаточных корней не образуется, но в последнем случае с самого начала формируется более или менее типичный куст из 2-3 скелетных осей — стволков. Встречаются, разумеется, и различные переходные формы между типично «кустовидной» и «деревцевидной».

На четвертый - пятый год деревцевидная форма начинает ветвиться, так как на побеге предыдущего порядка отрастают 2, редко 3 эфемероидных побега, 25 см. Примерно тогда же в верхней их части силептически появляются небольшие веточки с цветками. Соцветие занимает верхнюю часть побега (3-5 см). Ниже него располагаются вегетативные ветки, также возникшие силептически. Все они помещаются на однолетней части побега. Эфемерные побеги отрастают и из спящих почек на многолетней уже части куста, на его стволке в основании ветвей. В дальнейшем идет рост как самих побегов, так и генеративной их части. Многолетняя часть более половины побега не занимает.

В 10-15 лет леспедеза представляет собой разветвленный кустик с коротким, 10-25 см, стволком, составленным нижними частями первых 5-7 порядков побегов, отмершие остатки которых у молодых кустов выглядят как короткие «пеньки». Нарастание ветвей идет по следующему типу: из верхних почек на побеге предыдущего порядка отрастают 2-3, редко до 5 длинных эфемероидных побегов, до 50-100 см, с поникающей или даже плакучей верхушкой из многочисленных силептических ветвей соцветия до третьего порядка, заканчивающихся длинными кистями. Нижние ветви могут быть вегетативными и располагаться пучками. Все они находятся на однолетней, эфемерной части побега. На многолетней части силептических побегов не отрастает, лишь в его основании иногда появляется несколько эфемерных и вегетативных. На следующий год из верхних живых 3-5 почек многолетней части (20-30 см) вновь отрастают описанные выше эфемероидные побеги.

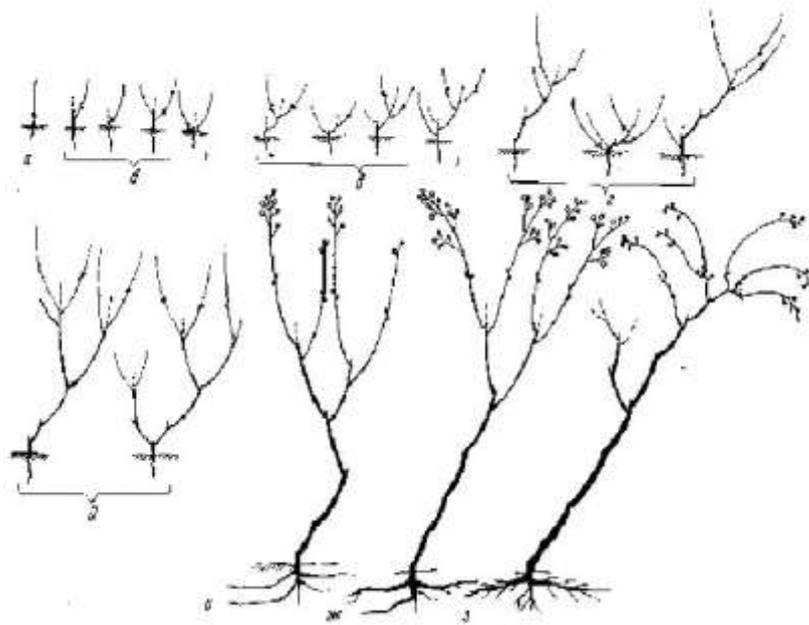


Рис. 48. Леспедеза а — з — фазы морфогенеза

Фазы онтогенеза: 1) первичной оси (первый год), 2) усиленного роста многолетней части ростовых побегов, включая кущение (до 5 лет); 3) стабильности многолетней части побегов и роста многолетней части куста (ССО) (до 10-15 лет); 4) стабильности многолетней части куста и уменьшения многолетней части побегов вплоть до полного отмирания ССО; 5) развития ССО второго порядка (факультативная).

