

УДК 635.965.282.6:581.44

МОРФОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ПОБЕГОВ ШПАЖНИКА ГИБРИДНОГО, ВЫРАЩЕННОГО ИЗ ДЕТОК 2-ГО ПОРЯДКА

И. И. АНДРЕЕВА

(Кафедра ботаники)

Шпажник гибридный *Gladiolus* × *hybridus* hort. (Iridaceae) — ценное декоративное клубнелуковичное растение. Сорта его размножают только вегетативно замещающими клубнелуковицами и специализированными органами вегетативного размножения — детками.

В ботанической науке до настоящего времени не решен вопрос, стареют или омолаживаются растения при вегетативном размножении. Ряд авторов [7, 10, 11, 15, 20, 21] придерживается мнения, что при вегетативном размножении происходит омоложение, причем глубоко омоложенными являются побеги, развивающиеся из специализированных органов вегетативного размножения, которые некоторые исследователи даже отождествляют с семенами [12, 16, 17]. В литературе по декоративному садоводству принято такое же мнение, и вся практика размножения шпажника гибридного построена на рекомендациях по омоложению посадочного материала путем выращивания растений из деток [4, 6, 9, 13, 14, 18, 19].

Сравнительного изучения онтоморфогенеза растений, выращенных из семян и деток, не проводилось. По нашему мнению, этот вопрос можно решать путем сопоставления структуры и ряда морфологических признаков главного побега, побегов возобновления материнских растений (выращенных из семян) и побегов растений, выращенных из деток 2-го и последующих порядков.

Экспериментальная работа проводилась в Ботаническом саду при кафедре ботаники Тимирязевской сельскохозяйственной академии в течение 12 лет (с 1968 по 1979 г.).

Настоящее сообщение посвящено описанию морфогенеза и структуры побегов растений, выращенных только из деток 2-го порядка, развившихся в пазухе семядоли и 1-го листа у сеянцев 1-го года жизни и в пазухах низовых листьев у сеянцев 2—4-го годов жизни (с ди-, три- и тетрациклическим главным побегом). Для установления структуры побегов растения из деток выращивали до первого цветения или их естественной смерти. В соответствии с классификацией И. П. Игнатьевой [8] у монокарпического побега выделяли вегетативную и репродуктивную части.

Вегетативная часть побега — это его нижняя часть с укороченными междоузлиями и почками возобновления. Она состоит из исходной детки

и, в зависимости от его типа (от моно- до тетрациклического), одной — четырех клубнелуковиц того же порядка, развивающихся последовательно из их верхушечной почки. Репродуктивная часть расположена выше, имеет удлиненные междоузлия и несет репродуктивные органы.

Результаты исследования

У 441 изученного нами растения, выращенного из семян, на главном побеге образовалось 2488 зрелых деток 2-го порядка, из них просло 1536.

Детки шпажника гибридного, или клубнелуковички, образуются на протяжении онтогенеза растения начиная с 1-го года его жизни, при этом их формирование начинается раньше, чем наступает первое цветение большинства растений, выращенных из семян. Сформировавшиеся детки представляют собой небольшие пазушные клубнелуковицы — выводковые почки (диаметр и высота соответственно 0,1 и 1,5 см), обычно развивающиеся на столонах или сидячие. В 1-й год жизни растения, выращенного из семени, они образуются главным образом на основании материнской клубнелуковицы в пазухе семядоли (86,29 %) и в пазухе 1-го листа срединной формации (13,71 %).

В последующие годы жизни растения детки развиваются в пазухах 2—4 низовых листьев на основании очередной клубнелуковицы. В пазухе каждого из этих листьев чаще образуется группа деток, реже — одна. На ранних этапах развития они снаружи одеты замкнутым прозрачным или беловатым чехлом — предлистом. Основание предлиста может срастаться со столоном. К концу вегетации предлист подсыхает, становится тонким и разрывается. Зрелые детки легко отделяются от материнского растения вследствие хрупкости столонов. Ко времени созревания деток кроющиеся листья, в пазухах которых они образованы, отмирают, а столоны подсыхают.

