

Т Р У Д Ы  
Среднеазиатского Государствен-  
ного Университета  
Серия VIII-b. Ботаника  
Выпуск 25

А С Т А  
Universitatis Asiae Mediae  
Series VIII-b. Botanica  
Fasc. 25

РЕЗУЛЬТАТЫ  
ВЕТПАК-ДАЛИНСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ СРЕДНЕАЗИАТСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА  
RESULTS  
OF THE ВЕТПАК-DALA DESERT EXPEDITION OF THE MIDDLE ASIATIC STATE UNIVERSITY  
Выпуск 8 Fascicle 8

О. Н. Радкевич и Л. Н. Шубина

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЯВЛЕНИЯ  
ПАРТИКУЛЯЦИИ У КСЕРОФИТОВ ПУСТЫНИ  
ВЕТПАК-ДАЛА

O. N. Radkewicz and L. N. Shubina

PARTICULATION IN SOME PLANTS OF  
ВЕТПАК-DALA DESERT

ИЗДАТЕЛЬСТВО СРЕДНЕАЗИАТСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА  
Ташкент — 1935 — Taschkent

### Экологическое значение партикуляции.

Экспедиция в пустыню Бетпак-дала, отметила, что два вида, наиболее распространенные в пустыне—полынь (*Artemisia terrae-albae*) и солянка—боялыч (*Salsola laricifolia*) обладают партикуляцией своей корневой системы.

Термин „партикуляция“ предложен Высоцким (1915 г.), изучавшим корневые системы травянистых многолетников средне-русской равнины (*Pulsatilla patens*, *Chelidonium majus*, *Artemisia inodora* и др.). Причину распада растения на „партикулы“ Высоцкий видит в неравномерности развития камбиального кольца в старом растении.

В пределах Средней Азии партикуляция отмечена у ряда видов полупустынных и пустынных ландшафтов (Коровин 1934). По указаниям Коровина Е. П. нами исследуется партикуляция у растений предгорий *Phlomis salicifolia*, *Scabiosa songarica*, *Convolvulus subhirsutus*.

Начальные фазы партикуляции нам удалось наблюдать у полыни на соленосных гамадах совхоза Мубарек в Кызыл-кумах. Яркие примеры партикуляции дает нам горная пустыня. Райковой описан (1933 г.) процесс образования „ведьминых колец“ у дерескена (*Eurotia ceratoides*).

Памирская экспедиция САГУ 1934 г. дала нам возможность наблюдать ряд видов с разной степенью расщепления корня: от начальных фаз, у полыни полупустынных горных склонов Западного Памира до конечных фаз, т. е. полного разъединения партикул у видов высокогорной пустыни Восточного Памира (виды *Oxytropis*, *Acantholimon* и др.).

Вобщем, чем жестче, чем засушливее климат, тем полнее партикулируют растения.

Основу процесса партикуляции составляет процесс отмирания некоторой части тканей стебля и корня. Это легко доказать анатомическим исследованием, в большинстве случаев оно видно и так, при внешнем обзоре, но это ясно и логически: целостность органа может быть нарушена только тем, что часть его тканей исчезнет. Анатомический анализ партикулирующих растений раскрывает перед нами структурную обстановку явления.

Сочетание живых и мертвых секторов древесины—далеко не редкость у многолетников: оно наблюдалось у травянистых растений в корневище и корне, и в стебле у кустарников, особенно типа подушек. При этом легко проследить, что отмерший участок древесины, изолированный пробковым слоем от здоровых тканей, всегда связан с отмершим надземным или подземным побегом (последнее при глубинном корневище). Другими словами—отмерший участок древесины представляет собой не что иное, как веточный след отмершего побега.

Аналогичная точка зрения высказана еще в 1890 г. Иостом. Интересная работа Иоста „Расщепление корней и корневищ“ (1890) представляет собой едва ли не единственное обстоятельное исследование по данному вопросу. По крайней мере в таком солидном труде, как сводная работа Пфейффера об „аномальном росте в толщину“ (в *Handbuch der Pflanzenanatomie* Линсбауер 1926) по вопросу о расщеплениях корня упоминается только работа Иоста. Сам же Иост ссылается только на двух авторов—Коха (1879 г.) и Мейера (1881 г.). На основании данных Иоста Пфейффер в своей классификации нормальных структур отводит расщеплению корня особое место под термином—*corpus lignosum fissum, zerspalteter Holzkörper*—расщепленная древесина.

Следует ли рассматривать партикуляцию, как явление аномальное, т.е. исключительное—вопрос весьма и весьма спорный. Так, Кох наблюдал расщепление корня у толстянковых, Мейер у аконита; сам Иост также у *Sedum Aizoon* и аконита и, кроме того, у генцианы, *Corydalis*, *Salvia pratensis*; Высоцкий, как мы видели, отметил партикуляцию Лютиковых, Маковых, Гречишных и Сложноцветных; наши наблюдения включают сюда, кроме видов уже указанных семейств, еще и бобовых и *Plumbaginaceae*. Процесс столь широко распространен, что об „аномалии“ говорить как будто странно.

Правильнее будет согласиться с Иостом, который делит многолетние растения на следующие категории.

1) Формы, у которых, по мере развития новых побегов на верхнем конце, происходит отмирание побегов на другом конце, и 2) формы, у которых главный корень и части стебля утолщаются по мере возникновения новых органов.

Расщепляющиеся растения занимают по Иосту промежуточное место между этими двумя категориями: „с первой категорией их сближает отмирание наиболее старых тканей, со второй—сохранение старых частей растения.“

Таким образом Иост видит причину отмирания „в малой длительности жизни тканей“. Самый процесс расщепления Иост рисует следующим образом: „отмиранию подвергаются части тканей, которые находятся в прямой связи с однолетними органами—листьями, цветоносами; отмирают эти участки по тому, что составляют прямое продолжение этих органов книзу, образуя как-бы их „следы“<sup>1</sup>. При отмирании цветоносов камбий ведущих к ним участков оси прекращает свою деятельность, в то время как пучки многолетних почек продолжают расти, отделяясь от мертвых тканей полосами перидермы“.

Мы видим, что отметив еще за 25 лет до Высоцкого неравномерное развитие камбия у партикулирующих растений, Иост справедливо связывает это явление с отмиранием веточных следов. Оба исследователя согласно указывают, что отмиранию подвергаются старые ткани. Но Высоцкий говорит только о старых растениях, Иост же, кроме того, останавливается на отмирании плодущих побегов и их следов: „перидерма,—говорит он,—отрезает всю продукцию побегов, генеративных и вегетативных, вместе с тем и прямое их продолжение книзу.“

И так, структурные основы партикуляции расшифрованы еще 35 лет тому назад. Но оба автора, изучавшие вопрос, не касались эко-

<sup>1</sup> Ковычки подлинника.

логической стороны явления партикуляции, не касались повидимому, по тому, что изученный ими материал принадлежал к мезофитам. Поэтому партикуляция, как одна из форм реакции растения на водный дефицит, не могла войти в круг их внимания.

Среди ксерофитов Средней Азии мы можем наблюдать отмирание веточных следов у растений, принадлежащих к нескольким жизненным формам.

