

А. Н. Сахоненко**Д. Л. Матюхин****Побегообразование у некоторых видов калин на ранних этапах онтогенеза**

В статье описаны особенности роста и развития особей трех видов рода калина — *Viburnum* L. Приведены данные по всхожести семян, развитию ювенильных растений, времени начала ветвления и перехода в имматурное состояние, переходу растений в виргинильное состояние, наблюдаемому к концу третьего года жизни, длине прироста и числу метамеров в составе побегов. Изучена связь между длиной приростов побегов и числом метамеров в них. Выявлены закономерности изменения величин приростов побегов и общей скорости роста осей. Описан морфогенез побеговой системы в целом. Высказаны предположения о дальнейшем развитии опытных особей. Приведенные сведения об особенностях развития и скорости роста изученных видов калин будут полезны при дальнейшем изучении видов этого рода, введении в культуру новых видов и промышленном выращивании посадочного материала.

Ключевые слова: калина, морфогенез, число метамеров, первичный побег, боковые побеги, побег формирования, побег ветвления, скелетная ось.

Введение

Изучение морфогенеза особей является частью биоморфологических исследований по изменению габитуса растений в связи с условиями среды. Современные исследования растения как модульного организма с меняющимся габитусом в течение всей жизни и с циклическим морфогенезом [9] невозможны без количественного исследования отдельных структурных элементов в теле растения, их составляющих и определения взаимосвязи между ними. У древесных растений модулями являются скелетная ось, первичный куст, парциальный куст [13; 14], система первичного побега, система побега формирования, система побега ветвления, составная скелетная ось [6], двулетняя побеговая система и эпсион [1]. Наблюдения за морфогенезом растений предполагают фиксацию изменения таких морфометрических параметров, как число побегов и соотношение побегов различных типов, число скелетных осей, длины прироста побегов, числа элементарных метамеров (в понимании Р. П. Барыкиной и М. А. Гуленковой [3]) в составе побега и др. [15, с. 26—47, 94—102].

У видов рода калина — *Viburnum* L., насчитывающего порядка 200 видов [20; 22], описаны некоторые особенности морфогенеза взрослых особей для наиболее распространенных в Евразии видов: калины обыкновенной (*Viburnum opulus* L.), калины гордовины (*Viburnum lantana* L.) и американской калины канадской (*Viburnum lentago* L.) [6].

Цель исследования — выявление особенностей побегообразования трех видов калин в первые четыре года жизни.

Задачи:

1. Определить всхожесть семян.
2. Описать развитие побеговой системы опытных особей исследуемых видов калин по годам.
3. Определить величины прироста и взаимное расположение побегов различных типов у каждой особи и сравнить величины прироста по видам в разные годы жизни.

Объекты исследования

Объектами исследования стали три вида рода калина — *Viburnum* L.

© Сахоненко А. Н., Матюхин Д. Л., 2019

Viburnum sargentii Koehne — калина Саржента (секция *Opulus*) [22] встречается в лиственных и смешанных лесах Восточной Сибири, Дальнего Востока, острова Сахалин, Курильских островов, Японии, Кореи, Северо-Восточного Китая [2; 20].

Viburnum corylifolium Hook. & Thomson — калина лещинолистная (секция *Lantana*) [22] — вид, близкий к *V. lantana*; распространена в лесах Центрального и Западного Китая (провинции Гуанси, Гуйчжоу, Хубэй, Шанхай, Сычуань, Юньнань) и Восточных Гималаях до высоты 2100 м над уровнем моря [2; 20].

Viburnum writii Miq. — калина Райта (секция *Odontotinus*) [22] известна из светлых лиственных и смешанных, преимущественно горных, лесов Сахалина, Курильских островов, Японии, Кореи [2; 20].

Методика исследования

Семена *V. sargentii* и *V. corylifolium* получили в ноябре 2011 г. с Дальнего Востока (Амурская область, Приморский край) в количестве 23 и 20 штук соответственно. Семени *V. writii* были получены по делектусу (53 штуки) в начале января 2012 г., что обусловило поздний срок посева. Высеяли 50 семян данного вида и все у остальных. Посев, наблюдения за прорастанием семян и развитием сеянцев в первый год жизни проводили в оранжерее ботанического сада имени С. И. Ростовцева РГАУ — МСХА имени К. А. Тимирязева. Методика посева и стратификации описана нами ранее [10]. После образования первых настоящих листьев особи всех видов рассаживали в отдельные контейнеры, в которых выращивали их до следующей весны. Зимой опытные особи первого года жизни всех видов находились в оранжерее ботанического сада имени С. И. Ростовцева при температуре окружающей среды 13—16°C. На второй год в конце мая — начале июня молодые растения высаживали в открытый грунт дендрария имени Р. И. Шредера РГАУ — МСХА. В конце вегетации определяли величины годовых приростов, число междоузлий в них, число побегов формирования и скелетных осей (далее оси). Дополнительные уточняющие наблюдения проводили весной при распускании почек. По полученным данным для каждой особи составляли схему побеговой системы.

Онтогенетические состояния определяли по классификации, предложенной Т. А. Работновым [8] и к настоящему времени дополненной его последователями [7; 19; 21]. В процессе наблюдений у исследуемых видов калин были выделены следующие онтогенетические состояния: семя, проросток, ювенильное, имматурное, молодое вегетативное (виргинильное).

Критериями для определения онтогенетических состояний особей приняты: наличие семядольных листьев, наличие или отсутствие ветвления, тип нарастания и ветвления, число побегов формирования и скелетных осей [6], величина прироста побегов, тип листьев, порядок ветвления, наличие или отсутствие генеративных органов, развитие корневой системы.