Зрелая детка представляет собой небольшую клубнелуковицу цилиндрической формы, образованную 2—3 метамерами, междоузлия которых удлиняются и утолщаются. Обычно наиболее длинное 1-е междоузлие (между 1-м и 2-м листьями), 2-е и 3-е (если они выражены) значительно короче. Реже два первых листа расположены сближенно на базальной части стебля детки, при этом более длинным может быть 2-е междоузлие, иногда длина 1-го и 2-го междоузлий одинакова. Емкость терминальной почки возобновления — 2—3 листовых зачатка в виде сочных мясистых белых колпачков. Снаружи детка защищена сухим кожистым плотным сетчатым первым листом в виде колпачка, 2—3-й листья тоже сухие, пленчатые золотистые, в виде колпачков, но менее плотные и лишенные сетчатой структуры. Функция этих листьев — защита почки возобновления в период покоя (рис. 1). Таким образом, детка имеет 5—6 листьев, из которых 2—3 верхних — листовые зачатки. Основание стебля детки слабоогнуто. Осенью на основании 1-го междоузлия (под 1-м листом) формируются расположенные в виде кольца 1—3 бугорка — зачатки питающих корней будущего года. Почки в пазухе 1, 2 и 3-го листьев представлены недифференцированными бугорками менее 0,5 мм.

1-й год жизни растений. После посадки деток в почву весной вначале начинают расти придаточные

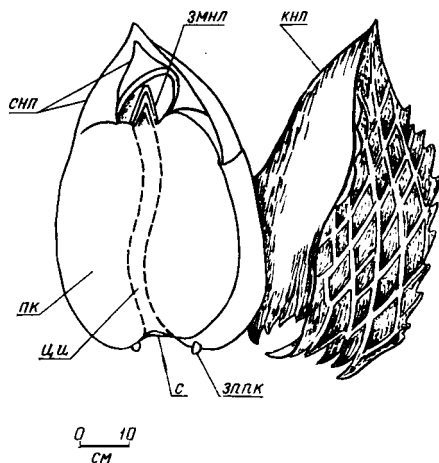


Рис. 1. Продольный срез детки.

с — место обрыва столона; зплк — зачатки питающих придаточных корней; лк — первичная кора; цц — центральный цилиндр; кнл — кожистый низовой лист; снл — сухие низовые листья; змл — зачатки мясистых низовых листьев.

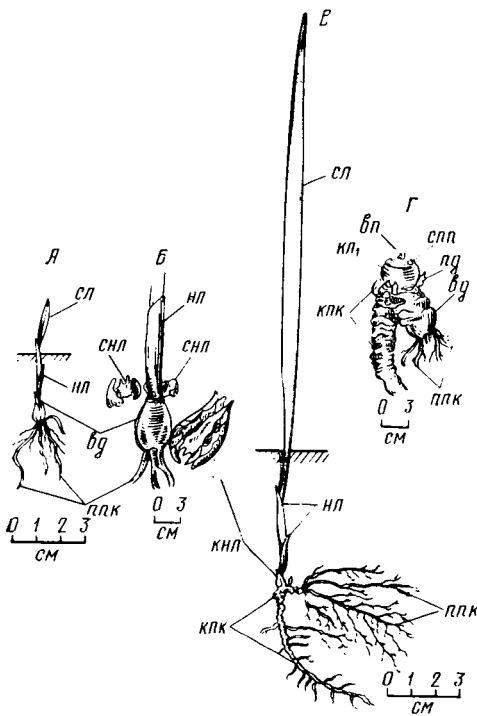


Рис. 2. Шпажник гибридный, выращенный из детки 2-го порядка, на 1-м году жизни в фазу 1-го срединного листа.

