

ФОРМИРОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ КУСТАРНИКА ГОЛУБИКИ ТОПЯНОЙ (*VACCINIUM ULIGINOSUM* L.) В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

The bog blueberry is a geoxylic bush that puts out side-shoots at and below ground level. Skeleton axes formed by sympodial branching constitute the building block of a bush. Healthy growth is observed to the age of five. Primary shoots start branching in a one-year-old plant. Forming one to three annual increments over the growing period, a five-year-old blueberry plant may have as many as eight branching orders. Unevened overground skeleton axes having their own root systems form adult fruit-bearing blueberry bushes. Their amount may vary from 64 to 127 and their age may vary from 2 to 11. The principal unit of the bush's shoot body is a shoot formation system. The development of this building block with time (the basic cycle involving three periods and extending over seven to eight years in the blueberry) forms a foundation for morphogenesis of the bush.

Введение. Вплотную морфологические исследования дикорастущих ягодных растений в нашей стране начали проводиться с начала 40-х гг. XX в., когда был довольно глубоко изучен морфогенез растений в возрастной динамике [1]. В дальнейшем появляются сообщения, посвященные экологической морфологии, онтогенезу и филогенезу кустарничков [2–4]. И. В. Жуйковой [5–7] подробно описаны биолого-морфологические особенности роста и развития голубики в Хибинах. В работе М. Т. Мазуренко [8] дается подробное описание фаз онтогенеза различных экобиоморф голубики, исследованных автором в природных условиях на территории Дальнего Востока.

Исследований морфологической структуры кустарника голубики в условиях культуры проведено недостаточно. В работе Л. А. Евтуховой [9] отмечается, что у голубики топяной при выращивании в культуре появляются признаки, отличающие ее от дикорастущей: увеличивается количество побегов, а также число генеративных почек на них. Автором описываются две биоморфы куста – рыхлокустовая и стелющаяся. Дальнейшее изучение особенностей формирования морфологической структуры кустарника голубики топяной позволит расширить представление об особенностях биологии этого растения в условиях культурфитоценоза.

Объекты и методика исследований. Методика морфологических наблюдений разрабатывалась на основе работ А. К. Авдошенко [4], И. Г. Серебрякова [1, 3], М. Т. Мазуренко [8, 10], И. В. Жуйковой [5, 6]. Использовался описательный метод морфологических исследований. В данной работе рассматривалась лишь надземная часть сеянцев голубики топяной 1-, 2-, 3-, 5-, 9-, 11-, 20- и 27-летнего возраста. Морфологические показатели процессов роста выявлялись путем сопоставления особей разного возрастного периода. Типы побегов выделялись на основе той роли, которую они играют в построении кроны жизненной формы кустарника [10]. При изучении растений 1-, 2-, 3-, 5-летнего возраста измерялась их высота, опре-

делялись количество и длина побегов разных порядков и типов, число вегетативных и генеративных почек на них. При рассмотрении морфологической структуры растений голубики топяной 9-, 11-, 20- и 27-летнего возраста выделялись стволы кустарничков, т. е. структурные оси, и их системы – составные структурные оси, определялись их возраст и количество. Рассмотрены основные единицы побегового тела кустарника – системы побегов формирования, периодичность их появления на материнской структурной оси, возраст и продолжительность жизни. В полевых условиях возраст стволыков кустарничков определялся по морфологическим признакам с использованием методики И. В. Жуйковой [5]: по годичным приростам, т. е. количеству ветвлений побегов, по следам от почечных чешуй, наличию остроконечного выроста, остающегося на конце годичного побега в результате симподиального ветвления. В лабораторных условиях возраст растений и побегов определялся еще по числу годичных колец на поперечных срезах. Срезы рассматривались при помощи бинокулярного микроскопа Leica MS-5.

Исследования проводились на территории выработанного торфяника переходного типа на юго-востоке Беларуси. Мощность остаточного слоя торфа более 50 см. Изучаемый вид *Vaccinium uliginosum* – геоксильный кустарник, кустящийся на уровне почвы и ниже, относится к роду *Vaccinium* L.

