

УДК 581.446.2

## О ТИПАХ И СТРУКТУРЕ КЛОНОВ У НЕКОТОРЫХ СТОЛОНООБРАЗУЮЩИХ ЛУКОВИЧНЫХ ГЕОФИТОВ

О.А. КОРОВКИН

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

*Установление закономерностей формирования и структуры клонов вегетативно подвижных растений — одна из важных проблем, решаемых современной биоморфологией. На основе собственных многолетних экспериментальных исследований и критического анализа литературных сведений об онтогенетическом морфогенезе столонообразующих луковичных геофитов предлагается авторская интерпретация представлений о типах, структуре и цикличности их побегов. Отмечается, что основной структурной единицей побеговой системы является монокарпический высоко специализированный побег вегетативного размножения, проходящий в онтогенезе три этапа и состоящий из трех структурно и функционально различных зон: столона, луковичи и фотосинтезирующей части. Определены структура и типы клонов, в виде которых существуют столонообразующие луковичные геофиты. Так как у ряда изучавшихся растений происходит ежегодное обособление не только побегов вегетативного размножения, но и побегов возобновления, то в результате этого в них одновременно формируется два типа клонов: компактный, состоящий из обособленных побегов возобновления возрастающего порядка, и диффузный, возникающий в результате вегетативного размножения с помощью побегов вегетативного размножения. Таким образом, весь клон представлен совокупностью отдаленных друг от друга парциальных клонов, состоящих из быстро обособляющихся побегов возобновления. Количество таких клонов постоянно увеличивается в результате ежегодного образования новых побегов вегетативного размножения. Продолжительность жизни компактного парциального клона, очевидно, невелика. Продолжительность же жизни всего клона, который диффузен из-за образования побегов вегетативного размножения, каждый из которых дает начало новому парциальному клону, может быть неопределенно большой.*

*Ключевые слова:* биоморфология, клон, столонообразующие растения, луковичные геофиты, лилия, лук, рябчик, тюльпан.

Учение о жизненных формах растений — одно из основных направлений исследований современной ботанической науки, приобретает все более широкое значение. Весьма высоким остается интерес исследователей к проблемам морфологии и экологии растений, к закономерностям онтогенеза растений различных биоморф. Возрастание в последнее время интереса к методам и принципам системно-структурных исследований в целом, а в частности, к изучению структурных уровней — явление не случайное, оно выражает одну из основных тенденций науки сегодняшних дней.

Столонообразующие геофиты представляют собой эволюционно продвинутую группу растений, отличающихся, как правило, высокой способностью к вегетативно-

му размножению. Последнее осуществляется в результате образования растениями специализированных побегов вегетативного размножения, важнейшей особенностью которых является быстрое отмирание базальной части, представленной столоном. Столон не только обеспечивает пространственное отдаление дочернего растения от материнского, снижая конкурентные отношения между ними, но и, быстро отмирая, отделяет дочерний организм от материнского, приводя к его автономии с первых этапов развития [6, 9]. Столонообразующие геофиты образуют разные органы вегетативного размножения и возобновления: клубни, луковицы, клубнелуковицы (луковичевидные клубни).

Проведенное нами многолетнее изучение морфогенеза вегетативных органов представительного ряда столонообразующих геофитов с различными органами вегетативного размножения [6] показало, что все эти органы (клубни, луковицы или клубнелуковицы) являются частями высокоспециализированных побегов — побегов вегетативного размножения. Нами было установлено, что побеги вегетативного размножения — первые боковые побеги, формирующиеся у изучавшихся растений. У всех геофитов они образуются в виргинильный период онтогенеза. В первый год жизни растений они развиваются из почек в пазухах семян долей и нижних листьев главного побега, а в последующие годы — в пазухах низовых листьев годичных проростов полициклического главного побега (гладиолус, луки и лилии), в пазухах низовых листьев побегов возобновления (картофель, топинамбур, 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 выделили 3 этапа. На первом этапе формируется часть побега с длинными тонкими междоузлиями — столон, живущий один период вегетации (редко — до весны будущего года — рябчик, 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 сильно утолщенными и укороченными междоузлиями — клубень, луковица или клубнелуковица — орган вегетативного размножения и возобновления, обычная продолжительность ее жизни — 2 периода вегетации, реже — 3-4 (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, реже — 4-циклические. Увеличение цикличности связано с увеличением продолжительности жизни его третьей — фотосинтезирующей части. Столон, клубень, луковица или клубнелуковица и надземная фотосинтезирующая часть — три составные, но разные по структуре и функциям части побега вегетативного размножения.

