

УДК 581.412

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ У ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ СТОЛОНООБРАЗУЮЩИХ РАСТЕНИЙ

О. А. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

В результате многолетнего изучения морфогенеза вегетативных органов у столонообразующих растений с разными органами вегетативного размножения (клубнями и розеточными побегами), отнесенными к двум типам жизненных форм — геофитам и гемикриптофитам, выявлены общие закономерности формирования побеговой системы в онтогенезе растений и ее структуры. Выделены основные типы побегов и зоны в пределах каждого из них. Определены особенности ветвления побегов и типы нарастания побеговых систем. Установлено, что основной структурной единицей побеговой системы клонов, в виде которых существуют изучавшиеся растения, является специализированный дициклический побег вегетативного размножения. Дано понятие малого и большого цикла развития для растений обеих жизненных форм.

Учение о жизненных формах растений, развивающееся быстрыми темпами, приобретает все более широкое значение. Возрастает интерес исследователей к проблемам филогении, экспериментальной морфологии и экологии, закономерностям онтогенетического развития жизненных форм. Далеко не все жизненные формы изучены к настоящему времени на должном уровне. Наибольшее число исследований проводится с травянистыми растениями [2, 5, 6, 8, 22], причем до последнего

времени изучались главным образом вегетативно неподвижные растения (стержнекорневые, кистекоорневые, плотнокустовые). Только недавно стали появляться работы по вегетативно подвижным формам — корневищным, ползучим, столонообразующим [16, 21—24, 26].

Одним из основных направлений изучения жизненных форм является изучение их онтогенетического морфогенеза — процесса формообразования в онтогенезе растения. Знание морфогенеза

дает материал для суждений о взаимоотношениях жизненных форм в фитоценозах и ходе адаптивной эволюции растительного мира, для выяснения филогенетических отношений таксонов. В практическом растениеводстве научные данные служат основной базой для усовершенствования приемов агротехники, методов селекции, интродукции и акклиматизации растений, для разработки и оценки новых методов вегетативного размножения. Изучение морфогенеза — основной метод исследований растений в условиях эксперимента: при определении влияния площадей питания, различных доз и соотношений удобрений, сроков посева и посадки, способов обрезки и т. д.

Среди вегетативно подвижных растений особую и большую группу составляют столонообразующие. Для всех них общим свойством является высокая способность к естественному вегетативному размножению при помощи специализированных побегов. Универсальная часть этих побегов — стolon; он представляет собой быстро отмирающую часть побега, которая удаляет и отделяет дочерний организм от материнского. Специализированные органы вегетативного размножения у столонообразующих растений различны и представлены прикорневой розеткой (земляника, камнеломка), клубнем (картофель, топинамбур), клубнелуковицей (гладиолус), луковицей (лук, лилия). Для ряда видов органы вегетативного размножения служат одновременно и органами возобновления, так как материнские растения в конце периода вегетации отмирают. Названные выше органы вегетативного раз-

множения и возобновления позволяют все столонообразующие растения отнести к двум типам жизненных форм, согласно классификации К. Раункиера (1934) — геофитам и гемикриптофитам, т. е. формирующим органы возобновления соответственно в почве и на ее поверхности.

Начиная с 1977 г. нами на кафедре ботаники Тимирязевской академии изучается названная выше группа растений [9—14, 25]. Цель исследований — установить закономерности морфогенеза вегетативных органов у столонообразующих травянистых поликарпиков с различными органами вегетативного размножения, определить полиморфизм изучаемых популяций по темпу, ритму и мощности развития растений, структуре их побеговой и корневой систем, способности к вегетативному размножению, толерантности к ряду экологических факторов; для отдельных родов — выявить межвидовые различия по этим признакам. Ранее работ по этим направлениям со столонообразующими растениями не проводилось, а имеющиеся сведения ограничены лишь морфологическими описаниями, часто противоречивыми вследствие произвольного применения ботанической терминологии [3, 4, 15, 17, 18, 27, 29]. Почти все изучавшиеся виды — ценные сельскохозяйственные растения с широким спектром использования. В связи с этим полученные результаты имеют не только теоретическое значение, но и могут служить биологической основой для разработки и усовершенствования технологий возделывания сельскохозяйственных культур, их селекции и т. д. В настоящей статье

приводятся сведения о закономерностях побегообразования у 13 видов и подвидов травянистых поликарпических столонообразующих растений при развитии их из семян и специализированных органов вегетативного размножения — клубней и розеточных побегов.

