

УДК 633.49:581.144.1

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *SOLANUM TUBEROSUM* L. ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ ИЗ СЕМЯН

О. А. КОРОВКИН
(Кафедра ботаники)

Изучение литературных данных [1—3, 5—8, 11, 12, 16, 18, 20] показало, что онтогенетический морфогенез картофеля до настоящего времени не исследован. Описаны только морфогенез отдельных вегетативных органов или отдельные этапы их развития [4, 9, 10, 13—15, 17, 19] и, как правило, вне связи с онтогенезом растения в целом. Исследования велись в основном на растениях, выращенных из клубней, т. е. возраст растений и порядок побегов были неизвестны. Данные различных авторов часто противоречивы и сопоставить их трудно вследствие применения произвольной или неправильной ботанической терминологии.

В настоящем сообщении приводятся некоторые наиболее интересные результаты изучения морфогенеза вегетативных органов картофеля при выращивании из семян.

Методика

Работа проводилась в 1976—1980 гг. на растениях, выращенных из семян, полученных от свободного опыления сорта Марс в НИИ картофельного хозяйства и сорта Изобиллие в опытном хозяйстве ВИРа «Большевик». Семена высевали в конце марта в ящики, установленные в теплице. В фазу семядолей растения были распикированы 4×4 см; в середине мая в фазу 8—11-го листа они были высажены на гряды по схеме 60×30 см, которая обеспечивала отсутствие конкуренции между растениями. Уход обычный, но без окучивания. Описание растений проводили до высадки в открытый грунт при появлении каждого нового листа и в открытом грунте через 7—10 дней. Для этого выкапывали одновременно 5—10 растений и фиксировали особенности развития всех вегетативных органов.

Результаты исследования

Продолжительность периода прорастания семян была неодинаковой и варьировала от 5 до 10 дней. При прорастании первым трогался в рост зародышевый корешок. Когда длина его достигала 1 см, начинал расти гипокотиль, при этом у последнего сохраня-

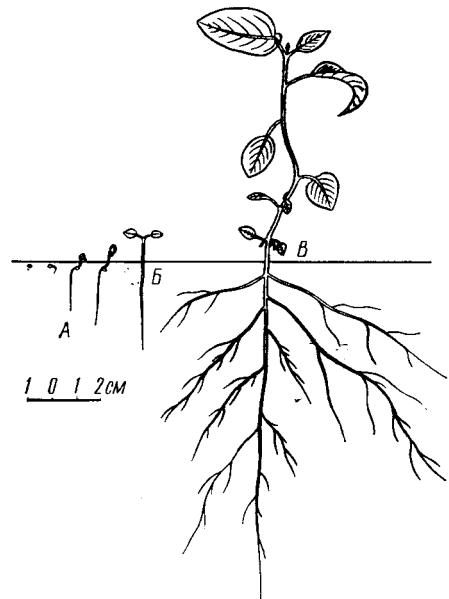


Рис. 1. Первые этапы развития картофеля.

А — прорастание семян и появление всходов;
Б — фаза семядолей; В — 7-го листа, начало формирования столонов на семядольном узле.

лось то же изогнутое положение, которое было у него в семени (рис. 1, А). Гипокотиль выносил семядоли, иногда вместе с семенной кожурой, на поверхность почвы, после чего распрямлялся (рис. 1, Б).

Морфогенез побега. Листорасположение у картофеля очередное. Лист прерывчато-пористорассеченный [21], т. е. сегменты его разновелики. В агрономической литературе последние известны под названием долей, долек и долек (в зависимости от размеров и местоположения). С ботанической точки зрения эта терминология неприемлема и следует говорить только о сегментах.

Форма листьев в онтогенезе побега изменялась значительно (рис. 1, 2). У первых

Образование мелких сегментов (3-й величины) начиналось с 13—15-го листа. Им были присущи все закономерности, характерные для сегментов средних размеров.

Несмотря на то что последняя пара боковых сегментов (нижняя) листовой пластинки часто по своим размерам, форме и положению напоминала мелкие сегменты, мы принимали ее за пару крупных сегментов. При этом исходили из того, что обычно новая пара крупных сегментов появлялась у листьев раньше, чем пара средних сегментов ниже ранее появившейся пары крупных сегментов, и что образовавшаяся у очередного листа новая пара крупных сегментов (по сравнению с предыдущим листом) всегда бывает недоразвитой.

