

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *SOLANUM TUBEROSUM* L. ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ РАСТЕНИЙ ИЗ КЛУБНЕЙ

О. А. КОРОВКИН
(Кафедра ботаники)

В предыдущей работе нами были представлены материалы изучения морфогенеза вегетативных органов картофеля при выращивании растений из семян, т. е. в первый год их жизни [4]. В данном сообщении приводятся сведения о морфогенезе вегетативных органов картофеля при выращивании растений из клубней — специализированных органов вегетативного размножения. Приведенные в обоих сообщениях данные являются частью результатов исследований морфогенеза вегетативных органов столонообразующих травянистых поликарпиков с клубнями побегового происхождения [2, 3, 5].

Методика

Эксперимент проводили в 1980—1981 гг. в Дендрологическом саду им. Р. И. Шредера Тимирязевской академии на скороспелом сорте картофеля Изобилие и среднеспелом сорте Любимец. Растения выращивали при оптимальной (по данным агрономической литературы) площади питания — 70×30 см. Клубни высаживали в первой декаде мая на глубину 8 см. Агротехника была обычной, но растения не окучивали, чтобы наблюдать их развитие в естественных условиях.

Работа заключалась в сравнительном морфологическом анализе побегов и корневой системы по фазам развития. Описания растений приурочивали к следующим фазам развития: 1 — отрастание — появление побегов на поверхности почвы; 2 — начало формирования столонов; 3 — начало формирования клубней; 4 — начало периода бутонизации (соцветие становится видимым невооруженным глазом); 5 — цветение; 6 — начало отмирания надземной части; 7 — полное отмирание надземной части. Для описания выкапывали одновременно 5—10 растений.

Результаты исследований

Клубень картофеля является органом вегетативного размножения, одновременно выполняющим функцию возобновления. Побеги возобновления развиваются из верхушечной и боковых почек клубня. Так как почки в пазухах чешуевидных листьев клубня начинают ветвиться уже на ранних этапах его развития, то в пазухе каждого листа¹ формируется группа коллатерально или мутовчато расположенных почек, из которых одна 2-го порядка и 2—6—3-го.

У изучавшихся сортов картофеля наблюдалась неодинаковая интенсивность ветвления пазушных почек 2-го порядка в пределах клубня. Почки в пазухах 1—2-го листьев обычно не ветвились, в пазухах остальных листьев нижней части клубня было не больше 2 почек 3-го порядка. Наиболее интенсивно ветвились почки 2-го порядка средней части клубня — формировалось до 6 почек 3-го порядка. Пазушные почки верхней части клубня по интенсивности ветвления занимали среднее положение — 2—3 почки 3-го порядка. Обычно наиболее развитой почкой в пазухе каждого листа была почка 2-го порядка, но иногда 1—2 почки 3-го порядка.

¹ Чешуевидные листья на клубне отмирают очень быстро — задолго до начала ветвления почек в их пазухах.

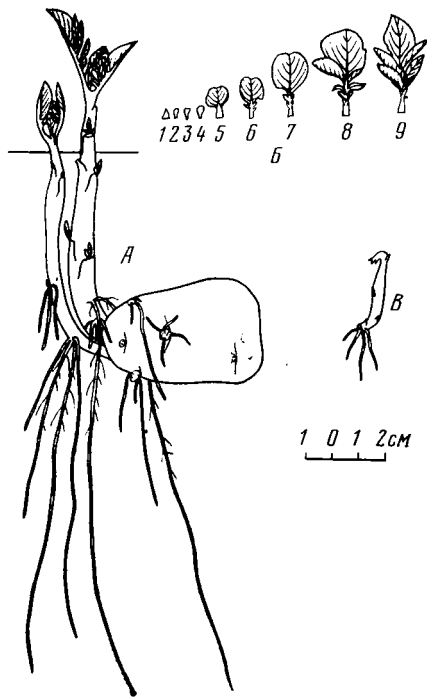


Рис. 1. Первые этапы развития растения картофеля при выращивании из клубня.

