

УДК 581.165

СТРУКТУРА ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ КЛОНОВ СТОЛОНООБРАЗУЮЩИХ ГЕОФИТОВ

О. л. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

Представлены данные сравнительного морфогенетического анализа побеговой системы клонов 15 видов столонообразующих геофитов с различными органами вегетативного размножения — клубнями, луковичками, клубнелуковичками. Выделены основные типы побегов, развивающихся в онтогенезе изучавшихся растений; определены их структура, цикличность, продолжительность жизни, степень специализации. В пределах побегов всех типов выделены зоны, универсальные для всех исследованных растений. Установлено, что основная структурная единица побеговой системы клонов столонообразующих растений — высокоспециализированный побег вегетативного размножения, проходящий в онтогенезе 3 этапа и состоящий из 3 частей, различающихся по строению и функциям. Определены особенности нарастания побеговой системы у растений с разными органами вегетативного размножения; создано представление о структуре и цикличности побеговой системы клона. Предложено понятие большого и малого жизненных циклов и установлено их соотношение в онтогенезе клона столонообразующих геофитов. Показано, что клон может состоять из относительно недолго живущих парциальных клонов, формирующихся в результате перманентной партикуляции особей.

Одно из важнейших направлений исследования жизненных форм растений — изучение онтогенетического

морфогенеза. Однако, несмотря на то, что морфогенетические методы анализа биоморф используются достаточно

давно, к настоящему времени изучены далеко не все жизненные формы, да и не все аспекты в исследованиях данного направления учтены. В последнее время возрастает интерес к методам системно-структурных исследований в целом, и, в частности, к изучению структурных уровней. Детальное и всестороннее изучение структуры и их функций приводит к решению проблемы соотношения сложного органического целого и его частей. Следует подчеркнуть, что именно эта проблема оказывается важнейшей для решения ряда спорных вопросов современной как теоретической, так и практической ботаники.

Наибольший интерес исследователей вызывают закономерности формирования побеговой системы растения и ее структура. Однако цикличность развития побеговых систем и соотношение разных циклов в онтогенезе растения изучены недостаточно, особенно это касается вегетивно-подвижных растений: длиннокорневищных, ползучих, столонообразующих, т. е. существующих, как правило, в виде клона. Эти биоморфы начали изучать относительно недавно [1, 7, 9, 22, 25-29]. А такие важные вопросы, как закономерности онтогенеза клона и его структура, онтогенетический морфогенез особей его образующих,

структура побегов и побеговых систем, закономерности естественного вегетативного размножения, требуют глубокой и детальной разработки. Ответы на эти вопросы дадут возможность подойти к решению одной из центральных проблем современной ботаники — равноценно ли вегетативное размножение семенному и беспредельна ли жизнь клона.

Среди вегетивно-подвижных растений особую, большую и малоизученную группу составляют столонообразующие. Общим свойством для них является высокая способность к вегетативному размножению при помощи высокоспециализированных побегов. Универсальная часть этих побегов — столон, представляющий собой быстро отмирающую базальную часть побега с листьями низовой формации [23], которая не только отделяет, но и, что очень важно, удаляет дочерний организм от материнского. Специализированные органы вегетативного размножения у столонообразующих растений различны и представлены прикорневой розеткой (*Fragaria*, *Saxifraga*, *Sempervivum*), клубнем (*Solanum*, *Helianthus*, *Stachys*), клубнелуковицей (*Gladiolus*), луковицей (*Allium*, *Fritillaria*, *Lilium*). Для растений ряда видов органы вегетативного

размножения служат одновременно и органами возобновления, так как материнские растения в конце периода вегетации полностью отмирают.

По системе жизненных форм И. Г. Серебрякова [24], столонообразующие растения включены в отдел В — надземные травянистые растения; к типу V — травянистые поликарпики; к классу I — травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа. Далее автор разделяет их на подклассы, группы и подгруппы в зависимости от генезиса образующихся у них специализированных органов вегетативного размножения, причем все столонообразующие растения отнесены не только к разным подгруппам, но даже к разным подклассам. На наш взгляд, это неверно, так как наличие столонной части у побегов вегетативного размножения, безусловно, наиболее значимый морфобиологический признак, объединяющий эти растения. Он обеспечивает при естественном вегетативном размножении удаление дочерних растений от материнского, что устраняет конкуренцию между возникающими особями и вследствие этого продлевает жизнь не только этим особям, но и всему клону, ими образуемому. Мнение о целесообразности объединения столонообразу-

ющих растений в особую группу травянистых растений на основе высокой способности к вегетативному размножению и недолговечности особей их клона встречается и в рассуждениях других авторов [10].

