

УДК 581.442.635.21

ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ НА ПЕРВЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА КЛОНА SOLANUM TUBEROSUM L.

О. А. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

В результате изучения морфогенеза вегетативных органов картофеля сделан вывод, что исследование его онтоморфогенеза и решение вопроса о продолжительности жизни клона возможны только путем сравнительного морфологического анализа дициклических специализированных побегов возрастающего порядка, совокупностью которых представлен клон.

Выявленные различия в структуре и мощности между главным побегом и специализированными дициклическими побегами 2—4-го порядка позволили сделать предположение, что развитие клона картофеля подчиняется закономерностям развития особи. Для подтверждения гипотезы необходимы дальнейшие многолетние исследования по предлагаемой методике в условиях постоянных климатических факторов.

Исследование морфогенеза вегетативных органов картофеля показало, что в его онтогенезе формируются побеги двух типов — моноциклические и дициклические [9—12]. Моноциклические побеги завершают развитие в конце первого года жизни и представляют собой надземные фотосинтезирующие побеги с листьями срединной формации. Дициклические побеги проходят жизненный цикл за 2 периода вегетации и состоят из 3 частей, значительно различающихся по структуре и функциям, — столона, клубня и надземной фотосинтезирующей части. К моноциклическим относятся главный побег и побеги обогащения, формирующиеся из пазушных почек клубня; к дициклическим — побеги, образующиеся из почек в пазухах семядолей, нижних листьев главного побега, побегов обогащения и фотосинтезирующей части дициклических побегов предыдущего порядка (рисунок).

Дициклические побеги — основная структурная единица побеговой системы картофеля. Благодаря раннему отмиранию столонной части дициклические побеги оказываются отделенными от материнского растения и друг от друга, что ведет к увеличению числа особей, т. е. вегетативному размножению. В результате уже в первый год жизни растения образуется клон, в виде которого оно существует в дальнейшем.

Большой интерес вызывают вопросы о развитии клона, в частности о продолжительности его жизни. Поскольку картофель относится к многочисленной группе сельскохозяйственных растений, размножаемых в производстве исключительно вегетативным путем, то продолжительность жизни клона имеет принципиальное значение, так как его старение и вырождение приведут к потере хозяйственной пригодности сорта. Любой сорт картофеля

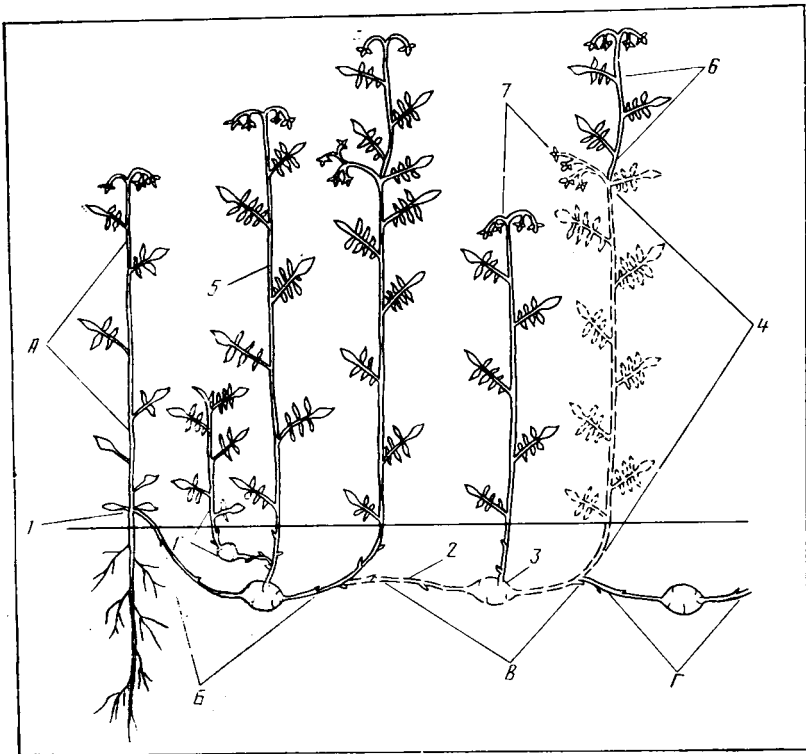


Схема строения побеговой системы картофеля.