Методика

Экспериментальную работу проводили в 1977—1993 гг. в ботаническом саду при кафедре ботаники ТСХА. Закономерности морфогенеза вегетативных органов изучали у столонообразующих растений с клубнями побегового происхождения (геофитов): картофеля — *Solanum tuberosum* L., топинамбура — *Helianthus tuberosus* L., чистеца Зибольда — *Stachys sieboldii* Mig., кислицы клубненой — *Oxalis tuberosa* Molina, стрелолиста обыкновенного — *Sagittaria sagittifolia* L., и у столонообразующих растений с органами вегетативного размножения в виде розеточных побегов (гемикриптофитов) — 7 видов и подвидов рода земляника — *Fragaria* L.: виргинской — *F. virginiana* Duch., овальной — *F. ovalis* Rydb., мускусной — *F. moschata* Duch., восточной — *F. orientalis* Los., лесной — *F. vesca* L. ssp. *vesca* лесной, безусой — *F. v. ssp. v. eflagellis*, японской — *F. nipponica* Mak. [7, 29], а также камнеломки плетеной — *Saxifraga stolonifera* Mесrb.

Растения выращивали из семян и специализированных органов вегетативного размножения при площади питания, исключаящей взаимовлияние растений друг на друга. Основным методом работы являлся сравнительный морфоло-

гический анализ системы побегов и корневой системы по фазам развития растений. Результаты описаний оформляли в виде таблиц, схем, рисунков. Уход за растениями был обычным. Растения не окучивали, чтобы составить представление об их развитии в естественных условиях. Особенности методики исследования отдельных видов описаны ранее [9—10, 12—14, 25].

Результаты

Изучение группы геофитов показало, что в онтогенезе у этих растений формируются побеги двух типов — моноциклические и дициклические, т. е. проходящие цикл развития соответственно за один и два периода вегетации.

Моноциклические побеги представляют собой надземные фотосинтезирующие побеги с листьями срединной формации. К ним относятся главный побег, побеги возобновления, развивающиеся из почек клубня, а также формирующиеся на них надземные боковые побеги. Исходя из разнокачественности боковых почек по длине главного побега и побегов возобновления в пределах каждого из них было выделено 3 зоны: вегетативного размножения (из боковых почек формируются специализированные побеги вегетативного размножения), торможения (пазушные почки в рост не трогаются), обогащения (из пазушных почек образуются ортотропные фотосинтезирующие побеги обогащения). Названия отдельных зон позимствованы у В. Тролля (1964). Выраженность и протяженность названных зон у побегов растений разных видов различные.

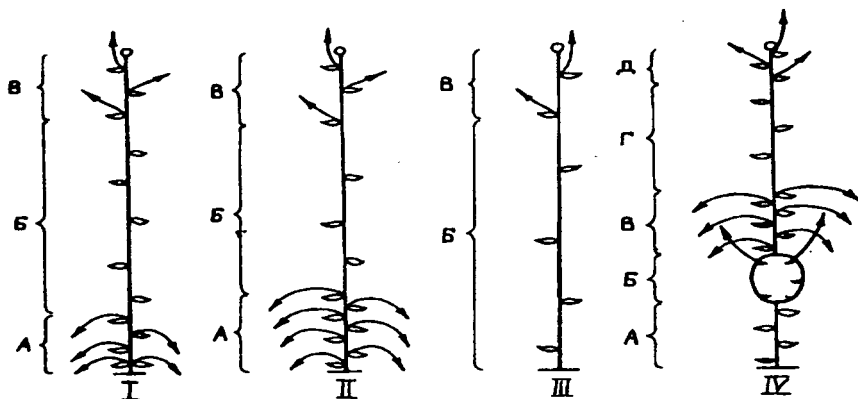


Рис. 1. Схемы побегов картофеля.

I—III — соответственно побеги главный, возобновления и обогащения; А—В — зоны вегетативного размножения, торможения и обогащения; IV — побег вегетативного размножения; А—Д — зоны: нижняя вегетативного размножения, возобновления, верхняя вегетативного размножения, торможения и обогащения.

(На всех рисунках стрелками показано направление роста боковых побегов).

У главного побега картофеля и стреллиста зона вегетативного размножения включала, как правило, первые 3—7 метамеров (рис. 1), а у сеянцев топинамбура ограничивалась только семядольным узлом. Развитию пазушных почек этой зоны в столоны (первый этап развития побегов вегетативного размножения) у картофеля и топинамбура предшествовало их ветвление, в результате которого в пазухе каждой семядоли (у картофеля и в пазухах 1—3-го листьев главного побега) образовывались группы из 3 коллатерально (картофель) или 5—6 мутовчато (топинамбур) расположенных почек. Развитие этих почек в столоны начинается почти одновременно. Наиболее раннее развитие столонов (в фазу 5-й пары листьев) отмечается у топинамбура, наиболее позднее (в фазу 7—10-го листа) — у стреллиста.