1. Простейшим случаем будет отмирание следа прошлогоднего стебля у травянистого многолетника с хорошо выраженной главной осью. В этом случае партикуляции не происходит. Точка возобновления, возникшая у поверхности почвы (или же в глубине, на корне или корневище), вырастая в новый побег, обуславливает своим ростом деятельность камбия над своим веточным следом; участок же проводящей ткани, связанный с погибшим побегом не возобновляет вторичного роста и отмирает, отделенный от здоровой ткани перидермой—в соответствии с наблюдениями Иоста. В корневище *Sophora rachysarpa* мы можем проследить такой изолированный веточный след на немалое расстояние вниз от начала нового побега (Радкевич 1925). В корневищах видов ревеня очаги отмирания образуют так называемые „ядра“, пропитанные темно цветными дубильными веществами. При заготовке обрезков корневища перидерма, окружающая отмершую ткань, высыхает сжимается, и „ядро“ выпадает из отрезка. Партикуляции у софоры и ревеня не происходит по тому, что отмирание веточного следа не выходит за пределы корневища—на корень оно не распространяется.

2. Много сложнее процесс отмирания веточных следов у травянистых многолетников, несущих вместо главной оси прикорневую розетку из стеблей (типа *Phlomis salicifolia*, *Convolvulus subhirsutus* и других видов холмистых предгорий Средней Азии).

Здесь число побегов, отходящих от корневой шейки, ежегодно увеличивается, так как почки возобновления возникают по несколько у основания каждой ветви. Вследствие этого от корневой шейки отделяются короткие корневища, ведущие к периферии такого раскидистого „куста“. Число его ветвей может быть очень велико—свыше 20 у старых экземпляров *Phlomis salicifolia*.

Однако существует, повидимому, предел числа ветвей, которые могут питать корень: по мере того, как по периферии „куста“ возникают все новые стебли, в центре его, на старых побегах, возобновления уже не происходит; в силу этого нацело отмирают самые старые центральные ткани главного корня, создавая своего рода дупло; периферия же корня, остается связанной с многочисленными боковыми корневищами. В данном случае процессы отмирания связаны с возрастом растения.

Итак, у многоосных травянистых ксерофитов мы имеем, повидимому, тот же тип, что изучал Висоцкий на мезофитах.

Обособление отдельных боковых ветвей от главного корня совершается у травянистых многолетников в зависимости от связи корневищ с боковыми корнями: партикуляция завершается тогда, когда перидермы, изолирующие отмершую древесину, отделяют от нее боковую надземную ветвь вместе с обслуживающим ее боковым корнем—процесс партикуляции требует для своего завершения, кроме отмирания веточных сле-

дов, еще и другого признака—наличия прямой связи между боковыми ветвями и боковыми корнями.

Процессы отмирания веточных следов и расщепления корня у травянистых многолетников представляют собой обязательные звенья биологии данного вида. Их нельзя рассматривать как явления патологического характера или как структурную „аномалию“; наличие очагов отмирания среди функционирующей древесины подземного органа—неизбежное последствие ежегодной гибели травянистых побегов; партикуляция же корня явление несомненно положительное в жизни многолетника, ибо она позволяет ему продлить свое существование, не смотря на то, что старые его ткани, не давая уже почек возобновления, выходят из строя. Процессы эти протекают у травянистых многолетников вне прямой зависимости от колебаний факторов среды. Решающим фактором является возраст, как и у растений Иоста и Высоцкого. Иначе обстоит дело у полукустарников и кустарников пустыни.

3. Полукустарник—жизненная форма, связанная с крайними и жесткими климатическими условиями, растение, теряющее часть своих побегов под непосредственным влиянием неблагоприятных внешних условий. Процент гибнущих ветвей колеблется у индивидуума из года в год в зависимости от ежегодного колебания климатических факторов—зимнего холода на горных высотах или в высоких широтах и засухи в знойной пустыне; для вида в пределах его местообитания процент погибающих веток также варьирует в зависимости от степени резкости фактора, ограничивающего развитие растения низких температур, или водного дефицита, или в условиях горной пустыни—этих обоих факторов вместе.

Количество отмирающих веток является таким образом первым показателем степени жесткости климатических факторов; процессы отмирания веточных следов и расщепления корня нарастают у полукустарников независимо от возраста под непосредственным воздействием среды. Мы встречаемся здесь с любопытным географическим фактом, когда процесс, представляющий у одних жизненных форм явление чисто биологического характера, становится у формы, растущей в крайних условиях, явлением экологического порядка. Чем больше процент гибнущей продукции у данного полукустарника, тем он ближе подходит к грани, которая отделяет нормальное явление от патологического. Следовательно степень партикуляции корня и срок ее наступления является у полукустарников горной и знойной пустынь экологическим индикатором, а не возрастным этапом, как у травянистых многолетников.

Мы можем отметить здесь некоторую аналогию с процессом ядрообразования, который, являясь у растений средних условий простой функцией возраста, представляет собой в условиях водного дефицита признак ксероморфизма (Тимофеев 1928, Васильевская 1933). Впрочем между процессом ядрообразования и процессом отмирания веточных следов не мало общего, как увидим ниже.

Зависимость между средой и формой роста полукустарника, особенно отчетливо проступает у видов с широким ареалом распространения, например, у видов полыни.

4. Не менее яркое воздействие климатических факторов на жизненную форму растения обнаруживается и на кустарниках пустыни. Среди них мы встречаем те же явления отмирания веточных следов, а

партикуляция выражена у них даже полнее и резче, чем у полукустарников и трав, так как форма роста кустарников пустыни отражает воздействие тех же факторов. Так же как полукустарники и многолетние травы пустыни, кустарники проходят в течение вегетационного периода две стадии роста; фазу интенсивного роста и фазу роста угнетенного замедленного и задержанного. У них, разумеется, отсутствует систематическое отмирание вегетативных побегов, но у них отмирают верхушечные почки стеблей, вследствие чего рост становится симподиальным (Закржевский 1935); у них могут отмирать генеративные побеги—плодоносы. Для кустарников пустыни характерна та же специфическая форма роста растения без главной оси при широко раскинувшихся боковых ветвях.

Ветви эти—побеги 1-го порядка—развившиеся под поверхностью почвы из придаточных почек, которые в большом числе возникают у многолетников пустыни, компенсируя гибель верхушечных. Обильное развитие почек возобновления, которыми бывает усеяна зона корневой шейки, являет собой несомненно экологический признак пустынных растений, реакцию и на оптимальные условия почвенной влажности весной. В результате возникает специфическая форма роста, при которой нижние ветви полукустарников и кустарников всегда моложе верхних, форма роста чрезвычайно благоприятная для партикуляции, так как растущие в разные стороны боковые ветви, приземистые у своего основания, легко обособляются от старой отмирающей центральной части корня. Но и здесь остается в силе то же условие, что и при партикуляции травянистых многолетников: боковая ветвь должна получать свое водное питание через боковой или придаточный корень, который вместе с ней обособляется от главного.

Образование боковых корней в поверхностной зоне почвы или, что еще важнее, развитие придаточных корней на боковых ветвях и корневищах представляют собой экологические явления того же порядка, как и обилие прикорневых почек возобновления: они доказывают, что верхние слои почвы (до 10—20 см. глубиной) являются в течение первой части вегетационного периода чрезвычайно благоприятной средой для деятельности первичных меристем. Преимущество подземных меристем, которые на время засухи не погибают, а только приостанавливают свою деятельность, не нуждается в комментариях.