Среди 5 выделенных О. В. Смирновой [26] типов клона столонообразующим растениям соответствует клон 5-го типа — с диффузной пространственной структурой, глубоким омоложением дочерних особей и неопределенно долгой длительностью жизни. Она отмечает, что вегетативное размножение у столонообразующих растений осуществляется глубокоомоложенными диаспорами и приходит к выводу, что этот тип вегетативного размножения играет большую роль в поддержании ценопопуляции и, кроме того, может даже полностью заменить семенное размножение.

Цель проводимых нами многолетних исследований — сравнительное изучение морфогенеза и структуры вегетативных органов хозяйственно ценных столонообразующих растений с надземными и подземными специализированными органами вегетативного размножения, существующих в виде клона. При изучении растений этой биоморфы особое внимание уделялось не только морфогенезу и циклу развития отдельных побе-

гов, но и, что нам представлялось особенно важным, закономерностям формирования, структуре и цикличности развития всей побеговой системы, важнейшей особенностью которой у данных растений является ее дискретность во времени и пространстве из-за быстрого обособления побегов.

Исследования позволили нам отнести все столонообразующие растения к двум типам жизненных форм, согласно классификации С. Раункиера [30], — геофитам и гемикриптофитам, т. е. формирующим органы возобновления соответственно в почве и на ее поверхности.

Ниже приводятся результаты сравнительного морфогенетического анализа структуры побеговой системы клонов столонообразующих геофитов — клубневых, луковичных и клубнелуковичных. Данные о клубневых геофитах — *Helianthus tuberosus* L., гибриде *Helianthus tuberosus* x *Helianthus annuus* L., *Oxalis tuberosa* Molina, *Sagittaria sagittifolia* L., *Solanum tuberosum* L. и *Stachys sieboldii* Mig., получены нами в результате многолетних экспериментальных исследований [11—21]. Сведения о развитии растений *Allium coeruleum* Pall., *Gladiolus hybridus* hort., *Oxalis latifolia* Н.В.К., *Trientalis europea* L., столонообразующих видов

родов *Fritillaria* L. (*F. camtschaticensis* (L.) Ker-Cavol, *F. dagana* Turcz. ex Trantv., *F. maximowiczii* Freyn) и *Lilium* (L. grayi S. Wats., *L. canadense* L., *L. superbum* L.) взяты из литературных источников [1-9].

Следует подчеркнуть, что все названные авторы, изучавшие столонообразующие луковичные, клубнелуковичные и клубневые растения, не выделяли в их побеговой системе специализированных (чаще дициклических) побегов вегетативного размножения. Они отмечали только наличие моноциклических побегов возобновления, развивающихся из почек луковицы, клубнелуковицы или клубня, на самом деле представляющих собой лишь фотосинтезирующие части побегов вегетативного размножения.

Сравнительное изучение побеговой системы клонов вышеназванных геофитов показало, что в онтогенезе этих растений формируются побеги разных типов. У картофеля, топинамбура, стахиса и кислицы клубненосной побеги 4 типов — главный, возобновления, обогащения и вегетативного размножения; у гладиолуса и лука — 3 типов: не развиваются побеги обогащения; у седмичника, стрелоллиста, рябчиков и лилий побеги только — 2 типов: главный и вегетативного размножения.

Главный побег и побеги возобновления, формирующиеся из боковых почек клубня, клубнелуковицы или луковицы, а также образующиеся на них побеги обогащения — надземные фотосинтезирующие побеги с листьями низовой и срединной формации (у главного побега картофеля, топинамбура, стахиса, кислицы, седмичника и стреллиста все листья срединной формации). 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 позаимствованы у W. Troll [31]. Выраженность и протяженность названных зон у побегов растений разных видов различные.

Главный побег у картофеля — моноциклический, у топинамбура, седмичника и стреллиста — с неполным циклом развития (отмирает в вегетативном состоянии в конце первого года жизни), у лилий и рябчика — тоже с неполным циклом развития,