Результаты исследований. В процессе проведения наблюдений за формированием морфологической структуры голубики топяной были выделены следующие основные типы побегов:

- 1) первичные побеги (ПП), являющиеся основой всей многолетней системы побегов растения;
- 2) побеги ветвления (ПВ), т. е. боковые веточки, вырастающие на первичном или любом другом побеге, развивающиеся обычно из зимующих почек или, в случае вторичного роста, почек текущего вегетационного периода;
- 3) побеги формирования (ПФ), выполняющие функции омоложения побеговой системы в кроне и завоевания нового пространства.

Морфологически они отличаются от побегов всей кроны крупными размерами и усиленным ростом. На их базе у голубики формируются стволики куста – главные скелетные оси. Как правило, ПФ развиваются из спящих почек, однако на первых этапах онтогенеза и при быстром старении побегов и их систем – из почек предыдущего года;

4) эфемерные побеги – это однолетние побеги, по своему виду похожие на побеги ветвления или формирования. Они не играют никакой роли в построении многолетней системы побегов кустарника и отмирают в год появления;

5) столоновидные побеги – специализированные побеги, возникающие из спящих почек подземно.

Величина прироста первичного побега 1-летней голубики в среднем составляет 2,2 см. Отличается первичный побег большим количеством вегетативных почек – в среднем 14,3 шт., что в 2 раза превышает число вегетативных почек на такую же длину побега у растений старшего возраста. Ветвь симподиально, однолетнее растение образует 2–3 порядка ветвления (рисунок, а).

На некоторых 1-летних растениях ветви 3-го порядка уже образуют единичные генеративные почки (см. таблицу). У 2-летних растений активно развиваются побеги формирования и ветвления (рисунок, б). Образовав 2 прироста за год, двулетний кустик голубики имеет 4–5 порядков ветвления (таблица). У 2-летних кустиков вырастают подземные столоновидные и эфемерные побеги (по 1–3 шт. на кустик). У некоторых растений начинаются процессы отмирания. В 2-летнем возрасте можно четко различить две морфологические структуры голубики, различающиеся между собой по типу роста побегов: прямостоячая форма куста – побеги формирования у такой голубики растут ортотропно, стелющаяся – побеги растут преимущественно плагиотропно. Существуют переходные формы с восходящими скелетными осями. Наблюдения показывают, что форма роста кустарника голубики в условиях культуры, вероятно, детерминирована генетически и не зависит от экологических условий произрастания, так как все сеянцы выросли рядом на участке 20 м². В данной работе не ставилось целью ис-

следование различных форм голубики. Выбор растений для изучения морфологической структуры кустарника голубики проводился среди форм с восходящими скелетными осями.

3-летний сеянец достигает высоты 20,3 см (рисунок, в). Первичный побег прекращает рост в длину, верхняя его часть до сильного побега отмирает. Увеличивается количество генеративных почек: на побегах 3–6-го порядков ветвления их до 0,4–0,7 шт. (таблица). В возрасте 3 лет у голубики появляются первые зрелые плоды. Побеги формирования 2-го и 3-го порядков своей нижней частью погружены в почву и образуют придаточную корневую систему. Количество столоновидных побегов на кустах 0–3, эфемерных – 0–2 шт. К 3-летнему возрасту у голубики на побегах формирования развиваются побеги ветвления 2–3-го порядков, т. е. образуются основные единицы побегового тела кустарника – системы побегов формирования.

К 5-летнему возрасту кустарник голубики топяной образован преимущественно 3-летними структурными осями (рисунок). Побеги до 3-го порядка ветвления погружены в почву и активно формируют корневую систему, увеличивается количество столоновидных побегов до 10 шт. Возраст систем побегов формирования у 5-летнего растения – преимущественно 2 года.

Высота взрослых плодоносящих растений голубики 11-летнего возраста в среднем 58 см, 20- и 27-летнего – 63 и 84 см соответственно. Характерная черта кустарников заключается в том, что они образованы мелкими стволиками – главными скелетными осями, связанными друг с другом в основании и составляющими как бы пучок. Процесс образования главной скелетной оси взрослого кустарника начинается с роста от основания куста мощного побега формирования. На второй год, чаще в его верхней части, вырастают побеги ветвления, в нижней – дочерние побеги формирования. Материнский ПФ можно считать главной осью (1-й порядок), на которой развиваются побеги 2-го, 3-го и последующих все возрастающих порядков. Побеги формирования появляются на материнской оси из спящих почек также на 3–5-й год.