A — главный побег; *B, В, Г* — специализированные дициклические побеги соответственно 2—4-го порядка.
1 — семядольный узел; *2* — столонная часть побега; *3* — клубневая часть побега;
4 — фотосинтезирующая часть побега; *5* — побег обогащения; *6* — побег продолжения; *7* — терминальное соцветие.

представляет собой клон. Следовательно, ценность сорта обусловлена не только его урожайностью и устойчивостью к болезням и вредителям, но и продолжительностью жизни.

До настоящего времени среди ботаников не существует единого мнения о том, подчиняется ли развитие клона закономерностям онтогенеза особи или протекает иным путем. Одни из них [5, 8, 13, 17, 18, 21] утверждают, что продолжительность жизни клона неограниченна, т. е. тем самым признают равноценность семенного и вегетативного размножения. Другие [2, 4, 6, 15, 16, 19, 20] считают, что в онтогенезе клона, как и в развитии отдельных особей, можно выделить этапы молодости, зрелости, старения и отмирания; при этом специализированные органы вегетативного размножения не идентичны семенам, а соответствуют возрастному состоянию материнского растения, на котором сформировались. Однако в обоих случаях позиции ученых не

всегда подтверждаются достоверными экспериментальными исследованиями.

Для выяснения закономерности онтогенеза клона необходимо, как справедливо отмечает Ф. М. Куперман [14], сравнительное изучение морфогенеза целого ряда поколений клона, причем с учетом возможно большего числа признаков.

К настоящему времени известны два исследования, отвечающие этим требованиям, — работы Ю. Г. Тринклера и И. И. Андреевой, изучавших в экспериментальных условиях особенности онтогенеза клонов картофеля и клубнелуковичного растения шпажника гибридного (*Gladiolus x hybridus hort.*). Несмотря на различия методического подхода, авторы получили сходные результаты и пришли к единому выводу: жизнь клона предельна и онтогенез его можно разделить на те же этапы, что и онтогенез особи.

Работа И. И. Андреевой заключалась в морфологическом анализе всех побегов, формирующихся в онтогенезе клона шпажника гибридного при естественном его развитии, и с методической точки зрения безупречна. Ю. Г. Тринклер для ускорения процесса старения и сокращения продолжительности эксперимента использовал разработанный им метод лестничных клонов, основанный на теории циклического старения и омоложения Н. П. Кренке. Результаты его исследований могут, на наш взгляд, оказаться недостаточно достоверными из-за неточностей в методике. Во-первых, за малый жизненный цикл у картофеля принимался не цикл развития дициклического побега, а цикл развития ежегодных клубневых поколений, т. е. сравнивалась не структура дициклических побегов различного порядка в онтогенезе клона, а отдельные части дициклических побегов различного порядка. Во-вторых, автор получал клубни следующих порядков из тех почек побегов обогащения, из которых в нормальных условиях клубни никогда не образуются (зона образования столонов — новых дициклических побегов — у побегов обогащения четко ограничена нижней их частью с чешуевидными листьями), что, естественно, могло влиять на качество получаемых клубней. В-третьих, определяя структуру побегов, автор ошибочно считал соцветие боковым, а не верхушечным, в результате чего сравнивались побеги не одного морфологического порядка, а симподии, состоящие из побегов возрастающего порядка.

В пользу гипотезы о предельности жизни клона свидетельствует также утверждение П. И. Альсмика [1] о том, что скороспелые сорта картофеля вырастают быстрее, чем позднеспелые. Это подтверждает вывод, сделанный И. И. Андреевой: продолжительность жизни клонов у растений одного вида неодинакова и находится в прямой зависимости от скороспелости материнского растения, развившегося из семени.

Исходя из вышеизложенного, представлялось целесообразным изучить особенности побегообразования в онтогенезе клона кар-

тофеля при естественном развитии с целью получения достоверных данных о его закономерностях. Особое внимание уделялось структуре дициклических побегов возрастающего порядка, совокупность которых образует клон картофеля. В статье приводятся результаты за первые 4 года исследований.

