

## ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОБЕГОВ ШПАЖНИКА ГИБРИДНОГО (*GLADIOLUS HYBRIDUS* HORT), РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ ИЗ ДЕТОК РАЗНЫХ ПОРЯДКОВ

И. И. АНДРЕЕВА  
(Кафедра ботаники)

Детки, образующиеся у шпажника гибридного, — специализированные органы естественно вегетативного размножения, которое мы вслед за рядом авторов рассматриваем как естественное (или искусственное) отделение от материнского растения независимо от его возраста<sup>1</sup> специализированных или неспециализированных частей, способных к самостоятельному развитию [8, 10, 19]. Способность к вегетативному размножению широко используется в практике агрономии, в том числе декоративном садоводстве [3, 9].

Для ученых значительный интерес представляет определение способности отдельных частей организма к самостоятельной жизни и омоложения вегетативных потомков по сравнению с материнским организмом. Имеются данные о глубоком омоложении вегетативного потомства [3, 6, 15, 16]. Наиболее омоложенными считаются побеги, развивающиеся из специализированных органов вегетативного размножения. Согласно мнению некоторых исследователей [7, 15, 16], специализированные органы вегетативного размножения по глубине омоложения могут быть сопоставлены с семенами, однако экспериментально это не доказано.

Наблюдения показывают, что вегетативное размножение не всегда сопровождается омоложением и дочерние особи находятся в том же возрастном состоянии, что и материнские [1, 14]. Имеются сведения о неравноценности вегетативного потомства, отделившегося от материнских растений разного возраста [2, 15, 20]. Наиболее важным и не до конца выясненным на сегодня остается вопрос о старении, или вырождении, вегетативного потомства (клона). Анализ работ, посвященных этой проблеме, позволяет разбить их на три группы.

В первой группе [4, 5, 21] отрицается вырождение растений при непрерывном вегетативном размножении, что объясняется главным образом отсутствием старения меристем. Наблюдаемое вырождение клонов, как считают исследователи, происходит из-за болезней и неблагоприятных внешних условий. По нашему мнению, это экспериментально не доказано. Скорее всего данное явление — признак старческого состояния растений.

Авторы второй группы [12, 13, 18] приводят немногочисленные и конкретные при-

меры, показывающие, что растения способны к неопределенно долгому вегетативному возобновлению и размножению в связи с полной утратой ими в ходе эволюции способности к образованию семян. В этом случае, как отмечает И. Г. Серебряков [13], «...все труднее становится установить границы особи и вида, так как они в одинаковой степени представлены здесь популяциями вегетативных побегов», и, следовательно, вопрос о длительности вегетативного размножения сводится к вопросу о длительности жизни вида.

К третьей группе мы относим работы большинства ботаников, признающих факт старения при вегетативном размножении и влияние возраста материнского растения на развитие вегетативного потомства [2, 3, 9, 16, 18, 19]. Так, в исследованиях О. В. Смирновой [15] приводятся данные о большом жизненном цикле 20 видов многолетних травянистых растений широколиственных лесов европейской части СССР. Признавая неравноценность различных видов вегетативного размножения, автор рассмотрела разные варианты его с учетом степени омоложения вегетативного потомства и роли его в самоподдержании ценопопуляций и на основании этого выделила три типа вегетативного размножения.

Первый тип наблюдается в конце большого жизненного цикла и представляет собой сенильную партикуляцию, не сопровождающуюся сколько-нибудь заметным омоложением потомства и не приводящую к существенно увеличению общей продолжительности жизненного цикла.

Второй тип вегетативного размножения начинается в середине большого жизненного цикла и сопровождается частичным (неглубоким) омоложением дочерних особей, что приводит к заметному увеличению общей продолжительности жизненного цикла за счет увеличения продолжительности жизни клона (нормальная партикуляция).

Третий тип начинается в конце виргинильного или в генеративном периоде большого жизненного цикла и сопровождается глубоким омоложением дочерних особей, что приводит к неопределенно долгому существованию клона (юношеская партикуляция)<sup>2</sup>.

Таким образом, вопрос о вегетативном размножении и старении вегетативного потомства растений разработан еще далеко

<sup>1</sup> Выделенное разрядкой — наше дополнение.

<sup>2</sup> Названия типов партикуляций даны по Т. А. Работнову [11].

не достаточно и в настоящее время является дискуссионным.