А — общий вид растения при выходе побегов возобновления на поверхность почвы; Б — листовый ряд побега возобновления; В — побег возобновления до выхода на поверхность почвы; 1—9 — порядковые номера листьев.

она увеличивается до 1,0—2,0 см. Листья чешуевидные, бесцветные или с фиолетовым оттенком, длиной до 0,4 см; у первых 3—4 метамеров иногда полностью редуцированы. Дифференциация на черешок и пластинку начиналась у 4—6-го листа (рис. 1, Б).

За время развития в почве на 2—4 нижних узлах стебля побегов образовывались придаточные корни длиной до 8,0 см; на базальной их части начинали формироваться корни 2-го порядка. На каждом узле стебля развивались 4—5 придаточных корней — 2 сверху пазушной почки и 2—3 снизу или по ее бокам (рис. 1, А).

Вследствие неравномерного распределения почек на клубне на верхней его части формировалась группа очень близко расположенных побегов, сильно угнетавших друг друга. Угнетение проявлялось уже до выхода побегов на поверхность почвы: длина побегов, развивавшихся на верхней части клубня, в 1,5—2,0 раза меньше, чем у побегов на средней и нижней его частях; число метамеров у них также меньше.

Побеги из почек нижней и средней частей клубня мало различались между собой по мощности развития, чего нельзя сказать о побегах из почек верхней части. Развитие многих побегов, особенно образованных на верхней части клубня, прекращалось еще до выхода их на поверхность почвы, причем они долгое время оставались живыми и отмирали в дальнейшем с материнским клубнем. По этой причине на поверхность почвы выходило значительно меньше побегов, чем начинало формироваться из почек клубня (2—10, в среднем 6,5).

При выходе побегов на поверхность почвы длина междоузлий резко сокращалась (до 0,2—0,3 см) и листья располагались в виде прикорневой розетки. Первые надземные листья зеленые, часто с антоциановым оттенком. Появление боковых сегментов листовой пластинки начиналось у 6—9-го листа. У побегов верхней части клубня развивалось сразу 2—4 боковых сегмента, у побегов нижней и средней его частей

Первыми трогались в рост почки верхней части клубня, несколько позднее — средней части; значительное число почек средней части клубня и все почки нижней части обычно оставались в состоянии покоя (рис. 1). Как правило, побег возобновления формировался из почки 2-го порядка; в случае ее повреждения побеги развивались из 1—2 почек 3-го порядка; все остальные почки глазка оставались в состоянии покоя и впоследствии отмирали вместе с материнским клубнем.

Число побегов возобновления, сформировавшихся на клубне, варьировало от 2 до 40 (несмотря на то, что клубни мало различались по размеру и числу метамеров), в среднем было 12—14; 80—90 % побегов развивалось из почек верхней части клубня.

Продолжительность развития побегов в почве (до выхода на поверхность) — 15—20 дней. В этот период побеги белые (этиолированные) с верхушкой, загнутой вниз в виде крючка на протяжении 2—3 верхних метамеров (рис. 1, В). Нижняя часть побегов (первые 2—3 метамера) обычно в 2 раза тоньше верхних (0,12 см против 0,25). Нижние 2—4 узла стебля побегов сближены, длина междоузлий 0,2—0,4 см, у последующих метамеров

появление боковых сегментов начиналось несколько позднее и происходило более равномерно; сначала появлялся один крупный сегмент, затем второй и т. д.

У побегов, вышедших на поверхность почвы, корневая система была значительно более мощная, чем у побегов, находившихся в почве. Придаточные корни формировались на всех подземных узлах побегов. Число корней на одном побеге варьировало от 10 до 27; корни достигали длины 20 см и ветвились до 2-го порядка.

С выходом побегов на поверхность почвы совпадало начало формирования столонов из пазушных почек на 2—6-м (реже на 2—8-м) узлах подземной части побегов; столоны состояли из 1—3 метамеров и достигали длины 0,3—2,5 см. В отличие от сеянцев, в пазухе каждого листа развивался только один стolon 2-го порядка, т. е. ветвления пазушных почек не происходило.