Разделение функций (ростовой и скелетной, с одной стороны, и ассимиляции и плодоношения, с другой) здесь связано с приуроченностью не столько к разным типам побегов, сколько к разным частям одного турбиона, верхняя эфемерная часть которого представляет собой не что иное, как силептически развившуюся СПФ или «систему годичного побега» (Гатцук, 1967).

Из 2-5 дочерних СПФ 1-2 оказываются более сильными и долговечными, другие, менее сильные, дав еще 1-2 разветвления, отмирают. Таким образом, куст в возрасте около 10 лет имеет около 10-15 концевых разветвлений. В дальнейшем размеры побегов продолжают увеличиваться, особенно размеры соцветий, которые становятся все более плакучими. Однако куст, достигнув 2-2,5 м (редко - более), растет далее уже крайне медленно, так как размеры многолетней части турбионов начинают быстро падать. В конце концов они отмирают почти до основания, так что последующие порядки ветвей располагаются на предыдущих как бы пучками. Всего в кроне развивается до 30-40 таких почти эфемерных побегов. Генеративная часть и общие их размеры сокращаются. Из многочисленных спящих почек начинают отрастать вегетативные побеги дополнения, до 20 см, полностью эфемерные. В конце концов куст обычно полностью засыхает. Но в некоторых случаях от основания стволков начинают отрастать новые турбионы, в числе 1-3, почти до 1 м, начинающие развитие новой ССО. Однако цикл ее более короток, чем первой, не превышает 10 лет, что связано, очевидно, с отсутствием придаточных корневых систем (рис. 48).

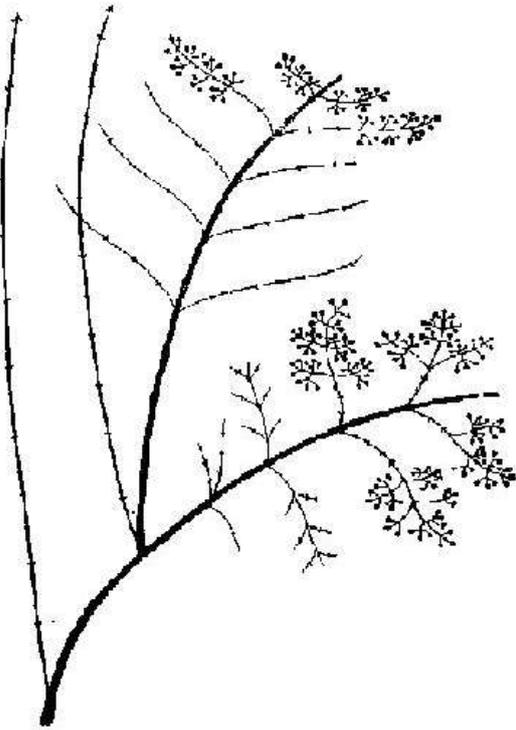


Рис. 49. Дейция. СПФ на третий год развития

вегетативные. Цветение и плодоношение ослабевают. Все более увеличивается количество недолговечных турнионов и СПФ, в середине куста все в большем количестве концентрируются отмершие и отмирающие ССО. К 30 годам куст отмирает полностью. Фазы онтогенеза: 1) нарастание первичной оси; 2) усиленный рост вновь образуемых турнионов и СПФ; 3) появление ССО и ярусности; 4) стабилизация; 5) отмирание куста.