Проведенный нами беглый обзор типов партикуляции у разных жизненных форм позволяет нам констатировать, что, если у травянистых многолетников, живущих в относительно мягких условиях существования, партикуляция являет собой только определенную возрастную фазу (Иост, Высокский), то в специфических условиях климата пустыни тот же процесс наступает в результате сочетания весьма сложных воздействий климатических факторов, не только отрицательного, но и положительного характера. Если усыхание стеблей и почек является результатом летнего водного дефицита, то два других не менее важных условия—развитие боковых ветвей из прикорневых почек и развитие боковых или придаточных корней, связанных своей проводящей системой непосредственно с боковыми ветвями представляют собой реакцию растения на максимум атмосферных осадков, совпадающий в жарких пустынях Средней Азии с началом вегетационного периода.

Переходя от общих соображений к конкретному материалу, остановимся подробнее на двух типичных случаях: на партикуляции полыни и боялыча.

### *Партикуляция у Artemisia terrae-albae.*

*Artemisia terrae-albae* имеет все экологические признаки полукустарника пустыни, которые мы обрисовали выше, однако, полной партикуляции она не достигает: у самых старых растений верхняя часть корня совершенно размочаливается, но тем не менее полного обособления партикул не происходит; поверхность старого корня вся изрыта впадинами и щелями, а в еще более поздней фазе своей старости он весь состоит из тонких тяжей, которые, то обособляясь, то переплетаясь и срастаясь между собой образуют рыхлое сплетение, не позволяющее отдельным тяжам разъединиться.

Полюнь является поэтому хорошим объектом для изучения неполной партикуляции.

Проверим на этом объекте осуществление тех трех условий партикуляции, которые мы осветили в первой части.

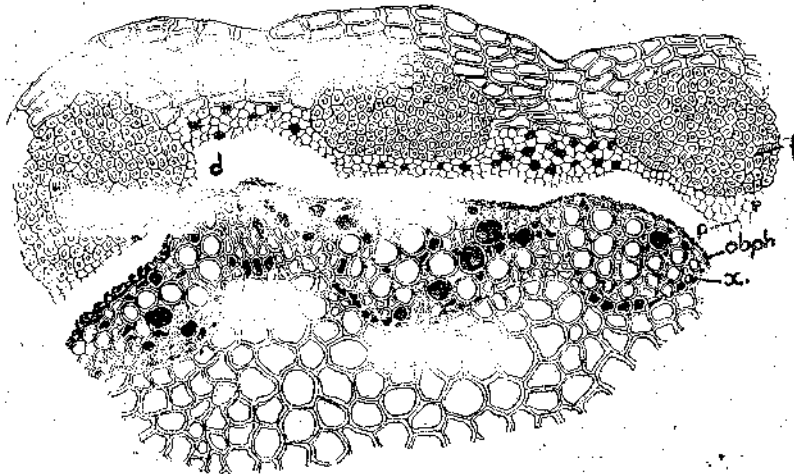


Рис. 1.

Развитие боковых ветвей из прикорневых почек возобновления весьма характерно для *Artemisia terrae-albae*. Они возникают очень рано, повидимому на 3—4 году жизни растения. Первый год сеянец проводит в стадии крошечной розетки листьев, на второй или третий год листовая розетка выделяет более или менее высокий верхушечный побег, развивающий соцветие. С отмиранием генеративного побега ось растения развивается симподиально, путем прорастания одной из нижних пазушных почек. На следующий год происходит развитие многолетних боковых ветвей из прикорневых придаточных почек; в свою очередь каждая из этих ветвей на своем первом или втором году загибается вверх в генеративный побег, а со смертью его становится симподием. Не удивительно поэтому, что на любом экземпляре полюни старше 3—4-х лет мы находим наружные следы отмерших веток, а во внутреннем строении слои мертвой древесины. Таким образом первопричина партикуляции—полной или частичной—отмирание веток, а следовательно и их следов, у полюни на лицо.

С помощью сериальных срезов от верхнего отмершего кончика ветки вниз мы получим возможность проследить накопление участков мертвой древесины.

Крайнее верхнее звено бокового многолетнего симподия обычно представляет собой сухой остаток прошлогоднего стебля, выдвинутый за узел, откуда поднимается вверх генеративный побег данного года. Поперечный срез этого кончика дает картину однолетнего мертвого стебля (рис. 1), одетого по периферии пробковым слоем. За отсохшим побегом структура междоузлия теряет свою симметричность: мертвая древесина доходит до периферии только с одной стороны, с другой стороны над ней возник широкий полукругом веточный след побега этого года, вышедший из узла под сухим остатком; от подстилающей его прошлогодней умирающей древесины он изолируется слоем пробки (рис. 2). Материал по гистологии процесса образования перидермы на границе двух годовичных слоев древесины будет дан позднее, в работе Л. Н. Шубиной, подготовляемой к печати.

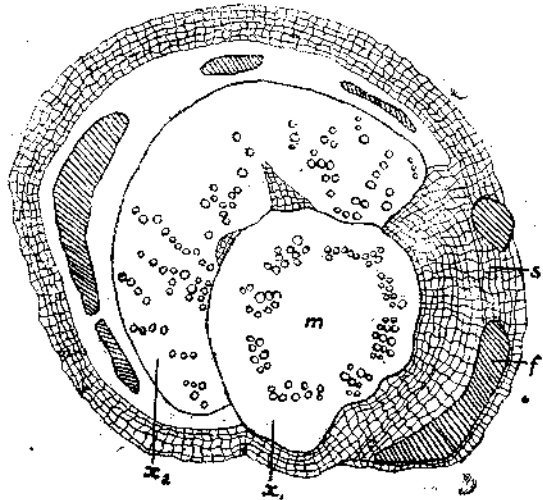


Рис. 2.

Развитие пазушного побега под засыхающим концом многолетней ветви создает неравномерность деятельности камбия, о которой говорил Бысоцкий (1915), и которую изучал Иост (1890) (см. выше): жизнедеятельность камбия возможна только на том его отрезке, который при отмирании стебля сохраняется живым, так как является веточным следом прорастающей пазушной почки. Понятие о веточном следопроявлении для данного случая принимать шире обычного, не ограничивая его рамками первичной древесины, как это вообще принято при боковых ответвлениях оси в условиях симподиального роста, когда пазушная ветвь заступает место данной оси, вся энергия вторичного роста естественно направляется на этот уцелевший от гибели сектор, так что первичные ткани пазушного побега не успевают разрастись книзу, за пределы зоны узла, вторичная же древесина, всецело связанная с новым продолжением оси, так резко отграничена от прошлогодней мертвой ткани, что вполне заслуживает наименование веточного следа.

Понимаемый в указанном смысле веточный след полныи значительно мощнее первого годовичного кольца, от которого он отрезан пробкой. По краям своим он сходит нанет по косои линии, поэтому наружная его перидерма, смыкаясь с внутренней, непосредственно переходит в перидерму мертвого побега, так что изоляция нового следа от мертвых тканей полная.

Ассиметричное развитие центрального цилиндра продолжается и дальше, по направлению к основанию симподия: обычно на нем развиваются еще и другие боковые побеги, которые наращивают свои веточные следы на прошлогоднюю мертвую древесину (рис. 3).

Продвигаясь все ближе, к основанию симподия, мы доходим до более старых его частей — трехлетнего возраста и выше. Здесь мы



можем встретить любопытные структуры многоэтажной древесины, разведенной несколькими пробковыми прослойками по тангенсу и по радиусам (рис. 4).