но 3-7-летний. У главного побега картофеля и стреллиста зона вегетативного размножения включает семядольный узел и первые 3~7 метамеров, а у сеянцев топинамбура и седмичника обычно ограничивается только семядольным узлом. У моноциклического главного побега гладиолуса она включает семядольный узел и 1-й узел побега, а у 2-4-циклических — представлена 2-6 нижними метамерами с листьями низовой формации каждого годичного прироста. У лилий и рябчика зона вегетативного размножения представляет собой подземную часть последнего годичного прироста главного побега. Развитию пазушных почек этой зоны в столоны (первый этап развития побегов вегетативного размножения) у картофеля и топинамбура предшествует их ветвление, в результате которого в пазухе каждой семядоли (у картофеля и в пазухах 1—3-го листьев главного побега) образуются группы из 3 коллатерально (картофель) или 5~6 мутовчато (топинамбур) расположенных почек. У гладиолуса в пазухе семядоли и пазухах листьев главного побега формируются группы истинно коллатеральных почек. Развитие почек в столоны начинается почти одновременно. Наиболее раннее развитие столонов отмечается

у гладиолуса и топинамбура (соответственно в фазу 4-го листа и фазу 5-й пары листьев), наиболее позднее (на 4—6-й год жизни главного побега) — у лилий и рябчика.

Зона торможения у главного побега картофеля и топинамбура обычно меньшая — 3—5 метамеров, у картофеля часто вообще не выражена; у других геофитов она включает все остальные 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 обогашения. Однако растения этих видов различаются характером развития боковых побегов: для картофеля характерна акротония, для топинамбура — мезотония.

Развитие главного побега завершается формированием терминального соцветия у картофеля и гладиолуса. Число метамеров до терминального соцветия у главного побега картофеля значительно варьирует (от 25 до 48), что свидетельствует о различной скороспелости растений в морфологическом аспекте. Особенно четко проявляются различия в скороспелости растений по структуре главного побега у гладиолуса: у моноциклического

побега число метамеров до терминального соцветия — 12-13, а у дициклического возрастает до 30. В период бутонизации в пазухах 2-3 верхних листьев главного побега растений картофеля 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 остальных геофитов в течение жизни главного побега сохраняется моноподиальное нарастание побеговой системы.

Побеги вегетативного размножения — первые боковые побеги, формирующиеся у изучавшихся растений (рис. 1). У всех геофитов они образуются в виргинильный период. В первый год жизни растений они развиваются из почек в пазухах семядолей и нижних листьев главного побега, а в последующие годы — в пазухах низовых листьев годичных приростов полициклического главного побега (гладиолус, лук, лилии и рябчики), в пазухах низовых листьев побегов возобновления (картофель, топи-

намбур, стахис, кислица, гладиолус), а также в пазухах нижних листьев (как низовой, так и срединной формации) фотосинтезирующей части побегов вегетативного размножения предыдущего порядка (у всех геофитов).

В онтогенезе побегов вегетативного размножения мы выделяем 3 этапа. На первом этапе формируется часть побега с длинными тонкими междоузлиями — столон, живущий один период вегетации (редко — до весны будущего года — рябчики, лилии); функции его — удаление и отделение дочернего растения от материнского и проведение к нему питательных веществ и воды. На втором этапе образуется часть побега с относительно сильно утолщенными и укороченными междоузлиями — клубень, луковица или клубнелуковица — орган вегетативного размножения и возобновления, обычная продолжительность ее жизни — 2 периода вегетации, реже — 3 (гладиолус, лук). На третьем этапе, которым завершается жизнь побега, развивается его ортотропная фотосинтезирующая часть, заканчивающаяся терминальным соцветием. У большинства геофитов побеги вегетативного размножения дициклические; у гладиолуса и лука — 3-циклические, редко — 4-циклические. Увеличение цикличности

связано с увеличением продолжительности жизни его третьей части — фотосинтезирующей.

Столон, клубень, луковица или клубнелуковица и наземная фотосинтезирующая часть — 3 составные, но разные по структуре и функциям части побега вегетативного размножения. Для каждой из них характерны свои этапы развития. Например, у дициклического побега вегетативного размножения клубневых геофитов они таковы.

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 неблагоприятны); 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.