Методика

Экспериментальная работа проводилась в 1985—1989 гг. в Ботаническом саду ТСХА. Растения выращивали из гибридных семян, полученных в НИИ картофельного хозяйства РСФСР от скрещивания скороспелых сортов Ронда и Приекульский ранних (при выборе сортов руководствовались вышеприведенным положением П. И. Альсника). В конце апреля семена высевали в ящики; в середине мая сеянцы в фазе 3—5-го листа высаживали в ряды открытого грунта на расстоянии 30×30 см. В последующие годы клубни (на 2-й год — все имевшиеся, на 3—4-й год — по 10 клубней одного порядка каждого клона) высаживали в ряды в начале мая на расстоянии 70×30 см на глубину 7—8 см. Порядок клубней и число метамеров у столонной части дициклических побегов определяли при выкопке растений осенью. Хранили клубни в бумажных пакетах при температуре 1—5 °С. Для посад-

ки отбирали экземпляры с неповрежденной верхушечной почкой, чтобы проследить за нормальным циклом развития дициклических побегов. Уход за растениями был обычным, за исключением окуливания. В опыте изучали развитие 33 клонов.

Метод работы — сравнительный морфологический анализ главного и дициклических побегов возрастающего порядка. Морфологические описания проводили в период бутонизации и в конце периода вегетации после начала отмирания надземной части побегов. Описание растений в начале периода бутонизации давало возможность установить точное число метамеров до соцветия у фотосинтезирующей части дициклического побега, так как позднее у многих растений бутоны, а иногда и целые соцветия опадали и следы от них в результате сильного разрастания побега продолжения становились незаметными.

Результаты

В первый год жизни растения отличались сильной полиморфностью, проявлявшейся в неодинаковом темпе и мощности развития растений, различной их скороспелости, определяемой числом метамеров до терминального соцветия, в неодинаковой расчлененности пластинок листьев главного побега, длине столонов, количестве и размере сформировавшихся клубней. В репродуктивный период вступала только $\frac{1}{3}$ всех растений, зацветали они поздно — в конце августа — начале сентября. Число метамеров до соцветия у главного побега варьировало от 36 до 48. Растения, оставшиеся в вегетативном состоянии к концу периода вегетации, находились в фазе 18—40-го листа, т. е. одни из них отличались замедленным темпом развития, а другие не уступали по этому показателю зацветшим растениям, но были более позднеспелыми.

Минимальная расчлененность листьев наблюдалась у более скороспелых растений — по 3—4 пары крупных и средних и 1—2 пары мелких сегментов; максимальная — у растений с боль-

шим числом метамеров до соцветия — 4 пары крупных, 4—6 пар средних и 2—3 пары мелких сегментов (у отдельных растений листья были дважды прерывчато-перисто-рассеченными). Растения, оставшиеся в вегетативном состоянии, по степени рассеченности листьев не уступали растениям, вступившим в репродуктивный период, а часто превосходили их по этому признаку, что также свидетельствует об их большей позднеспелости.

В прямой зависимости от темпа развития находилась мощность развития растений. Среди вступивших в репродуктивный период наибольшая мощность наблюдалась у позднеспелых растений, среди незацветших — у имевших максимальное число метамеров.

Одним из наиболее достоверных признаков, характеризующих мощность развития растений, является диаметр стебля [7]: у изучавшихся растений он варьировал от 0,5 до 0,8 см (на уровне почвы).

Длина столонов также зависела от скороспелости растений: они были самыми короткими (1—2 см, число метамеров — 1—3) у скороспелых растений и наиболее длинными (до 26 см, число метамеров — 5—7) — у незацветших растений в фазе 38—40-го листа.

Между интенсивностью ветвления столонов и скороспелостью растений наблюдалась обратная зависимость. Наибольшая интенсивность отмечена у растений с числом метамеров до соцветия 42—47, у них образовывалось до 3—4 столонов 3-го порядка. Интенсивность ветвления столонов у незацветших растений находилась в прямой зависимости от мощности развития растений. Как правило, ветвящиеся столоны имели меньшую длину, чем неветвящиеся.

Клубни формировались у всех растений, за исключением оставшихся в вегетативном состоянии и отличавшихся сильно ветвящимися столонами. Число клубней 2-го порядка было небольшим — 2—7 шт.; у более позднеспелых растений их количество возрастало. У отдельных скороспелых растений образовывались сидячие клубни, т. е. столонная часть дициклических побегов отсутствовала. Размер клубней варьировал от 0,5 до 6,5 см, число метамеров — от 6 до 15; наиболее крупные клубни формировались у скороспелых растений с короткими столонами. Клубни 3-го порядка образовывались у незначительной части зацветших растений с большим числом метамеров до соцветия; число их не превышало 2—3, а размер был значительно меньше, чем у клубней 2-го порядка.