При таком расположении пробкового слоя внутреннее обособление веточных следов неизбежно приведет к наружному обособлению и выкрашиванию целых секторов симподия; тогда исчезнувший веточный след оставит после себя более или менее глубокую борозду в коре симподия.

Сложные процессы одностороннего роста и одностороннего отмирания, разыгрывающиеся в стебле, не могут не отражаться на корне. Действительно, уже в первые годы жизни *Artemisia terrae-albae*, как

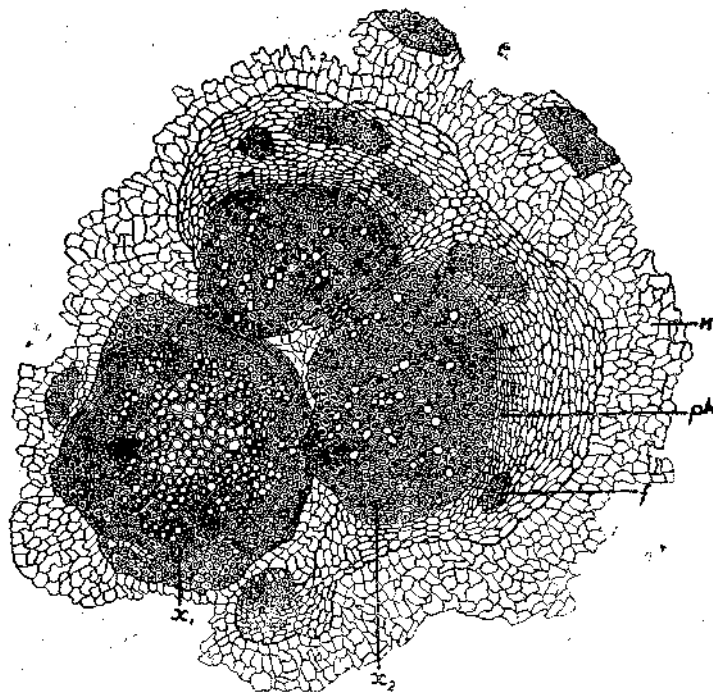


Рис. 3.

только возникнут боковые симподии, появляется ниже корневой шейки молодого растения небольшая продольная трещинка, в виде бороздки. Поперечный срез обнаруживает, что и в корне центральная часть древесины мертва, так как она является „следом“ отмершего главного стебля (рис. 5).

Позднее на тканях корня стразится отмирание не только главной оси, но и тканей всех боковых симподиев. Возникают сложные комбинации живой и мертвой древесины, которые легко приводят к обособлению корневой шейки на партикулы (рис. 6).

На этой фазе процесс партикуляции у полыни приостанавливается: ниже зоны расщепления или размочаливания корень полыни сохраняет свою целостность, вместо пробковых слоев в нем выделяются обычные границы годичных слоев (рис. 7).

В очень старых растениях может произойти размочаливание всей верхней части корня, но все же растение на отдельные индивидуумы не распадается. Причиной остановки процесса партикуляции у полыни

заключается, повидимому, в направлении проводящих элементов, связывающих боковой корень с надземной частью растения.

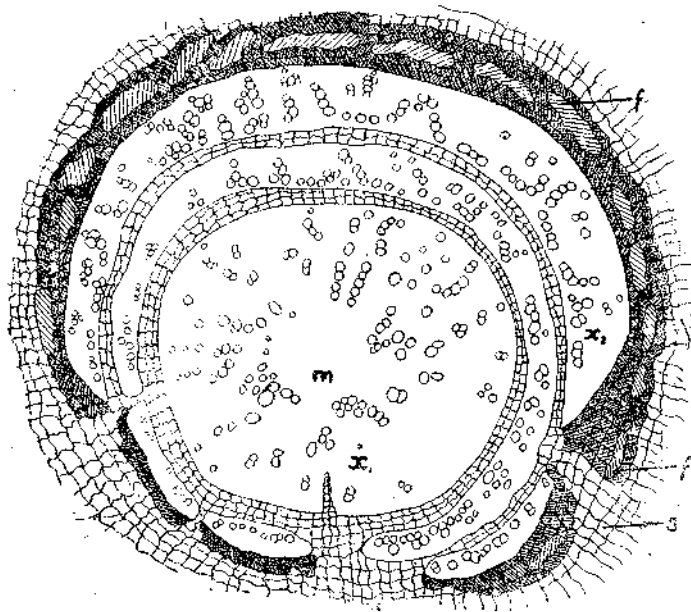


Рис. 4.

Вопрос об образовании боковых корней освещен в литературе одно-сторонне: после того как еще классиками анатомии установлен способ возникновения боковых корешков в перицикле, вопросом этим занимались мало. В экологических исследованиях неоднократно отмечался факт образования боковых корней у многолетников в течение периода весенней влажности почвы (например, Петров 1933), но вопрос о связи боковых корней со стеблями, на сколько нам известно, не ставился.

Однако, связь эту легко наблюдать даже при наружном обзоре партикулирующих растений. У некоторых видов боковой корень отходит прямо из основания прорастающей придаточной почки, являясь тем самым корнем придаточным; в этом случае возникает как-бы са-

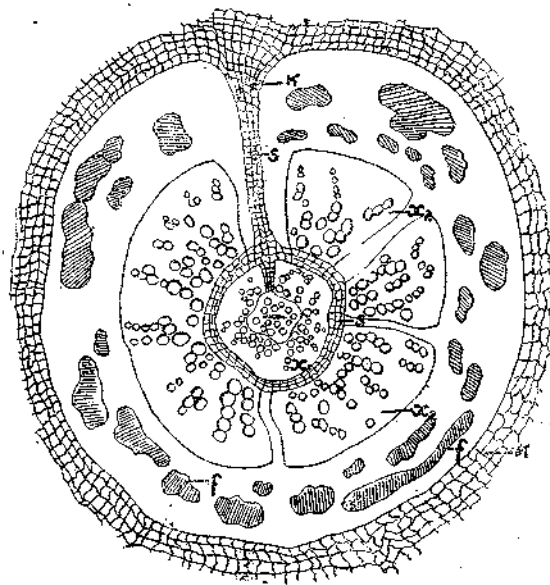


Рис. 5.

мостоятельное растение, связанное с материнским только в зоне своего корневого узла: ясно, что при отмирании смежных тканей старого стебля обособление его произойдет очень легко.

У полыни также можно проследить зависимость развития бокового корешка от придаточных ветвей, только связь эта сложнее: боковой

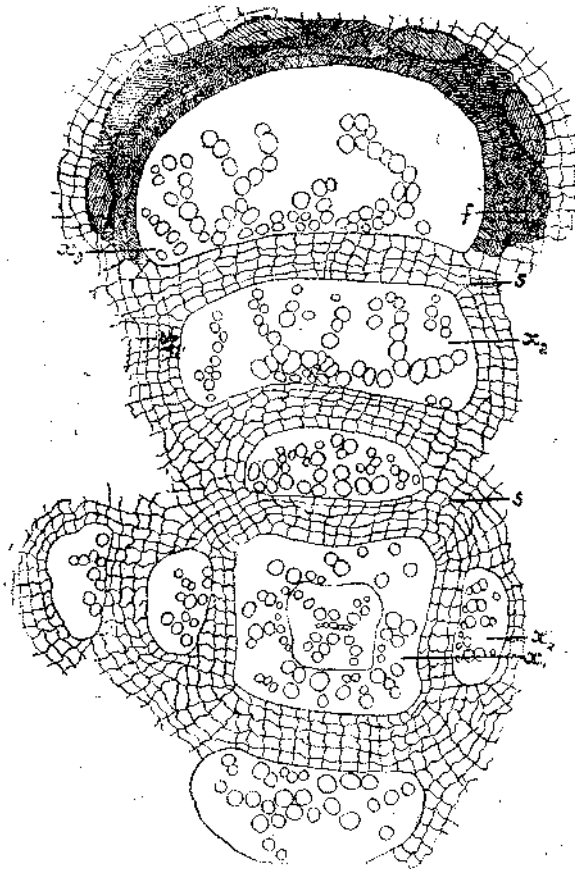


Рис. 6.