Продолжительность периода от появления побегов на поверхности почвы до начала формирования у них соцветия (оно становилось видимым невооруженным глазом при достижении размера 0,1—0,2 см) 15—20 дней. К этой фазе длина стебля надземной части побегов достигала 40—55 см, диаметр базальной части — 0,5—0,9 см. Число метамеров до соцветия у побегов варьировало от 18 до 24 (зависело от местоположения побега на клубне и его порядка).

Так как побеги развивались из почек на разных сторонах клубня (нижней и верхней), то длина их базальной части, находившейся в почве, колебалась от 6 до 11 см, а число метамеров было 5—11.

На одном побеге развивалось от 1 до 5 столонов независимо от числа узлов стебля, находившихся в почве. Столоны (длина 0,3—5,5 см, диаметр 0,1—0,2 см) состояли из 2—4 метамеров. Образование клубней происходило только на отдельных столонах; количество метамеров у клубней — 2, длина 0,5 см.

Число придаточных корней на побеге варьировало от 15 до 27 (почти столько же, сколько их было в фазу появления побегов на поверхности почвы), длина корней возрастала до 35 см, ветвились они до 2-го порядка. Боковые корни 2-го порядка равномерно развивались по всему придаточному корню 1-го порядка; число их у одного корня достигало 150, однако длина была невелика — 0,5—3,5 см.

Листорасположение у побегов возобновления очередное. Первая пара крупных сегментов появлялась у 6—9-го листа, средних сегментов — у 8—11-го листа (первые из них появлялись ниже первой пары крупных сегментов, далее ниже верхушечного сегмента и затем — ниже второй пары крупных сегментов). Формирование мелких сегментов начиналось у 11—15-го листа. Наиболее рассеченная пластинка обычно была у 12—18-го листа в зависимости от общего числа листьев на побеге (чем меньше число листьев до соцветия, тем быстрее увеличивалась рассеченность пластинки). Максимальная рассеченность пластинки наблюдалась обычно у 2—4 листьев побега; как правило, это был 6—9-й лист вниз от соцветия независимо от общего числа листьев на побеге. В отличие от главного побега сеянцев у побегов возобновления, развивавшихся на клубне, рассеченность листовой пластинки увеличивалась менее равномерно; обычно она резко возрастала после выхода побегов на поверхность почвы. Размер листьев по длине побегов изменялся по одновершинной кривой. Наиболее крупными были листья с наиболее рассеченной листовой пластинкой.

У некоторых листьев на черешках крупных сегментов имелись один или два сегмента средних размеров. В первом случае (один сегмент) это являлось результатом смещения сегментов средних размеров, которые должны были располагаться ниже или выше данной пары крупных сегментов; во втором — образовалась самостоятельная пара сегментов. В обоих случаях лист был дважды прерывчато рассеченным.

Крупные, средние и мелкие сегменты листовой пластинки чаще располагались супротивно на черешке, но иногда были значительно (до

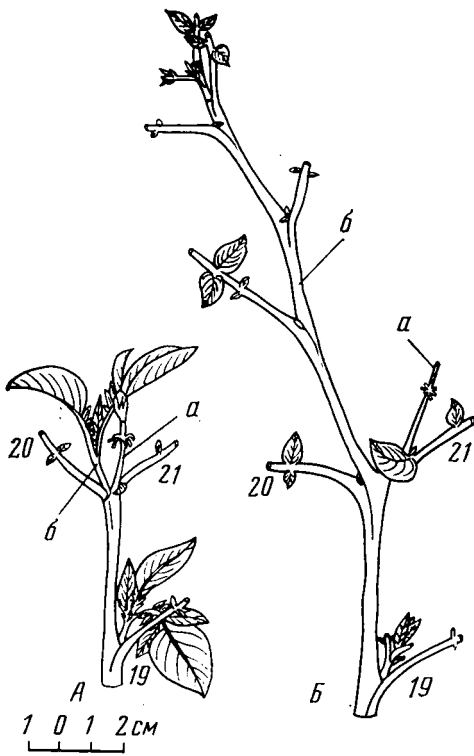


Рис. 2. Развитие побега продолжения в пазухе предпоследнего перед соцветием листа побега возобновления.