Мы считаем, что одним из методов решения этого вопроса является детальное изучение в культуре большого жизненного цикла растений разных жизненных форм и на основе знания особенностей морфогенеза материнских растений, структуры их побегов возобновления и длительности большого жизненного цикла исследование морфогенеза вегетативного потомства, отделившегося от материнских растений разного возраста.

В задачу нашей работы входило изучение структуры побегов шпашника гибридного, развивающегося из деток разных порядков.

### Материал и методика

Работа проводилась в ботаническом саду при кафедре ботаники Тимирязевской академии с 1968 по 1979 г.

Для исследования типов побегов вегетативного потомства, кроме материнских растений, ежегодно начиная со 2-го года жизни высаживали их зрелые, полноценно развитые детки. Высадка деток проводилась по семьям (семья — серия побегов возобновления, являющихся потомками одного сеянца), а в пределах каждой семьи — по их размерам в убывающем порядке. Растения из деток выращивали до первого цветения или естественной гибели.

В этой части работы выяснились следующие вопросы:

— каково место вегетативного размножения в большом жизненном цикле шпашника гибридного;

— меняется ли структура деток в ходе онтогенеза, поскольку детки каждого последующего года представляют собой боковые побеги всевозрастающего порядка;

— меняется ли структура побегов, выращенных из деток разных порядков, образующихся на материнских растениях разного возраста;

— связана ли длительность жизни клона с длительностью большого жизненного цикла.

Главным критерием омоложения мы считаем структуру побега, а именно число метамеров на его вегетативной и репродуктивной частях наряду с такими признаками, как форма и размеры клубнелуковиц, длина и диаметр стебля репродуктивной части побега, число цветков в соцветии, число и размеры деток, образующихся на этих побегах.

Растения из деток выращивали на выравненном фоне при оптимальных площадях питания, когда особи не угнетали друг друга. При осенней уборке каждое растение помещали в отдельный пакет с соответствующим номером и затем в лаборатории проводили описание всех растений всех семей. При этом у каждого учитывали число низовых и срединных листьев на вегетативной и репродуктивной частях побега, размеры клубнелуковицы, длину стебля до соцветия, число и размеры деток и т. д. (всего 11 признаков). Посколь-

ку изучали все растения, то в целом исследованный материал представляет собой очень большую выборку, приближающуюся к генеральной совокупности.

Анализ биометрических данных показал, что для шпашника гибридного характерно нормальное распределение количественных признаков, в связи с этим при статистической обработке материала определяли лимиты изучаемых морфологических признаков и вычисляли среднюю арифметическую. Все полученные средние данные достоверны на 95—97 % уровне значимости.

### Результаты

Установлено, что детка представляет собой небольшую клубнелуковицу цилиндрической формы, образованную 3—5 метамерами с низовыми листьями. Междоузлия одного-двух нижних метамеров разрастаются. Структура деток в течение большого жизненного цикла материнских растений не меняется. Детки у шпашника гибридного образуются на протяжении всего онтогенеза начиная с 1-го года жизни растений. Причем вегетативное размножение в большом жизненном цикле наступает раньше, чем первое цветение, так как 55,3 % главных побегов являются дициклическими (табл. 1). При этом 86,3 % деток, образующихся у сеянцев, формируются в пазухе семядоли, остальные 13,7 % — в пазухе 1-го листа, т. е. первые должны быть наиболее глубоко омоложенными, приближаясь к семенам. В последующие годы жизни материнских растений детки формируются на основании клубнелуковицы в пазухах 2—4 низовых листьев. Структура побегов разных типов, выращенных из деток, сходна с таковой у главных побегов, иногда первые превосходят последних на 3—5 метамера, т. е. примерно на столько, сколько имеет собственно детка. Количественное же соотношение разных типов побегов из деток разных порядков отличается от числа таковых главного побега (табл. 1). Большинство растений, выращенных из деток 2, 3 и 4-го порядков, имеет дициклические побеги — соответственно 48,7, 50,9 и 49,5 %, количество растений с моноциклическими побегами с возрастом порядка деток значительно увеличивается — 9,6, 12,5 и 12,3. Таким образом, побеги из деток 2-го порядка старше главного, но моложе побегов возобновления 2-го порядка материнских растений. Побеги из деток 3—4-го порядков старше главного, но моложе материнских побегов, на которых они образовались. Процент растений, имеющих побеги с неполным жизненным циклом, у этих групп близок к таковому у главного побега. Среди растений, выращенных из деток 5-го порядка, только 35,22 % с дициклическими побегами, до 10,1 % уменьшается число растений с моноциклическими побегами и до 45,0 % увеличивается — с побегами, обладающими неполным циклом. При выращивании деток 6-го порядка число дициклических побегов резко уменьшается — до 7,3 %; только 4,5 % приходится