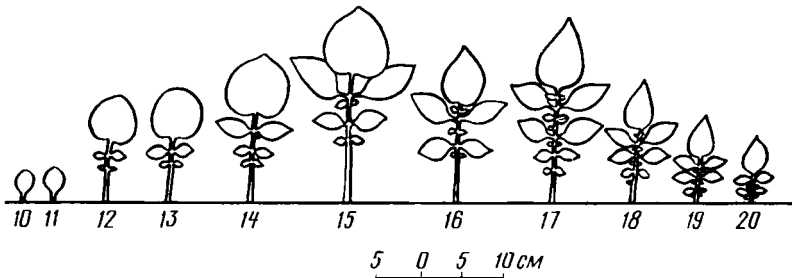


Рис. 2. Листовой ряд картофеля.

10—20 — порядковые номера листьев главного побега.

5—8 (реже 9—11) листьев пластинка нерассеченная. Начиная с 6—12-го листа появлялись боковые сегменты. Сначала образовывались 1—2 крупных сегмента, которые были значительно меньших размеров, чем верхушечный. Число сегментов пластинки у растений увеличивалось неодинаково: у одних оно возрастало с каждым следующим листом на 1—2, у других на 2—4 листьях сохранялось одинаковым, а у последующих 2—4 увеличивалось еще на 1—2 сегмента. Таким образом, с появлением каждого нового листа отличия его от предыдущего проявлялось в следующем: или число сегментов оставалось постоянным, но увеличивались их размеры, или появлялось 1—2 новых сегмента.

Число крупных сегментов у листьев главного побега не превышало 4 (редко 5) пар, что наблюдалось у 12—18-го листьев. У последующих листьев оно постепенно снижалось. Верхушечный и боковые сегменты до 10—15-го листа округлояйцевидные с туповатой верхушкой, у последующих листьев форма их изменялась до яйцевидной или удлинненно-яйцевидной с заостренной верхушкой. Сегменты средних размеров начинали образовываться с 11—15-го листа и появлялись ниже 1-й пары крупных сегментов, а затем — ниже верхушечного сегмента и ниже 2-й пары крупных сегментов. Число средних сегментов (2-й величины) не превышало 3 пар у 17—18-го листьев, у последующих листьев уменьшалось. Среди них наиболее крупные сегменты были у самых рассеченных листьев побега, а в пределах листа — ниже 1-й пары крупных сегментов.

Картофель относится к небольшому числу травянистых растений (крапива, недотрога), у которых листья не засыхают при отмирании, а опадают. По мере образования новых листьев первые листья (на базальной части главного побега) постепенно отмирали и опадали. К фазе 10—11-го листа опали семядоли и 1—2-й листья, к фазе 19—20-го листа — 7—9-й лист. Продолжительность жизни листьев возрастала с увеличением их порядкового номера (от 35—40 дней у 1—3-го до 70—90 дней у 9—11-го).

На подземной части столонов формировались низовые листья — чешуевидные, бесцветные (длиной 0,3—0,5 см). В случае выхода столона на поверхность почвы у него развивались зеленые ассимилирующие листья, из которых первые 2—3 были чешуевидными, зелеными, у следующих 2—3 пластинка была цельнокрайняя, у последующих листьев рассеченность ее постепенно увеличивалась. Следует отметить, что при развитии из почки в пазухе семядоли надземного ассимилирующего побега первые 7—10 листьев его отличались нерассеченной листовой пластинкой. У взрослого же столона, сформировавшегося также из почки в пазухе семядоли, число листьев с нерассеченной пластинкой возрастало до 13—15 (с учетом подземной части).

Длина стебля главного побега к концу вегетации (растения находились в фазе 28—33-го листа) достигала 80 см при диаметре его базальной части 0,8—1,2 см. У большинства растений стебли полегали и некоторые узлы соприкасались с почвой.

Ветвление главного побега начиналось в фазу 7—10-го листа. Из почек в пазухах семядолей развивались столоны или (очень редко) надземные ассимилирующие побеги. Из почек в пазухах 1—6-го листьев также могли образовываться или столоны, или ассимилирующие побеги; из пазушных почек последующих листьев — только надземные побеги.

По типу ветвления главного побега все растения разделили на две группы: 1 — с наиболее мощным развитием побегов 2-го порядка на нижней части и 2 — то же, но на верхней части.