Рис. 50. Рябинолистник. Видно корневище, отходящее от основания скелетной оси

**Черника** — *Vaccinium myrtillus* L. По данным И. Г. Серебрякова (1962) и собственным наблюдениям в Подмоскowie и Ленинградской обл. (1970—1975). Листопадный кустарничек, до 30 см, с вечнозелеными ветвями. Прорастание надземное, проросток до 1 см, нарастание первичной оси идет по симподиальному типу в течение 2-5 лет с приростами (побегами) до 2 см. На третий год в основании ее отрастают несколько восходящих побегов из спящих почек (кущения), 1,5-2 см, которые служат основой для формирования ложных побегов, нарастающих 3-4 года. В их основании, в свою очередь, появляются побеги из спящих почек с еще более ярко выраженной восходящей частью или плагитотропной, до 5 см, покрытой иногда придаточными корнями, с той же интенсивностью приростов, нарастающих 2-3 года. В результате на пятый — восьмой год образуется небольшая стержнекорневой кустик высотой около 10 см, с уже отмершей первичной осью. На восьмой — десятый год от его основания отрастает несколько корневищ 10-15 см, а затем и более, до 50 см, с придаточными корнями. Выйдя на поверхность, концы этих корневищ дают осливевшие приросты, достигающие за один период роста 5-8 см. Близ их верхушек отрастают уже не 1, а 2-3 побега замещения, формирующихся как главную ось, так и боковые ветви. Главная ось симподиально нарастает не более 4-5 лет, достигая общей высоты до 30 см, с постепенным падением ежегодных замещающих побегов. Ветвление ее акросимподиальное, идет до пятого - шестого порядков с постепенным падением размеров ветвей. Весной из верхних 2-3 почек побега предыдущего (второго - третьего) порядка начинается рост новых побегов, около 5 см, с 5-7 листьями. В пазухах 3-5 нижних листьев находятся цветки; 2-3 верхних — крупные пазушные почки, из которых отрастают побеги следующего порядка. На четвертый - пятый год, когда верхушка главной оси ложного турниона отмирает (но идет еще ветвление СПФ), от ее основания или на высоте 5-7 см от поверхности почвы отрастает дочерний турнион несколько более мощный, чем материнский,

**Дейция** — *Deutzia scabra* Thunb. Батумский ботанический сад. Самосев среди посадок декоративных экзотов. 1973-1975. Плотный раскидистый кустарник из множества разновозрастных скелетных осей, до 3, реже 4 м. Проросток до 3 см, с 3-4 листьями 1,0x0,6 см. Первичная ось нарастает 2-3 года, достигая 6-8 см. Уже на второй год в ее основании отрастает первый побег кущения, 5-7, иногда до 15 см, с 3-5 листьями. Обычно он простой, изредка дает второй прирост, 2-3 см. Основание первичной оси в это время утолщается, и одна из почек на нем производит следующий побег кущения, до 20 см, с 5-7 листьями 3,2x1,5 см. На четвертый год отрастают побеги кущения второго - третьего порядков, до 40 см, с приростами 3-5 см и боковыми косо вверх направленными веточками, 2-10 см. К пятому - шестому годам первичная ось и побеги кущения первого порядка отмирают, развиваются СПФ третьего порядка, до 80, иногда 100 см, примерно с 20 листьями, достигшими предельных размеров 12x4 см. Основной цикл их длится 3 года. Ежегодно размеры побегов и СПФ в целом увеличиваются в зоне кущения появляется по 2-3 новых турниона, куст разрастается не только в высоту, но и в ширину. С седьмого года побеги формирования отрастают не только от основания куста, но и от нижних частей турнионов предыдущего порядка, которые таким образом становятся ССО. Побеги формирования в первый год вырастают от 1 до 2 м, часто дают второй прирост 3-7 см, представляющий собой обычно разветвленное метельчатое соцветие. Верхушка его горизонтально изгибается, ближе к ней появляются преимущественно генеративные ветви с метельчатыми соцветиями, дальше от него — вегетативные. Первые на следующий год полностью отмирают, вторые обычно заканчиваются терминальным соцветием. На первом их приросте ближе к вершине появляются генеративные, 6-8 см, и далее более длинные вегетативные побеги ветвления второго порядка.