А — 17 июля; Б — 14 августа; а — терминальное соцветие; б — побег продолжения; 19—21 — порядковые номера листьев.

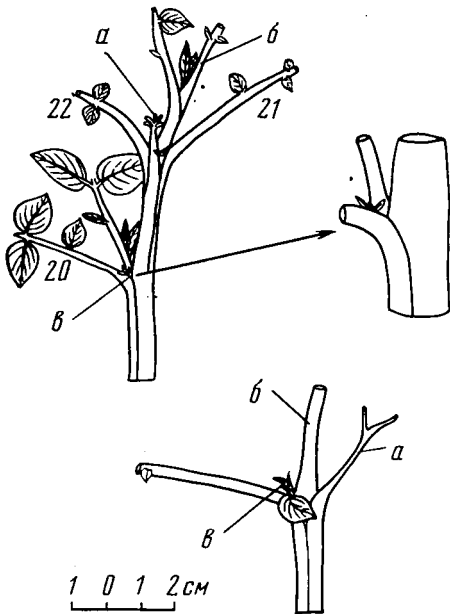


Рис. 3. Сериальные почки (θ) в пазухах верхних листьев побега возобновления (верхняя сериальная почка развивается в побег).

20—22 — порядковые номера листьев. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

1 см) смещены относительно друг друга, особенно средние и мелкие сегменты.

Несмотря на то, что размер листьев по длине побега до 12—18-го листа увеличивался, относительный размер черешка сокращался из-за образования новых боковых сегментов пластинки.

В период формирования соцветия на надземной части побегов образовывались боковые побеги. Наиболее интенсивно развивались побеги в пазухах 2—3-го (считая вниз от соцветия) листа — побеги продолжения (число метамеров — 4—5, длина — до 5 см). Остальные пазушные побеги были развиты значительно слабее и состояли из 2 метамеров, длина их была 0,5 см. Так же, как и у сеянцев, для пазушных побегов было характерно относительно раннее развитие 2 первых листьев (предлистьев).

Через 10—15 дней после начала периода бутонизации растения зацветали. К этому времени длина стебля побегов возрастала почти в 2 раза и достигала 75—100 см, диаметр стебля увеличивался до 0,7—1,1 см. Таким образом, наиболее интенсивное развитие наземной части побегов шло в период бутонизации.

Число столонов на одном побеге варьировало от 3 до 7, т. е. незначительно увеличивалось по сравнению с фазой начала образования соцветия; незначительно изменялось и число метамеров у столонов — оно равнялось 2—8, но длина столонов возрастала до 18 см, что происходило в основном за счет удлинения междоузлий.

Столоны, как правило, не ветвились. Только у некоторых столонов 2-го порядка, сформировавшихся в средней зоне подземной части побегов возобновления (3—6-й узлы), из почек в пазухах двух первых сближенных чешуевидных листьев развивались 1—2 столона 3-го порядка длиной до 2,5 см, состоящие из 2—4 метамеров. Редко 1—2 столона 3-го порядка образовывались в пазухах листьев средней части столонов 2-го порядка. Израстание столонов происходило редко.

На подземной части побегов

возобновления одного растения, выращенного из клубня, в среднем насчитывалось 54 пазушные почки и только из 2/3 всех этих почек развивались столоны. Аналогичное явление наблюдалось нами у сортов Лорх, Бирюза, у образцов *S. tuberosum* из коллекции ВИРа. Полученные данные послужили поводом для изучения влияния окучевания на процессы столонообразования.