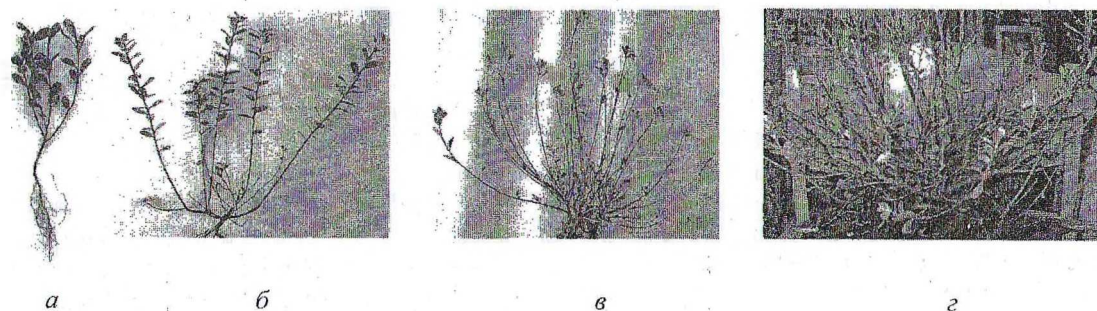


Рисунок. Разновозрастные сеянцы голубики топяной:
а – 1-летний; б – 2-летний; в – 3-летний; з – 5-летний

Таблица

Морфометрические показатели разновозрастных растений голубики топяной

Возраст куста, лет	Высота куста, см	Порядок ветвления побегов	Короткие побеги ветвления				Первичные побеги * и побеги формирования			
			Количество, шт.	Средняя длина, см	Количество генеративных почек, шт./побег	Количество вегетативных почек, шт./побег	Количество, шт.	Средняя длина, см	Количество генеративных почек, шт./побег	Количество вегетативных почек, шт./побег
1	8,2	1	—	—	—	—	1	2,2	0	14,3
		2	3	3,9	0	14,5	0	—	—	—
		3	2	2,1	0,2	10,1	1	12,7	0	36,7
2	17,9	1	—	—	—	—	1	4,4	0	17,3
		2	6	3,9	0	13,6	1	22	0	43
		3	14	2,3	0,01	9,1	4	15	0,2	41
		4	6	1,4	0,07	5,7	1	20,4	0	50
		5	1	0,6	0	3	0	—	—	—
3	20,3	1	—	—	—	—	1	1,8	—	—
		2	4	5,3	0	21	1	10,8	1	32,5
		3	22	2,5	0,4	7,7	7	14,5	0,1	35,8
		4	63	1,8	0,6	6	10	17,1	0,5	35,7
		5	18	1,8	0,5	6	2	16,3	0,3	33,3
		6	2	2,7	0,7	7,3	0	—	—	—
		7	1	4,7	0	13	0	—	—	—
5	30	1	—	—	—	—	1	2,5	—	—
		2	9	4,7	0	11	0	—	—	—
		3	25	3,5	0,7	10	7	13,3	0,7	34,1
		4	73	3,7	1,7	8,7	25	15,1	0,8	38
		5	134	2,6	1,9	6,4	21	14,8	0,8	36,8
		6	58	2,1	1,9	5,4	11	14,4	1,3	33,2
		7	60	2,3	2,4	5,5	3	12,3	0	31,3
		8	1	3,7	5	7	0	—	—	—

* Побеги 1-го порядка ветвления.