Зона торможения у главного

побега картофеля и топинамбура обычно небольшая — 3—5 метамеров, у картофеля часто вообще не выражена; у стреллиста она включает все метамеры главного побега, находящиеся выше зоны вегетативного размножения, так как пазушные почки этих метамеров остаются в состоянии покоя.

Основная часть главного побега картофеля и топинамбура представлена зоной обогащения. Однако растения этих видов различаются характером развития боковых побегов: для картофеля характерна акротония, для топинамбура — мезотония.

Развитие главного побега завершается формированием терминального соцветия только у картофеля; у топинамбура и стреллиста он отмирает в вегетативном состоянии в конце периода вегетации из-за неблагоприятных погодных условий. Число метамеров до терминального соцветия у

главного побега картофеля значительно варьирует (от 25 до 48), что свидетельствует о различной скороспелости растений в морфологическом аспекте. В период бутонизации в пазухах 2—3 верхних листьев главного побега формируется побег продолжения 2-го порядка, который по мощности развития не уступает главному и быстро зацветает. В пазухе его последнего листа развивается побег продолжения 3-го порядка. В результате к концу периода вегетации образуется побеговая система (симподий), состоящая из главного побега и 2—3 побегов продолжения возрастающего порядка (акросимподиальное нарастание). У топинамбура и стрелолиста нарастание побеговой системы моноподиальное.

У побегов возобновления картофеля протяженность зоны вегетативного размножения — 6—10 нижних метамеров, больше их наблюдается у позднеспелых сортов (рис. 1). В отличие от сеянцев в пазухе каждого чешуевидного листа этой зоны формируется только один стolon — пазушные почки не ветвятся. Формирование столонов начинается одновременно с выходом побегов возобновления на поверхность почвы. При достаточной глубине посадки клубня (не менее 7—8 см) вся зона вегетативного размножения у побегов возобновления оказывается в почве и такой широко распространенный прием, как окучивание, не вызывает увеличения числа столонов. У топинамбура протяженность зоны вегетативного размножения побегов возобновления — 3—6 метамеров, часто столоны развиваются не только на подземных узлах, но и

на 1—2 надземных — на высоте до 30 см над уровнем почвы.

У стрелолиста, стахиса и кислицы клубненосной зона вегетативного размножения у побегов возобновления состоит соответственно из 4—10, 3—6 и 2—3 метамеров. Как и у картофеля, у этих растений пазушные почки в зоне вегетативного размножения не ветвятся — в пазухе чешуевидного листа образуется только один стolon. Столоны начинают формироваться у топинамбура и стахиса соответственно в фазы 9—10-й и 5—6-й пар листьев; у стрелолиста и кислицы клубненосной — в фазы 10—12-го и 16—20-го листа.

Зона торможения достаточно хорошо выражена у побегов возобновления картофеля (кроме сортов с низовым типом ветвления [1]), топинамбура, стрелолиста (у последнего побег возобновления ветвится, как и главный побег, только в зоне вегетативного размножения). У побегов возобновления стахиса и кислицы зона торможения не выражена.

Зона обогащения хорошо выражена у побегов возобновления всех растений, кроме стрелолиста. Для побегов возобновления картофеля типична акротония, стахиса и кислицы — базитония. У топинамбура, в отличие от главного побега, у побега возобновления могут наблюдаться различные типы ветвления — базитония, мезотония или акротония. Эта особенность развития боковых побегов является важным сортовым признаком [17].

У картофеля, топинамбура и стахиса развитие побегов возобновления завершается формированием терминального соцветия. Число метамеров до соцветия у

побегов возобновления сильно варьирует и составляет у картофеля 14—24, топинамбура — 30—70, стахиса — 14—16. У картофеля один из боковых верхних побегов зоны обогащения становится побегом продолжения, т. е. аналогично сеянцам побеговая система нарастает симподиально; у остальных геофитов — моноподиально.

Представляет интерес изменение расположения листьев в онтогенезе побегов возобновления топинамбура: из супротивного оно становится очередным, реже — мутовчатым (по 3 листа на узле) и изменяться начинает на разных этапах развития побега — в фазу 4—20-й пары листьев. Растения с более ранним изменением супротивного листорасположения на очередное отличаются значительно более высокими темпами и мощностью развития.

Дициклические побеги проходят свой цикл за 2 периода вегетации. В первый год жизни растений они формируются из почек в пазухах семядолей и нижних листьев главного побега, а в последующие годы — в пазухах нижних листьев побегов возобновления и фотосинтезирующей части дициклических побегов предыдущего порядка. Дициклические побеги представляют собой специализированные побеги вегетативного размножения [19]. В их онтогенезе мы выделяем 3 этапа. На первом этапе формируется часть побега с длинными тонкими междуузлиями — стolon, живущий один период вегетации; функции его — удаление и отделение дочернего растения от материнского и проведение к нему питательных ве-

ществ и воды. На втором этапе образуется часть побега с сильно утолщенными и укороченными междуузлиями — клубень — орган вегетативного размножения и возобновления; продолжительность его жизни — 2 периода вегетации. На третьем этапе, который проходит на второй год жизни побега вегетативного размножения, развивается его ортотропная фотосинтезирующая часть. Стolon, клубень и надземная фотосинтезирующая часть — три составные, но разные по структуре и функциям части дициклического побега. Для каждой из них характерны свои этапы развития.