Таким образом, в конце первого года жизни была известна структура главного побега растений, вступивших в репродуктивный период, и структура первых двух частей дициклических побегов 2-го порядка у всех изучавшихся растений. Сумма метамеров двух этих частей варьировала у наиболее скороспелых растений от 7 до 13, а у позднеспелых — от 8 до 18.

Поскольку у 5 растений развитие дициклических специализированных побегов ограничивалось только первым этапом — формированием стolonной части (клубневая часть не формировалась), то продолжительность жизни этих растений не превышала одного периода вегетации.

На второй год жизни были высажены все полученные в предыдущий год клубни 2-го порядка, т. е. каждый клон был представлен 3—7 растениями. О каждом высаженном клубне имелись данные о числе его метамеров и числе метамеров стolonной части дициклического побега, в состав которого он входил. С прорастания верхушечной почки клубней начинался 3-й этап развития дициклических побегов — образование надземной ортотропной фотосинтезирующей части. Из боковых почек клубня формировались надземные ортотропные фотосинтезирующие побеги обогащения. В зависимости от размера клубня число их варьировало от 0 до 7.

Растения вступали в фазу цветения значительно раньше сеянцев — в середине июля (на 60—65-й день после посадки). В отличие от сеянцев зацветали все растения; различия между клонами по срокам начала цветения не превышали 10 дней, т. е. растения клубневых поколений по скороспелости отличались друг от друга в меньшей степени. Число метамеров до соцветия у фотосинтезирующей части дициклических побегов было неодинаковым как в пределах одного клона (17—23), так и в пределах всех изучавшихся клонов (16,5—22,0), но варьирование по этому признаку было менее значительным, чем варьирование по структуре стolonной и клубневой частей этих побегов.

После вступления растений в фазу бутонизации определяли структуру дициклических побегов 2-го порядка и сравнивали ее со структурой главного побега. Во всех клонах (за исключением одного) у дициклических побегов 2-го порядка число метамеров до соцветия было меньшим, чем у главного побега

Морфологическая характеристика растений картофеля 1—4-го года жизни

Показатель	Побеги				НСР ₀₅
	главный	специализированные дициклические			
		2-го порядка	3-го порядка	4-го порядка	
Число метамеров до соцветия	40,8	32,7	32,0	32,3	2,3
Диаметр стебля, см*	0,6	0,7	0,8	1,0	0,05
Число формируемых клубней	3,5	5,4	11,3	13,9	1,2
Масса клубней, кг	0,07	0,25	0,6	0,75	0,06

* Для дициклических побегов — у фотосинтезирующей части.

(таблица). У растений, остававшихся в вегетативном состоянии в первый год жизни, число метамеров главного побега также часто превосходило число метамеров до соцветия у дициклических побегов 2-го порядка. Различия по числу метамеров у главного и дициклических побегов 2-го порядка достигали в среднем 7,5 метамера (варьирование — от 3 до 15).

По мощности развития растения 2-го года жизни значительно превосходили семенные растения. Число побегов обогащения, развивающихся из боковых почек клубня, различалось по клонам, что обусловлено как неодинаковыми размерами клубней, так и индивидуальными особенностями клона.

Рассеченность листьев у дициклических побегов 2-го порядка была выше, чем у главного побега (у дициклических побегов учитывались не только листья срединной формации фотосинтезирующей части, но и шеуевидные листья низовой формации столона и клубня). Степень рассеченности пластинки листьев фотосинтезирующей части дициклических побегов была выше у растений с большим числом метамеров до соцветия. У большинства растений листья были дваждыперисторассеченные. Диаметр стебля у побегов обогащения варьировал от 0,5 до 0,9 см и превосходил в среднем диаметр стебля главного побега (таблица).

Развитие новых дициклических побегов 3-го порядка началось из пазушных почек базальной зоны фотосинтезирующей части дициклических побегов 2-го порядка, а дициклических побегов 4-го порядка — из пазушных почек нижней зоны побегов обогащения. Длина столонной части дициклических побегов 3-го порядка (3—25 см) была во всех клонах больше, чем у дициклических побегов 2-го порядка, в 2—5 раз в основном за счет увеличения длины междоузлий, так как число метамеров у столонов увеличивалось незначительно — на 1—3. У растений большинства клонов столоны не ветвились.