Побеги ветвления образуются до 4–8-го порядка и начинают постепенно отмирать. Вскоре вся верхняя часть материнской системы побега формирования отмирает до места отхождения первого (сверху) дочернего побега формирования. После этого разрушение материнской системы приостанавливается, начинается отмирание системы самого старшего дочернего побега формирования. После отмирания очередной дочерней системы гибнет часть материнского побега формирования до места отхождения последующей (сверху вниз) дочерней СПФ. Как показали наблюдения, отмирание СПФ у голубики начинается активно уже в 5-летнем возрасте. В то время, когда гибнет система материнского побега формирования, дочерние системы, расположенные ниже, могут уже образовывать собственные дочерние системы (3-го порядка). Скелетные оси кустарника голубики – совокупности нижних частей нескольких побегов формирования все более возрастающего порядка, а составные скелетные оси (ССО), в свою очередь, совокупности нижних частей скелетных осей. Как правило, ССО у голубики погружены под землю и имеют хорошо развитую придаточную корневую систему. Количество их у голубики к 9–11-летнему возрасту составляет около 9 шт. на куст, а на каждой ССО – от 2 до 9 шт. скелетных осей. Кустарник голубики образован выходящими на поверхность скелетными осями разного возраста, имеющими самостоятельную корневую систему. Количество их варьирует от 64 до 127 шт., а возраст – от 2 до 11 лет. У растений 11-летнего возраста преобладают 4–7-летние СО. Как показали наблюдения за 20- и 27-летними кустарниками, возраст структурных осей голубики не превышает 14 лет.

Морфометрические показатели побегов ветвления и побегов формирования разных порядков голубики 11-летнего возраста рассматривались на примере скелетных осей 6–8-летнего возраста. Основное количество побегов ветвления приходится на 6–8-й порядки. С увеличением порядка ветвления длина веточек уменьшается с 5,1 до 1,6 см, снижается количество генеративных почек на побегах от 2,8 до 1,8 шт./побег. Максимальное их число отмечено у веточек 4-го порядка ветвления – 2,8 шт./побег. Также с увеличением возраста скелетной оси уменьшаются размеры образующихся побегов формирования с 21 до 10,4 см. Количество генеративных почек на таких побегах незначительно и в среднем составляет от 0,1 до 0,4 шт./побег.

Количество СПФ, образующих СО, зависит от возраста оси и широко варьирует от 2 до 24. Основной цикл, или развитие системы побега формирования во времени, характеризуется длительностью своих периодов, которых мож-

но выделить три. В первом периоде преобладают процессы роста, и длится он один вегетационный сезон. Начинается с момента образования побега формирования из спящей почки. Второй период связан с ростом побегов ветвления 2–4-го порядков и активным плодоношением. Число развившихся генеративных почек на побегах – 1,9–2,2 шт. Количество образующихся в этот период за один вегетационный сезон побегов ветвления в системе побега формирования от 20 до 28 шт./СПФ. Длина их с увеличением порядка ветвления уменьшается с 4,6 до 2,4 см. В начале второго периода продолжается также и активный рост дочерних побегов формирования. Третий период – отмирание побегов в СПФ – начинается с четвертого года. На пятый год количество образующихся побегов ветвления снижается до 8,6 шт./СПФ за сезон. В то же время число генеративных почек на побегах пятого порядка наибольшее – 2,7 шт./побег. Дочерние побеги формирования на 6-й и 7-й год жизни СПФ уже не образуются из перезимовавших вегетативных почек прошлого года и развиваются только из спящих почек на материнской оси или на побегах предыдущих, 2–5-го, порядков. Наиболее выражены процессы отмирания в системе побега формирования на 7-м году. К этому времени количество образующихся за вегетационный сезон побегов ветвления в среднем 1,6 шт., а величина годового прироста – 1,1 см. Как показали наблюдения, максимальная продолжительность жизни СПФ – около 8 лет. Обнаружено, что количество развивающихся на кустарнике голубики побегов формирования из года в год не одинаково. Больше их вырастает на 7-й и 10-й годы жизни кустарника – 10–11 шт./СО. После увеличения отмечается снижение количества образующихся за вегетационный сезон побегов формирования до 3–5 шт./СО.