Уже на второй, а также и на третий годы основного цикла от нижней части первого турниона отрастают несколько дочерних, образующих второй ярус СПФ, в то время как первая постепенно отмирает. Благодаря активному появлению турнионов нарастание ярусов в кроне ССО идет очень быстро, но вследствие гибкости турнионов они быстро наклоняются книзу, чему очень способствуют снегопады, поэтому ярусы СПФ, нарастающие сверху, как бы спрессовываются находящиеся под ними (рис. 49). К 10-15 годам кусты вырастают до 4 м, ветви их раскидываются в стороны до 1 м от центра куста. В кусте множество разновозрастных осей, живых и отмирающих ССО, особенно в центре. Многие турнионы эфемерны, другие — производят лишь 1-2 порядка побегов ветвления. К 20-25 годам даже в СПФ, проходящих полный основной цикл (за 3 года), большинство побегов ветвления

**Рябинолистник** — *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. Приморский край, Спутинский (Уссурийский) заповедник. Смешанные леса, в сырых низинах. Проростки находились по краям лесных дорог. 1975. Раскидистый кустарник с крупными белыми соцветиями и перистыми листьями. Прорастание надземное. Первичный побег в первый год достигает 5-10 см, листья несколько сближены у верхушки. Прирост второго года — 2-3 см, третьего, если он есть, 1-2 см. На приросте первого, реже второго года могут образоваться короткие боковые побеги. На второй - третий годы от основания первичного побега, иногда на высоте 2-3 см от поверхности почвы, отрастает первый турнион, 10-15 см, также нарастающий 2-3 года с быстрым падением последующих приростов. На третий - четвертый год появляется второй, еще более крупный турнион того же характера. Примерно с пятого года от основания первичного куста отрастают турнионы, нижняя часть которых, около 5 см, плагитотропная, корневищная. В последующие годы отрастают еще 2-3 более длинных корневища, до 20 см, с придаточными корнями. Побеги формирования (оси парциляции), которыми они заканчиваются, все более крупные, до 0,5 м, производят боковые ветви второго - третьего порядков, заканчивающиеся соцветиями, и дочерние турнионы у своего основания в числе 2-3 или реже — 1-2 от середины. Таким образом возникают парциальные кусты, состоящие из 1-2 ССО и 2-3 СПФ, с основными циклами, проходящими за 2-4 года, циклами ССО, проходящими за 4-6 лет, и циклами парциальных кустов, проходящими за 10 лет. На более поздних фазах онтогенеза формирование парциального куста начинается с роста от основания одного из турнионов длинного, достигающего 1,5-2 м корневища с белым растущим концом в 20-30 см и остальной частью, покрытой перидермой, с редкими, но многочисленными придаточными корнями. В случае повреждения растущего конца возможно ветвление корневища. Выходя на поверхность, оно дает надземный прирост, достигающий 1,5 м и заканчивающийся крупным пышным соцветием. На следующий год верхняя треть или четверть побега отмирает, под отмершей частью отрастают 3-5 ветвей (иногда по две вместе из одного узла), до 1 м, также заканчивающихся крупным соцветием, с нижними его ветвями, развивающимися силлентически из пазух верхних листьев (рис. 50). На третий год основного цикла отрастает вторая генерация побегов ветвления как на самих ветвях первого порядка, так и у их оснований на турнионе. Размеры их еще меньше — около 50 см. Всего развивается до 5 генераций и порядков побегов ветвления, последние из которых 10-20 см, вегетативные и эфемерные. Вся СПФ при этом сильно наклоняется, конечные ее ветви имеют как бы восходящее направление роста. В месте перегиба СПФ на верхней части турниона начинает рост дочерний турнион, формирующий ССО и развивающий свою СПФ, но с более коротким основным циклом (4-5 лет). Всего в ССО бывает до 3 ярусов СПФ, и цикл ее развития длится немногим более 10 лет. Однако за это время турнионы отрастают и от основания материнского побега, продолжая цикл развития парциального куста, длительность которого 15-20 лет. Фазы онтогенеза: 1) первичной оси и СПФ (до 3 лет), 2) первичного куста (до 10 лет), 3) системы парциальных кустов и клона (неопределенно долго). В окрестностях Владивостока в посадках вдоль дорог кусты рябинолистника достигают 3 м, число ярусов в кроне — до 5, размеры турнионов, идущих от оснований куста или корневищ, до 2 м, в СПФ 5-6 порядков побегов ветвления, основные циклы длятся 6-7 лет, циклы ССО — 20-25 лет. Напротив, в окр. Магадана рябинолистник не превышает 1,5 м, побеги формирования - 1 м, число порядков побегов ветвлений в СПФ — 2-3, редко 4, цикл развития ССО менее 10 лет, парциальных кустов — около 15 лет.