А, В — целое растение; Б — низовые листья удалены; Г — все листья удалены; плк — питающие придаточные корни; кпк — контрактильные придаточные корни; вд — высаженная детка; нл — низовый лист; сл — срединный лист; пд — пазушная детка; спл — спящая пазушная почка; вл — верхушечная почка; кл₁ — клубнелуковица 1-го года. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

них не появится над почвой. Таким образом, они выполняют функцию защиты побега в период его подземного роста. Листорасположение двурядное.

На поверхности почвы верхушка верхнего низового листа появляется на 16—18-й день после посадки. Затем ее прорывает 1-й срединный лист с замкнутым основанием — это 6—8-й лист побега, который представляет собой узкую (0,3—0,5 см) линейную зеленую пластинку длиной 5—12 см, занимающую вертикальное положение.

Корневая система к этому времени состоит из 2—4 питающих корней, из которых 1—2 первых ветвятся до 2-го порядка. Поскольку детки прорастают недружно, растения в фазе 1-го срединного листа можно обнаружить в посадках начиная со 2-й декады июня до конца вегетации. В течение развития 1-го срединного листа наряду с тонкими питающими корнями у основания молодого побега, точнее в месте перехода детки в новый побег, на 4—5-м междоузлии появляется 1-й контрактильный корень (рис. 2, А, Б). Вначале он прозрачный, с гладкой поверхностью, конической формы, а затем его базальная часть начинает сокращаться — образуются поперечные складки. Позже число складок на контрактильном корне увеличивается. Постепенно он занимает вертикальное положение, вследствие чего детка сдвигается вбок. В результате деятельности контрактильного корня основание побега втягивается в почву на глубину до 6 см. Несколько позже на 4-м или 5-м междоузлии появляется 2-й контрактильный корень, а питающие корни ветвятся до 3-го порядка (рис. 2, В, Г). К этому времени в пазухах 2-го и 3-го листьев высаженной детки 2-го порядка формируются детки 3-го порядка, емкость верхушечных почек которых 2—3 листовых зачатка.

корни, заложившиеся осенью и зимой на основании 1-го разросшегося междоузлия. Корни разрывают тонкое основание 1-го листа, который при этом смещается вверх. Они белые, шнуровидные (диаметр 1—1,5 мм) и выполняют функцию всасывания. Затем трогается в рост верхушечная почка. Два сухих низовых листа, которые находятся в виде колпачков на верхней части детки, разрываются под напором растущего побега. Они или опадают вскоре после того, как почка трогается в рост, или сохраняются в виде небольших сухих чешуек на верхушке детки на основании молодого побега.

Листовые зачатки, представленные в верхушечной почке мясистыми белыми колпачками и образующиеся вновь (после посадки детки), значительно увеличиваются в размерах и развиваются в низовые трубчатые листья с замкнутым основанием и верхушкой. Их основание пленчатое, прозрачное или беловатое, а верхушка окрашена в розоватый или зеленоватый цвет. По мере роста побега внутренние листья прорывают замкнутые верхушки наружных листьев. Идет как бы телескопическое выдвигание 2—4 низовых листьев друг из друга до тех пор, пока верхушка верхнего из

В пазухах 4-го и 5-го, или 4—7-го низовых, листьев на основании молодого побега тоже формируются детки или почки остаются в виде недифференцированных бугорков.

В фазу 1-го срединного листа за счет удлинения и утолщения междоузлия между верхним низовым и срединным листьями начинает формироваться клубнелуковица растений 1-го года жизни.

В этой фазе закончили 1-й год жизни 12,24 % растений, из них 4,56 % естественно отмерли, т. е. у них развились побеги с неполным циклом и продолжительностью жизни 1 год. У них 7 метамеров (если исходить из того, что у детки с верхушечной почкой в среднем 6 метамеров).