Часть плагиотропных побегов 3-го и особенно 4-го порядка завершали развитие формированием столонной части, т. е. были моноциклическими.

Число клубней 3—4-го порядка, образовавшихся на одном растении, в пределах клона варьировало от 1 до 13, а в среднем по клонам — от 2,8 до 10,2. Клубни 3-го порядка имели 4—15 метамеров и не превосходила по этому параметру клубни 2-го порядка; однако размер их был значительно больше — они достигали длины 10 см при диаметре до 7,5 см. Средняя масса клубней, сформировавшихся на одном растении, варьировала по клонам от 0,1 до 0,5 кг.

Таким образом, число клубней — органов вегетативного размножения и возобновления — значительно увеличилось по сравнению с первым годом жизни растения за счет расширения зоны формирования новых дициклических побегов, которые развивались на базальной части побегов обогащения. Несмотря на

увеличение длины столонов и размера клубней, по структуре две первые части дициклических побегов 3-го порядка мало отличались от аналогичных частей дициклических побегов 2-го порядка (таблица).

На 3-й год жизни каждый клон был представлен 10 растениями. Число побегов обогатения, сформировавшихся на одном клубне, в среднем по клонам варьировало от 4,2 до 8,0 (у отдельных растений — до 13).

Продолжительность периода от посадки до вступления растений в фазу цветения — 53—58 дней, т. е. растения зацветали на неделю раньше, чем во 2-й год жизни. Число метамеров до соцветия у фотосинтезирующей части дициклических побегов 3-го порядка — 15—21, в среднем по клонам — 15—20, т. е. меньше, чем у дициклических побегов 2-го порядка. Наоборот, мощность развития их фотосинтезирующей части была больше — диаметр стебля варьировал от 0,7 до 1,1 см. По рассеченности листовых пластинок дициклические побеги 2-го и 3-го порядка не различались, но размер листьев у последних был больше.

Таким образом, дициклические побеги 2-го и 3-го порядка имели сходную структуру (общее число метамеров). Однако мощность развития отдельных частей у побегов 3-го порядка была выше.

У растений 3-го года жизни увеличивалось число дициклических побегов (4—5-го порядка), в результате чего на одном растении формировалось до 33 клубней, а в среднем по клонам — от 6,4 до 18,1. Такое изменение количества дициклических побегов обусловлено увеличением количества побегов возобновления у каждого растения, а также более интенсивным ветвлением столонов. Столоны 4-го порядка по длине и числу метамеров не отличались от столонов 3-го порядка. Клубни 4-го порядка в среднем были крупнее клубней 3-го порядка, но по числу метамеров разницы между ними не было. Средняя масса клубней у одного растения по клонам варьировала от 0,3 до 1,0 кг.

На 4-м году жизни клона число побегов обогатения, развивавшихся на одном высаженном клубне 4-го порядка, варьировало от 1 до 12 и в среднем было таким же, как у растений 3-го года жизни. Продолжительность периода от посадки до наступления фазы цветения (55—60 дней) также не отличалась от таковой в предшествующий год. Число метамеров до соцветия у фотосинтезирующей части дициклических побегов 4-го порядка изменялось от 14 до 21 (в среднем по клонам — от 14,5 до 21,0), т. е. мало отличалось от дициклических побегов 3-го порядка, а мощность ее развития была несколько больше — диаметр стебля достигал 0,8—1,2 см; рассеченность листовой пластинки оставалась прежней.

После вступления растений в фазу бутонизации была опре-

делена структура дициклических побегов 4-го порядка. По общему числу метамеров до соцветия они не отличались от побегов 2—3-го порядка (см. таблицу).

Заключение

Проведенное исследование показало, что в структуре главного моноциклического побега и специализированных дициклических побегов 2—4-го порядка имелись существенные различия. У дициклических побегов отмечалось меньшее число метамеров до соцветия, большая рассеченность листовых пластинок, что свидетельствует прежде всего об очевидной разнокачественности растений, развивавшихся из семян и из специализированных органов вегетативного размножения — клубней. Отмеченные изменения в морфологии боковых побегов по сравнению с главным аналогичны подобным изменениям, наблюдаемым в онтогенезе целостной особи.