Типы побегов возобновления материнских растений (числитель) и растений развившихся из деток (знаменатель)

Порядок побега	С неполным циклом				Моноциклический	Двциклический	Трициклический	Тетрациклический	Общее число побегов	
	всего	в т. ч. с длительностью жизни, годы								
		1	2	3						4
Главный	180	33	119	8	—	3	244	28	6	441
2	29	27	2	—	—	323	26	—	—	378
3	9	8	1	—	—	491	4	—	—	504
4	22	19	3	—	—	737	10	—	—	769
5	42	38	2	2	—	698	8	—	—	748
6	110	99	5	6	—	500	21	—	—	631
7	93	71	18	3	1	230	2	Побегов не было		327
8	32	30	2	—	—	—	—	То же		32
9	38	28	7	3	3	19	—	» »		57
10	22	18	3	1	—	6	—	» »		28
11	3	3	—	—	—	1	—	» »		4

на моноциклические побеги, подавляющее же большинство (87,8 %) представляют собой побеги с неполным циклом, из которых 69,1 % — с длительностью жизни один год, т. е. жизнеспособность растений уменьшается.

Таким образом, побеги из деток 5-го и

6-го порядков старше не только главного побега материнского растения, но и побегов, на которых образовались детки.

Практически все растения, выращенные из деток 7, 8 и 9-го порядков, представлены побегами с неполным циклом. Среди них преобладают (а у последних только

Годы жизни	Порядок побега								
	Главный	2	3	4	5	6	7	8	9
4									
3									
2									
1									

Рис. 1. Изменение формы и размера клубнелуковиц в связи с возрастом растений и порядком побега (средние данные).

Таблица 2

Жизнеспособность деток разных порядков

Порядок побега (детки)	Высажено деток, шт.	Проросло, %	Порядок побега (детки)	Высажено деток, шт.	Проросло, %
2	2488	61,74	7	560	23,21
3	1764	46,32	8	61	52,46
4	2038	47,35	9	131	2,29
5	786	31,30	10	6	0
6	786	31,30			

ими и представлены) побеги с длительностью жизни один год, т. е. все они старше побегов, на которых образовались детки. Таким образом, жизнеспособность растений, выращенных из деток, уменьшается с увеличением порядка побега. Причем это происходит быстрее, чем у побегов возобновления материнских растений в ходе большого жизненного цикла, так как вегетативные потомки достигают ветвления только 9-го порядка, а побеги возобновления — 11-го порядка (табл. 1). Таким же образом снижается и жизнеспособность самих деток: детки 10-го порядка уже не прорастают и погибают (табл. 2).

Диаметр и высота клубнелуковиц в пределах каждого года жизни уменьшаются с увеличением порядка побега (рис. 1). Исключение составляют только клубнелуковицы главного побега 1-го года жизни. Таким образом, форма и размеры клубнелуковицы находятся в тесной связи с порядком побега и возрастом растения. Клубнелуковицы главного побега в конце 1-го года жизни сравнительно небольшие, цилиндрической формы; в конце 2-го года размеры их увеличиваются, а форма становится уплощенной; в конце 3-го года они увеличиваются еще больше, форма же

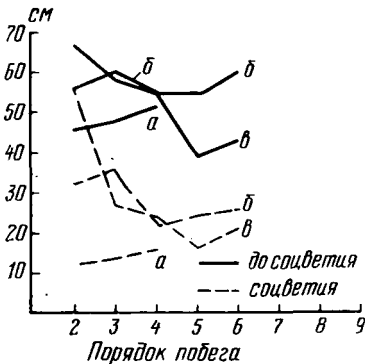


Рис. 2. Длина стебля репродуктивной части побега до соцветия и длина соцветия.

а — у монокарпических растений (не цвели побеги 5–9-го порядков); б — у дициклических (не цвели побеги 7–8-го порядков); в — у трициклических растений.