У побегов 2-го порядка, сформировавшихся из почек в пазухах 1—3-го листа главного побега, первые 6—8 листьев были нерассеченными. У побегов 2-го порядка, развивавшихся выше, число нерассеченных листьев постепенно уменьшалось до 2; степень рассеченности пластинки возрастала и у самых верхних побегов достигала таких же размеров, как и у последних листьев главного побега. Представляет интерес первый этап развития боковых побегов, у которых быстро развивались 2 нерассеченных листа, в то время как остальные долгое время находились в виде зачатков, образующих почку (рис. 3).

С фазы 5—7-го листа начиналось втягивание базальной части главного побега в почву. Если в фазу семядолей семядольный

узел находился над уровнем почвы на высоте 1,0—1,5 см, то к фазе 10-го листа — на уровне почвы, а 15-го листа — на глубине до 1,5 см, 30-го (у отдельных растений) — до 3,5 см. Специализированные контрактильные корни не образовывались.

Соцветие у картофеля терминальное (рис. 3). Число метамеров до соцветия у растений варьировало от 25 до 33. Вследствие того, что из почки в пазухе одного из трех последних перед соцветием листьев очень рано начинал развиваться побег продолжения, который по мощности развития часто не уступал главному, соцветие обычно смещалось в сторону и внешне казалось пазушным. Наиболее трудно было заметить границу между главным побегом и побегом продолжения 2-го порядка, если он развивался из пазушной почки последнего перед соцветием листа (особенно если соцветие рано засыхало и опадало). Наблюдались случаи срастания побега продолжения 2-го порядка с главным побегом по длине 2 метамеров, а также смещения листа главного побега на побег продолжения, который развивался из почки в пазухе этого листа. У некоторых растений одновременно формировалось 2 побега продолжения.

Формирование столонов. Столоны развивались из почек в пазухах семядолей и 1—3-го (реже 1—5-го) листьев. Образование их начиналось в фазу 7—10-го

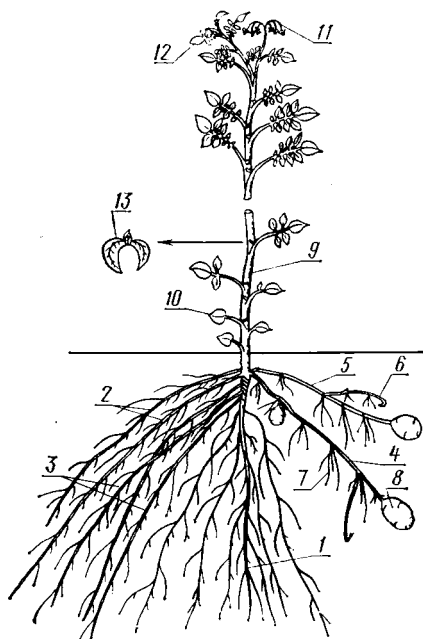


Рис. 3. Схема строения картофеля 1-го года жизни.

1 — главный корень; 2 — придаточные корни на семядольном узле; 3 — придаточные корни на гипокотиле (гипокотиль заштрихован); 4, 5 и 6 — соответственно столоны 2, 3 и 4-го порядков; 7 — узловые придаточные корни столона; 8 — клубень; 9 — главный побег; 10 — 5-й лист главного побега; 11 — терминальное соцветие; 12 — побег продолжения 2-го порядка; 13 — первый этап развития боковых побегов.

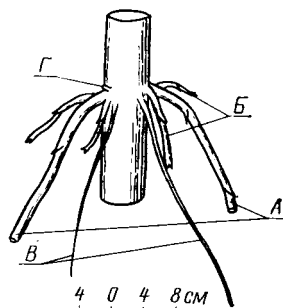


Рис. 4. Семядольный узел растения (фаза 13-го листа).

А и Б — столоны 2-го и 3-го порядков; В — придаточные корни; Г — зачаток придаточного корня.

листа (на 35—45-й день после появления всходов) и не было связано с появлением первых рассеченных листьев на главном побеге (рис. 1, В). Формированию столонов предшествовало ветвление почек 2-го порядка в пазухах семядолей; в пазухах нижних чешуй этих почек развивались почки 3-го порядка. В результате в пазухах семядолей образовывались группы из 3 коллатерально расположенных почек. Развитие этих почек в столоны начиналось почти одновременно, но столоны 3-го порядка росли медленнее. Таким образом, на семядольном узле формировалась система столонов: двух — 2-го порядка и четырех — 3-го (рис. 4). Анало-

гично образовывались столоны из почек в пазухах 1—3-го листьев, из почек в пазухах 4—5-го листьев развивались только столоны 2-го порядка.