При описании побеговой системы особей использовали терминологию М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова [6]:

- первичный побег (ПП) — главный побег, образовавшийся в первый год жизни особи, основа всей многолетней системы побегов особи [6];

- побеги формирования (ПФ) — побеги, производимые спящими почками, обладающие усиленным ростом в первые годы жизни и играющие основную роль в построении и формировании кроны растения на ранних этапах онтогенеза, а в дальнейшем обеспечивающие процесс замены стареющих скелетных осей — слагающих куст стволиков — новыми, молодыми [6];

- побеги ветвления (ПВ) — у кустарников преимущественно плагиотропные, развивающиеся из пазушных покоящихся одну зиму почек, отличающиеся от побегов форми-

рования меньшим общим размером, имеющие меньшее число метамеров в составе побега, меньшие размеры листьев и почек; различают вегетативные (только ассимиляция), генеративные (образование генеративных органов) и вегетативно-генеративные побеги ветвления [6]. В данной работе мы рассмотрим только вегетативные побеги ветвления.

Некоторые термины, например скелетная ось (СО), заимствованы у И. Г. Серебрякова [13; 14] и других авторов [5; 16; 17].

Результаты и обсуждение

Семена *Viburnum sargentii* и *V. corylifolium* высели в декабре 2011 г. Большая часть всходов появилась в мае 2012 г., небольшое число проростков *V. sargentii* — в сентябре того же года. Всхожесть семян *V. corylifolium* составила 55,0%, *V. sargentii* — 52,1%. Из состояния проростков в ювенильное состояние особи переходили не одновременно. Первая пара ювенильных листьев развивалась через одну-три недели после прорастания. Ювенильные листья у двух первых и трех появившихся последними проростков *V. sargentii* образовались позже, чем у остальных проростков этого вида. Все растения в первый год жизни развивались в оранжерее и были представлены в надземной части единственным главным побегом (первичный побег по М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякову). Наибольшей высоты достигли растения *V. corylifolium* — до 7 см при трех элементарных метамерах в составе первичного побега. Молодые особи *V. sargentii* развивались медленнее — их высота составила 3—6 см при двух-трех метамерах. Так как на зиму растения были оставлены в оранжерее, в зимний период их вегетация не прекращалась, хотя рост в высоту сильно замедлился. Удлинение побега и высоты растения в целом обеспечивалось увеличением размеров междоузлий одного, у некоторых особей — двух верхних метамеров. Новые метамеры не образовывались.

Партия семян *Viburnum writii* была посеяна 13 января 2012 г. Всходы появились только на второй год после посева — во второй декаде апреля 2013 г. В этот период почти одновременно сформировалось 12 проростков, всхожесть составила 24,0%. Два проростка погибли в период образования первых настоящих листьев. Дальнейшие наблюдения проводили на 10 опытных растениях. В фазе двух настоящих листьев проростки были распикированы из ящиков в горшочки. Все они в первый год жизни в надземной части были представлены неразветвленным первичным побегом из двух-пяти метамеров. Наибольшая величина прироста составила 6 см (при пяти метамерах). Наименьшая — 1,5 см (при трех метамерах). Средняя величина прироста составила 3,8 см. Переход от состояния проростков к ювенильному состоянию произошел достаточно быстро — в течение одной-двух недель после прорастания семян. В конце вегетации (конец ноября — начало декабря в условиях защищенного грунта) все молодые растения полностью сбросили листья и зимовали в безлистном состоянии. Следующая вегетация началась в первых числах апреля.

На второй год жизни у опытных растений *V. sargentii* почки тронулись в рост только в середине мая. Первое ветвление наступило в конце второй — начале третьей декады июня у 40% растений, это свидетельствовало об их переходе в имматурное онтогенетическое состояние. У всех растений сформировалось по одному боковому побегу, который в третий год жизни особи (второй год жизни побега) приобрел все черты побега формирования и в последующие годы стал частью скелетной оси. У одного из ветвившихся экземпляров такой побег занял лидирующее положение. Величина его прироста более чем в три раза превзошла величину прироста главного побега (18 и 5 см соответственно). У остальных ветвившихся экземпляров новые боковые побеги занимали подчиненное положение. Наибольшая величина прироста главного побега составила 30 см при четырех метамерах, наименьшая — 5 см при двух метамерах, средняя величина прироста составила 18,1 см (табл. 1). Для боковых побегов средняя величина прироста составила

2,45 см, наибольшая — 18 см при пяти метамерах, наименьшая — 1 см (почка тронулась в рост и остановилась в развитии с образованием одномерного побега). Во второй декаде июня все опытные растения *V. sargentii* высадили в открытый грунт на гряды в питомнике дендрария имени Р. И. Шредера.