Т а б л и ц а 1

Основные биометрические показатели главных побегов и побегов 2-го порядка растений разного возраста (средние данные)

Биометрический показатель	Возраст растений, лет							
	1		2		3		4	
	главный	2-го по- рядка	главный	2-го по- рядка	главный	2-го по- рядка	главный	2-го по- рядка
Диаметр клубнелуковицы, см	1,2	1,5	2,6	2,9	4,3	3,3	3,3	2,5
Высота клубнелуковицы, см	1,8	1,0	1,2	1,4	1,4	1,3	1,2	1,0
Длина репродуктивной части стебля до соцветия, см	40	46	49	56	58	66	58	x
Длина соцветия, см	19	23	27	32	30	55	26	x
Диаметр стебля, см	0,4	0,6	0,5	0,7	0,6	0,8	0,6	x
Число цветков в соцветии	7	8	8	10	10	11	9	x
Число деток у каждой особи	6	7	7	13	15	11	10	23

П р и м е ч а н и е. x — в фазе зачаточного соцветия.

В конце июля некоторые растения находились в фазе 2-го срединного листа (7—9-го листа побега 2-го порядка). В этот период размеры листьев увеличиваются в акропетальной последовательности. Снаружи на высаженной детке 2-го порядка и молодой клубнелуковице 2-го порядка обычно сохраняются остатки разорванного снизу и сверху 1-го низового листа. Смещенная вбок детка 2-го порядка начинает сморщиваться. На базальной части молодой клубнелуковицы в пазухах 4 низовых близко расположенных листьев развиваются детки. Молодая клубнелуковица образована 5—6 метамерами. Междоузлия двух верхних метамеров разрастаются: первое — между верхним низовым и нижним срединным листом, второе — между 1-м и 2-м срединными листьями. Почки в их пазухах не дифференцированы. В терминальной почке сформирован зачаток следующего срединного листа.

Корневая система представлена 4 питающими корнями (длиной до 5 см), ветвящимися до 3-го порядка и отходящими от основания стебля детки 2-го порядка, а также 3 неветвящимися контрактивными корнями, отходящими от основания стебля молодой клубнелуковицы 2-го порядка. Два первых контрактивных корня (длиной 12 и 8 см) отходят от 4-го междоузлия, а зачаток 3-го заложен на 5-м междоузлии. В фазе 2 срединных листьев закончили 1-й год жизни 30,7 % растений, из них 10,4 % естественно отмерли, имея побег из 8 метамеров.

В начале августа некоторые растения находились в фазе 3-го срединного листа (8—10-го листа побега). К этому времени 1-й низовый лист отмирает, поэтому детка 2-го порядка обнажена, а молодая клубнелуковица 2-го порядка снаружи одета 5-м низовым листом. Детка 2-го порядка истощена и сморщена, на ней хорошо выражены крупные поперечные складки. Три сухих низовых листа (2, 3 и 4-й листья побега 2-го порядка), сближенно расположенных на ее верхушке, к этому времени опадают. Молодая клубнелуковица 2-го порядка (высота 0,5 см,

диаметр 0,8 см) образована 6—8 метамерами, междоузлия 3 верхних метамеров разрастаются между верхним низовым листом и срединными (высота их соответственно 0,2, 0,2 и 0,1 см). Почки в пазухах срединных листьев не дифференцированы. В терминальной почке сформирован зачаток следующего срединного листа. Корневая система представлена 5 питающими и 5 контрактивными корнями. Три питающих корня к этому времени отмерли целиком, два (длиной 5 см) ветвятся до 3-го порядка, верхушки их отмерли. Контрактивные корни (длиной от 3 до 19 см) отходят от 4, 5 и 6-го междоузлий. Первый контрактивный корень ветвится до 3-го порядка, 2-й — до 2-го, 3, 4 и 5-й не ветвятся.