Этапы развития stolона: 1-й — интенсивный рост в длину (до начала формирования клубня), 2-й — проведение воды и питательных веществ к формирующемуся клубню, 3-й — отмирание от базальной части к апикальной.

Этапы развития клубня: 1-й — активный рост и отложение запасных веществ, формирование боковых почек возобновления; 2-й — состояние покоя (естественное и вынужденное, если условия неблагоприятные), 3-й — использование запасных веществ клубня на развитие побегов возобновления, 4-й — отмирание (от базальной части к апикальной). Процессы 3—4-го этапов могут протекать одновременно. Так, использование запасных питательных веществ начинается с базальной части клубня и почти одновременно последняя начинает отмирать.

Этапы развития надземной фотосинтезирующей части: 1-й — внутрипочвенное развитие, формирование метамеров с укороченными междуузлиями и чешуевидными листьями низовой форма-

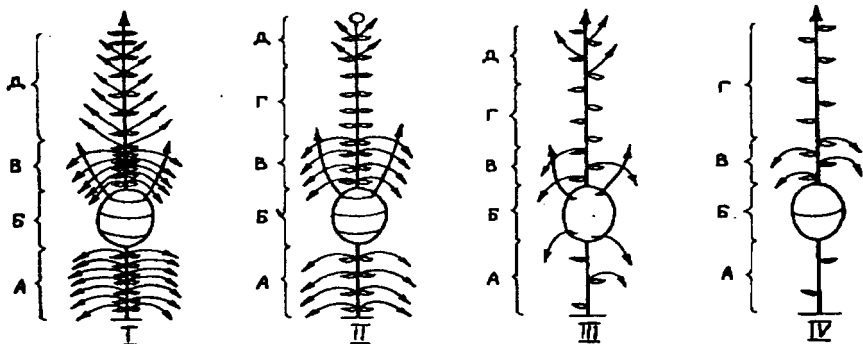


Рис. 2. Схемы побегов вегетативного размножения геофитов.

I—IV — чистец Зибольда (стахис), топинамбур, кислица клубненосная и стрелolist обыкновенный; А—Д — зоны отделения (нижняя вегетативного размножения), возобновления, вегетативного размножения, торможения, обогащения.

ции; 2-й — образование надземной части с листьями срединной формации, 3-й — формирование генеративных органов (фазы бутонизации, цветения, плодоношения); 4-й — отмирание в базипетальном направлении.

Разнокачественность побега вегетативного размножения по его длине проявляется не только в различной морфологии его частей, но и в разнокачественности пазушных почек. В пределах побега выделены: зона отделения (у большинства геофитов она же нижняя зона вегетативного размножения — стolon может ветвиться и давать начало новым побегам вегетативного размножения) представлена столоном; зона возобновления включает в себя клубень, из пазушных почек которого развиваются побеги возобновления (у кислицы клубненосной нижняя часть клубня входит в состав нижней зоны вегетативного размножения, так как из нижних почек клубня формируются stolony); верхняя зона вегетативного размножения — ни-

жние метамеры фотосинтезирующей части побега вегетативного размножения; зона торможения — ряд расположенных выше метамеров фотосинтезирующей части (у стахиса не выражена); зона обогащения — верхние метамеры фотосинтезирующей части (рис. 2).

В большом жизненном цикле стolonообразующих геофитов дивциклические побеги вегетативного размножения — основная структурная единица побеговой системы. Развитие этого побега от почки до отмирания (длящегося 2 года) мы принимаем за малый жизненный цикл этих растений, что не совпадает с ранее созданными представлениями, согласно которым за малый жизненный цикл следует принимать ежегодно развивающиеся «клубневые поколения» [26].