Полученные результаты исследований и созданные на их основе представления о структуре побеговой системы столонообразующих геофитов дали нам возможность провести критический анализ встречающихся в литературе сведений о морфогенезе вегетативных органов и структуре побеговой системы столонообразующих луковичных геофитов и дать им свою интерпретацию.

Изучение столонообразующих растений с органами вегетативного размножения и возобновления в виде луковиц в рамках капитального исследования луковичных растений семейства лилейных проводила М.В. Баранова [2, 3]. Столонообразующие луковичные растения отнесены автором к I группе — поликарпическим растениям с плагитропной или косоортотропной базальной частью побегов; к 5-му типу — рас-

тениям с однолетней луковицей на столоне; надземный побег небольшой с мутовчатым листорасположением. Столонообразующими являются некоторые виды рябчика: *Fritillaria camschatcensis* (L.) Ker-Gawl., *F. dettgema* Turcz. ex Trautv., *F. maximowiczii* Freyn.; а также лилии: *Lilium grctvi* S. Wats., *L. ccmcidense* L., *L. siiperbum* L., растущие в лесах и на лугах Восточной Азии и Северной Америки. Автором установлено, что главный побег у перечисленных растений — 3-7-летний с неполным циклом развития (отмирает в вегетативном состоянии). Вегетативное размножение начинается в виргинильный период — первые столоны образуются на подземной части последнего годичного прироста главного побега. Количество образующихся столонов варьируется от 1 до 5, а их длина достигает 8 см. На столонах формируются черепитчатые луковицы. Весной следующего года из верхушечной почки луковицы развивается, как считает автор, побег возобновления, завершающийся терминальным соцветием и отмирающий после созревания семян. Однако выделяемый автором побег возобновления на самом деле представляет собой надземную фотосинтезирующую часть дициклического побега вегетативного размножения, у которого в первый год жизни формируются столонная и луковичная части. То, что это один побег подтверждается тем фактом, что все три его части формируются в результате деятельности одной апикальной меристемы.

В отличие от клубневых геофитов столонная часть побега вегетативного размножения у луковичных растений живет несколько дольше и отмирает не осенью, а весной. Продолжительность жизни луковиц — 2 вегетационных периода. Как отмечает автор, в последующие годы столоны (по нашим представлениям, новые побеги вегетативного размножения) формируются в пазухах нижних листьев (как низовых, так и срединных) побега возобновления (фотосинтезирующей части побега вегетативного размножения), формирующегося из верхушечной почки луковицы.

Таким образом, исходя из представленных автором сведений, можно сделать вывод, что у всех названных видов побеги вегетативного размножения дициклические: в первый год жизни у них формируется стolon и имбрикатная луковица, а во второй год — надземная фотосинтезирующая часть, завершающаяся соцветием. Именно эту третью часть побега вегетативного размножения автор ошибочно принимает за основную тип побегов у изучавшихся растений — моноциклический побег возобновления, не учитывая, что в состав всего побега входят еще и две его первые части — стolon и луковица. Поскольку стolon всегда формируется раньше луковицы, то представляется не удачным применяемый автором термин «столононосная луковица», когда, по сути, речь идет о луковиченосном столоне. И у лилий, и у рябчиков побеги вегетативного размножения выполняют одновременно и функцию побегов возобновления, так как надземные побеги из боковых почек их луковичной части не развиваются.