К концу периода вегетации побег 2-го порядка у растений, выращенных из деток, представлен клубнелуковицей, образованной 4—10

Т а б л и ц а 2

Типы главных побегов растений, выращенных из семян,
и побегов 2-го порядка растений, выращенных из деток
(% от общего числа растений)

Побег	С неполным циклом развития			Моноциклический	Дициклический	Трициклический	Тетрациклический
	длительность жизни, годы						
	1	2	3				
Главный	7,5	27,0	1,8	0,7	55,3	6,3	1,4
2-го порядка	26,7	8,1	1,0	9,7	48,7	5,7	0,1

метамерами. Междоузлия между верхним низовым и срединными листьями разрастаются, причем самое крупное находится между верхним низовым и нижним срединным листом. Длина междоузлий, расположенных выше, постепенно уменьшается. У клубнелуковицы с укороченными междоузлиями (между низовыми листьями) нижняя часть отламывается под узлом верхнего низового листа вместе с боковыми детками 3-го порядка и истощенной деткой 2-го порядка, высаженной весной. Здесь образуется защитный слой из опробковевших клеток. Клубнелуковицы небольшие: средний диаметр их 1,5 см, высота — 1,0 см (табл. 1), почти шаровидной формы или плоские с небольшими углублениями вверх и вниз. Они снаружи покрыты замкнутыми сухими чешуями — основаниями отмерших срединных листьев и иногда — верхнего низового листа. Однако чаще верхний низовой лист опадает, вследствие чего обнажается первое удлиненное междоузлие, нависающее в виде валика над местом отделения высаженной детки 2-го порядка. На этом междоузлии в виде кольца располагается от 4 до 8 бугорков — зачатков питающих корней будущего года.

Органы возобновления к концу вегетации представлены верхушечной почкой, почками в пазухах срединных листьев и детками в пазухах низовых листьев. Все почки закрытые. Емкость терминальной почки — 3—5 листовых зачатков в виде колпачков. Из них 1—2 (8—14-й лист побега 2-го порядка) — сухие, пленчатые, золотистые; 2—3 следующих внутренних (10—17-й лист побега) — мясистые, белые. Размеры боковых почек в пазухах срединных листьев 0,1 см, емкость — 1—2 листовых зачатка (мясистые белые колпачки). Снаружи почки защищены предлистом — замкнутым сухим колпачком.

В фазе 3 срединных листьев закончили 1-й год жизни 20,63 % растений, из них 5,99 % естественно отмерли, имея побег из 9 метамеров; в фазе 4 срединных листьев — соответственно 12,96 и 2,99 % (побег из 10 метамеров); в фазе 5 срединных листьев — 9,18 и 1,37 % (побег из 11 метамеров); в фазе 6 срединных листьев — 4,30 и 0,78 % (побег из 12 метамеров); в фазе 7 срединных листьев — 0,98 и 0,52 % (побег из 13 метамеров).

Таким образом, у растений, выращенных из деток 2-го порядка, минимальное число метамеров у побегов 2-го порядка с неполным циклом

развития и длительностью жизни 1 год — 7, среднее — 8 (таких растений большинство), максимальное — 13, а у растений, выращенных из семян, главный побег того же типа (с неполным циклом и длительностью жизни 1 год) имеет 2—3 метамера, т. е. у побегов 2-го порядка в среднем на 6 метамеров больше, чем у главного побега (на среднее число метамеров у детки).

У 9,64 % растений, выращенных из деток 2-го порядка, сформировались моноциклические побеги (табл. 2). При этом на вегетативной части у 4,10 % из них образовалось 5 срединных листьев, у 5,21 % — 6, у 0,33 % — 7: на репродуктивной части у 7,6 % формировалось 2 срединных листа, у 2,02 % — 3. Таким образом, у моноциклических побегов 2-го порядка минимальное число метамеров 13, среднее — 14, максимальное — 16.