У некоторых растений почка 2-го порядка в пазухе семядоли или 1—3-го листа развивалась в ортотропный ассимилирующий побег, в то время как две почки 3-го порядка, образовавшиеся в пазухах ее нижних чешуй, развивались в столоны.

После формирования первых двух столонов 3-го порядка на базальной части столона 2-го порядка ветвление прекращалось, и он некоторое время интенсивно рос в длину как за счет образования новых метамеров, так и за счет удлинения имевшихся. Позднее на его средней части развивалось еще несколько пазушных столонов 3-го порядка. Столоны 4-го порядка формировались только на тех столонах 3-го порядка, которые развивались на семядольном узле и 1—3-м узлах главного побега. Ветвление столонов усиливалось при естественном отмирании их апикальной части или при ее повреждении, или выходе на поверхность почвы.

Наибольшей длины — до 35 см — достигали столоны 2-го порядка; столоны 3-го порядка на семядольном узле — до 25 см, остальные были короче — до 12 см; столоны 4-го порядка — до 5 см.

Число метамеров у столонов с увеличением их порядка, как правило, уменьшалось: у столонов 2-го порядка — 3—16, 3-го — 1—8, 4-го — 1—3. У столонов более скороспелых растений число метамеров до клубня и длина их были меньше.

Формирование клубней. Оно начиналось в фазу 11—17-го листа главного побега (75—85-й день после появления всходов). Листья на клубне редуцировались до маленьких пленчатых чешуй. По мере развития клубня они сохранялись лишь у 2—3 верхних метамеров, нижние — отмирали. Пазушные почки становились заметными на клубне при достижении им диаметра 0,5 см. В результате раннего ветвления почки в пазухе опавшего листа формировалась группа коллатерально или мутовчато расположенных почек. Особенно сильное ветвление пазушной почки (образование более 4 боковых) приводило к локализованному разрастанию тканей клубня в этом месте и образованию выпуклости на его поверхности. Форма клубней в пределах одного растения была непостоянна. Как правило, один клубень был значительно крупнее (в 1,5 раза и более). Обычно клубень состоял из целого числа метамеров; верхняя часть последнего предклубневого междоузлия столона утолщалась редко.

При развитии столона и клубня верхушечная почка всегда была направлена в сторону, что предохраняло ее от повреждения при контакте с почвой.

Образование клубня — не всегда окончательный этап развития подземного специализированного побега в 1-й год жизни. Почки верхней части клубня иногда прорастали: формировались новые клубни, столоны, надземные побеги, т. е. наблюдались различные виды израстания.

В литературе [8, 9, 11, 13, 15, 16] часто указывается, что клубень — это верхняя утолщенная часть столона; даже сам процесс образования клубня рассматривается как этап развития столона. Нам это представляется иначе.

У картофеля образуются специализированные побеги, онтогенез которых можно разделить на три этапа (рис. 5). На первом

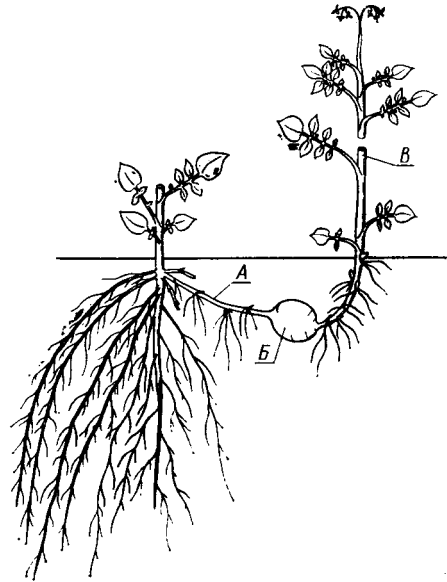


Рис. 5. Схема специализированного дикацилического монокарпического побега. А — стolon; Б — клубень; В — ассимилирующая надземная часть побега.