Особь *V. corylifolium* во второй год жизни начали ветвиться раньше, чем особи других видов. В сравнении с ними ветвление было наиболее частым — ветвились все опытные растения, кроме одного. Это растение во второй год оставалось ювенильным. Ветвившиеся растения перешли в имматурное онтогенетическое состояние. Активный рост боковых побегов начался в первых числах марта во второй год жизни. Тронулись в рост одна-две боковые почки нижнего или второго снизу узла. Верхушечная почка тронулась в рост на 10—15 дней позже боковых. Видимо, поэтому боковые побеги на 1—1,5 см обогнали главный побег в росте и заняли лидирующее положение. В первой декаде июня средняя величина текущего прироста побегов составляла 4,5 см, максимальная — 6 см. У двух особей в рост тронулись по две боковые почки. При этом у первой из одной почки образовался удлиненный побег с тремя метамерами, а из другой — одномерный побег длиной 2 см. У другой особи из обеих боковых почек сформировались одномерные побеги длиной 1 см. У всех особей боковые побеги занимали подчиненное положение. Наибольшая величина прироста главного побега составила 39 см при четырех метамерах, наименьшая — 11 см при двух метамерах, средняя величина прироста — 22,4 см. Наибольшая величина прироста боковых побегов составила 16 см при трех метамерах, наименьшая — 1 см при одном коротком метамере, средняя величина прироста 8,9 см (табл. 2). Все ветвившиеся особи образовали первичный куст. Так как ветвление произошло над поверхностью почвы, можно сказать, что растения данного вида начали развиваться как аэроксильный кустарник [13]. После второй перезимовки одна из особей *V. corylifolium* погибла. Дальнейшие наблюдения проводили на 9 опытных растениях. Все они были высажены в открытый грунт одновременно с особями *V. sargentii*.

Опытные растения *V. writii* во второй год жизни отличались наименьшей скоростью роста. Возможно, что это обусловлено прекращением вегетации в зимний период, в то время как 2 других вида ее не прекращали. Здесь и далее под скоростью роста мы понимаем изменение длины междоузлия метамера/побега/оси за единицу времени. В данной работе скорость роста опытных особей измеряли в сантиметрах в месяц и сантиметрах в год. Ветвление отмечено у 7 опытных растений (70%). У четырех из них в рост тронулись по две боковые почки. При этом у одной из особей один из новых боковых побегов имел большую величину прироста, чем главный. За счет этого сформировались две равнозначные оси. У другого растения в рост тронулись также две боковые почки, из которых сформировались укороченные побеги из одного междоузлия длиной 0,2 см. Наибольшая величина прироста главного побега составила 5,5 см при трех метамерах, наименьшая — 1 см при двух метамерах, средняя — 3,12 см. Для боковых побегов наибольшая величина прироста составила 5,5 см при двух метамерах, наименьшая — 0,2 см при одном метамере, средняя — 1,3 см (табл. 3). Ветвление особей *V. writii* свидетельствовало об их переходе в имматурное онтогенетическое состояние.

На третий год жизни у всех особей всех видов произошло ветвление. У некоторых особей на первичной оси в различном количестве впервые образовались побеги ветвления (в понимании М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова [6]) из зимовавших боковых почек на приросте предыдущего года. У некоторых особей из спящих почек первичного побега образовались новые побеги формирования. Ветвление свидетельствует о том, что опытные растения, которые в предыдущем году оставались ювенильными, на третий год жизни перешли в имматурное онтогенетическое состояние. У единичных особей *V. sargentii*

Размеры годовых приростов и число метамеров в их составе у опытных растений *Viburnum sargentii* в первые 4 года жизни

№ особи	Показатель	Годы жизни											
		I		II		III			IV				
		Порядок осей											
		Ось 1	Ось 1	Ось 2.1	Ось 2.2	Ось 1	Ось 2.1	Ось 2.2	Ось 1	Ось 2.1	Ось 2.2	Ось 2.3	Ось 2.4
1	длина прироста, см	6	15	3,5		60	95		49,5	37	58		
	число метамеров, шт.	4	3	1		4	6		5	4	6		
2	длина прироста, см	4	26,5			81			12	23			
	число метамеров, шт.	2	5			7			2	3			
3	длина прироста, см	6	24	2		17	81	2	2	30,5	85		
	число метамеров, шт.	3	4	1		3	6	1	1	4	6		
4	длина прироста, см	3,5	10,5			40			19	57,5			
	число метамеров, шт.	2	3			5			4	6			
5	длина прироста, см	6	28			35	30		40	45			
	число метамеров, шт.	3	3			4	4		4	5			
6	длина прироста, см	5	30	1		23	59		12	45			
	число метамеров, шт.	3	4	1		3	5		2	5			
7	длина прироста, см	3	12			40			44	18	26,5		
	число метамеров, шт.	3	3			4			4	3	4		
8	длина прироста, см	3,5	15			41			15,5	99			
	число метамеров, шт.	3	3			5			3	7			
10	длина прироста, см	2	15			21,5			44,5	12	12,5	13,5	14
	число метамеров, шт.	3	4			4			5	3	3	3	3
11	длина прироста, см	3	5	18		30	14		31	13,5	45		
	число метамеров, шт.	2	2	5		4	3		4	2	7		
	длина прироста средняя	4,2	18,1	2,45	0	38,85	55,8	0,2	26,95	38,05	22,7	1,35	1,4

Примечание: максимальные величины приростов выделены розовым, минимальные — желтым. В этой и последующих таблицах: Ось 1 — ось первого порядка; Ось 2.1 — ось второго порядка номер 1, Ось 2.2, 2.3, ... 2.n — ось второго порядка номер 2, 3, ... n. Синим выделены столбцы с данными второго и четвертого года жизни. Зеленым выделен побег, в будущем вошедший в составную скелетную ось.