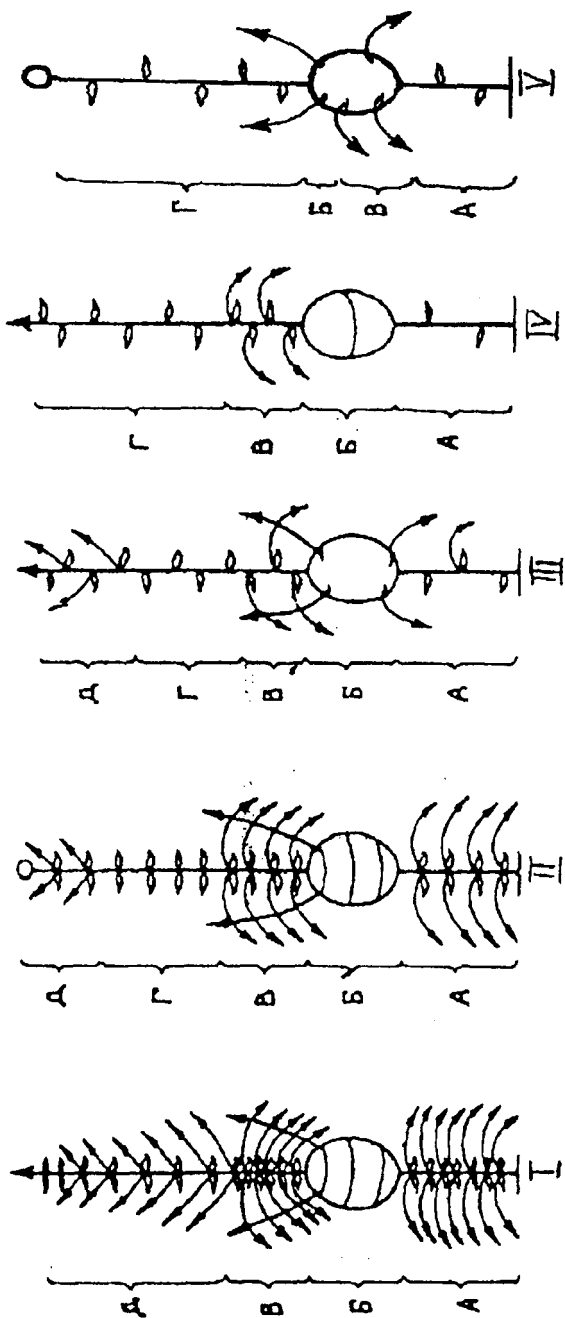


Рис. 1. Схемы побегов вегетативного размножения геофитов. I - V — соответственно чистец Зибольда (стахис), топинамбур, клубненосная, стрелолист и гладиолус; А - Д — соответственно зоны: отделеия (нижняя вегетативного размножения), возобновления, вегетативного размножения, торможения, обогащения (↑ — побеги возобновления; ↓ — побеги вегетативного размножения).

Этапы развития надземной фотосинтезирующей части: 1-й внутритпочвенное развитие, формирование метамеров с укороченными междоузлиями и чешуевидными листьями низовой формации; 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 и продолжительности их жизни, но и в разнокачественности пазушных почек, проявляющейся в особенностях их реализации в боковые побеги. В пределах побега вегетативного размножения геофитов выделены: зона отделения, представленная столоном (у картофеля, топинамбура, стахиса и кислицы — она же нижняя зона вегетативного размножения: стolon может ветвиться — на нем образуются боковые столоны, т. е. новые побеги вегетативного размножения); зона возобновления включает в себя клубень, луковичу или клубнелуковичу, из пазушных почек которых развиваются побеги возобновления (у кислицы клубненой нижней часть клубня входит в состав

нижней зоны вегетативного размножения, так как из почек этой части клубня формируются столоны); верхняя зона вегетативного размножения — нижние метамеры фотосинтезирующей части побега вегетативного размножения, из почек которых развиваются новые побеги вегетативного размножения; зона торможения — ряд расположенных выше метамеров фотосинтезирующей части, боковые почки этой зоны в побеги не развиваются (у стахиса не выражена); зона обогащения — верхние метамеры фотосинтезирующей части, из пазушных почек формируются быстро зацветающие побеги обогащения (у картофеля верхний из них — побег продолжения; надземная часть побеговой системы картофеля нарастает акросимподиально за счет 2-4 побегов продолжения возрастающего порядка). Особо следует отметить постоянную структуру первых двух частей побега вегетативного размножения стрелолита: стolon всегда 3-метамерный, а клубень — 2-метамерный, независимо от их размера и порядка побега.

Побеги возобновления у всех геофитов моноциклические. Они развиваются из боковых почек клубня (картофель, топинамбур, стахис и кислица клубненой, клубнелуковичи (гладиолус) или

луковицы (лук). У остальных столонообразующих луковичных геофитов они не формируются; их функцию у этих растений выполняют побеги вегетативного размножения. У побегов возобновления картофеля протяженность зоны вегетативного размножения — 6-10 нижних мемеров, больше их наблюдается у позднеспелых сортов. В отличие от семянцев в пазухе каждого чешуевидного листа этой зоны формируется только один стolon — пазушные почти не ветвятся. Формирование столонов начинается одновременно с выходом побегов возобновления на поверхность почвы. При достаточной глубине посадки клубня (не менее 7 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 мемеров, 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 клубненой зона вегетативного размножения у побегов возобновления состоит соответственно из 4—10, 3-6 и 2-3 мемеров. 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 клубненой — в фазы 10-12-го и 16-20-го листа. У побегов возобновления гладиолуса зона вегетативного размножения представлена 2—4 нижними мемерами клубнелуковицы. Поскольку клубнелуковичная часть побега возобновления гладиолуса отмирает только в следующем вегетационном периоде, а из боковых почек ее верхней части образуются побеги возобновления следующего порядка, то в пределах побега возобновления гладиолуса может быть выделена еще одна зона — зона возобновления, представленная верхними 1-3 мемерами клубнелуковицы.