Благодаря раннему отмиранию стolonной части побегов вегетативного размножения они оказываются отделенными от материнского растения и друг от друга, что ведет к увеличению числа

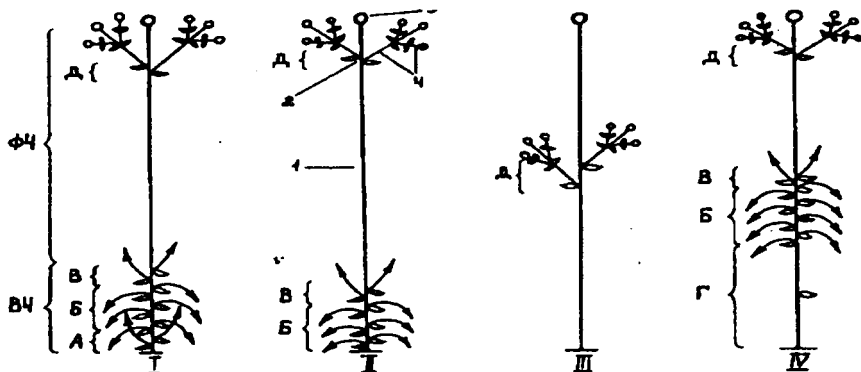


Рис. 3. Схемы побегов земляники виргинской.

I—IV — побеги: главный, возобновления, обогащения, вегетативного размножения; А—Д — зоны: нижняя возобновления, вегетативного размножения, верхняя возобновления, отделения и обогащения; ВЧ и ФЧ — вегетативная и флоральная части побега.

1 — разделительное междоузлие, 2 — конечное междоузлие, 3 — терминальный цветок, 4 — параклади 2—3-го порядка.

особей, т. е. к вегетативному размножению. В результате уже в первый год жизни растения образуется клон, в виде которого оно существует в дальнейшем. Таким образом, у всех изучавшихся геофитов клон представлен совокупностью дициклических побегов вегетативного размножения возрастающего порядка.

Изучение гемикриптофитов, представленных 7 видами и подвидом рода земляника, а также камнеломкой плетеносной, показало большое сходство структуры их побеговой системы с таковой у геофитов; прежде всего это касается побегов вегетативного размножения.

Главный побег у большинства изученных видов — дициклический, полурозеточный. В 1-й год жизни у него формируется вегетативная часть, представленная прикорневой розеткой, на 2-й год — флоральная часть, состоящая из 2 метамеров и терминаль-

ного цветка [30, 31]. В пределах главного побега мы выделили те же зоны, что и у геофитов: торможения (позднее — нижняя зона возобновления), вегетативного размножения, верхняя возобновления и обогащения. В зоне обогащения развиваются 2-метамерные побеги повторения — параклади, ветвящиеся до 3—5-го порядка. Совокупность их у земляник составляет цимеоидное соцветие дихазального типа (рис. 3).

В отличие от геофитов у гемикриптофитов главный побег отмирает не полностью, розеточная его часть — многолетняя, входящая в состав центральной побеговой оси материнского растения, которая нарастает акросимподиально и представлена совокупностью вегетативных частей побегов возобновления возрастающего порядка. Со временем в результате геофилии она превращается в эпигеогенное корневище.

Основная структурная единица побеговой системы гемикриптофитов, как и у геофитов,— специализированный дициклический побег вегетативного размножения, проходящий в онтогенезе 3 этапа: развитие stolона, вегетативной части (прикорневой розетки) и флоральной части. Наблюдаемая разнокачественность боковых почек позволяет выделить в пределах этого побега зоны, аналогичные зонам побегов вегетативного размножения геофитов, но имеющие иное расположение их в пределах побега. Зона отделения (столон) редко у гемикриптофитов бывает одновременно зоной вегетативного размножения (только у земляники мускусной); зона вегетативного размножения — нижние метамеры розетки (из пазушных почек развиваются силептические побеги вегетативного размножения); зона возобновления — верхние метамеры розетки (из боковых почек формируются пролептические побеги возобновления); зона обогащения — флоральная часть побега (из пазушных почек образуются параклади, рис. 3).

Благодаря раннему ветвлению побегов вегетативного размножения и однонаправленному росту stolонов, формирующихся в пазухах вторых листьев побегов вегетативного размножения предыдущих порядков, к концу периода вегетации образуется система побегов вегетативного размножения возрастающего порядка с хорошо выраженной центральной осью, представленной столонными частями этих побегов вегетативного размножения (базисимподиальное нарастание) (рис. 4). Под термином «ус» мы понимаем именно такой симподий, ко-

торый представлен несколькими побегами вегетативного размножения возрастающего порядка (как правило, 5—7).

Третий тип побегов у гемикриптофитов — побеги возобновления; обычно — дициклические, состоящие из 3 зон: вегетативного размножения, возобновления и обогащения (рис. 3). Формируются эти побеги в зоне возобновления главного побега, побегов вегетативного размножения и побегов возобновления предыдущего порядка.

Как и геофиты, все гемикриптофиты к концу первого года жизни уже представлены клоном, в виде которого и существуют в дальнейшем. В отличие от геофитов материнское и дочерние растения у них многолетние: продолжительность жизни первых — 6—8 лет, вторых — 5—7 лет. Исходя из этого большой жизненный цикл для этой группы растений приходится рассматривать в двух аспектах: для всего клона в целом и для отдельных особей его составляющих. В пределах онтогенеза клона за малый цикл развития мы принимаем, как и у геофитов, цикл развития дициклического побега вегетативного размножения, а в пределах онтогенеза каждой особи клона — цикл развития дициклического побега возобновления.