Ранее у столонообразующих геофитов нами было выделено 3 типа клонов, в виде которых они существуют [6]. По нашим представлениям, у названных луковичных растений формируется клон I типа. Такой клон представлен совокупностью дициклических побегов вегетативного размножения возрастающего порядка, каждый из которых после отмирания его столонной части становится недолговечной особью клона. Поскольку каждый отмирающий побег вегетативного размножения дает начало нескольким аналогичным побегам следующего порядка, то количество особей клона постоянно возрастает, т.е. происходит активное вегетативное размножение.

Однако среди луковичных столонообразующих геофитов встречаются и такие, закономерности развития которых не вписываются в предлагаемую схему. Например, у лилии Грея ежегодно образуется только один стolon, т.е. вегетативного размно-

жения не происходит, а ежегодно образующийся новый дициклический побег с хорошо выраженной столонной частью выполняет функцию только побега возобновления. Формирующуюся при этом совокупность таких побегов нельзя назвать особью из-за отсутствия ее важнейшего признака — морфо-физиологической целостности. Очевидно, точнее говорить о существовании весьма специфического клона, развитие которого не сопровождается вегетативным размножением. Клон этого вида лилии на всем протяжении своего онтогенеза всегда представлен только одной живой особью, которая представляет собой быстро отделяющийся побег вегетативного размножения очередного порядка. При этом важно подчеркнуть, что каждая новая особь клона развивается на новом месте из-за плагиотропного столона, т.е. этот специфический клон диффузен. Исходя из длины столона, можно констатировать, что скорость его распространения в пространстве — до 8 см в год. По структуре такой клон можно было бы отнести к I типу клонов столонообразующих геофитов — клону состоящему из 2-3-летних особей, представляющих собой побеги вегетативного размножения возрастающего порядка. Однако тот факт, что клон в течение своего онтогенеза представлен только одной особью, а вегетативное размножение не происходит, дает веские основания рассматривать его как особый, четвертый тип клона столонообразующих геофитов.

Дискуссионны, на наш взгляд, и имеющиеся в литературе сведения об онтогенетическом морфогенезе еще одного столонообразующего луковичного геофита — тюльпана Биберштейна (*Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult fil.).

В работах Е.А. Кобозевой [4, 5] представлен интересный материал о закономерностях морфогенеза монокарпических побегов возобновления, типичных для этого растения. Ею подтвержден известный для тюльпана факт, что для его побегов возобновления характерен двулетний этап внутривекового развития. Так как отцветшие побеги полностью отмирают, то автор предлагает отнести тюльпан Биберштейна к так называемым «вегетативным малолетникам». Однако с учетом того, что это растение размножается еще и семенами, то ограничиваться определением «вегетативный», на наш взгляд, не совсем правомерно. Да и вряд ли можно назвать малолетником растение, живущее, как отмечает автор, 15 лет, а скорее всего, значительно больше — ведь оно существует в виде клона. Кстати, о своем негативном отношении к использованию терминов «вегетативный малолетник» и «вегетативный однолетник», о том, что они неудачны ни в научном, ни в дидактическом отношении мы ранее уже писали более подробно [7, 8].

Следует признать весьма интересными приведенные в работах того же автора сведения об особенностях вегетативного размножения растений тюльпана Биберштейна. В частности, об экстраординарном варианте формирования у них столона стебле-листового происхождения, обеспечивающего отдаление и отделение верхушечной почки как главного побега, так и боковых побегов возобновления [5, 10]. Одновременно с этим столон обеспечивает еще и заглубление верхушечной почки главного побега. Все это достигается благодаря росту столона в разных направлениях — вниз или в бок, т.е. различной степени проявления его геотропизма. Весьма важно, что материалы о необычном морфогенезе столона подтверждаются анатомическими исследованиями, проведенными на разных этапах его развития [5]. Следует отметить, что сведения о столь необычном формировании столонов у тюльпана можно уже встретить в работах таких классиков морфологии растений, как К. Гебель [11] и В. Тролль [12].