производящий дочернюю СПФ. Дочерние СПФ (2-3, редко более) 1, иногда 2 порядков формируют парциальный куст с 1-2 ССО. Основные циклы длятся около 10 лет. Циклы развития ССО, если они формируются, — 15-20 лет, а циклы развития всего парциального куста — до 50 лет. На четвертом — шестом году существования парциального куста (или его первой СПФ) от основания туриона первого порядка отрастают длинные, до 1,5 м, корневища, нарастающие в почве 6-7 лет. Выхода на поверхность, корневище превращается в надземный турион, дающий начало новому парциальному кусту. Этапы онтогенеза: 1) первичная ось (первые 2-3 года), 2) первичный куст (первые 5-10 лет), 3) система парциальных кустов и клон (от 10 лет и неопределенно долго).

Рассмотренные нами онтогенезы 17 видов различных кустарников показывают насколько разнообразны не только их побеговые системы и циклы их развития, но и так называемые большие жизненные циклы в целом. При всем том нельзя не отметить, что в онтогенезе кустарников, насколько бы ни были они непохожи друг на друга, всегда есть и общие элементы. У всех вначале развивается стержнекорневой первичный побег, затем — система первичного побега, у всех в той или иной фазе «просыпаются» спящие почки, у большинства образуются ростовые побеги, составные скелетные оси, у многих в той или иной степени выражена фаза придаточного корнеобразования и клона. При этом каждый из рассмотренных видов характеризуется своим, иногда довольно оригинальным сочетанием разных фаз и более длительным течением какой-либо одной, редко двух, фаз (в этом последнем случае одна из них чаще всего фаза клона). Это и позволяет классифицировать жизненные формы кустарников, поскольку они зависят, конечно, в основном от строения и особенностей наиболее длительной фазы. Ясно, что кустарники с отсутствующей или слабо выраженной фазой кущения будут относиться к аэроксилным, а с хорошо выраженной — к геоксилным.

В каждой из трех выделенных групп по типу СПФ и СПП кустарники очень разнообразны, имеют между собой многочисленные переходы, но вместе с тем нельзя не отметить, что в первой преобладают типы с длительным развитием первичного побега и СПП, а в третьей — с быстро проходящим периодом СПП. Это, по видимому, свидетельствует об ускоренном течении онтогенеза в данной группе, подтверждением чему служит и более активная смена в ней СПФ и более интенсивное отмирание побегов.

\*\*\*

В данной работе приведены сведения о строении и циклах развития более 100 видов кустарников и кустарничков различных как в систематическом, так и в эколого-географическом отношении. При этом мы не можем указать на какие-либо особенности, которые были бы свойственны исключительно какой-либо одной группе, что, очевидно, свидетельствует о весьма общем и широком значении выявленных структур и циклов развития. Всего нами были выделены следующие уровни структур и соответствующие им циклы развития: 1) приросты, 2) побеги, 3) системы побегов первого порядка (СПП, СПФ, СПВ), 4) системы побегов второго порядка (ССО), 5) системы побегов третьего порядка (куст в целом), 6) совокупности этих кустов (клоны). Их можно разделить на две неравные части: в первую войдут уровни 1 и 2, с простыми неразветвленными осями, во вторую — все остальные, с разветвленными.