этапе формируется часть побега с длинными тонкими междоузлиями и чешуевидными относительно долго живущими листьями, с мощно развитой системой придаточных узловых корней; живет эта часть побега один период вегетации; функции ее — удаление дочернего растения от материнского и проведение к нему питательных веществ и воды. Именно эта часть побега называется столоном. На втором этапе образуется часть побега с короткими сильно утолщенными междоузлиями и быстропадающими листьями; придаточные корни на этой части не развиваются; продолжительность жизни — два периода вегетации. Эта часть специализированного побега — орган вегетативного размножения — клубень. На третьем этапе, который наступает на второй год, развивается надземная часть (ассимилирующая) специализированного побега, завершающаяся терминальным соцветием.

Стolon, клубень и надземная ассимилирующая часть — три составные, но разные по своей структуре и функциям части специализированного побега. Для каждой из этих частей характерны особые этапы развития. В первый год жизни формируется подземная часть специализированного побега — стolon и клубень.

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

Этапы развития клубня: 1-й — увеличение размеров клубня за счет отложения питательных веществ (крахмал), формирование почек возобновления и их ветвление; 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-го и 4-го этапов могут протекать одновременно. Так, использование запасных питательных веществ начинается с базальной части клубня и почти одновременно начинается загнивание этой части.

Корневая система. Корневая система растения смешанная. Она представлена системами главного корня и придаточных корней (рис. 3).

Ко времени разветвления семядолей главный корень достигал длины 3 см (рис. 1, Б). В фазу 1-го листа рост главного корня в длину резко замедлялся и начиналось ветвление — формировалось 2—3 корня 2-го порядка. Если образование 1-го листа задерживалось, то ветвление корня начиналось в фазу семядолей (через такое же число дней). С фазы 3—4-го листа снова начинался интенсивный рост главного корня и одновременно корней 2-го порядка. В фазу 5—6-го листа развивались корни 3-го порядка (рис. 1, В). Корни 4-го порядка формировались в фазу 9—11-го листа, но у небольшого числа растений. В фазу 15—17-го листа начиналось отмирание главного корня в базипетальном направлении. Следует отметить, что начало отмирания главного корня совпадало с началом уменьшения расщепленности пластинки листьев главного побега.

Первые 2—3 придаточных корня формировались на базальной части гипокотили в фазу 3—4-го листа. В фазу 5—7-го листа 4 придаточных корня развивались на семядольном узле — по два ниже каждой па-

зушной почки. К фазе 10-го листа число придаточных корней по гипокотиле увеличивалось до 5—7, на семядольном узле — до 6—8; в дальнейшем оно, как правило, не изменялось. Придаточные корни развивались и на первых 3—5 узлах главного побега, если из почек, расположенных в пазухах их листьев, образовывались столоны.

Придаточные корни на столонах формировались со времени погружения последних в почву. На каждом узле столона образовывались или 2 придаточных корня, располагавшихся по бокам листовой подушки, или 4—2 сверху и 2 снизу. Наиболее интенсивно развивались придаточные корни на средней части столона, где длина их достигала 10—12 см.

Ветвление придаточных корней независимо от времени и места их возникновения шло обычно до 2-го порядка. Только после начала отмирания главного корня придаточные корни на главном побеге начинали развиваться интенсивнее: длина их достигала 25 см, появлялись корни 3-го порядка.

Придаточные корни формировались иногда и на надземной части главного побега. Это, как правило, одиночные нитевидные корни длиной 6—8 см. Они образовывались на тех узлах, которые соприкасались с почвой.

В конце сентября начиналось массовое отмирание растений. Сначала отмирали столоны 3—4-го порядка, не перешедшие к формированию клубня, затем — побеги 2-го порядка на надземной части главного побега, главный побег (в базальном направлении) и, наконец, — столоны перед сформировавшимися клубнями (в акропетальном направлении). В результате в начале октября растение состояло из группы изолированных друг от друга клубней разного порядка. Таким образом, уже в конце 1-го года жизни оно было представлено группой дочерних растений, т. е. образовался клон.