Таблица 2

Размеры годовых приростов и число метамеров в их составе у опытных растений *Viburnum corylifolium* в первые 4 года жизни

№ особи	Показатель	Годы жизни															
		I	II				III					IV					
		Порядок осей															
	Ось 1	Ось 1	Ось 2.1	Ось 2.2	Ось 1	Ось 2.1	Ось 2.2	Ось 2.3	Ось 2.4	Ось 2.5	Ось 1	Ось 2.1	Ось 2.2	Ось 2.3	Ось 2.4	Ось 2.5	
1	длина прироста, см	4,5	11	11		47	8	9				20	2				
	число метамеров, шт.	3	2	3		6	2	3				4	1				
2	длина прироста, см	5	12	1	1	24	19	18	12			2,5	24	19	2		
	число метамеров, шт.	3	3	1	1	4	3	3	2			1	4	3	1		
3	длина прироста, см	4	39			36						50,5					
	число метамеров, шт.	2	4			5						7					
4	длина прироста, см	7	22	10		44	28	17	10			40	28,5	x	2		
	число метамеров, шт.	3	3	2		6	5	3	3			6	5	x	1		
5	длина прироста, см	5	27	2		33	57					16,5	44	34			
	число метамеров, шт.	3	4	1		6	9					3	7	6			
6	длина прироста, см	4,5	33	4,5		32	22	1,5	1	1,7	2,3	15	18	11	12	11	9,5
	число метамеров, шт.	4	5	1		5	4	1	1	1	1	3	3	3	4	4	2
7	длина прироста, см	5	30	9	2	33,5	30	32	6	7		42	49	16,5	60	58	
	число метамеров, шт.	3	6	3	1	5	4	4	1	1		5	6	3	7	7	
8	длина прироста, см	3	37	16		39	54	26	19	18	19	9	17	40	33,5	29	31
	число метамеров, шт.	3	8	3		5	6	4	3	3	3	3	4	7	5	5	6
9	длина прироста, см	5	13	11		62	63	68	69,5			40	47	18,5	21		
	число метамеров, шт.	3	3	2		6	6	7	7			5	6	2	3		
10	длина прироста, см																
	число метамеров, шт.																
	длина прироста средняя	4,3	22,4	8,9	0,3	35,05	28,1	14,55				26,17	22,95	24,1			

Примечание: максимальные величины приростов выделены розовым, минимальные — желтым. Синим выделены столбцы с данными второго и четвертого года жизни. Знак «x» означает отмирание верхушечной почки оси и полное прекращение ее роста в текущем году.

Размеры годовых приростов и число метамеров в их составе у опытных растений калины Райта — *Viburnum wrightii* в первые 4 года жизни

№ особи	Показатель	Годы жизни									
		I		II		III			IV		
		Порядок осей									
		Ось 1	Ось 1	Ось 2.1	Ось 2.2	Ось 1	Ось 2.1	Ось 2.2	Ось 1	Ось 2.1	Ось 2.2
1	длина прироста, см	5	2,5			5,5	16		42	21	
	число метамеров, шт.	3	4			3	3		6	3	
2	длина прироста, см	4,5	5,2			20,5	4		23,5	14	
	число метамеров, шт.	3	2			4	2		5	4	
3	длина прироста, см	4	4,5	3	1	25,5	32	23,5	20	9	21
	число метамеров, шт.	2	3	1	1	4	4	4	3	2	3
4	длина прироста, см	4	2			33	3		17	1	
	число метамеров, шт.	3	2			6	2		3	1	
5	длина прироста, см	4,5	5,5	2,5		10,5	43		16	28	
	число метамеров, шт.	3	3	1		3	5		2	4	
6	длина прироста, см	6	3,5	5,5	2,5	38	41	26,5	30	25	20
	число метамеров, шт.	5	2	2	2	5	4	3	4	3	3
7	длина прироста, см	3	2	4		36	8	4,5	17	19	8,5
	число метамеров, шт.	3	2	2		5	2	3	2	2	2
8	длина прироста, см	2,5	1	2,5		11,5	5,5		17,5	4,5	
	число метамеров, шт.	4	2	3		3	2		2	2	
9	длина прироста, см	1,5	2,5	2	2,5	26	12	10	19	10	11,5
	число метамеров, шт.	3	2	1	2	4	3	3	3	2	2
10	длина прироста, см	3	2,5	0,2	0,2	18	11,5	5,5	25,5	20,5	11,5
	число метамеров, шт.	3	5	1	1	3	4	3	5	4	3
	длина прироста средняя	3,8	3,12	2,814	1,55	22,45	17,6	14	22,75	15,2	14,5

Примечание: максимальные величины приростов выделены розовым, минимальные — желтым. Синим выделены столбцы с данными второго и четвертого годов жизни.

и *V. corylifolium*, ветвившихся во второй год жизни, к концу третьей вегетации сформировалась разветвленная побеговая система с типичными для взрослых особей листьями. Они имели габитус, типичный для взрослых генеративных растений, и отличались от них лишь общими меньшими размерами и отсутствием цветков и плодов. Все вышеперечисленное свидетельствует о переходе данных особей в виргинильное онтогенетическое состояние.

В третью вегетацию у одной из особей *V. sargentii* (№ 5 в табл. 1), ранее одноосной, образовался побег формирования. По величине прироста этот побег был близок к главному (30 см при четырех метамерах и 35 см при четырех метамерах соответственно). Кроме того, у одной из особей, уже имевших боковые побеги, в конце вегетации в рост тронулась одна из спящих почек первичного побега. В результате до наступления периода покоя успел сформироваться одномерный побег с междоузлием длиной 2 см. У всех особей, кроме одной, боковые побеги, сформировавшиеся во второй год, на третий год прирастали сильнее, чем главный (табл. 1). Их максимальный прирост составил 95 см, минимальный — 14 см, средний — 55,8 см. У главных побегов максимальная величина прироста равнялась 81 см, минимальная — 17 см, средняя — 38,9 см. У одной особи (№ 11 в таблице) ранее лидировавший боковой побег после перезимовки наклонился. При этом его прирост замедлился, а у главного — возрос: 14 см и 30 см соответственно (табл. 1). Ось первого порядка снова стала лидирующей.