Ветвление в данном случае выступает как способ полимеризации осевых систем все более высокого ранга, который уже на третьем уровне может приводить к образованию кустовидных форм. Следует оговориться, что ветвление, а следовательно, и образование кустовидных форм, свойственно всем прикрепленным организмам, как низким и высшим растениям, так и животным (губки, кораллы, мшанки и др.) и даже некоторым неживым объектам (дендриты). Следовательно, ветвление можно рассматривать как способ полимеризации всех систем, независимо от их природы. В органическом мире оно до некоторой степени компенсирует неподвижность прикрепленных форм, и именно это служит одним из стимулов его развития и совершенствования.

По внешнему виду описанные кустарники могут очень сильно различаться между собой. Способ и направление роста, степень отмирания и долговечность их побегов у разных видов могут быть очень различными. По этим признакам издавна выделяют группы аэроксилных и геоксилных кустарников, стлаников и лиан, полдуктарников и кустарничков. Но все же основные различия между всеми этими формами роста, как нам кажется, лежат в той степени сложности побеговых систем и циклов их развития, которой они достигают. Так, есть формы роста, представляющие собой, собственно, один первичный побег, или даже прирост (тип пальм, древовидных лобелий и других «колониовидных» растений), или систему первичного побега, например, в случае трагакантов, а также большинство полдуктовидных стержнекорневых растений от древянистых до травянистых. Большинство аэроксилных кустарников представлены системами первичного побега или 1-2 СПФ, геоксилные достигают пятого порядка полимеризации. Совершенно очевидно, что клонообразующие (ветве-укореняющиеся и корневищные ксилоризомные) кустарники нуждаются в выделении в особую группу, достигающую наивысшей, шестой степени полимеризации побеговых систем.

Данная классификация ни в коем случае не может рассматриваться как некое указание на эволюцию жизненных форм растений по пути от древесных к травянистым. Трансформация их в этом направлении связана со своими закономерностями и к полимеризации побеговых систем имеет лишь косвенное отношение. Здесь можно указать лишь на то, что по строению побеговых систем и циклам их развития так называемые вторично-древесные растения, к которым причисляют трагаканты, полины, все солянковые, гвоздичные, крестоцветные, губоцветные и некоторые другие, совершенно невозможно отличить от первично-древесных. Это, по нашему мнению, свидетельствует о единстве природы тех и других и, следовательно, об отсутствии вторичного одревеснения первично-травянистых форм. В дальнейшем было бы чрезвычайно интересно применить принцип степени полимеризации побеговых систем для классификации жизненных форм как древесных, так и травянистых растений с целью выявления между ними как сходства, так и различия по этому признаку.