Зона торможения достаточно хорошо выражена у побегов возобновления картофеля (кроме сортов с базитонным типом ветвления), топинамбура, гладиолуса и лука. У побегов возобновления стахиса и кислицы зоны торможения нет.

Зона обогащения имеется у побегов возобновления растений картофеля, топинамбура, стахиса и кислицы. Для по

бегов возобновления картофеля чаще типична акротония, стахиса и кислицы — базитония. У топинамбура, в отличие от главного побега, у побега возобновления могут наблюдаться различные типы бокового ветвления — базитония, мезотония или акротония. Эта особенность развития боковых побегов является важным сортовым признаком.

У картофеля, топинамбура и стахиса развитие побегов возобновления завершается формированием терминального соцветия. Число метамеров до соцветия у побегов возобновления одних видов сильно варьирует и составляет, например, у картофеля 14—24, топинамбура — 30~70; у стахиса оно относительно постоянно — 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.

В селекционной работе при установлении типичной формы листа сорта следует учитывать, что побеги, образующиеся у растений картофеля, стахиса и кислицы клубненосной, развивающихся из клубня, не идентичны: один из них (формирующийся из верхушечной почки) является фотосинтезирующей частью побега вегетативного размножения. В связи с этим при определении порядкового номера листа этой части побега необходимо учитывать также метамеры столонной и клубневой его части.

Поскольку в сельскохозяйственной практике картофель (реже — топинамбур) часто размножают частями клубня, а данные об особенностях развития растений из разных частей клубня в литературе весьма противоречивы, то нами было проведено изучение влияния местоположения почки клубня картофеля и гибрида топинамбура с подсолнечником однолетним на ритм развития, структуру и мощность, формирующихся из них растений.

Почки (с одинаковыми кусочками клубня), высаженные в грунт в последователь-

ности их расположения на клубне, трогались в рост неодновременно — верхушечная быстрее пазушных (апикальное доминирование сохранялось и после нарушения связи между почками). В дальнейшем побег, развивающийся из нее (фотосинтезирующая часть побега вегетативного размножения), отличался более быстрым темпом развития.

У картофеля наиболее скороспелые растения — из верхушечной почки, отличались наименьшим числом метамеров до соцветия; у гибрида растения из верхушечной почки имели наибольшее число метамеров, а темп их развития был значительно более высоким, чем у остальных растений семьи. Таким образом, у картофеля побеги возобновления, формировавшиеся из пазушных почек клубня, имели большее число метамеров до соцветия, чем фотосинтезирующая часть дициклического побега вегетативного размножения, а у гибрида — наоборот.

Растения гибрида различались в пределах семьи по типу листорасположения у побега возобновления. У растений, развивавшихся из боковых почек клубня, листорасположение было разным: очередным, супротивным, мутовчатым, супротивно-очередным и мутовчато-очередным, причем независимо от

положения почки на клубне. У всех побегов, формировавшихся из верхушечной почки клубня (фотосинтезирующей части дициклического побега вегетативного размножения), оно было только очередным. Наибольшей скороспелостью отличались побеги с очередным листорасположением. Изучение листовых рядов показало, что у растений картофеля наибольшая рассеченность листовой пластинки наблюдалась у побегов возобновления, развивавшихся из почек средней зоны клубня. У гибрида размер листьев побегов возобновления зависел от типа листорасположения — наиболее крупные и длинночерешчатые листья образовывались у побегов с мутовчатым листорасположением, образовавшимся из почек нижней зоны клубня, менее крупные — у побегов с очередным листорасположением — из почек средней его зоны.