Одна особь *V. corylifolium* в течение третьего года жизни развивалась как одноосная. Годовой прирост главной оси не увеличился и составил 36 см при пяти метамерах. С этого времени можно говорить о развитии этой особи в форме дерева. У остальных особей из спящих почек у основания продолжали образовываться новые побеги формирования. Побеги ветвления формировались крайне редко и были укороченными, с одним-двумя метамерами и парой листьев в верхнем узле. У семи особей из восьми, ветвившихся в предыдущем году, образовалось по 2—3 новых побега формирования. При этом у двух особей (№ 5 и № 9) побеги формирования II порядка заняли лидирующее положение. У остальных — лидирующее положение занимала главная ось. Ее максимальный прирост составил 62 см при шести метамерах, минимальный — 24 см при четырех метамерах, средний — 35 см. Максимальный прирост побегов формирования 69,5 см при семи метамерах, минимальный — 1 см (почка тронулась в рост в конце вегетации с формированием одного метамера), средний — 23,8 см (табл. 2). Все особи данного вида к концу третьей вегетации имели габитус, типичный для взрослых растений, но генеративных органов не образовывали, следовательно, они перешли в виргинильное состояние.

Три особи *V. writii* в начале третьей вегетации стали иматурными (при начале ветвления) и оставались в этом онтогенетическом состоянии до следующего года. Из ветвившихся в предыдущий год особей только у одной образовался новый побег из спящей почки на первичном побеге, у остальных продолжалось нарастание имеющихся побегов. У четырех из десяти особей такие побеги занимали лидирующее положение. Максимальный прирост главного побега составил 36 см при пяти метамерах, минимальный — 5,5 см при трех метамерах, средний — 22,5 см. У двухлетних побегов II порядка максимальная величина прироста составляла 43 см при пяти метамерах, минимальная — 3 см при двух метамерах, средняя — 16,4 см (табл. 3). Побеги ветвления не формировались. К концу третьей вегетации виргинильными стали 6 особей из 10.

В четвертый год жизни у особей всех видов снижалась скорость роста первичных осей. У многих растений *V. sargentii* после перезимовки главные оси значительно наклонились, а у двух полностью полегли; у четырех отмерли верхушечные почки. Часто наблюдалась гипотония — развитие новых побегов в зоне искривления исходной оси [17,

р. 383]. Несколько реже — амфитония — появление новых побегов в средней части горизонтальной или наклонной исходной оси [там же]. Наклон и искривление главных осей стимулировали увеличение прироста боковых и пробуждение почек не только в нижней (типичная базитония), но и в зоне искривления (гипотония) и средней (амфитония) части наклоненных главных осей. Из почек в нижней части образовались мощные побеги формирования. Из почек в середине оси образовывались как побеги ветвления, так и ортотропные побеги, по величине прироста уступавшие побегам формирования. Такие побеги образовывались только из спящих почек, расположенных на верхней стороне наклоненной оси. Учитывая менее сильный рост этих побегов, образование их из спящих почек и место расположения на оси, можно назвать их побегами дополнения [6]. В верхней части оси появились вегетативные побеги ветвления. В результате все особи, кроме одной (№ 2, табл. 1), стали многоосными. У одноосной особи произошел незначительный наклон главной оси, в средней ее части образовался ортотропный трехметамерный побег длиной 23 см (в таблице выделен зеленым цветом). Этот побег образовался из почки, расположенной у основания бокового побега ветвления на приросте третьего года.

На следующий год этот побег занял лидирующее положение и продолжил вертикальный рост, формируя составную скелетную ось. Ее максимальный прирост наблюдали у особи № 1 — 49,5 см при пяти метамерах. Минимальный — 2 см у особи № 3 (главная ось этой особи начала наклоняться уже в предыдущем году и тогда также имела минимальный прирост). Средний прирост главной оси для всех особей составил 27 см. Максимальную величину прироста среди побегов II порядка наблюдали у побега, который образовался из спящей почки в конце предыдущего года. Он был однометамерным и имел длину 2 см. Этот побег перезимовал не одревесневая и на следующий год дал мощный прирост — 85 см при шести метамерах. У побега, образовавшегося в конце третьей вегетации у особи № 10 (табл. 1), при наклоне скелетной оси более 80° величина прироста была минимальной — 12 см при трех метамерах. Среднюю величину прироста побегов и осей II порядка для всех особей начиная с этого года вычислять нецелесообразно, так как она не дает представления о разнообразии их структуры.

У многих особей *V. corylifolium* на четвертый год жизни главные оси также наклонились. У трех экземпляров они имели незначительный наклон уже в предыдущем году, а после перезимовки практически легли на почву с углом наклона 10—15°. У единственной одноосной особи сохранилась ортотропная главная ось с моноподиальным нарастанием и развился годичный побег из семи метамеров длиной 50,5 см. Это максимальный прирост среди главных осей всех опытных растений. Минимальный годовой прирост главной оси у особи № 2: однометамерный длиной 2,5 см. Она уже в предыдущем году утратила лидирующее положение. На четвертый год жизни большая ее часть стелилась по поверхности почвы и только верхние 3 метамера имели вертикальное направление роста. Средний прирост главных осей для всех особей составил 26,2 см, что на 25% меньше, чем в предыдущем году. У побегов формирования и осей II порядка максимальная величина прироста составила 60 см при семи метамерах (молодой побег формирования экземпляра № 7, в предыдущем году состоявший из одного метамера), минимальная — 2 см при одном метамере (табл. 2). Малая величина прироста была у побегов II порядка, рядом с которыми в нижележащих или вышележащих узлах располагались аналогичные побеги с большими годовыми приростами.