корешок в верхней своей зоне сращен с главным, иногда выдаваясь на его поверхности в виде валика, сверху он связан не с одной, а с двумя партикулирующими ветвями, следовательно, в развитии его тканей участвуют пластические материалы, притекающие по двум разным системам быть может одинакового возраста. Хотя боковые ветви и могут обособиться от мертвых центральных частей корня, все же они останутся связанными друг с другом через посредство общего бокового корня, пока одна из них не отомрет. Связь эта очень отчетлива на рисунке 7: боковой корень отрезан от своего центра внутренней пробковой прослойкой, но он проходит между двумя долями центрального цилиндра, из которых каждая ведет к отдельной боковой ветви: первичная древесина бокового корня потеряла связь с главным корнем, но вторичная древесина его составляет органическое продолжение древесины следов обоих веток.

Анатомический анализ партикулирующего корня полыни убеждает нас, что уяснить себе специфический характер партикуляции определенного вида можно лишь при условии учета всего комплекса сложных явлений, связанных с формой его роста: отмирания стеблей, развития придаточных почек, способа образования боковых корней и структурой взаимосвязи этих процессов.

#### *Партикуляция у Salsola laricifolia.*

*Salsola laricifolia* (боялыч) склероморфный галофит с полусуккулентными листьями и со всеми типичными особенностями кустарниковой пустынной растительности, т.-е. 1) симподиальным, крайне замедленным

ростом, 2) боковыми ветвями, развивающимися у боялыча над поверхностью земли из расширенного основания стебля—каудекса и 3) боковыми корнями, расстилающимися по горизонталям в стороны (Закржевский, 1935).

Отмирание веточных следов отсохших побегов вызывает в стебле еще молодого растения те же картины изоляции отмирающей древесины, как и у других партикулирующих растений (рис. 8—9). Однако партикуляция, направляемая теми же факторами, что и у других видов пустыни, протекает здесь все же своеобразно, вследствие воздействия еще двух специфических внутренних факторов: типа анатомической структуры, которая отличает семейство хеноподиевых, и высокого возраста, которого достигает боялыч.

Строение центрального цилиндра хеноподиевых, как известно, не позволяет определить возраст растения за отсутствием правильных годовичных слоев (Арциховский 1928). Учитывая медленность роста и значительную для кустарника толщину корня у старых растений (свыше 5 см. в диаметре), можно считать, что кусты боялыча достигают

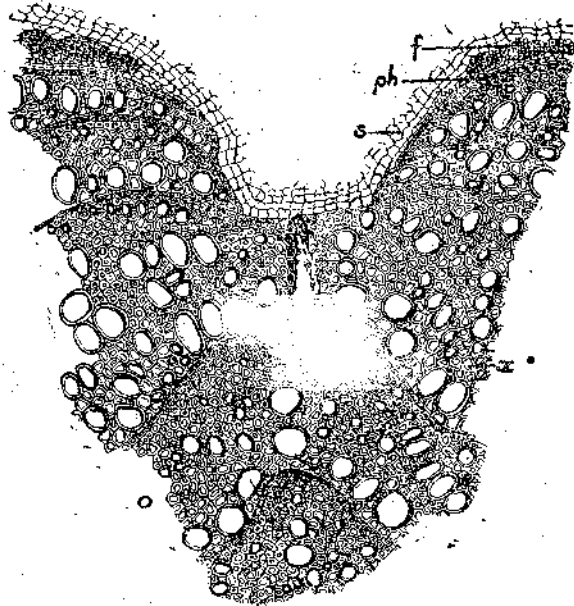


Рис. 7.

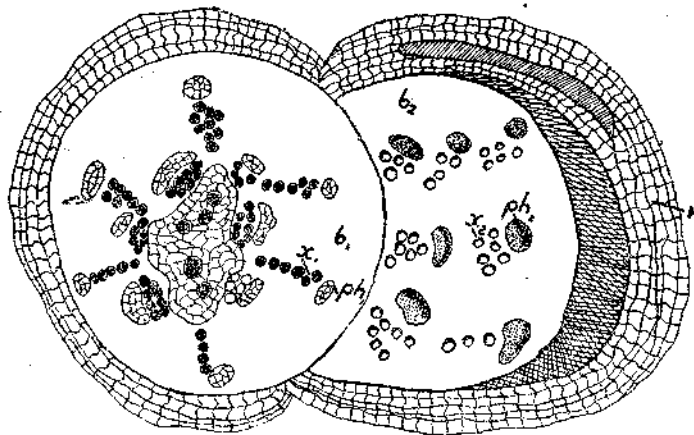


Рис. 8.

40—50-летнего возраста. Естественно, что внутреннее строение столь старого растения определяется преимущественно процессами вторично-

го характера, симптомами старости: образованием ядра и корки, тем более, что оба эти процесса вообще возникают у ксерофитов гораздо раньше, чем у растений более мягкого климата (см. Тимофеев), (1927), Василевская (1933) по ядру и Радкевич (1933) о пробкообразовании в пустыне).

Таким образом и отмирание главного стебля, наступающее у боялыча на 56 году его жизни (Закржевский), продвигаясь сверху вниз, совпадает с процессом заядрения. Анатомическое выражение обоих процессов однородно: та же закупорка сосудов, и других элементов, то же изменение цвета. Отличие этих двух процессов только в проб-

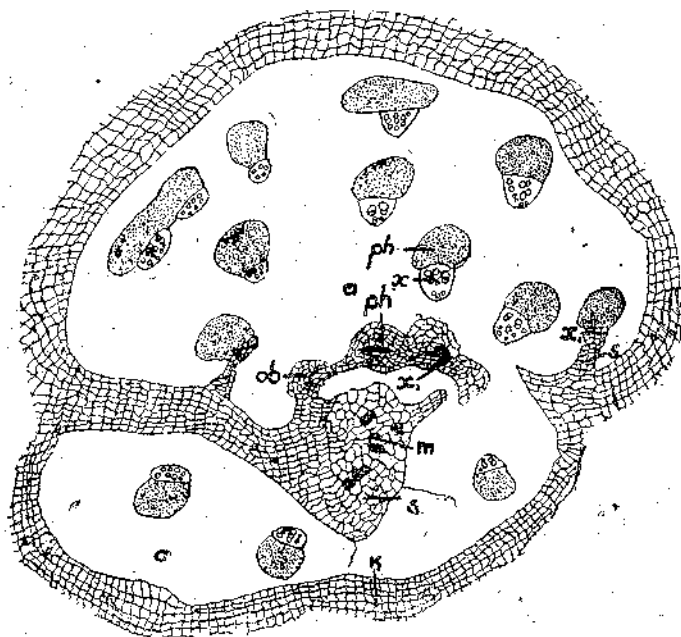


Рис. 9.