У молодых растений (ювенильных и иматурных) столоны обеспечивают заглубление почки возобновления, т.е. верхушечной почки главного побега. У вир-

гинильных растений столоны растут в сторону и обеспечивают растениям вегетативную подвижность (так же как и у лилии Грейга). У растений, находящихся на виргинильном периоде онтогенеза, может наблюдаться вегетативное размножение: кроме верхушечной почки функцию возобновления выполняет пазушная почка — из нее развивается замещающая луковица. В результате образуется две особи — одна из отделенной столоном верхушечной почки, вторая — из пазушной почки возобновления. У генеративных особей обычно образуется только один стolon — из пазушной почки.

Вследствие образования stolона, а иногда и двух, осуществляется вегетативное размножение растения, и оно начинает существовать в виде диффузного клона. При этом автор подчеркивает, что в результате вегетативного размножения образуются сильно омоложенные (ювенильные или иматурные) особи. В связи с этим хотелось бы заметить, что в последнее время в работах по биоморфологии часто говорят об омоложении потомков вегетативного происхождения. При этом даже отмечают степень омоложения — сильную, среднюю или слабую. Однако не приводят для доказательства этих утверждений каких-либо морфолого-физиологических характеристик, без которых все эти представления об омоложении вегетативных потомков представляются голословными. Ведь у тюльпана строение побега и его частей довольно консервативны и в онтогенезе изменяются мало — обычно только размерами, которые, увы, могут сильно варьироваться в зависимости от условий жизни растений. Более того, дочерние растения тюльпана развиваются не из специализированных органов вегетативного размножения, а из отделяющейся верхушечной почки побега.

К сожалению, в процитированных выше работах, посвященных изучению онтогенеза тюльпана Биберштейна, на наш взгляд, нет ответов на весьма важные вопросы. Во-первых, не созданы представления о структуре клона, в виде которого существует растение, и, во-вторых, нет достоверных данных о продолжительности его жизни. Е.А. Кобозева [5] и ряд цитируемых ею авторов утверждают, что продолжительность жизни *T. biebersteinicum* варьируется в пределах 15-20 лет. При этом не уточняется о чем идет речь — об онтогенезе особи или клона. Но в любом случае эти сроки кажутся явно заниженными с учетом того, что продолжительность только прегенеративного периода у растений этого вида, по приведенным автором литературным данным, может достигать более 10 лет. Кроме того, у растений, обитающих в неблагоприятных условиях (например, лесных ценопопуляций или ценопопуляций с высоким уровнем внутривидовой конкуренции), протяженность прегенеративного периода значительно возрастает, что, естественно, не может не сказаться на протяженности их онтогенеза. А для генеративной особи такой возрастной показатель вообще не приемлем — ведь она, по сути, представляет собой обособившийся побег возобновления, внепочечный период развития которого составляет всего один период вегетации.

Поскольку у растений тюльпана происходит ежегодное обособление побегов возобновления, то, по нашим представлениям, следует говорить о существовании этого растения в виде двух типов клонов: компактного, состоящего из обособленных побегов возобновления возрастающего порядка, и диффузного, формирующегося в результате вегетативного размножения с помощью побегов вегетативного размножения. В этом случае приведенные выше данные о продолжительности жизни этого растения могут быть отнесены к компактному клону, т.е. формирующемуся в результате ежегодного обособления побегов возобновления. Понятно, что продолжительность жизни всего клона значительно превысит отмеченные выше временные показатели. Клон тюльпана Биберштейна по структуре близок к выделенно-

му нами [6] третьему типу клонов столонообразующих травянистых поликарпиков. Этот клон, как, например клон шпажника (*Gladiolus* L.), образуется не только за счет побегов вегетативного размножения, но и в результате перманентной изоляции побегов возобновления. В результате чего клон представлен относительно недолговечными парциальными компактными клонами, образующимися в результате обособления побегов возобновления. Так как количество парциальных клонов постоянно увеличивается за счет образования новых побегов вегетативного размножения возрастающего порядка, то продолжительность жизни всего клона, в виде которого существует тюльпан Биберштейна, многократно увеличивается.