В итоге мы приходим к выводу, что картофель — поликарпическое травянистое растение с моноциклическим главным побегом и дициклическими монокарпическими специализированными побегами 2-го и следующих порядков, существующее в виде клона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арнаут В. В. Картофель. М.: Сов. Россия, 1959. — 2. Бацанов Н. С. Картофель. М.: Колос, 1970. — 3. Бертон В. Картофель. М.: ИЛ, 1952. — 4. Беспятых Н. С. К вопросу о начале клубнеобразования картофеля. — Тр. Пермск. с.-х. ин-та, 1975, т. 56, с. 49—50. — 5. Букасов С. М. Морфогенез растений картофеля. — В кн.: Морфогенез растений, т. 2, М.: Изд-во МГУ, 1961, с. 64—67. — 6. Букасов С. М. Особенности биологии картофеля. — В кн.: Культурная флора СССР, т. 9, 1971, с. 407—408. — 7. Букасов С. М. Морфология картофеля. — Тр. по прикл. бот., ген. и селек., 1974, т. 53, вып. 1, с. 3—33. — 8. Васильев А. Строение картофельного растения и его биологические особенности. — В кн.: Картофель. Свердловск, 1967, с. 13—23. — 9. Веселовский И. А. Анатомия и развитие столона и клубня. — Картофель и овощи, 1974, № 12, с. 12—13. — 10. Ефремов С. И. Некоторые вопросы биологии клубня картофеля. Орловский пед. ин-тут, 1968, вып. 2. — 11. Карманов С. И. Ботаническая характеристика и биологические особенности картофеля. — Спр-ник картофелевода. М.: Россельхозиздат, 1978, с. 4—26. — 12. Костина Л. И. Изменчивость морфологических признаков в онтогенезе у картофеля. — Тр. по прикл. бот., ген. и селек., 1974, т. 53, вып. 1, с. 34—53. — 13. Матюхина Ю. А. К вопросу о столонообразовании у картофеля. — Тр. НИИКХ, 1968, вып. 5, с. 43—47. — 14. Меликян К. М., Цовян Ж. Л. Особенности формирования почек на клубне кар-

ловск, 1967, с. 13—23. — 9. Веселовский И. А. Анатомия и развитие столона и клубня. — Картофель и овощи, 1974, № 12, с. 12—13. — 10. Ефремов С. И. Некоторые вопросы биологии клубня картофеля. Орловский пед. ин-тут, 1968, вып. 2. — 11. Карманов С. И. Ботаническая характеристика и биологические особенности картофеля. — Спр-ник картофелевода. М.: Россельхозиздат, 1978, с. 4—26. — 12. Костина Л. И. Изменчивость морфологических признаков в онтогенезе у картофеля. — Тр. по прикл. бот., ген. и селек., 1974, т. 53, вып. 1, с. 34—53. — 13. Матюхина Ю. А. К вопросу о столонообразовании у картофеля. — Тр. НИИКХ, 1968, вып. 5, с. 43—47. — 14. Меликян К. М., Цовян Ж. Л. Особенности формирования почек на клубне кар-

тофеля. — Биол. журн. Армении, 1969, т. 22, № 2, с. 32—38. — 15. Мельничук Д. И. К вопросу биологии клубнеобразования. — Тр. ВСХИЗО, 1966, т. 2, вып. 18, с. 140—148. — 16. Писарев Б. А. Книга о картофеле. М.: Моск. раб., 1977. — 17. Протасова Т. Я. К вопросу о морфологии клубня картофеля. — Сб. тр. Белорус. с.-х. академии, 1976, вып. 15, с. 94—97. — 18. Савинская И. В., Назаренко Б. П., Чеботарева Т. М. Этапы органогенеза и клубнеобразование различных сортов картофеля. — В кн.: Эксперимент. биология с.-х. растений. М.:

Колос, 1971, с. 94—103. — 19. Скрипчинский В. В. Возрастные изменения морфологии листа картофеля в связи с развитием монокарпического побега. — Тр. Ставроп. НИИ сельск. хоз-ва, 1970, вып. 10, ч. 2, с. 204—211. — 20. Тринклер Ю. Г. Большой цикл развития картофеля и возможности размножения его семенами. — Автореф. докт. дис. М., 1975. — 21. Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. Л.: Наука, 1956, с. 76.

Статья поступила 11 января 1982 г.

SUMMARY

The study of ontogenetic morphogenesis of potato grown from seeds shows that potato is a perennial polykaric grass plant with monocyclic main shoot and dicyclic monokaric special shoots of second and other rows representing a clone. The study shows that decyclic monokaric special shoot has 3 periods in its development and consists of 3 parts; these parts are different in their structure and functions — stolon, tuber and assimilating part which is above the ground.