ковой изоляции мертвого веточного следа. Однако, развитие пробкового слоя обусловлено у боялыча спецификой анатомического строения хеноподиевых.

Нормальная наружная перидерма образуется у полусуккулентных хеноподиевых не под эпидермисом, а в эндодерме, или даже в наружном слое перицикла (Радкевич 1933), так что с первого же года отрезается вся кора. Пробковый слой располагается вследствие этого сразу под перициклом, из которого, как известно, образуются у хеноподиевых пучки, лежащие среди так называемой „соединительной ткани“.

Положение перидермы непосредственно над активным меристематическим слоем, заменяющим у хеноподиевых камбий, определяет собой специфику процесса коркообразования. Если у других двудольных перидермы, переходя из коры в центральный цилиндр отрезают только отработавший луб и встречают преграду дальнейшему своему продвижению в живой, функционирующей части луба, то у хеноподиевых перидерма, входя в пределы центрального цилиндра, должна отрезать перицикл и вместе с ним дальнейшую возможность вторичного роста.

Естественно, что в живом здоровом органе активная деятельность перидермы препятствует продвижению коры в пределы центрального цилиндра, но зато тем легче произойдет оно в случаях неравномерной деятельности вторичной меристемы, т.е. при отмирании веточных следов. На этих участках пробковый слой, ограничивающий отмерший веточный след, составит продолжение наружной перидермы, и периферия центрального цилиндра окажется охваченной типичным процессом коркообразования: мы видим полосы пробки, пересекающие мертвые ткани (рис. 10); специфика состоит в том, что отрезается не отработавший луб, а целые группы проводящих пучков.

На встречу корке из центра надвигается процесс ядрообразования. Образование ядра у хеноподиевых, насколько нам известно, еще не нашло освещения в литературе.

Специфическая стелярная структура семейства—множественность разрозненных пучков среди соединительной одервеневшей ткани обуславливает и особую форму образования ядра, множественность изолированных очагов задрения.

Рис. 10.

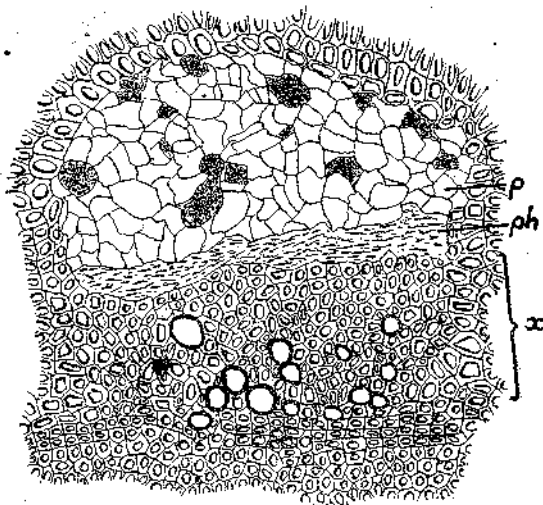
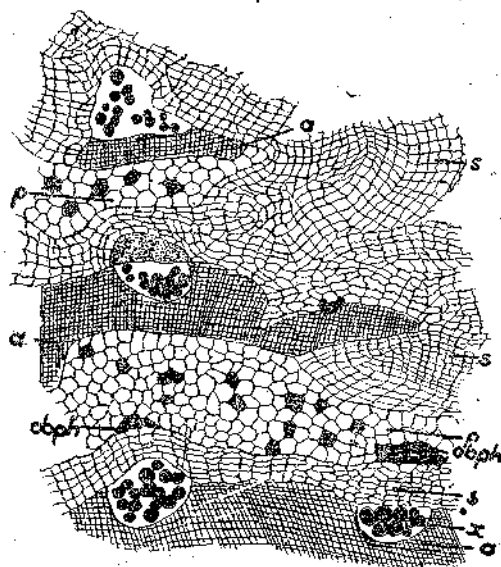


Рис. 11.

При задрении пучка кристаллы исчезают, но клетки лубяной паренхимы не спадаются, в противоположность лубу, элементы которого подвергаются облитерации: ядровое вещество, закупоривающее сосуды, заполняет и клетки лубяной паренхимы; оболочки ее пропитываются суберином. При окраске суданом проводящий пучок, прикрытый широкой дугой задренной паренхимы, ярким пятном выделяется среди механической

тканью. Каждый отдельный пучок становится самостоятельным центром ядрообразования.

Первая фаза процесса отмечена изменением лубяной паренхимы проводящего пучка. В отличие от солянок песчаной пустыни *Salsola laticifolia* характеризуется сильным развитием крупноклеточной кристаллоносной паренхимы, образующей широкую дугу над лубом пучка (рис. 11).

соединительной ткани. На поперечном сечении задренные пучки вырисовываются макроскопически черными или бурными точками на светлом фоне.

В корне, еще не имеющем корки, можно легко проследить переход от функционирующих пучков к пучкам задренным: пучки темнеют,

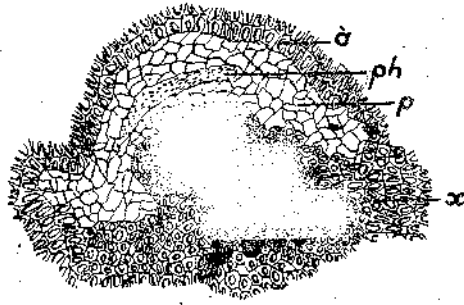


Рис. 12.

луб сминается, сосуды закупориваются, паренхима теряет друзы (рис. 12). Переход также постепенен, как и вообще переход от заболони к ядру у древесных пород.

Корка наблюдается в старом, партикулирующем корне, когда процесс партикуляции, выхватив целые по-

лосы центрального цилиндра, образовал в нем глубокие борозды.

В таком корне живая ткань располагается разьединенными полосами по краям, весь центр мертв, мертвая ткань центрального цилиндра местами обнажена иногда на значительном протяжении. Она рассечена пробковыми прослойками по косым направлениям, по линиям спирального расположения пучков (рис. 13). Понятно, что ткань выкрашивается так же, как обычно при шелушении корки.

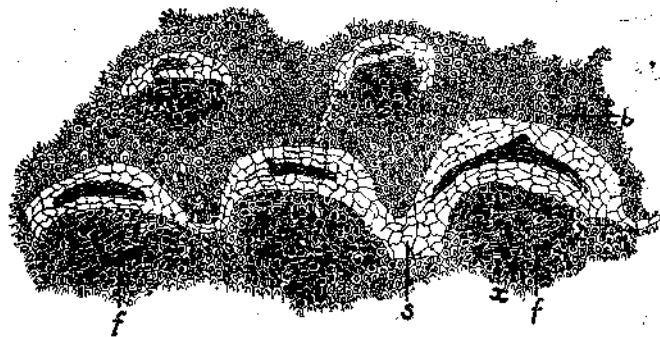


Рис. 13.

С образованием пробковых прослоек между пучками, разрушение мертвой ткани становится неизбежным, потому что здесь сомкнулись два процесса, которые у растений обычного строения обязательно разобщены полосой жизнедеятельной ткани—образование корки и образование ядра.