У растений, выращенных из семян, моноциклический главный побег на клубнелуковице имел 10—11 срединных листьев, на репродуктивной части побега — 2 срединных листа, всего 12—13 метамеров, т. е. структура его сходна со структурой моноциклических побегов 2-го порядка растений, выращенных из деток 2-го порядка.

2-й год жизни растений. После посадки деток через 20—25 дней начинают развиваться придаточные питающие корни, заложившиеся в течение осени и зимы на 1-м удлинившемся междоузлии клубнелуковицы 1-го года жизни. Затем в рост трогается верхушечная почка, в которой осенью, как отмечалось выше, было сформировано 3—5 листовых зачатков. Весной формируются еще 1—2 низовых листа (12—13-й листья побега 2-го порядка). Строение и функции этих листьев и характер развития побега возобновления такие же, как у растений 1-го года жизни. Фаза массового отрастания наступает на 25—30-й день после посадки, когда над поверхностью почвы появляются верхушки верхних низовых листьев, прорванные 1-м срединным листом (13—19-й листья побега 2-го порядка).

К концу II декады июня наиболее развитые экземпляры находятся в фазе 2-го срединного листа (14—20-й листья побега, рис. 3, А, Б). К этому времени побег 2-го порядка представлен старой (прошлогодней) клубнелуковицей и начавшей формироваться молодой клубнелуковицей 2-го года жизни (d 0,5 см, l 10,3 см). Она образована 5—6 метамерами. Как и в 1-й год жизни, междоузлие между верхним низовым и нижним срединным листьями удлиняется, нижележащие междоузлия остаются укороченными. Метамеры, представленные укороченными междоузлиями и низовыми листьями в узлах, образуют узкую переходную зону между клубнелуковицами 1-го и 2-го годов жизни. У прошлогодней клубнелуковицы (1-го года жизни) в пазухах срединных листьев почки остаются спящими; их емкость 1—2 листовых зачатка, в пазухах низовых листьев они представлены недифференцированными бугорками (0,1 см). У клубнелуковицы 2-го года жизни в пазухах срединных листьев почки — недифференцированные бугорки менее 0,1 см; в терминальной почке сформирован зачаток следующего листа.

Корневая система представлена 12 питающими корнями (длиной до 10 см), развившимися на базальной части 1-го разросшегося междоузлия, ветвящимися до 2-го и 3-го порядков, и 3 неразветвленными контрактивными корнями (длиной 4—9 см), сформированными на междоузлиях между низовыми листьями на границе между клубнелуковицами 1-го и 2-го годов жизни. Образование питающих корней, число которых достигает 9—20, к концу II декады июня прекращается; при этом наиболее старые из них отмирают в базипетальном направлении.

Меньшая часть растений (14,97 %) закончила 2-й год жизни в вегетативном состоянии, в том числе в фазе 2 срединных листьев — 0,65 %, из них 0,52 % отмерли (побеги 2-го порядка с неполным циклом длительностью жизни 2 года из 15—18 метамеров); в фазе 3 срединных листьев — соответственно 1,04 и 0,65 % (побеги из 16—19 метамеров); в фазе 4 срединных листьев — 1,76 и 0,78 % (побеги из 17—20 метамеров); в фазе 5 срединных листьев — 4,36 и 1,95 % (побеги из 18—21 ме-