## Литература

- Алексеев Ю. Е. 1959. Морфология прорастания некоторых видов рода *Cercasus*. — Биологические науки, № 4.
- Алексеев Ю. Е. 1963. Морфолого-биологические особенности образования кустарниковой формы у степной вишни. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 68, вып. 3, 155.
- Алексеев Ю. Е. 1974. Вишня степная. — В сб.: Биологическая флора Московской области, вып. 1, С. 78—87.
- Барыкина Р. П. 1971. Морфолого-анатомические исследования барбариса обыкновенного и барбариса тунберга в связи с вопросом преобразования жизненных форм в семействе барбарисовых. — В сб.: Морфология цветковых. М., «Наука».
- Бульгин Н. Е. 1965. Динамика формирования цветочных зачатков у древесных растений в Ленинграде. Автореф. канд. дис. Л.
- Вихареева М. Г., Денисова Л. В. 1974. Вольче лыко обыкновенное. — В сб.: Биологическая флора Московской обл., вып. 1, 124—130.
- Гаврилюк В. А. 1966. К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова. — В сб.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. М., «Наука».
- Гатцук Л. Е. 1967. Морфогенез копеенника кустарникового *Hedysarum fruticosum* Pall. при постоянном уровне песчаного субстрата. — В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., «Наука», 9-34.
- Гатцук Л. Е. 1970. Элементы структуры жизненных форм геммаксиллярных растений и биоморфологический анализ копеенника кустарникового. Автореф. канд. дис. М.
- Гатцук Л. Е. 1974а. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 79, вып. 1, 100-113.
- Гатцук Л. Е. 1974 б. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 79, вып. 3, 84—100.
- Головкин Б. И. 1973. Переселение травянистых многолетников на полярный север. Л., «Наука».
- Грудицкая И. А. 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. — Бот. журн., № 7.
- Гурский А. В., Каневская И. Б., Остапович Л. Ф. 1953. Основные итоги интродукции растений в Памирском ботаническом саду. — Труды АН ТаджССР, т. 16. Душанбе, Изд-во АН ТаджССР.
- Дерез-Соколова Т. Г. 1966. Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* L. и *S. phlebophylla* And. — Бюл. МОИП, отд. биол., № 2.
- Жу́йкова И. В. 1969. Морфогенез и ветвление побегов. — В сб.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л., «Наука», 212—227.
- Зайцев Г. Н. 1962. Интродукция жимолости в Ленинграде. — Труды Бот. ин-та им. Комарова, серия 6, интродукция растений, вып. 8.
- Закржевский Б. С., Коровин Е. П. 1935. Экологические особенности главнейших растений Бетпак-Дала. — Труды Среднеазиатского гос. университета, серия 8, ботаника, т. 23.
- Колещук В. Г. 1968. О морфологической эволюции от деревьев к травам в ряду стелющихся форм растений. — Бот. журн., т. 53, № 8.
- Колещук В. Г. 1970. Стелющиеся древесные растения (эколого-морфологический анализ). Докт. дис. Львов.
- Крылова И. Л. 1958. Развитие замещающих побегов у сосны и бука. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 63, вып. 3.
- Кудряшов Л. В., Барыкина Р. П. 1970. Морфогенез и старение взрослых растений, относящихся к жизненной форме стланиковых кустарников. — Рефер. докл. на Всесоюз. симпозиуме морфологических основ и онтогенеза высших травянистых растений. Ставрополь.
- Курыноhin И. И., Малиновский В. В., Веняминюв А. Н., Бенюхов И. В. 1947. Плодоводство. М., Сельхозгиз.
- Лучник З. И. 1960. Обрезка кустарников. М., Сельхозгиз, с. 96.
- Любименко В. И. 1900. О спящих почках. — Труды Спб. об-ва естествоиспытателей, т. 30, отд. бот., вып. 3.
- Ляшенко Н. И. 1964. Биология спящих почек. М.—Л., «Наука».
- Мазуренко М. Т. 1973а. Две формы роста жимолости этрусской в Крыму. — Бюл. ГБС, вып. 88.
- Мазуренко М. Т. 1973б. Формы роста жимолости камчатской. — В сб.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 244—250.
- Мазуренко М. Т. 1974. Системы побегов и циклы их развития у кустарников семейства жимолостных. Автореф. канд. дис. М.
- Мазуренко М. Т., Антропова Г. Л. 1973. Основные циклы трех форм багульника болотного с берегов Байкала и из окрестностей Магадана. — В сб.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 225—233.
- Мастинская Р. А. 1971. Морфогенез и некоторые биологические особенности ежевики сизой (*Rubus caesius* L.) на северо-восточной границе ареала. Автореф. канд. дис. М.
- Михайлова Т. Д. 1972. Побегообразование и жизненная форма *Astragalus macropodium* Lipsky. — Биологические науки, № 6.
- Надëжжина Т. П. 1962. Особенности роста и развития некоторых трагакантовых астрагалов Копет-Дага и их фенологический цикл. — Труды ВИН АН СССР, серия 5, вып. 10, 65—118.
- Нечаева Н. Т., Васильевская В. К., Антонова К. Г. 1973. Жизненные формы растений пустыни Кара-Кумы. М., «Наука».
- Нухимовский Е. Л. 1970. Структурная организация и морфогенез некоторых семенных растений. Автореф. канд. дис. М.
- Нухимовский Е. Л. 1973. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение». — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 78, вып. 5, 107—120.
- Петров А. А. 1963. Что считать основным структурным элементом кроны древесных растений. — Докл. Болгарской АН, т. 16, № 5.
- Родман Л. С. 1957. Образование кустарниковой формы у *Rosa spinosissima* L. в условиях кустарниковых степей западных предгорий Алтая. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 62, вып. 1.
- Рогов Р. А. 1960. Морфогенез жизненной формы кустарничка у *Calluna vulgaris* (L.) Hill в условиях Прибалтики. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 65, вып. 2, 91—94.
- Рогов Р. А. 1962. О борельных полдуктарничках. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 67, вып. 6.
- Рогов Р. А. 1969. Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений. М., «Наука».
- Серебряков И. Г. 1949. Структура и ритм в жизни цветковых растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 54, вып. 1.
- Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Советская Наука».
- Серебряков И. Г. 1954. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. — Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина, т. 37, вып. 2.
- Серебряков И. Г. 1955. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюл. МОИП, отд. биол., т. 60, вып. 3, 71—91.
- Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М., «Высшая школа».