Сравнительное изучение структуры дициклических специализированных побегов 2—4-го порядка показало, что их развитие, напротив, не подчиняется закономерностям, характерным для развития боковых побегов возрастающего порядка в пределах одной особи. Прежде всего это проявляется в том, что структура дициклических побегов не изменяется с возрастанием их порядка, т. е. число метамеров до соцветия у них остается постоянным. Относительно постоянной остается и структура их отдельных зон — столона, клубня и надземной фотосинтезирующей части. Как правило, основное число метамеров приходится на долю клубневой и фотосинтезирующей частей. Между этими побегами не наблюдается различий по степени рассеченности листовых пластинок. Однако при неизменной структуре мощность дициклических побегов возрастала — увеличивались длина и интенсивность ветвления столонов, размер клубней и органов надземной фотосинтезирующей части.

Подобные же особенности развития были отмечены И. И. Андреевой у дициклических побегов шпажника гибридного. Проводя параллель с результатами ее работы, можно сделать предположение, что возрастание мощности развития дициклических побегов свидетельствуют о том, что изучавшиеся нами клоны находились на восходящей ветви онтогенетической кривой и что впоследствии после достижения максимума развития может наблюдаться ослабление их жизнедеятельности. Однако для подтверждения этой гипотезы необходимы дальнейшие долговременные исследования по предлагаемой методике. Эксперименты следует проводить с растениями различной скороспелости и, что особенно важно, в условиях фитотрона, обеспечивающего постоянство климатических факторов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Альтсман П. И. Селекция картофеля в Белоруссии. — Минск: Ураджай, 1979. — 2.
2. Андреева И. И. К проблеме вырождения

растений на примере *Gladiolus* × *hybridus* hort. — Автореф. докт. дис. М., 1983. — 3. Бородин А. П. Большой жизненный цикл, численность и возрастные спектры популяции крестовника плосколистного в субальпийском поясе Западного Закавказья. Автореф. канд. дис. М., 1971. — 4. Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. — М.: Наука, 1969. — 5. Ефейкин А. К. Природа образовательной ткани растений и вопрос о старении и вырождении клонов. — В сб.: Онтогенез высших растений. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1970, с. 225—231. — 6. Заугольнова Л. Б. Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляции *Potentilla glaucenscens* Willd. et Schlecht. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 9, с. 1302—1310. — 7. Игнатьева И. П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. — М.: ТСХА, 1983. — 8. Комаров В. Л. Учение о виде у растений. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1944. — 9. Коровкин О. А. Влияние местоположения почек на клубне *Solanum tuberosum* L. на ритм развития, структуру и мощность развившихся из них растений. — Изв. ТСХА, 1979, вып. 4, с. 55—62. — 10. Коровкин О. А. Ритм развития и морфологические признаки *Solanum tuberosum* L. при разных площадях питания. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 2, с. 61—70. — 11. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Solanum tuberosum* L. при выращивании растений

из семян. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 4, с. 38—43. — 12. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Solanum tuberosum* L. при выращивании растений из клубней. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 1, с. 27—34. — 13. Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. — М.: Сельхозгиз, 1940. — 14. Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. — М.: Высшая школа, 1978. — 15. Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. — М.: Наука, 1981. — 16. Покровская Т. М. К вопросу о возрастно-морфологических особенностях лугового клевера в условиях подзоны хвойно-широколиственных лесов. — В сб.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: Изд-во МГПИ, 1974, с. 88—118. — 17. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1952. — 18. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. — М.: Наука, 1987. — 19. Тринклер Ю. Г. Большой цикл развития картофеля и возможности размножения его семенами. — Автореф. докт. дис. М., МГПИ, 1975. — 20. Чистякова А. А. Большой жизненный цикл и фитогенетическая роль липы сердцелистной (*Tilia cordata* Mill.) в разных частях ареала. — Автореф. канд. дис. М., 1978. — 21. Юсуфов А. Г. Регенерация высших растений. — М.: Знание, 1981.

Статья поступила 1 сентября 1989 г.

SUMMARY

It has been concluded as a result of studying morphogenesis of potato vegetative organs that investigation of its ontomorphogenesis and solution of the problem about clone lifetime may be done only by comparing morphologic analysis of dicyclic specialized shoots of ascending order, which in assemblage represent the clone.

Variations found in structure and power of the main shoot and specialized dicyclic shoots of 2—4-th order allowed to suppose that development of potato clone is subject to regularities in development of an individual. To confirm the hypothesis it is necessary to continue for many years investigations using the suggested technique under conditions of stable climatic factors.