У особей *V. writii* на четвертый год не произошло значительного изменения скорости роста побегов: средний прирост главных осей — 22,8 см (в предыдущем году — 22,5 см). У четырех особей наклонилась главная ось. Еще у четырех наклонились и побеги II порядка. Полностью оси не полегли. В верхней и средней части первичных

осей и двухлетних боковых осей образовалось много боковых побегов ветвления (по 2—16 штук на растение). Новые побеги формирования не образовывались. Максимальный прирост главной оси составил 42 см при шести метамерах, минимальный — 16 см при двух метамерах. При сравнении с другими видами очевидно отсутствует вариант почти полного замедления роста главной оси. Для побегов осей II порядка максимальная величина прироста составила 28 см при четырех метамерах, минимальная — 4,5 см при двух метамерах (табл. 3). Для данного вида вследствие небольшого разнообразия в структуре осей II порядка средняя величина их прироста дает некоторое представление об общей скорости роста. Она составила 15 см в год, что на 9% меньше, чем в предыдущем году.

Заключение

Семена, собранные в естественных или близких к ним условиях произрастания и посеянные вскоре после сбора, имеют большую всхожесть (более 50%), чем семена, полученные по делектусу (всхожесть 24%).

У всех изученных видов наблюдается значительное изменение скорости роста по годам жизни. В первый год формируется первичный побег, в будущем трансформирующийся в осевую основу растения [5; 11; 12; 18] и образующий систему первичного побега (СПП) — главную (первичную) скелетную ось. Величины прироста в этот год невелики (в среднем 3—4 см). На второй год у двух видов (*Viburnum sargentii* и *V. corylifolium*) средняя величина прироста возрастает в 4 и 5 раз соответственно. У *V. writii* скорость роста остается прежней, средняя величина прироста практически не изменяется. В это время у всех видов начинают образовываться первые побеги формирования. Наиболее активно это проявляется у *V. corylifolium*: ветвятся почти все особи. У двух других видов побеги формирования образуются не у всех растений. В большинстве случаев они состоят из одного-двух метамеров и не одревесневают к концу вегетации.

На третий год жизни скорость роста увеличивается у всех видов. У *V. sargentii* средняя величина прироста главной оси возрастает более чем в 2 раза, у *V. corylifolium* — в 1,5 раза, у *V. writii* — в 7 раз. Побеги формирования, образовавшиеся в предыдущем году, также дают мощный прирост, часто превышающий прирост главной оси. Особенно значительно прирастают побеги формирования, не одревесневавшие в конце предыдущей вегетации. Средний прирост всех побегов формирования у *V. sargentii* на третий год возрастает в 7,5 раза, у *V. corylifolium* — более чем в 3 раза, у *V. writii* — в 7 раз. Также продолжают образовываться дополнительные побеги формирования II порядка. На четвертый год жизни особей процессы нарастания осей (занятия пространства) стабилизируются: скорость роста главных осей у *V. sargentii* и *V. corylifolium* несколько замедляется (средние величины приростов меньше, чем в предыдущем году, в 1,4 раза), у *V. writii* — незначительно увеличивается; начинается процесс накопления вегетативной массы (заполнение пространства): в большом числе образуются побеги ветвления.

В большинстве случаев система первичного побега (СПП) начинает утрачивать лидерство на 4-й год жизни особей. Однако у некоторых видов рода калина встречаются единичные экземпляры, сохраняющие СПП в течение большей части жизни и имеющие форму деревца [11; 12]. При утрате лидерства СПП ее положение занимают системы побегов формирования (СПФ — оси II порядка). Кульминация роста и развития СПП у изученных видов приходится на 3—4 год жизни особей. Поэтому можно предположить, что основной цикл СПП [6] завершится за 7—8 лет. У особей с двумя скелетными осями (СПП + СПФ II порядка) продолжительность основного цикла СПП при сохранении благоприятных условий может увеличиться в 2—3 раза. Дальнейший морфогенез особей изученных видов будет зависеть от развития СПФ II и высших порядков. С учетом результатов предыдущих исследований [11; 12] и работ других авторов [4; 6; 7] можно предположить, что продолжительность основного цикла сменяющих друг друга систем

побегов формирования, образующих впоследствии скелетные оси, будет увеличиваться, пока особь не достигнет пика своего развития.