Побеги возобновления одной семьи (формировавшиеся из почек одного клубня) как у картофеля, так и у гибрида не отличались протяженностью зоны вегетативного размножения. Число клубней, образывавшихся у одного растения, и у картофеля и у топинамбура было одинаковым у всех растений семьи. Однако продуктивность растений картофеля, развивавшихся из почек ниж-

ней зоны клубня, была в 2 раза меньше, чем у растений из почек средней зоны клубня и верхушечной почки; у растений гибрида различия по этому признаку были менее существенными. У последних при слабом развитии клубней побегового происхождения функции запасаения переходили к придаточным корням, которые формировались на базальной части стебля побега возобновления: они значительно утолщались в нижней части и сохранялись живыми до следующего периода вегетации.

Следует подчеркнуть, что различия между побегамися возобновления, развивавшимися из почек, занимавших разное положение на клубне, по отдельным признакам проявлялись в неодинаковой степени.

Побеги обогащения — четвертый и наименее специализированный тип побегов, формирующихся у геофитов. Они образуются в зоне обогащения главного побега картофеля и топинамбура, а также в зонах обогащения побегов вегетативного размножения и побегов возобновления картофеля, топинамбура, стахиса, кислицы. Это моноциклические, быстро зацветающие побеги с листьями срединной формации и небольшим числом метамеров до терминального соцветия.

Основной структурной единицей побеговой системы

изучавшихся столонообразующих геофитов мы считаем побег вегетативного размножения. Развитие этого побега от прорастания почки до отмирания мы принимаем за малый жизненный цикл этих растений, что не совпадает с раними представлениями, согласно которым за малый жизненный цикл у картофеля следует принимать ежегодно развивающиеся клубневые поколения [27], а у гладиолуса — цикл развития побегов возобновления, формирующихся из боковых почек клубнелуковицы [1].

Благодаря раннему отмиранию столонной части побегов вегетативного размножения они оказываются отделенными от материнского растения и друг от друга, что ведет к увеличению числа особей, т. е. к вегетативному размножению. В результате уже в первый год жизни у большинства геофитов образуется клон, в виде которого они существуют в дальнейшем. Поскольку каждый отмирающий побег вегетативного размножения дает начало нескольким аналогичным побегам следующего порядка, то количество особей клона постоянно возрастает. У всех изучавшихся клубневых и луковичных геофитов (исключение — лук) клон представлен только совокупностью побегов вегетативного размножения возрастаю-

шего порядка, так как именно они и представляют собой особи клона (рис. 2). Таким образом, можно сказать, что клон этих растений состоит из монокарпических особей, цикл развития которых совпадает с циклом развития побегов вегетативного размножения.

М. В. Баранова [6] отмечает, что у лилии Грея ежегодно может образовываться только один стolon, и в этом случае вегетативного размножения не происходит, а формирующийся дициклический

побег вегетативного размножения выполняет функцию только побега возобновления. Формирующуюся при этом совокупность побегов вегетативного размножения (по структуре) нельзя назвать особью из-за отсутствия ее важнейшего признака — морфофизиологической целостности. В этом случае, очевидно, следует говорить о существовании весьма специфического клона, развитие которого не сопровождается вегетативным размножением.

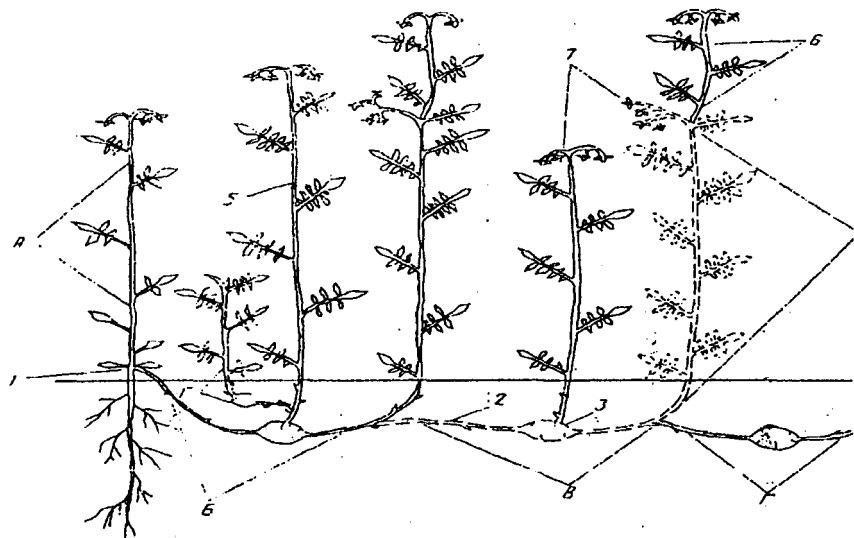


Рис. 2. Схема строения побеговой системы клона картофеля. А — главный побег; Б, В, Г — специализированные дициклические побеги вегетативного размножения соответственно II - IV порядков.