Столонообразующие луковичные растения встречаются и в роде *Allium* L. В литературе можно встретить лишь сведения о морфогенезе монокарпических побегов одного из них — лука голубого (*Allium coeruleum* Pall.), представителя природной флоры Казахстана [1]. На основе анализа, представленных авторами материалов и их интерпретации в свете вышеизложенного, можно прийти к заключению, что закономерности формирования побеговой системы в онтогенезе лука голубого и ее структура во многом схожи с таковыми у других луковичных геофитов. Так же как и у них основной структурной единицей побеговой системы является высокоспециализированный побег вегетативного размножения.

Следует подчеркнуть, что лук голубой — не эфемероид. Из пазушных почек его луковицы развиваются обычно 2-3 монокарпических побега. В зависимости от места возникновения на материнской луковице дочерние луковицы к моменту обособления имеют неодинаковую структуру и находятся на разных этапах развития. Растения, развивающиеся из наиболее мелких из них, могут зацвести не на следующий год, а лишь через несколько лет, т.е. побеги возобновления могут быть как дициклическими, так и полициклическими.

Побеги вегетативного размножения образуются из почек в пазухах нижних чешуй луковицы. Их столоны достигают длины 2-8 см, отличаются удлинненными тонкими междоузлиями и листьями низовой формации — чешуями. Направление роста столона может быть различным в зависимости от глубины размещения луковицы. Таким образом, столоны направлением своего роста могут регулировать глубину расположения луковичной части побега вегетативного размножения. Столоны недолговечны — отмирают уже в конце лета. После формирования столонной части у побега вегетативного размножения развивается его вторая часть, представленная луковицей. Луковица маленькая, состоит обычно из 2-3 метамеров, отличающимися короткими и утолщенными междоузлиями, образующими стебель (донце) луковицы. У растений может образовываться до 10-15 побегов вегетативного размножения. Их луковицы отделяются от материнского растения уже к концу лета — после отмирания столонов. Отделившиеся луковицы играют роль органов вегетативного размножения. Весной будущего года их верхушечная почка трогается в рост, в результате чего развивается надземная фотосинтезирующая часть побега вегетативного размножения. Так как дочерние растения, развивающиеся из отделившихся луковиц, зацветают обычно на третий год (лишь некоторые, развивающиеся из наиболее крупных луковиц, могут зацвести и на второй год), то можно констатировать, что побеги вегетативного размножения у лука голубого обычно трициклические, но могут быть и дициклическими.

Интереснейшей особенностью лука голубого является способность образовывать в соцветии наряду с цветками миниатюрные луковички — бульбочки, также служащие органами вегетативного размножения. Растения различаются способно-

стью образовывать бульбочки: у одних в соцветиях образуются только бульбочки, у других — и бульбочки и цветки, у третьих — только цветки. Растения, развивающиеся из бульбочек, как и растения, развивающиеся из луковиц, отдаленных и отдаленных столонами, зацветают на 2-3-й год. Таким образом, побеги, начинающие свое развитие с бульбочки, как и побеги вегетативного размножения, являются дидили трициклическими монокарпическими побегами.

В результате образования двух типов побегов, обеспечивающих вегетативное размножение, коэффициент вегетативного размножения у лука голубого довольно высок для луковичных геофитов — варьируется от 30 до 70.

Клон лука голубого формируется аналогично клону гладиолуса в результате быстрого обособления как побегов возобновления (дочерних луковиц), так и побегов вегетативного размножения. Последние, правда, формируются не только в пазухах нижних чешуй материнской луковицы, но и в соцветии. Сходна и структура клона: он представлен совокупностью парциальных клонов, состоящих из быстро обособляющихся побегов возобновления. Число таких клонов постоянно увеличивается в результате образования новых побегов вегетативного размножения. Парциальные клоны компактны и продолжительность их жизни очевидно невелика. Продолжительность же жизни всего клона, который диффузен из-за образования побегов вегетативного размножения, каждый из которых дает начало новому парциальному клону, может быть неопределенно большой.