- Серебряков И. Г., Доманская Н. П., Родман Л. С. 1954. О морфогенезе жизненной формы кустарника на примере орешника. — Бюл. МОИП, т. 59, вып. 2.
- Серебряков И. Г., Чернышева М. Б. 1955. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных вересковых. — Бюл. МОИП, отд. биол., № 2.
- Смирнова О. В., Торопова Н. А. 1972. Большой жизненный цикл *Galeobdolon luteum* (L.) Huds. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 77, вып. 1, 76—87.
- Соколова Н. П. 1974а. Эволюционные взаимоотношения жизненных форм в роде *Rubus* L. Автореф. докт. дис. М.
- Соколова Н. П. 1974б. Классификация и морфогенетические отношения жизненных форм рода *Rubus* L. — ежевика. — Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, вып. 204, 231—239.
- Солоневич Н. Г. 1970. Эколого-биологическая характеристика растений (лесо- тундрового стационара БИН). Гл. IV. — В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. Л., «Наука».
- Федоров А. А., Киртчииков М. Э., Артюшенко З. Т. 1962. Атлас по описательной морфологии высших растений. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Шафранова Л. М. 1964. Жизненные формы и морфогенез лапчатки кустарниковой в различных условиях произрастания. — Бюл. МОИП, отд. биол., т. 69, вып. 4.
- Шафранова Л. М. 1967. О некоторых возможных путях перехода от кустарников к травам. — Научные доклады высшей школы. Биологические науки, № 7.
- Шафранова Л. М. 1968. Пути трансформации кустарниковой жизненной формы в роде лапчатка. — В сб.: Рефераты докладов Межвузовской конференции по морфогенезу растений. М.
- Шафранова Л. М. 1970. О некоторых путях перехода от кустарников к травам в роде лапчатка — *Potentilla* L. Автореф. канд. дис. М.
- Шумт П. Г. 1952. Биологические основы агротехники плодоводства. М., Сельхозгиз.
- Dode L. A. 1905. Extraits d'une monographie une dite du genre *Populus*. Extraits des Mem. Soc. histoire nat. autumn, t. 18. Paris.
- Du-Rietz G. E. 1931. Life forms of terrestrial flowering plants. Uppsala.
- Gimingham C. H. 1970. The morphology of vegetative regeneration in *Calluna vulgaris*. - New Phytologist, v. 69, N3.
- Lens K. 1962. Adaptive radiation in the *Ericaceae*. I. Shoot development in the *Andromedaceae*. — Ecology, v. 43, N 3, p. 524—528.
- Spat H. L. 1912. Der Johannestrieb. Berlin.
- Troll W. 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd 1. Berlin.
- Troll W., Weberling F. 1966. Die Infloreszenzen der Caprifoliaceen und ihre systematische Bedeutung. Wiesbaden.
- Warming E. 1908. Om Planteriget Lifsformer. Kobenhavn.