Исследования показали, что при достаточной глубине посадки (не менее 7—8 см) окучевание не вызывает увеличения числа столонов на побеге. Положительное действие окучевания заключается в следующем: 1 — при достаточной влажности почвы увеличивается число узловых придаточных корней; 2 — уменьшается полегание побегов и 3 — предотвращается выход клубней на поверхность почвы и их зеленение.

Возможно, у сортов с побегами возобновления с низовым ветвлением (выделены академиком П. И. Альсмиком [1]) окучевание может способствовать увеличению числа клубней на растении. Столоны в этом случае могут образовываться из пазушных почек на подземной части боковых побегов (рис. 4), что у изучавшихся нами сортов встречалось в виде исключения.

К фазе цветения в пределах одного побега клубни формировались у 75—100 % столонов. Размер клубней — 0,3—3,5 см, число метамеров — 3—11, форма округлая, реже — овальная.

К фазе цветения увеличивались различия между боковыми побегами надземной части побегов возобновления. Побеги продолжения еще интенсивно развивались: длина их достигала 6—25 см, число метамеров — 3—10. Некоторые из них зацветали. При этом число метамеров до соцветия у побегов продолжения, сформировавшихся в пазухе последнего перед соцветием листа, варьировало от 3 до 12 и не зависело от числа метамеров до соцветия у побегов возобновления. Длина остальных боковых побегов не превышала 1,5 см.

Терминальное соцветие побегов возобновления в результате раннего развития побегов продолжения обычно было смещено в сторону (рис. 2). Это отмечалось и у семянцев. Часто соцветие срасталось с побегом продолжения, формировавшемся в пазухе последнего перед соцветием листа побега возобновления, или смещалось на побег продолжения.

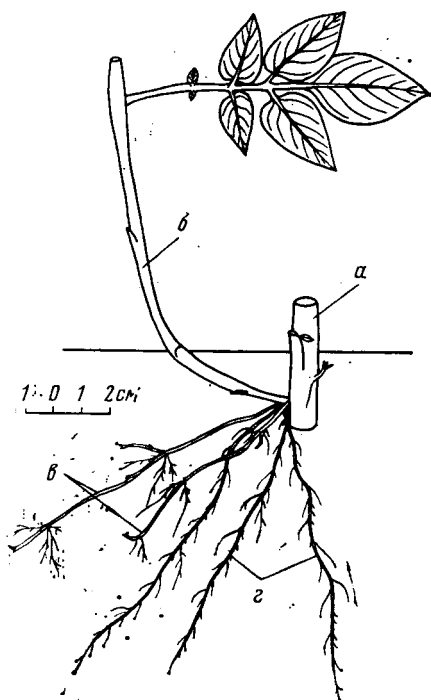


Рис. 4. Особенности развития боковых побегов на подземной части побега возобновления.

а — побег возобновления; б — боковой надземный побег; г — столоны, развившиеся на базальной части бокового побега; д — придаточные корни.

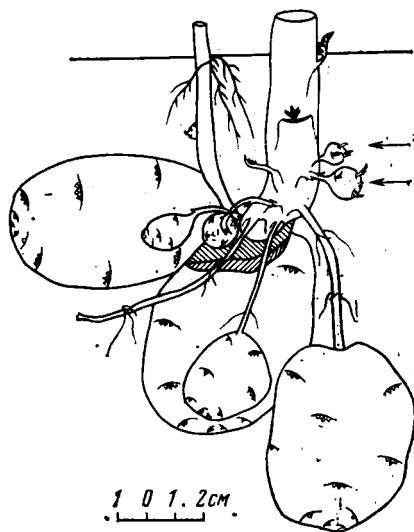


Рис. 5. Подземная часть растения в конце периода цветения (придаточные корни удалены). Стрелками показаны клубни с долгоживущими расчлененными листьями.

Наблюдались случаи срастания побега продолжения с побегом возобновления по длине до 10 см. Иногда лист, в пазухе которого развивался побег 2-го порядка, смещался на этот побег (до 15 см); побег 2-го порядка при этом мог сильно развиваться и по размерам приближаться к «главному», который, в свою очередь, отклонялся несколько в сторону, противоположную направлению роста побега 2-го порядка. В результате перечисленных причин ветвление внешне напоминало дихотомическое.