1 — семядольный узел; 2 — стolonная часть побега; 3 — клубневая часть побега; 4 — фотосинтезирующая часть побега; 5 — побег возобновления; 6 — побег продолжения; 7 — терминальное соцветие.

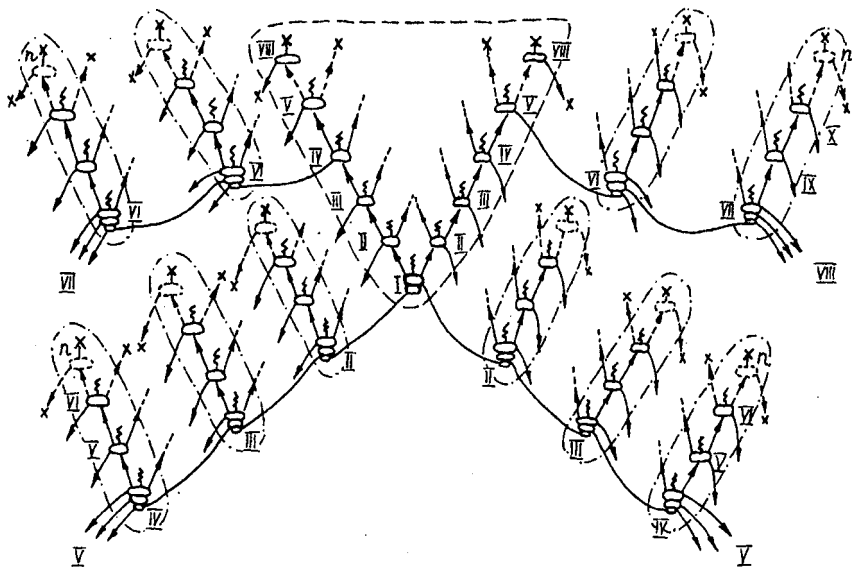


Рис. 3. Схема строения побеговой системы клона гладиолуса. I — VIII, n — порядок побегов; ↑ — побеги возобновления; ↓ — побеги вегетативного размножения; x — отмирание побега. - - - — парциальный клон, сформировавшийся на базе главного побега; — парциальные клоны, сформировавшиеся на базе побегов вегетативного размножения.

ем, — своеобразного «клона-особи» или, точнее, «особи-клона»!

Закономерности онтогенеза клона гладиолуса несколько иные, чем у других геофитов, поскольку его особи быстро распадаются на партикулы — побеги возобновления возрастающего порядка. В связи с этим нам представляется целесообразным для характеристики развития клона гладиолуса ввести понятие «парциальный клон». Парциальный клон — клон, форми-

рующийся из побегов возобновления возрастающего порядка, первые из которых образуются у растения, развивающегося как из семени, так и из «детки» — клубнелуковичной части побегов вегетативного размножения. Количество парциальных клонов ежегодно возрастает в результате образования новых побегов вегетативного размножения. Закономерности онтогенеза парциального клона близки к таковым у особи, и продолжительность его жизни неве-

лика независимо от того, на базе какого растения он формируется — развившегося из семени или клубнелуковичной части побега вегетативного размножения — «детки» [1]. Таким образом, клон гладиолуса представлен совокупностью сменяющих друг друга парциальных клонов (рис. 3). Те же закономерности характерны для развития клона лука голубого.

Количество особей клона и продолжительность его жизни будут в первую очередь определяться количеством и жизнеспособностью ежегодно образующихся побегов вегетативного размножения возрастающего порядка. В связи с этим для продления жизни сортов гладиолуса целесообразно выращивать растения из клубнелуковичной части побегов вегетативного размножения («деток»), сформировавшихся на побегах того же типа предыдущего порядка, что приведет к увеличению числа омоложенных парциальных клонов. Можно предположить, что при развитии растений в природных условиях, где сильное угнетение растений друг другом подавляет ветвление побегов, ежегодно у клубнелуковицы может развиваться только один побег возобновления, т. е. вегетативное размножение может отсутствовать и парциальный клон вообще не образуется.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева И. И. К проблеме вырождения растений на примере *Gladiolus x hybridus hort.* Автореф. докт. дис. М., ТСХА, 1984. — 2. Байтулин И. О., Каменецакая И. И. Морфологические особенности подземных органов дикорастущих луков Восточного Казахстана. — Вестн. АН КазССР, 1984, № 11, с. 41-45. — 3. Байтулин И. О., Раэтмбаев И. Р., Каменецакая И. И. Интродукция и морфогенез дикорастущих луков Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1986. — 4. Баранова М. В. Эколого-морфологические особенности подземных органов у представителей рода *Fritillaria (Liliaceae)*. — Ботан. журн., 1981, т. 66, № Ю, с. 1369-1387. — 5. Баранова М. В. Структура, классификация и направления эволюционных преобразований вегетативных органов луковичных растений семейства *БИИасеae*. — Ботан. журн., 1986, т. 71, № 10, с. 1308—1320. — 6. Баранова М. В. Лилии. Л.: Агропромиздат, 1990. — 7. Барыкина Р. П., Пустовойтова В. И. Морфолого-анатомическое исследование *Ranunculus repens L.* и *R. reptans L.* в процессе их индивидуального развития. — Вестн. МГУ, 1973, вып. 6, с. 28—39. — 8. Голубев В. Н. К онтогенезу седмичника (*Trientalis europaеа*) и о неко-