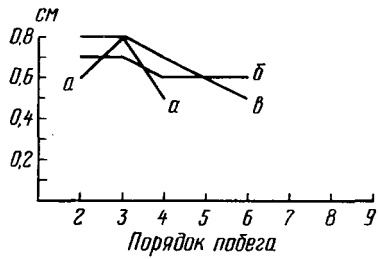


Рис. 3. Диаметр стебля репродуктивной части побега.

а — у моноциклических растений (не цвели побеги 5–9-го порядков); б — у дициклических (не цвели побеги 6–8-го порядков); в — у трициклических растений.



Рис. 4. Число цветков в соцветии.

Обозначения те же, что на рис. 3. Для б нет данных по побегам 6-го порядка, для в — по побегам 5-го и 6-го порядков.

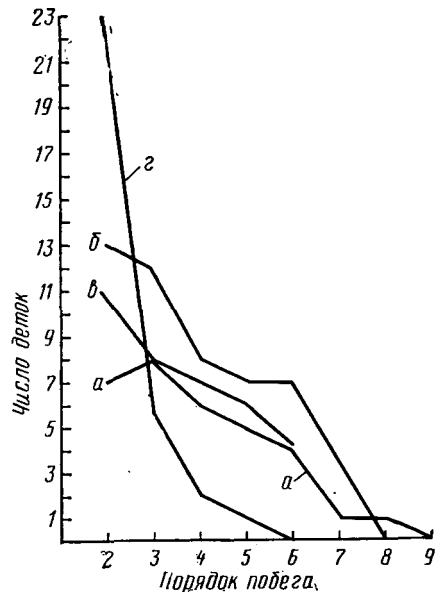


Рис. 5. Число деток каждой особи. а, б, в, г — соответственно у растений 1; 2; 3 и 4-го годов жизни.

Распределение деток по размеру (диаметру) у растений 1—7-го года жизни

Порядок побега	Диаметр, см			Общее число деток	Диаметр, см			Общее число деток	
	0,2—0,5	0,6—0,8	0,9—1,0		0,2—0,5	0,6—0,8	0,9—1,0		
У растений 1-го года жизни					У растений 2-го года жизни				
2	7233	1290	88	8611	9131	3708	508	13 347	
3	4391	1819	99	6309	3305	2597	779	6 681	
4	5670	2240	129	8039	3914	1692	81	5 687	
6	2055	810	34	2897	2113	708	1	2 822	
6	891	110	—	1001	238	37	—	275	
7	181	38	—	221	23	10	—	33	
8	30	17	—	47	4	Деток нет		4	
9	3	Деток нет		3	—	» »		—	
У растений 3-го года жизни					У растений 4-го года жизни				
2	578	393	208	1179	14	9		23	
3	296	136	14	446	10	3		13	
4	362	151	4	517	16	8		24	
5	209	128	—	337	2	—		2	
6	21	1	—	22,00	Деток нет				

остаётся уплощенной; в конце 4-го их размеры уменьшаются при сохранении уплощенной формы.

У побегов 2—9-го порядков размеры клубнелуковиц у растений одного возраста с увеличением порядка побега закономерно уменьшаются. Максимальной мощностью обладают моно- и дициклические побеги, выращенные из деток 3-го порядка. В частности, у них больше длина и диаметр стебля, репродуктивной части побега, число цветков в соцветии (рис. 2, 3, 4). В большом жизненном цикле шпажника гибридного среди побегов возобновления материнских растений наиболее мощными также были побеги 3-го порядка, а среди трициклических — побеги, выращенные из деток 2-го порядка. В пределах каждого года жизни число деток у одного растения уменьшается с увеличением порядка побега (рис. 5), у побегов всех порядков преобладают детки меньшего диаметра. При этом у растений 4-го года жизни у побегов всех порядков нет крупных деток, а у побегов 6-го порядка детки полностью отсутствуют (табл. 3).

Длительность жизни клона у шпажника гибридного мы не изучали, поскольку такой опыт уже был проведен Н. А. Тихоновой [17]. Автор выращивала растения трех сортов из деток до 6-го года жизни. К указанному времени у растений наблюдались признаки старческого вырождения, что проявлялось в уменьшении мощности растений, числа и размеров деток и т. д. На основании собственных наблюдений и результатов указанных исследований мы пришли к выводу, что, несмотря на наличие у шпажника гибридного специализированных органов вегетативного размножения, продолжительность жизни клона близка к длительности большого жизненного цикла, а не неопределенно долга.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева И. И. К биологии *Naemanthus katharinae* Bak. (Amaryllidaceae) — Ботан. журн., 1979, т. 64, № 10, с. 1452—

#### Выводы

1. В средней полосе СССР в условиях культуры на оптимальных площадях питания детки у шпажника гибридного формируются в течение всего онтогенеза. Причем вегетативное размножение в большом жизненном цикле наступает раньше, чем первое цветение.