Как у геофитов, так и у гемикриптофитов наблюдается нарушение цикличности побегов вегетативного размножения — развитие их по моноциклическому типу, т. е. формирование фотосинтезирующей (у геофитов) или флоральной части (у гемикриптофитов) в первый же год жизни побега. У геофитов это явление вызывается обычно неблагоприят-

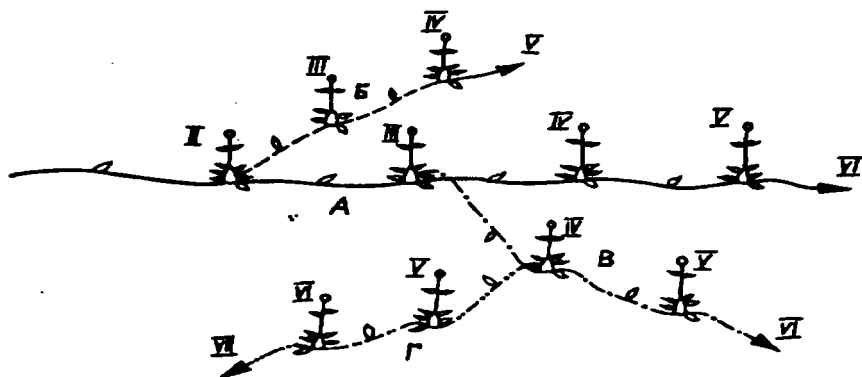


Рис. 4. Схема системы симподиев (усов) земляники.

A—Г — симподии; II—VII — порядок побегов вегетативного размножения, образующих симподий.

ными погодными условиями и известно в практике как «израстание столонов», или «израстание клубней». Оба эти отклонения от нормального типа развития приводят к значительному снижению урожая. У растений земляники развитие побегов вегетативного размножения по моноциклическому типу обусловлено генотипически и положительно оценивается селекционерами, поскольку это обеспечивает сортам свойство ремонтантности. Как правило, у подобных растений по моноциклическому типу развиваются и побеги возобновления. Особенно часто такие растения встречаются у земляники овальной — октоплоида Северной Америки. Данные особенности развития побегов обеспечивают создание так называемых шпалерных сортов земляники, а также выращивание земляники как однолетней культуры при выращивании из семян.

Интенсивность вегетативного размножения у всех изучавшихся

столонообразующих растений была различной и определялась числом формируемых побегов вегетативного размножения. В целом наибольшей она была у гемикриптофитов и особенно в первый год их жизни (у отдельных растений образуется более 250 побегов вегетативного размножения различного порядка). В последующие годы она уменьшалась за счет сокращения зоны вегетативного размножения у побегов возобновления с возрастанием их порядка. У геофитов число ежегодно образуемых побегов вегетативного размножения значительно меньше — обычно не превышает 20. Однако у чистеца клубненосного (стахиса) оно может достигать 500, т. е. по способности к вегетативному размножению он превосходит все изучавшиеся виды.

Способность к захвату территории у гемикриптофитов значительно выше за счет большей длины столонов и их однонаправ-

ленного роста в пределах одного симподия — уса. В результате дочерние растения оказываются удаленными от материнского на расстояние до 2 м. У геофитов максимальное значение этой величины наблюдается у топинамбура (70 см), у остальных — не превышает 40 см.

Заключение

В результате изучения морфогенеза вегетативных органов у 13 видов и подвидов травянистых поликарпических столонообразующих растений, отнесенных нами к двум жизненным формам согласно классификации К. Раункиера (1937) — геофитам и гемикриптофитам, установлены следующие закономерности формирования и структуры их побеговой системы.

В онтогенезе растений обеих жизненных форм развиваются побеговые системы, состоящие из побегов, сходных по биологическим и морфологическим особенностям. Нами выделено 4 основных типа побегов: главный, возобновления, обогащения и вегетативного размножения. Побег вегетативного размножения — наиболее высоко специализированные, проходящие в онтогенезе 3 этапа и состоящие из 3 различающихся по структуре и функциям частей (столона, клубня и надземной фотосинтезирующей части — у геофитов; столона, вегетативной и флоральной частей — у гемикриптофитов). Функциональные особенности каждой части побега вегетативного размножения определены гетерогенностью его метамеров, проявляющейся в длине и диаметре междоузлий, в формации листьев,

направлении роста. Наименее специализированные побеги — побеги обогащения у геофитов.