торых закономерностях развития корневищ травянистых растений. — Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 61, вып. 1, с. 73-76. — 9. Грызлова О. В., Вахрамеева М. Г. Седмичник европейский. — В кн.: Биологическая флора Московской области. Изд-во МГУ, 1990, с. 198-209. — 10. Жмылев П. Ю., Карпухина Е. А. О вегетативных малолетниках. — В сб.: Успехи экологической морфологии растений. Изд-во МГПУ им. В. И. Ленина Прометей, 1994, с. 12-13. — 11. 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. — 12. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Solanum tuberosum* L. при выращивании растений из семян. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 4, с. 38-43. — 13. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Helianthus tuberosus* L. при выращивании растений из семян. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 1, с. 48-56. — 14. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Solanum tuberosum* L. при выращивании растений из клубней. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 4, с. 27-34. — 15. Коровкин О. А. Влияние местоположения почек на клубне гибрида *Helianthus tuberosus* L. x *Helianthus annuus* L. на ритм развития и структуру выращенных из них растений. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 5, с. 38-42. — 16. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Helianthus tuberosus* L. при выращивании растений из клубней. — Изв. ТСХА, 1985, вып. 1, с. 60-65. — 17. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Stachys sieboldii* Mig. при выращивании растений из клубней. — Изв. ТСХА, 1985, вып. 4, с. 60-65. — 18. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Oxalis tuberosa* Molina при выращивании растений из клубней. — Изв. ТСХА, 1986, вып. 3, с. 59-63. — 19. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Sagittaria sagittifolia* L. — Изв. ТСХА, 1987, вып. 4, с. 121-127. — 20. Коровкин О. А. Особенности побегообразования на первых этапах онтогенеза клона *Solanum tuberosum* L. — Изв. ТСХА, 1990, вып. 1, с. 41-50. — 21. Коровкин О. А. О закономерностях побегообразования у хозяйственно ценных столонообразующих растений. — Изв. ТСХА, 1994, вып. 4, с. 43-56. — 22. Любарский Е. П. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань: Изд-во Казан, ун-та, 1967. — 23. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. — 24. Серебря-

- ков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. — 25. Себрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. — 26. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. — 27. Тринклер Ю. Г. Большой цикл развития картофеля и возможности размножения его семенами. Автореф. докт. дис. М., 1975. — 28. Чермушкина В. А. Корневищные виды рода *Allium* (*Alliaceae*): сравнительный морфологический анализ. — Ботан. журн., 1993, т. 78, № 1, с. 12-23. — 29. Шорина Н. И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981, с. 213-231. — 30. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. — 31. Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. I. Jena, 1964.

Статья поступила
30 января 2001 г.

SUMMARY

Data on comparative morphogenetic analysis of sprout clone system of 15 kinds of stolon-forming geophytes with different organs of vegetative propagation — tubers, bulbs, bulbotubers — are presented. The main types of sprouts developing in ontogenesis of investigated plants are isolated; their structure, cyclic course, lifetime, specialization rate are defined. Within the sprouts of all types, zones which are universal for all investigated plants are isolated. It has been ascertained that the main structural unit in clone sprout system of stolon-forming plants is highly-specialized sprout of vegetative propagation which passes 3 stages in ontogenesis and consists of 3 parts differing in structure and functions. Characteristic properties in rising sprout system in plants with different organs of vegetative propagation are determined; the knowledge about structure and cyclic course of clone sprout system is developed. The concept of big and small life cycles is suggested and their relationship in ontogenesis of clone of stolon-forming geophytes is established. It is shown that clone may consist of partial clones which do not live very long and are formed as a result of permanent particulation of individuals.