Так специфическое строение проводящей системы соляноквых имеет своим последствием и специфику процесса партикуляции.

Жизненный цикл боялыча заслуживает специального изучения, так как мы можем наблюдать здесь явления партикуляции у кустарника, достигающего очень высокого возраста.

В отличие от древесных пород, где задрение мертвой древесины обеспечивает многолетие ствола, ядро боялыча, рассеченное пробковыми прослойками не достаточно стойко, чтобы препятствовать деструкционным процессам, которые вызываются гибелью веток.

### З а к л ю ч е н и е.

Рассмотрев биологические и экологические основы партикуляции, поставим вопрос о месте партикулирующих растений в природе.

Изучение истоков партикуляции приводит нас к выводу, что эта своеобразная форма вегетативного размножения связана с одним из основных свойств наземной растительности—способностью сочетать периодическую частичную гибель органов и тканей с периодическим возобновлением. В силу этого свойства растительного организма наличие в древесине более или менее крупных очагов умирающей ткани составляет универсальное явление в жизненном цикле сосудистых растений.

Две основные формы современного растительного покрова—древесно-кустарниковая растительность, с одной стороны, и травянисто-полукустарниковая, с другой, характеризуются совершенно различным соотношением мертвых и живых элементов и совершенно иным ходом процессов отмирания тканей.

Так, листопад деревьев и кустарников следует рассматривать как явление физиологическое, а не патологическое не только по тому, что по Костеру (1925) это явление „закономерное и периодически повторяющееся“, но и по тому, что гибель листьев, не смотря на большую площадь сбрасываемой листовой массы, вызывает в древесине стебля очень незначительный эффект в виде побурения и закупорки элементов листового следа, т.е. небольшой группы первичной древесины—ткани, играющей в жизни растения временную, роль (*tissu transitoire* Шо во 1910). В этом случае площадь отмирающих элементов составляет ничтожную величину по отношению к функционирующей древесине.

В старом древесном растении, напротив, отмершие ткани в форме ядра и корки составляют основную массу растительного тела, но процессы эти нельзя считать патологическими не только ввиду их зависимости от возраста растения, но и в силу самого хода их медленного и равномерного, правильно и последовательно охватывающего все новые ряды тканей. В течение эволюции древесной растительности выработался тип весьма плавного течения процессов частичного отмирания, не вызывающих нарушений единства или дельности органа.

Совершенно иное мы видим в новейшей части растительного покрова земного шара, среди травянистых многолетников, полукустарников, а в пределах ксероморфных форм и среди некоторых кустарников: хотя процессы отмирания также являются периодическими, но протекают они гораздо более бурно, а по гистологическому своему характеру они совпадают с явлениями патологического типа, во-первых, по тому, что здесь дело идет не о гибели листьев только, а об отмирании побегов, что много сложнее, и, во вторых, по тому, что процесс ядрообразования, консервирующий состарившиеся элементы древесины деревьев, на травянистых многолетников не распространяется.

Удельное значение мертвой площади древесины и степень влияния мертвых тканей на развитие живых зависит от жизненной формы вида.



1. Менее всего заметен процесс ежегодного отмирания стеблей у травянистых многолетников с одноосным типом роста. Гибель надземного побега и прорастание почки возобновления у его основания вызывает лишь легкую ассиметрию в очень небольшом отрезке надземной оси, на протяжении веточного следа прошлогоднего побега.

2. У многоосных травянистых многолетников процесс гибели и возобновления протекает в первые годы столь же мало заметно, поскольку отдельные стебли прикорневой розетки заменяются новыми, развившимися из их прикорневых почек. Но с наступлением старости сказывается отсутствие процесса ядрообразования: вследствие прекращения развития почек возобновления на более старых ветвях, связанная с ними центральная древесина корня погибает, и старое растение партикулирует.

3. Переходный тип между древесной и травянистой растительностью—полукустарники характеризуются резким обострением процессов отмирания, так как площадь очагов отмирания может превышать площадь здоровых тканей. Представляя полную аналогию с типично патологическими процессами, процессы отмирания в этом случае совершенно преобразуют архитектурный план растения, разрушая радикальную симметрию его оси. Процесс отмирания является у многих ксероморфных полукустарников одним из доминирующих факторов, который определяет структурный облик стебля и корня и обуславливает его партикуляцию.

Поскольку в развитии полукустарника элементы гибели и разрушения занимают столь крупное место, можно было бы рассматривать эту переходную форму жизни, как уродливую, или как весьма несовершенную, в противовес гораздо более устойчивому развитию форм крайних—деревьев и большинства трав. Однако, именно это „несовершенство“ организации является в то же время формой приспособления к самым жестким климатическим условиям, в которых гибель огромного процента надземных органов является обычной и неизбежной; „уродливые формы“ полукустарника как раз отличаются той гибкостью, которая необходима для выживания в этих условиях.

Естественно поэтому, что степень партикуляции может служить индикатором резкости колебаний влажности, т.е. признаком экологическим.

Эта же характеристика применима и для ксероморфных кустарников, которые, подобно боялычу, характеризуются отмиранием верхушечных почек и симподиальным ростом.

Структурная предпосылка партикуляции—неравномерное развитие камбиального кольца в корне представляет собой со всеми своими последствиями не аномалию, но особый тип развития, свойственный растениям с формой роста, которую можно охарактеризовать как многоосную. В жизненных формах, у которых боковые органы—листья или стебли отходят от прикорневого узла, т.е. в непосредственной близости к корню, проводящая система многолетнего корня естественно отражает в своей структуре ежегодное нарастание новых органов.

Как и стебель, корень отнюдь не представляет собой как бы монолитного органа *sui generis*: отдельные секторы его задерживают развитие своих тканей, гибнут, выкрашиваются, или, напротив, интенсивно разрастаются в зависимости от жизнедеятельности надземных органов, „следами“ коих они являются.

Проблема листового и веточного следа принимает для растений с многоосным типом роста форму проблемы веточных следов в пределах корня. Партикуляцию же корня мы можем рассматривать, как частный случай этой проблемы.

Подводя итоги ориентировочному обследованию процесса партикуляции, мы должны признать, что партикуляция представляет собой одно из интереснейших биологических явлений в растительном мире: мы видим, как организм высшего растения распадается на отдельные части, способные к самостоятельной жизни, следовательно развитие отдельных секторов оси растения является в достаточной степени автономным.

Партикуляция представляет частное, чтобы не сказать исключительное явление в растительном мире, так как она возможна лишь у немногих жизненных форм и то при условии значительного нарастания числа мертвых секторов в корне в силу или возраста, или внешних воздействий.

Но в месте с тем партикуляция не составляет явления обособленного в растительном мире, так как она представляет собой крайнее выражение биологических процессов характеризующих все сосудистые растения.

#### Выводы.

1. Явление партикуляции представляет собой расщепление верхней части корня, вследствие отмирания его центральных частей; это своеобразная форма вегетативного размножения, при которой боковые ветви растения, отделенные от умирающих тканей пробковым слоем, обособляются от главного стержня вместе с боковыми или придаточными корнями, с которыми они связаны.

2. Распространение партикуляции естественно ограничено только теми жизненными формами, которые развивают систему боковых ветвей из прикорневых почек и соответствующую им систему корней, их обслуживающих. Если корень обслуживает не одну, а несколько ветвей, партикуляция будет неполной (полюнь).