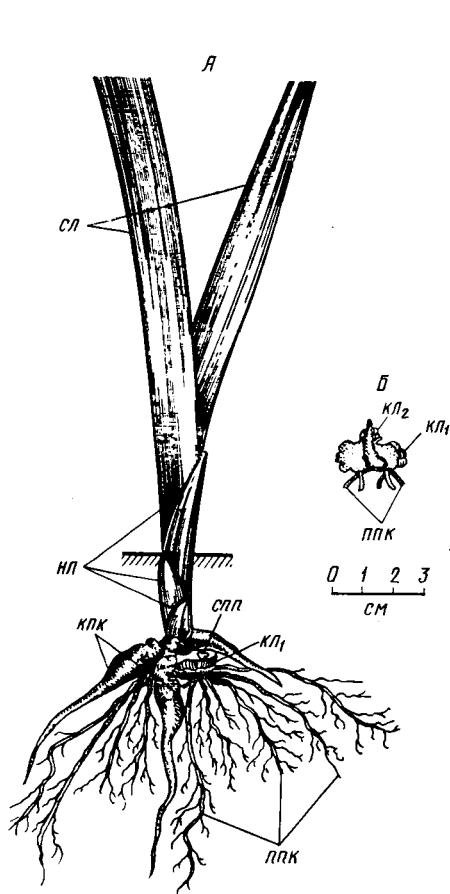


Рис. 3. Шпажник гибридный, выращенный из детки 2-го порядка, на 2-м году жизни в фазу 16-го срединного листа.

А — целое растение; Б — продольный срез (листья удалены); кл₂ — клубнелуковица 2-го года. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

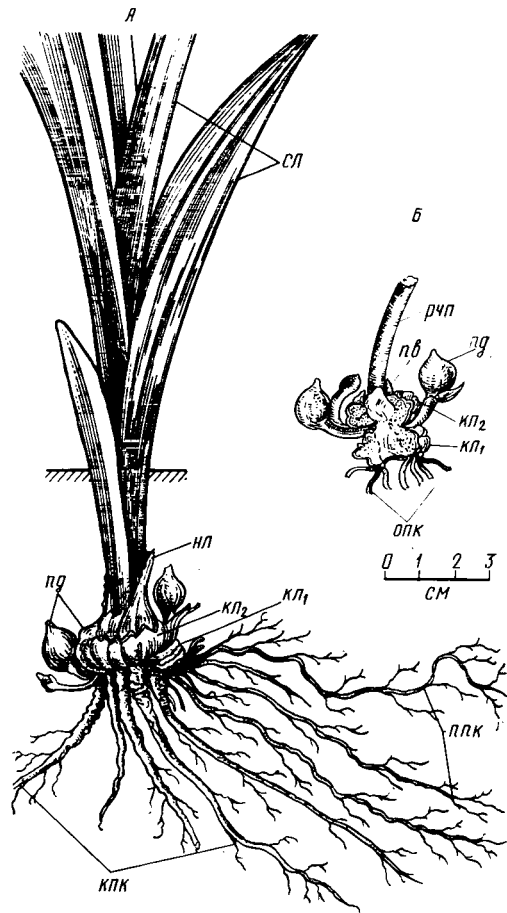


Рис. 4. Шпажник гибридный, выращенный из детки 2-го порядка, на 2-м году жизни в фазу цветения.

А — целое растение; Б — продольный срез (листья удалены); олк — отмершие питающие корни; пв — почка возобновления; рчп — репродуктивная часть побега. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—3.

тамера); в фазе 6 срединных листьев — 7,16 и 4,23 % (побеги из 19—22 метамеров).

Таким образом, минимальное число метамеров у побегов 2-го порядка с неполным циклом развития и длительностью жизни 2 года — 15, среднее — 19 (таких растений большинство), максимальное — 22 (исходя из того, что детка имеет 6 листьев, а в верхушечной почке на клубнелуковице 1-го года жизни 5 листовых зачатков). У растений, выращенных из семян, у главного побега того же типа минимальное число метамеров 13, среднее — 15 (таких растений большинство), максимальное — 16. Следовательно, у растений, выращенных из деток, число метамеров у побегов 2-го порядка с неполным циклом развития и длительностью жизни 2 года превышает число метамеров у главного побега того же типа на 3—6 — на столько, сколько их у детки.

Клубнелуковицы живых растений, оставшихся в вегетативном состоянии до конца 2-го года жизни, образованы 6—10 метамерами (большинство из 7—8 метамеров). Длина междоузлий между срединными листьями клубнелуковицы приблизительно равная. Емкость верхушечной почки длиной 0,6—0,8 см — 4—5 листовых зачатков. Новообразование контрактных корней продолжается.