Многолетнее растение голубики образовано совокупностью структурных элементов – годичных побегов, развивающихся в течение одного вегетационного периода. Наблюдения показывают, что некоторым годичным побегам голубики свойственно два, иногда три периода роста в течение одного вегетационного сезона. Обычно завершение роста побега сопровождается образованием терминальной почки. Однако у некоторых взрослых плодоносящих кустарников и у большинства молодых растений после небольшого периода ростового покоя в середине лета из терминальной или пазушных почек годичных побегов развиваются вторичные побеги. Среди всех осмотренных веточек 1–2-летних растений голубики от 13 до 70% – побеги вторичного роста. Было замечено также явление роста побегов из почек, развившихся на вторичных побегах, т. е. на некоторых 1–3-летних растениях за один вегетационный

период образуется до 3 порядков ветвления. С увеличением возраста кустарника голубики количество образовавшихся в течение вегетационного периода вторичных побегов снижается: у 3-летних – до 3–34%, у 5-летних – до 7% из всех сформировавшихся. К 9-, 11-летнему возрасту количество побегов вторичного роста на кустарниках не превышает 2%.

Заключение. Проведенные наблюдения за морфогенезом кустарника голубики топяной в условиях культуры позволяют выделить следующие основные моменты. До пятилетнего возраста идут активные ростовые процессы и формируется вегетативная сфера растений. При этом голубике свойственно образовывать до двух-трех годовых приростов за один вегетационный сезон. После пяти лет на взрослом плодоносящем растении развиваются преимущественно годовичные побеги с одним периодом роста. Одновременно с интенсивным ростом уже у однолетних растений развиваются генеративные почки. Первые плоды созревают в трехлетнем возрасте. Структуру куста голубики составляют скелетные оси разного возраста. Продолжительность жизни скелетной оси кустарников не превышает 14 лет. Жизнедеятельность куста в целом представляет собой постоянные процессы обновления и отмирания. Особенно четко это проявляется в цикличности развития основной единицы побегового тела кустарника – системы побегов формирования.

Изучение цикличности развития побегов и их систем может способствовать раскрытию некоторых биологически обусловленных причин динамики ягодной продуктивности кустарника голубики по годам.

Работа выполнялась по гранту БРФФИ (договор № Б06М-045).

Литература

1. Серебряков, И. Г. О морфогенезе жизненной формы кустарничка у черники, брусники и некоторых болотных *Ericaceae* / И. Г. Серебря-

ков, М. Б. Чернышова // Бюллетень МОИП отд. биол. – М., 1956. – Т. 60. – Вып. 2. – С. 65–77.

2. Солоневич, Н. Г. Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав / Н. Г. Солоневич // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. – Вып. II. – М.; Л., 1956. – С. 433–439.

3. Серебряков, И. Г. Экологическая морфология растений / И. Г. Серебряков. – М.: Высш. школа, 1962. – 378 с.

4. Авдошенко, А. К. Биология северных брусничных / А. К. Авдошенко // Ученые записки Ленинградского гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена. – Л., 1949. – Т. 82. – С. 181–217.

5. Жуйкова, И. В. Особенности роста и определения возраста некоторых растений Хибин / И. В. Жуйкова. // Проблемы Севера. – М. – Л.: Наука, 1964. – Вып. 8. – С. 118–129.

6. Жуйкова, И. В. Морфогенез и ветвление побегов / И. В. Жуйкова // Экология и биология растений восточно-европейской лесотундры. – Ч. 1. – Л.: Наука. Ленинградское отд-е, 1970. – С. 212–222.

7. Жуйкова, И. В. Особенности формирования морфологической структуры куста черники, голубики и брусники в условиях горных тундр Хибин / И. В. Жуйкова // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование: материалы к Всесоюз. науч.-производ. совещанию. – Киров, 1972. – С. 21–25.

8. Мазуренко, М. Т. Вересковые кустарнички Дальнего Востока / М. Т. Мазуренко. – М., 1982. – 184 с.

9. Евтухова, Л. А. Плантационное выращивание голубики (*Vaccinium uliginosum* L.) в условиях юго-востока Беларуси: Дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Л. А. Евтухова. – Гомель, 1991. – 212 с.

10. Мазуренко, М. Т. Структура и морфогенез кустарников / М. Т. Мазуренко, А. П. Хохряков. – М.: Наука, 1977. – 160 с.