3. Партикуляция распространена среди трав многоосного типа с прикорневой розеткой стеблей, среди полукустарников с отмирающими цветочными, и среди кустарников с симподиальным ростом, вследствие отмирания верхушечных почек. Процесс отмирания распространяется по стеблю от мертвого органа вниз, по его веточному следу; накопление отмерших веточных следов, переходя из стебля, каудекса или корневища в корень создает структурную предпосылку его расщепления.

4. У партикулирующих ксероморфных полукустарников и кустарников жизненный цикл протекает в две резко отличных фазы: весенняя фаза — фаза интенсивного роста, когда в условиях оптимальной влажности верхнего слоя почвы мощно разрастаются однолетние побеги, развиваются боковые ветви из придаточных почек, возникают боковые корни и закладываются новые почки у корневой шейки и фаза летняя — фаза замедленного крайне угнетенного роста многолетних органов и прогрессирующего усыхания органов однолетних.

Чем континентальнее климат, чем резче климатические контрасты между весенним периодом максимальных осадков и летней засухой, тем раньше начинается у данного вида партикуляция, и тем интенсивнее она протекает. С этой точки зрения явление партикуляции и сте-

пень его развития у растений пустыни можно рассматривать, как известного рода „приспособление“, дающее растению возможность сохранить жизнь, несмотря на патологически высокий процент мертвых тканей.

5. Среди видов, живущих в оптимальных условиях влажности партикуляция изучена у многолетних трав: она наступает в старом растении в качестве возрастного этапа (Иост, Высоцкий), повидимому тогда, когда прекращается развитие прикорневых почек в центре растения, но продолжается возобновление на периферии розетки.

6. Партикуляция представляет собой реакцию растения на отмирание его надземных органов независимо от характера факторов—биологических или экологических, которыми это отмирание вызвано.

7. *Salsola laricifolia* из пустыни Бетпак-дала являет собой редкий пример сочетания партикуляции с образованием ядра и корки. Специфическое строение сем. хеноподиевых позволяет двум этим процессам сомкнуться в секторах корня, где в силу отмирания веточного следа прекращается меристемотическая деятельность перицикла. В *Salsola laricifolia* слетаются биологические и экологические факторы партикуляции—высокий возраст и резкие контрасты континентального климата наиболее жаркой пустыни Средней Азии.

Настоящая работа проведена в тесном контакте с экологами. Выражаю свою искреннюю признательность проф. Е. П. Коровину и Б. С. Закржевскому.

Материал по партикуляции собран и исследован дипломанткой Биофака САГУ Л. Н. Шубиной, рисунки сделаны В. К. Василевской и Л. Н. Шубиной, текст принадлежит О. Н. Радкевич.

#### Литература.

1. Арциховский. Рост саксаула и анатомическое строение его ствола. Тр. Пр. Бот. Ген. и Сел. 1928.
2. Василевская. Развитие древесины кустарников и деревьев песчаной пустыни Кара-Кумы. Тр. Пр. Бот. Ген. и Сел. Серия I, вып. I, 1933.
3. Высоцкий. Ергеня. Культурно-Фитологический очерк. Тр. Пр. Бот. № 10-11. 1915.
4. Закржевский и Коровин. Экологические особенности главнейших растений пустыни Бетпак-дала. Тр. САГУ. Результ. Бетпак-дал. экспед. САГУ, вып. 6. 1935.
5. Коровин. Растительность Средней Азии. САОГИЗ. 1934.
6. Петров. Корневые системы растений песчаной пустыни Кара-Кумы. Тр. Пр. Бот. Ген. и Сел. Серия I, вып. 1933.
7. Райкова. Растительные ландшафты Памира. Тр. САГУ. 1930.
8. Радкевич. Анатомическая характеристика корневища *Sophora rachsagra*. Тр. Турк. Н. о-ва. II. 1925.
9. Радкевич. Материалы по анатомии псаммофитов пустыни Кара-Кумы. Сборник Хоз. осв. пустынь Ср. Азии и Каз. 1934.
10. Тимофеев. Материалы к выяснению процесса ядрообразования древесины. Ж. Р. Бот. о-ва. 12, вып. 3. 1928.
11. Jost. Zerklüftungen in Rhizomen und Wurzeln. Bot. Zeit., p. 433-501. 1890.
12. Chauveaud. Sur les tissus transitoires au corps végétatif des plantes vasculaires. An. Sc. Nat. 1910.
13. Küster. Pathologische Pflanzenanatomie. 1925.
14. Pfeiffer. Das abnorme Dickenuwachstum Hab Pflzanat. Linsbauer, 1928.

### Summary.

An anatomical analysis of the phenomena of particulation, i. e. the splitting of a perennial axis into particles, concerning two plants of the Betpak-dala desert, viz. *Artemisia terrae-albae* and *Salsola laricifolia* is given in this work.

*Artemisia* (sagebrush) is a typical semishrub shedding a considerable number of its annual shoots each year. *Salsola* is a shrub and annually sheds only short flowered twigs.

With the sagebrush the particulation is a result of the dying off of twig traces of annual shoots. The process descends from the shoots into the root. By gradually moving from a preceding year's withered off shoot to the base of the sympodium (fig. 1) are able by means of serial cuttings to trace all the stages of accumulation of dead wood (xylem), and its isolation from living twig traces by cork layers (fig. 2—4). It is in the shoot neck (collum) that the particulation goes on most energetically, for here there arise many accessory shoots also undergoing the withering off process in their end parts (fig. 5—6). With an old root the particulation leads to the splitting of its upper zone into filaments. No full division of the root is effected, however, for under the particulation zone the root always has normal annual layers (fig. 7).

The reason of there being no full division is that one lateral rootlet usually connects two lateral twig traces and thus prevents them from separating after the central part of the root dies off.

With the *Salsola* the particulation comes about more completely, so that the root is entirely divided into particles. The particulation process itself is more complicated than that with *Artemisia*. It arises under the influence of the dying off of twig traces and in connection with the formation of nucleus and crust. All this goes on in the central cylinder and results in smaller stability of wood than it is with plants of tree type.

The dying-off of twig traces follows a peculiar course, for plants of *Chenopodiaceae* have specific anatomical structure of shoots in general. Their cork layer does not usually implant itself into wood, but isolates the groups of fibro-vascular bundles from one another, often along an oblique line according to their spiral disposition (fig. 8—9). On account of the same anatomic peculiarities the process of formation of nuclei is also peculiar. The latter appear in the form of separate bundles among the connective tissue of the central cylinder. The cork is formed simultaneously; the bast parenchyma of the bundle becomes a nidus of its formation (fig. 10—12). The living tissue of the root only survives in the form of strips in snippets corresponding to the traces of living twigs. The remaining mass of the root gradually crumbles away.

The investigation of the particulation process leads to the following conclusions:

1. Particulation represents an absolute analogy with typically pathologic processes.

2. Particulation appears as a reaction of a plant to the dying-off of its overground organs, independently from the causes of the dying-off.

3. Particulation constitutes a particular instance of biologic processes proper to all vascular plants, but manifesting itself in an extreme degree with only a limited number specialized biomorphs.

4. Particulation is to be regarded as an individual case of the twig and leaf traces problem, which, in the case of many-axied plant type, assumes the form of the twig traces problem within the limits of the root.

5. The particulation phenomena leads to an interesting morphological inference, that the development of separate root sectors is to a considerable degree autonomous.