На основании особенностей прохождения жизненного цикла все побеги разделены на 2 группы — моноциклические и дициклические. У геофитов к моноциклическим относятся главный побег, побеги возобновления и обогащения, к дициклическим — побеги вегетативного размножения. У гемикриптофитов моноциклические только побеги обогащения, все остальные — дициклические. Цикличность развития побегов может нарушаться вследствие как экзогенных, так и эндогенных факторов. В основном это касается дициклических побегов, которые могут развиваться по типу моно- или 3-циклических. Изменение цикличности побегов с точки зрения сельскохозяйственного производства оценивается неадекватно.

У всех изучавшихся растений хорошо выражена разнокачественность пазушных почек по длине побега, проявляющаяся в особенностях их реализации в боковые побеги. Исходя из этого в пределах главного побега, побега вегетативного размножения и побега возобновления выделены зоны: возобновления, вегетативного размножения, торможения и обогащения. Эти зоны универсальны для растений обеих жизненных форм. Различия между видами могут заключаться в специфичности чередования зон по длине побега и их протяженности.

У гемикриптофитов побеги всех названных выше типов — закрытые, т. е. их развитие завершается формированием терминального цветка или соцветия. В резуль-

тате нарастание главной побеговой оси как материнского, так и дочерних растений происходит симподиально. Также симподиально происходит ежегодное нарастание системы побегов вегетативного размножения, в результате чего формируется симподий, состоящий из побегов вегетативного размножения возрастающего порядка, известный в литературе под термином «ус». Среди геофитов у картофеля, топинамбура и стахиса побеги всех типов также закрытые; у стрелололиста и кислицы клубненосной — открытые.

У гемикриптофитов в целом значительно выше способность к вегетативному размножению и захвату территории благодаря более интенсивному ветвлению побегов вегетативного размножения и большей длины симподиев, ими образуемых. С возрастом способность особи к вегетативному размножению снижается за счет сокращения зоны вегетативного размножения у побегов возобновления возрастающего порядка. У геофитов способность к вегетативному размножению различна и связана в основном со структурой побегов вегетативного размножения — протяженностью их зоны вегетативного размножения. Ежегодные поколения геофитов по способности к вегетативному размножению не различаются.

На основании полученных результатов создано представление о большом и малом циклах развития столонообразующих растений, относящихся к двум жизненным формам — геофитам и гемикриптофитам. За большой жизненный цикл у растений обеих жизненных форм мы принимаем

развитие всего клона, в виде которого они существуют, начиная с первого года жизни; за малый цикл — цикл развития дициклических специализированных побегов вегетативного размножения, длящийся 2 года. Кроме того, у гемикриптофитов в онтогенезе отдельных особей за малый цикл принимаем цикл развития дициклических побегов возобновления.

У геофитов клон представлен только совокупностью дициклических побегов вегетативного размножения, которые полностью отмирают в конце 2-го года жизни. Ежегодное возобновление клона происходит за счет побегов вегетативного размножения, сформировавшихся в зоне вегетативного размножения отмерших побегов вегетативного размножения предыдущего порядка. Таким образом, с каждым годом порядок побегов вегетативного размножения, образующих клон, возрастает на 1—3 единицы. У гемикриптофитов вегетативные части побегов вегетативного размножения многолетние; на них формируется центральная побеговая ось дочерних растений, представляющая собой симподий, состоящий из вегетативных частей побегов возобновления возрастающего порядка. Со временем она превращается в эпигеогенное корневище.

В свете вышеизложенного представляется возможным критически рассмотреть систему жизненных форм, разработанную И. Г. Серебряковым [21], в которой столонообразующие растения отнесены не только к различным группам, но и к разным подклассам. Целесообразно их объедине-

ние в единый подкласс столонообразующих травянистых поликарпиков с разделением на две группы в зависимости от места формирования органов возобновления (геофиты и гемикриптофиты), далее — на подгруппы в зависимости от морфологии их органов вегетативного размножения и возобновления (клубневые, луковичные, клубнелуковичные и т. д.).