### Библиографический список

1. Байтулин И.О., Рахимбаев П.Р., Каменецкая П.П. Интродукция и морфогенез дикорастущих луков Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1986. С. 54-60, 98-102.
2. Баранова М.В. Эколого-морфологические особенности подземных органов у представителей рода *Fritillaria (liliaceae)* // Ботанический журнал. 1981. Т. 66. № 10. С. 1369-1387.
3. Баранова М.В. Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание). СПб.: Наука, 1999. 229 с.
4. Кобозева Е.А. К вопросу о вегетативном размножении *Tulipa biebersteiniana* // Труды VIII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.Н. Серебряковых. М.: МПГУ 2009. Т. 1. С. 227-231.
5. Кобозева Е.А. Биоморфология и популяционная экология луковичных растений в разных природных зонах Приволжской возвышенности (на примере *Tulipa biebersteiniana* Shult. et Shult. fil. и *Lilium martagon* L.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 22 с.
6. Коровкин О.А. Закономерности онтогенеза клонов столонообразующих растений / Московская сельскохозяйственная академия. М., 2005. 354 с.
7. Коровкин О.А. Структура побеговой системы клонов столонообразующих геофитов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы всероссийской конференции. Ч. I. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2008. С. 114-117.
8. Коровкин О.А. О целесообразности использования термина «вегетативные однолетники» по отношению к столонообразующим растениям // Доклады ТСХА. Вып. 278 / РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева. М., 2006. С. 3-6.
9. Серебряков П.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.
10. Шорина Н.П., Кобозева Е.А. Биоморфологическое разнообразие способов погружения в почву почек возобновления у геофитов // Материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2010. С. 52-54.

11. Goebel K. Organographie der Pflanzen. I T. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1928. S. 29-32.
12. Troll W. Vergleichenden Morphologi der Pflanzen. Berlin: Verlag von Gebruder Bohntraeger, 1937. T. 1. S. 724-735.

## ABOUT THE TYPES AND STRUCTURE OF CLONES IN SOME STOLONIFEROUS BULBOUS GEOPHYTES

O.A. KOROVKIN

(RSAU-Timiryazev MAA)

*Determining the patterns of structure and formation of clones in plants with mobile vegetative parts is an important problem faced by contemporary biomorphology. Here-in, the author presents his insights into the concept of types, structure and cyclic pattern of vegetative shoots in stoloniferous bulbous geophytes. The concept is based upon the results of long-term experimental research and a critical analysis of data concerning these plants' ontogenetic morphogenesis, available from literature. It is pointed out that the main structural unit of the shoot system is a monocarpic, highly specialized shoot which serves for propagation and passes through three stages in its ontogeny. It is composed of three zones differing in structure and functions: the stolon, the bulb and the photosynthesizing part. The types and structure of clones found in stoloniferous bulbous geophytes are defined. A number of studied plants are known to have early separation not only of the shoots serving for propagation but also of the innovation shoots; as a result, they simultaneously produce two types of clones: a compact one, consisting of separated innovation shoots ascending in order, and a diffuse ones, emerging due to vegetative propagation by means of propagation shoots. Therefore, the entire clone is represented by a complex of partial clones, distant from each other and consisting of innovation shoots quickly setting apart. Such clones grow in number because new propagation shoots are formed every year. The life duration of a compact clone is apparently not very long. Yet the entire clone's life span can be indefinitely long as the clone is diffuse due to the formation of propagation shoots, each of them giving rise to a new partial clone.*

*Key words: biomorphology, clone, stoloniferous plants, bulbous geophytes, lily, onion, Fritillaria, tulip.*

Коровкин Олег Алексеевич — д. б. н., проф. кафедры ботаники РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (499) 976-16-18; e-mail: gelorok@gambler.ru).