Следует отметить, что все перечисленные явления срастания и смещения побегов в области соцветия были выражены у побегов возобновления гораздо сильнее, чем у главного побега сеянцев.

У образцов *S. tuberosum* из коллекции ВИРа нами было обнаружено израстание соцветия, (пролиферация), связанное с тем, что апикальная меристема не дифференцировалась полностью в соцветие (что закономерно для побегов с терминальным соцветием), а продолжала существовать, формируя новые вегетативные органы.

В пазухах некоторых листьев верхней части побегов возобновления формировались иногда 2 боковые почки, расположенные одна над другой (серийные почки). При этом верхняя почка развивалась в побег продолжения, а нижняя обычно оставалась в состоянии покоя (рис. 3). У сорта Изобилие серийные почки наблюдались редко, у сорта Любимец — значительно чаще. Это дает основание предположить, что склонность к образованию серийных почек может быть одним из сортовых признаков, не учитываемых до настоящего времени.

Побеги возобновления в основном ветвились в надземной части до 2-го порядка, лишь некоторые — до 3-го. Число метамеров до соцветия уменьшалось с увеличением порядка побега, а в пределах побегов одного порядка зависело от их местоположения на побеге предыдущего порядка (чем выше — тем меньше). Однако у некоторых побегов 3-го порядка, развивавшихся в пазухах последних листьев побегов 2-го порядка, число метамеров до соцветия варьировало от 9 до 13, т. е. было таким же или даже большим, чем у побегов 2-го порядка, на которых они формировались. Рассеченность листьев боковых побегов возрастала вверх по побегу возобновления.

Часто на подземной части побегов возобновления из почек в пазухах 6—11-го листа образовывались растущие вверх побеги с укороченными междоузлиями и относительно хорошо развитыми (часто зелеными) листьями, несмотря на то, что развитие этих побегов происходило в почве. Обычно побеги эти короткие — 1,5 см, но у некоторых растений они выходили на поверхность почвы и достигали длины 40—50 см. Зацветали они редко; число метамеров до соцветия варьировало от 16 до 20. Из почек в пазухах первых 2—3 сближенных листьев надземных боковых побегов, сформировавшихся из пазушных почек на подземной части побега возобновления, образовывались 1—3 столона 3-го порядка (рис. 4).

В фазу цветения развитие корневой системы было более мощным, чем в фазу начала бутонизации: число придаточных корней на одном побеге возрастало до 30—48 (длина корней 1-го порядка 25—45, 2-го — до 10 см, 3-го — до 1,5 см).

Отмирание растений начиналось через 35—45 дней после начала цветения. В первую очередь отмирали столоны с мелкими (до 1,0 см) клубнями вследствие оттока из них запасных питательных веществ в более крупные клубни.

Число клубней и их масса у отдельных растений были неодинаковыми и находились в прямой зависимости от числа побегов возобновления. У растений с меньшим числом побегов клубни более крупные.

Число клубней на одном побеге варьировало от 3 до 8 (они формировались, как правило, на всех столонах); размер — 1,0—9,0 см. Наиболее крупные клубни образовывались на самых развитых столонах (в пазухах 3—5-го листа побегов возобновления). На слабо развитых столонах, сформировавшихся в пазухах 7—8-го листа, часто обра-

зовывались клубни с относительно большими, долго живущими листьями с рассеянной пластинкой (рис. 5).

В пределах побега один клубень обычно значительно превосходил по размерам все остальные в 1,5—7 раз. Число метамеров у клубней было прямо пропорционально их размеру и варьировало от 5 до 20. Форма клубней в пределах побега неодинаковая, что обусловлено разным размером клубней. Так, при размере 1,5—2,5 см форма их была округлой, при 2,5—5,6 см — округло-овальной, более 6,0 см — овальной или удлинненно-овальной. Это объясняется тем, что в длину клубень растет интенсивнее, чем в толщину.