Список использованной литературы

1. Антонова И. С., Фатьянова Е. В. О системе уровней строения кроны деревьев умеренной зоны // Ботанический журнал. 2016. Т. 101, № 6. С. 628—649.
2. Ареалы деревьев и кустарников СССР : в 3 т. / АН СССР, Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова ; отв. ред. В. И. Грубов. Т. 3. Бобовые — Жимолостные. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. 182 с.
3. Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. Элементарный метамер побега цветкового растения // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1983. Т. 88, № 4. С. 114—124.
4. Истомина И. И., Богомолова Н. Н. Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1991. Т. 96, № 4. С. 68—78.
5. Карпун Ю. Н. Субтропическая декоративная дендрология : справочник. СПб. : ВВМ, 2010. 400 с.
6. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М. : Наука, 1977. 160 с.
7. Недосеко О. И., Викторов В. П. Жизненные формы видов рода *Salix* L. России [Электронный ресурс] // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Vol. 3 (2). DOI: 10.21685/2500-0578-2018-2-5.
8. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботанического института Академии наук СССР им. В. Л. Комарова. Сер. 3, Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.
9. Савиных Н. П., Черемушкина В. А. Основные направления и концепции биоморфологии в России // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН, 2018. Вып. 19. С. 45—48. DOI: 10.17581/bbgi1906.
10. Сахоненко А. Н. Изучение семенного размножения видов рода Калина — *Viburnum* L., плодоносящих в дендрарии имени Р. И. Шредера // Вестник науки и образования. 2015. № 3 (5). С. 41—45.
11. Сахоненко А. Н., Матюхин Д. Л. Особенности развития особей семенного происхождения на ранних этапах онтогенеза у некоторых видов калин // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению : материалы междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию каф. ботаники ТвГУ / отв. ред. А. А. Нотов. Тверь : Твер. гос. ун-т, 2017. С. 360—363.
12. Сахоненко А. Н., Матюхин Д. Л. Особенности становления жизненной формы на ранних этапах онтогенеза у калины гордовины — *Viburnum lantana* L. // Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения : материалы Всерос. науч.-практ. конф. Киров : Радуга-ПРЕСС, 2017. С. 312—315.
13. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. : Высшая школа, 1962. 378 с.
14. Серебряков И. Г., Доманская Н. П., Родман Л. С. О морфогенезе жизненной формы кустарника на примере орешника // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1954. Т. 69, № 2. С. 57—70.
15. Современные подходы к описанию структуры растения / науч. ред. Н. П. Савиных и Ю. А. Бобров. Киров : Изд-во ВятГУ, 2008. 355 с.
16. Чистякова А. А. Жизненные формы и их спектры как показатели состояния вида в ценозе на примере широколиственных лесов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1988. Т. 93, № 6. С. 93—105.
17. Barthélémy D., Caraglio Y. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny // Annals of Botany. 2007. Vol. 99, Is. 3. P. 375—407. DOI: 10.1093/aob/mcl260.
18. Del Tredici P. Lignotuber development in *Ginkgo biloba* // Hori T., Ridge R. W., Tulecke W., Del Tredici P., Trémouillaux-Guiller J., Tobe H. (eds.) *Ginkgo Biloba. A Global Treasure*. Tokyo : Springer, 1997. P. 119—126.
19. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1 (2). URL: http://rjee.ru/wp-content/uploads/2016/08/rjee_1_2_2016_1_evstigneev.pdf. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.
20. Krüssmann G. Manual of Cultivated Broad-Leaved Trees and Shrubs. Vol. III. Timberpress, 1984. 745 p.
21. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B., Evstigneev O. I., Popadiouk R. V., Romanovskii A. M. Ontogeny of a tree // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 12. С. 8—20.
22. Winkworth R. C., Donoghue M. J. *Viburnum* phylogeny based on combined molecular data: implications for taxonomy and biogeography // American Journal of Botany. 2005. Vol. 92, N. 4. P. 653—666. DOI: 10.3732/ajb.92.4.653.

Поступила в редакцию 20.01.2019

Сахоненко Алексей Николаевич, аспирант

Российский государственный аграрный университет — Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева
Российская Федерация, 127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49
E-mail: alesx@mail.ru

Матюхин Дмитрий Леонидович, кандидат биологических наук, доцент

Российский государственный аграрный университет — Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева
Российская Федерация, 127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49
E-mail: botanika2@timacad.ru

UDC 581.412

A. N. Sakhonenko

D. L. Matyukhin

Formation of shoots of some species of *Viburnum* in the early stages of ontogeny

The article describes the features of growth and development of three species of the genus *Viburnum* L. The paper gives the data on seed germination, the development of juvenile plants, branching time and transition to the immature state, plant transition to the virginal state, which is observed by the end of the third year of life, the length of growth and the number of metamers in the composition of the shoots. The correlation between the length of shoot increments and the number of metamers in them has been studied. The regularities of changes in the increments of shoots and the overall growth rate of the axes depending on the year of cultivation are revealed. The general morphogenesis of the shoot system is described, including the correlation between the primary shoot system and the shoot formation system. In conclusion, assumptions were made about further development of experimental species. The above information about the features of development and growth rate of the studied species of *Viburnums* will be useful in further studying the species of this genus, introducing new species and commercial growing of planting material.

Key words: *Viburnum*, morphogenesis, number of metamers, primary shoot, lateral shoots, shoot of formation, shoot of branching, skeletal axis.

Sakhonenko Aleksey Nikolaevich, Postgraduate Student

Russian State Agrarian University — Moscow Timiryazev Agricultural Academy
Russian Federation, 127550, Moscow, ul. Timiryazevskaya, 49
E-mail: alesx@mail.ru

Matyukhin Dmitriy Leonidovich, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor

Russian State Agrarian University — Moscow Timiryazev Agricultural Academy
Russian Federation, 127550, Moscow, ul. Timiryazevskaya, 49
E-mail: botanika2@timacad.ru

References

1. Antonova I. S., Fat'yanova E. V. O sisteme urovnei stroeniya krony derev'ev umerennoi zony [On the system of levels of the crown structure in temperate zone trees]. *Botanicheskii zhurnal*, 2016, vol. 101, no. 6, pp. 628—649. (In Russian)
2. *Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR: v 3 t. T. 3. Bobovye — Zhimolostnye* [Areas of trees and shrubs in the USSR: in 3 volumes. Vol. 3. Fabaceae — Caprifoliaceae]. Leningrad, Nauka. Leningr. otd-nie Publ., 1986. 182 p. (In Russian)
3. Barykina R. P., Gulenkova M. A. Elementarnyi metamer pobega tsvetkovogo rasteniya [Elemental metamer of angiospermous plant]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 1983, vol. 88, no. 4, pp. 114—124. (In Russian)
4. Istomina I. I., Bogomolova N. N. Polivariantnost' ontogeneza i zhiznennye formy lesnykh kustarnikov [Polyvariant ontogenesis and life forms of forest shrubs]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei*

prrody. Otdel biologicheskii — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series, 1991, vol. 96, no. 4, pp. 68—78. (In Russian)