2. Структура деток в течение большого жизненного цикла не меняется, а их жизнеспособность (процент проросших деток) с увеличением порядка уменьшается и полностью утрачивается у деток 10-го порядка.

3. Структура побегов, выращенных из деток разных порядков, неодинакова. С увеличением возраста материнских растений и увеличением порядка развивающихся деток происходит прогрессирующее старение образующихся из них побегов, что выражается в изменении их структуры и мощности, формы и размеров клубнелуковиц и других морфологических показателей.

4. Сравнение структуры главного побега материнских растений со структурой побегов, развивающихся из деток, свидетельствует, что омоложения при размножении детками у шпажника гибридного не происходит. Наиболее близкие по структуре к главному побегу побеги 2-го порядка, развившиеся из деток, образовавшихся в пазухе семядоли, уже несут на себе признаки старения, что, в частности, выражается в увеличении процента моноциклических побегов и изменении формы клубнелуковиц.

5. Продолжительность жизни клона у шпажника гибридного предельна и близка к длительности его большого жизненного цикла.

1462. — 2. Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. М.: Наука, 1969. — 3. Дуб-

ровицкая Н. И. Регенерация и возрастная изменчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 4. Ефейкин А. К. Онтогенез и меристема у покрытосеменных растений. — Автореф. докт. дис. Л. 1956. — 5. Клебс Г. Произвольные изменения растительных форм, М., 1905. — 6. Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений. М.: Сельхозгиз, 1940. — 7. Кренке Н. П. Регенерация растений. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — 8. Курсанов Л. И. и др. Анатомия и морфология. — Ботаника. Т. 1. М.: Изд-во М-ва просвещ. РСФСР, 1966, с. 287. — 9. Любарский Е. Л. Экология вегетативного размножения высших растений. — Казан. ун-т, 1967. — 10. Нухимовский Е. Л. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение». — Бюл. МОИП, 1973, отд. биол., т. 78, № 5, с. 107—120. — 11. Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценологических популяций. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1969, т. 74, № 1, с. 141—149. — 12. Седова Е. А. Закономерности органогенеза луковичных и клубнелуковичных геофитов. М.: Изд-во МГУ, 1976. — 13. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. — 14. Смирнова О. В. Жизненный цикл пролески сибирской (*Scilla sibirica* Andr.). —

Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1967, № 9, с. 76—84. — 15. Смирнова О. В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяции. — В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. МГПИ им. В. И. Ленина, 1974, с. 168—195. — 16. Смирнова О. В. Кагарлицкая Л. О. О двух типах жизненного цикла *Viola mirabilis* L. — Ботан. журн., 1972, т. 57, № 5, с. 481—492. — 17. Тихонова Н. А. Возрастная изменчивость гладиолусов: — Цветоводство, 1968, № 9. — 18. Хapidходжаев С. А. Биологические особенности некоторых среднеазиатских видов семейства амариллисовых. — В сб.: Дикораст. лекарств. растения Узбекистана и их ресурсы. Ташкент: ФАН, 1977, с. 65—80. — 19. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. — 20. Чистякова А. А. Большой жизненный цикл и фитоценологическая роль липы сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.) в разных частях ареала. — Автореф. канд. дис. М., 1978. — 21. Юсуфов А. Г. Целостность и способность к регенерации у растений. — Ботан. журн., 1972, т. 57, № 12, с. 1533—1546.

*Статья поступила 3 марта 1981 г.*

#### SUMMARY

Investigations were conducted in 1968—1979 in the Botanical garden of the department of botany of the Timiryazev Academy.

It is found that under cultivating hybrid gladiolus on optimum areas of nutrition, clove are formed during the entire period of ontogenesis. Vegetative propagation in a long life cycle begins before the first blossoming. Clove vitality decreases as their order becomes higher, and is fully lost in the bulbs of the 10-th order, but their structure remains the same during the long life cycle. The comparison of the structure of the main shoot of maternal plants with that of the shoots developing from the clove shows that under propagation by small bulbs there is no rejuvenescence in hybrid gladiolus. Clone longevity in hybrid gladiolus is limited, being approximately of the same length as its long life cycle.