Материнский клубень у одних растений отмирал в начале фазы цветения, у других оставался живым до конца вегетации. Отмирание клубня начиналось с базальной его части. Это объясняется, по-видимому, большей оводненностью его в этой части, чем в верхней [8]. Именно из нее в первую очередь идет отток веществ к побегам возобновления.

У незагнившего клубня до конца периода вегетации сохранялись живыми пазушные почки, из которых не развивались побеги возобновления. Некоторые из них увеличивались в размере до 0,3—0,5 см; иногда на этих почках образовывались придаточные корни длиной до 10 см. Видимо, они выполняют страховую функцию: трогаются в рост при повреждении надземных побегов.

Изучение морфогенеза вегетативных органов картофеля при выращивании растений из семян и из клубней показало, что в онтогенезе картофеля развиваются побеги двух типов — моноциклические и дициклические. К моноциклическим относятся главный побег и побеги возобновления, формирующиеся из пазушных почек клубня; к дициклическим — монокарпические, развивающиеся из пазушных почек базальной части главного побега и побегов возобновления.

Основной структурной единицей системы побегов в большом жизненном цикле картофеля является дициклический монокарпический побег, развитие которого из почки до отмирания (длящееся в течение двух периодов вегетации) мы принимаем за малый жизненный цикл. Этот вывод противоречит представлениям Ю. Г. Тринклера [6], считающего малым жизненным циклом у картофеля ежегодно развивающиеся «клубневые поколения».

Совершенно неприемлемым в свете изложенного представляется точка зрения Е. С. Смирновой [6], которая определяет морфологический тип картофеля как корневищное растение с монокарпическими длиннотематерными подземными стеблями.

Вегетативное размножение у картофеля происходит за счет увеличения числа дициклических побегов в результате их ветвления и в первый, и во второй год жизни. Вследствие быстрого отмирания столонной части дициклических побегов они уже в первый год жизни оказываются изолированными друг от друга и дают начало самостоятельным растениям, т. е. образуется клон.

ЛИТЕРАТУРА

1. Альсмик П. И. Селекция картофеля в Белоруссии. Минск: Ураджай, 1979.—
2. Коровкин О. А. Влияние местоположения почек на клубне развитие *Solanum tuberosum* L. на ритм развития, структуру и мощность развившихся из них растений. — Изв. ТСХА, 1979, вып. 4, с. 55—62. — 3. Коровкин О. А. Ритм развития и морфологические признаки *Solanum tuberosum* L. при разных площадях питания. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 2, с. 61—70. — 4. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Solanum tuberosum* L. при выращивании из семян. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 4, с. 38—43. — 5. Коровкин О. А.

Морфогенез вегетативных органов *Helianthus tuberosus* L. при выращивании растений из семян. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 1, с. 48—56. — 6. Смирнова Е. С. Биоморфологические структуры побеговой системы тропических и субтропических цветковых растений в природе и оранжерейной культуре. — В кн.: Интродукция тропич. и субтропич. растений. М.: Наука, 1980, с. 52—92. — 7. Тринклер Ю. Г. Большой цикл развития картофеля и возможности размножения его семенами. — Автореф. докт. дис. М., 1975. — 8. Wenzl H. — Bodenkultur., 1974, Bd 25, N. 3, S. 266—271.

Статья поступила 2 февраля 1984 г.

SUMMARY

In growing potatoes from tubers there appear two types of sprouts: monocyclical ones, i. e. the main sprout and renewal sprouts developing out of lateral buds; and dicyclical monocarpic sprouts developing from axillary buds on the basal part of the main stem and renewal stems. The main structural unit of the sprout system in the major life history of potatoes is a dicyclical monocarpic sprout, the development of which from bud, to death (lasting for two growing periods) is considered as the minor life history. Asexual reproduction of potatoes occurs due to the increase in the number of dicyclical sprouts resulting from their branching both on the first and second year.