Выявленное сходство в строении побеговой системы, закономерностях ее формирования и особенно в морфологии и биологии специализированных побегов вегетативного размножения, их высокой универсализации у видов, систематически стоящих весьма далеко друг от друга (относящихся даже к различным классам), свидетельствует о высокой степени конвергенции в соматической эволюции травянистых растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Альсмик П. И.* Селекция картофеля в Белоруссии. Минск: Ураджай, 1979. — 2. *Андреева И. И.* К проблеме вырождения растений на примере *Gladiolus x hybridus hort.* — Автореф. докт. дис. М., 1984. — 3. *Букасов С. М.* Морфология картофеля. — Тр. по прикл. ботан., генетике и селекции, 1974, т. 53, с. 3—33. — 4. *Волкова Т. И.* Земляника. — В кн.: Культурные растения. М.: Наука, 1981, с. 142—161. — 5. *Гатицук Е. Л.* Содержание понятия «травы» и проблемы их эволюционного положения. — Тр. МОИП, отд. биол., 1976, т. 42, с. 55—130. — 6. *Голубев В. Н.* К морфолого-генетической характеристике клубневых растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 65, № 5, с. 81—91. — 7. *Зубов А. А.* О систематике рода *Fragaria L.* — Бюл. научн. информ. Центр. генетической лаборатории им. И. В. Мичурина, 1990, вып. 48, с. 30—33. — 8. *Игнатьева И. П.* Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. — М.: ТСХА, 1989, с. 3—55. — 9. *Коровкин О. А.* Морфогенез вегетативных органов *Solanum tuberosum L.* при выращивании растений из клубней. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 1, с. 27—34. — 10. *Коровкин О. А.* Особенности побегообразования на первых этапах онтогенеза клона *Solanum tuberosum L.* — Изв. ТСХА, 1990, вып. 1, с. 41—50. — 11. *Коровкин О. А.* Морфогенез вегетативных органов хозяйственно ценных клубнеобразующих растений. — М.: Изд-во МСХА, 1992. — 12. *Коровкин О. А., Мелихова Л. В.* Сравнительный морфогенез вегетативных органов трех видов рода *Fragaria L.* при развитии растений из семян. — Изв. ТСХА, 1992, вып. 5, с. 110—124. — 13. *Коровкин О. А., Цанро Т. В.* Морфогенез вегетативных органов земляники лесной в первый год жизни растений. — Изв. ТСХА, 1993, вып. 2, с. 146—157. — 14. *Коровкин О. А.* Морфогенез вегетативных органов земляники японской на первых этапах онтогенеза. — Изв. ТСХА, 1993, вып. 3, с. 46—59. — 15. *Лозина-Лозинская А. С.* Обзор видов рода *Fragaria L.* — Изв. Главн. бот. сада Л., 1926, т. 25, вып. 1, с. 47—88. — 16. *Мазуренко М. Т.* О жизненных формах стелющихся лесных растений. — Бот. журн., 1976, т. 63, № 4, с. 593—603. — 17. *Пасько Н. М.* Внутри-

видовая изменчивость признаков и свойств топинамбура.— Научн. тр. Майкоп. опытно-ст. ВИР, 1979, вып. 1, 13, с. 101—107.— 18. *Протасова Т. Я.* К вопросу о морфологии клубня картофеля.— Тр. Белорусск. с.-х. акад., вып. 15, с. 94—97.— 19. *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952.— 20. *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962.— 21. *Серебрякова Т. И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав.— В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, с. 161—178.— 22. *Скрипчинский В. В., Шевченко Г. Т.* Морфогенез монокарпического побега и его связь с сезонами года у луковичных, корневищных и клубневых геофитов ставропольской флоры.— Тр. Ставроп. НИИСХ, 1970, вып. X, ч. II, с. 16—25.— 23. *Смирнова О. В.* Структура травяного покрова ши-

роколиственных лесов. М.: Наука, 1987.— 24. *Соколова-Даманская Н. П.* К вопросу о морфологии вегетативных органов земляники.— Докл. ТСХА, 1963, вып. 83, с. 183—189.— 25. *Соколова Н. П., Коровкин О. А.* Морфогенез вегетативных органов *Fragaria virginiana* Duch. при развитии растений из семян.— Изв. ТСХА, 1990, вып. 6, с. 66—77.— 26. *Тринклер Ю. Г.* Большой цикл развития картофеля и возможности размножения его семенами.— Автореф. докт. дис. М.: МГПИ, 1975.— 27. *Chevalier C.* Plantes bulbouses et tubereuses. Description, classification, culture-forçage, multiplication, pathologie. Liege.: Descer, s. a., 1946, p. 319.— 28. *Raunkiaer C.* Plant Life Forms. Oxford, 1937.— 29. *Staudt G.*— Gen. J. Bot., 1962, vol. 40, № 6, p. 869—886.— 30. *Troll W.* Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Teil I, Iena, 1954, S. 135—140.— 31. *Troll W.* Die Infloreszenzen. Band I, Iena, 1964.

Статья поступила 10 февраля 1994 г.

SUMMARY

As a result of long-term investigation of morphogenesis in vegetative organs of stoloniferous plants with different vegetative reproduction organs (tubers and rosette shoots belonging to two types of life forms — geophytes and hemicryptophytes) general regularities in formation of shoot system in plant ontogenesis and in its structure have been found. The main types of shoots and zones within each of them are marked out. Specific features in shoot branching and types of growing shoot systems are determined. It has been found that specialized dicycle shoot of vegetative reproduction is the main structural unit of shoot system of clones which make up the investigated plants. The concept of small and big development cycle for plants of both life forms is given.