5. Karpun Yu. N. *Subtropicheskaya dekorativnaya dendrologiya: spravochnik* [Subtropical decorative dendrology. A reference book]. St. Petersburg, VVM Publ., 2010. 400 p. (In Russian)

6. Mazurenko M. T., Khokhryakov A. P. *Struktura i morfogenez kustarnikov* [Shrub structure and morphogenesis]. Moscow, Nauka Publ., 1977. 160 p. (In Russian)

7. Nedoseko O. I., Viktorov V. P. Zhiznennye formy vidov roda *Salix* L. Rossii [Life forms of *Salix* L. genus types in Russia]. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2018, vol. 3 (2). DOI: 10.21685/2500-0578-2018-2-5. (In Russian)

8. Rabotnov T. A. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenosis]. *Trudy Botanicheskogo instituta Akademii nauk SSSR im. V. L. Komarova. Ser. 3, Geobotanika*, 1950, is. 6, pp. 7—204. (In Russian)

9. Savinykh N. P., Cheremushkina V. A. Osnovnye napravleniya i kontseptsii biomorfologii v Rossii [Main directions and concepts of biomorphology in Russia]. *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN*, 2018, is. 19, pp. 45—48. DOI: 10.17581/bbgi1906. (In Russian)

10. Sakhonenko A. N. Izuchenie semennogo razmnozheniya vidov roda *Kalina* — *Viburnum* L., plodonosyashchikh v dendrarii imeni R. I. Shredera [Studying seed reproduction of species of genus *Viburnum* L., fruit-bearing in the R. I. Schroeder Arboretum]. *Vestnik nauki i obrazovaniya — Bulletin of Science and Education*, 2015, no. 3 (5), pp. 41—45. (In Russian)

11. Sakhonenko A. N., Matyukhin D. L. Osobennosti razvitiya osobei semennogo proiskhozhdeniya na rannikh etapakh ontogeneza u nekotorykh vidov kalin [Features of development of individuals of seed origin in the early stages of ontogenesis in some *Viburnum* species]. *Bioraznoobrazie: podkhody k izucheniyu i sokhraneniyu: materialy mezhdunar. nauch. konf.* [Biodiversity: approaches to the study and preservation. Proceed. of the Internat. sci. conf.]. Tver, Tver. gos. un-t Publ., 2017. pp. 360—363. (In Russian)

12. Sakhonenko A. N., Matyukhin D. L. Osobennosti stanovleniya zhiznennoi formy na rannikh etapakh ontogeneza u kaliny gordoviny — *Viburnum* *lantana* L. [Features of the formation of the life form in the early stages of ontogenesis of *Viburnum lantana* L.]. *Sokhranenie lesnykh ekosistem: problemy i puti ikh resheniya: materialy Vseros. nauch.-prakt. konf.* [Preservation of forest ecosystems: problems and their solutions. Proceed. All-Russia sci.-pract. conf.]. Kirov : Raduga-PRESS, 2017, pp. 312—315. (In Russian)

13. Serebryakov I. G. *Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoinykh* [Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1962. 378 p. (In Russian)

14. Serebryakov I. G., Domanskaya N. P., Rodman L. S. O morfogeneze zhiznennoi formy kustarnika na primere oreshnika [On the morphogenesis of the life form of a shrub on the example of hazel]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 1954, vol. 69, no. 2, pp. 57—70. (In Russian)

15. Savinykh N. P., Bobrov Yu. A. (eds.) *Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya* [Modern approaches to the description of the plant structure]. Kirov, VyatGU Publ., 2008. 355 p. (In Russian)

16. Chistyakova A. A. Zhiznennye formy i ikh spektry kak pokazateli sostoyaniya vida v tsenoze na primere shirokolistvennykh lesov [Life forms and their spectra as indicators of the state of the species in the cenosis using the example of deciduous forests]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 1988, vol. 93, no. 6, pp. 93—105. (In Russian)

17. Barthélémy D., Caraglio Y. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany*, 2007, vol. 99, is. 3, pp. 375—407. DOI: 10.1093/aob/mcl260.

18. Del Tredici P. Lignotuber development in *Ginkgo biloba*. Hori T., Ridge R. W., Tulecke W., Del Tredici P., Trémouillaux-Guiller J., Tobe H. (eds.) *Ginkgo Biloba. A Global Treasure*. Tokyo, Springer, 1997, pp. 119—126.

19. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016, vol. 1 (2). Available at: http://rjee.ru/wp-content/uploads/2016/08/rjee_1_2_2016_1_evstigneev.pdf. DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.

20. Krüssmann G. *Manual of Cultivated Broad-Leaved Trees and Shrubs*. Vol. III. Timberpress, 1984. 745 p.

21. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B., Evstigneev O. I., Popadiouk R. V., Romanovskii A. M. Ontogeny of a tree. *Botanicheskii zhurnal*, 1999, vol. 84, no. 12, pp. 8—20.

22. Winkworth R. C., Donoghue M. J. *Viburnum* phylogeny based on combined molecular data: implications for taxonomy and biogeography. *American Journal of Botany*, 2005, vol. 92, no. 4, pp. 653—666. DOI: 10.3732/ajb.92.4.653.