У большинства растений (48,70 %) в фазе 4—5-го срединного листа (16—22-й листья побега 2-го порядка) терминально формируется

репродуктивная часть с зачатками цветков. Клубнелуковица 1-го года у одних растений к этому времени остается плотной, у других истощается и сморщивается, на ней образуются поперечные складки. Часто она сдвинута вбок вследствие деятельности контрактильных корней, расположенных вертикально под клубнелуковицей 2-го года жизни.

Клубнелуковица 2-го года образована 8—10 метамерами. Междуозлия между срединными листьями разрастаются более или менее равномерно, но обычно одно из них — между верхним низовым и нижним срединным листьями — несколько длиннее. Нижележащие междуозлия остаются укороченными. Все срединные листья на клубнелуковице мечевидные, размеры их увеличиваются в акропетальном направлении и достигают максимума у верхнего листа (то же характерно и для листьев растений 1-го года жизни). В пазухах низовых листьев развиваются детки. В пазухах нижних 2—3 срединных листьев почки, достигшие 2—3 мм длины, переходят в спящее состояние. Их емкость — 1—2 низовых листа (в виде мясистых колпачков, снаружи защищенных предлистом — сухим пленчатым колпачком). В пазухах 2 верхних самых крупных срединных листьев клубнелуковицы развиты почки возобновления также длиной 2—3 мм, но большей емкости — 2—3 низовых листа в виде мясистых колпачков, тоже защищенных предлистом.

Корневая система представлена питающими и контрактильными корнями. Наиболее старые из питающих корней полностью отмирают. Число контрактильных корней — 3—5 (новообразование их продолжается). Максимальная длина контрактильных корней — 10—13 см. У большинства растений они не ветвятся; лишь у некоторых на утолщенной верхней части появляются корни 2—3-го порядков. В данном случае они выполняют функции втягивания и всасывания.

Массовое цветение растений с дициклическими побегами наступает в конце августа — начале сентября (рис. 4, А, Б.) К этому времени клубнелуковицы 2-го года жизни достигают предельных размеров. Снаружи они защищены самым верхним низовым листом, предыдущий низовой лист на основании разросшейся клубнелуковицей разорван и смещен вверх. На клубнелуковице у 5,92 % растений формировались 4 срединных листа, у 22,13 % — 5, у 19,34 % — 6, у 1,31 % — 7. На репродуктивной части побега у 30,08 % растений формировались 2 срединных листа, у 15,82 % — 3, у 2,80 % — 4 (18—29-й листья побега).

В пазухах большинства (4—5) низовых листьев образовались зрелые детки. Длина почек возобновления — 0,5—0,6 см, их емкость — 3—4 листовых зачатка. Корневая система представлена питающими и контрактильными корнями. Более половины питающих корней к этому времени полностью отмирает. Начинают отмирать и более старые контрактильные корни, но новообразование их продолжается.

В конце сентября созревают семена, после чего репродуктивная часть побега постепенно отмирает.

Клубнелуковица 1-го года жизни побега 2-го порядка к моменту уборки растений (конец октября) полностью истощается, сморщивается и подсыхает, но остается соединенной узкой переходной зоной с клубнелуковицей 2-го года жизни. Она образована 3—4 метамерами с низовыми листьями и сильно укороченными междуозлиями. У хорошо просохших клубнелуковиц в области верхнего из указанных метамеров старая клубнелуковица легко отламывается от молодой. На поверхности отлома образуются защитные слои из опробковевших клеток. Таким образом, продолжительность жизни клубнелуковицы 1-го года жизни побега 2-го порядка — 1,5 календарных года.

Клубнелуковицы 2-го года жизни побега 2-го порядка у подавляющего большинства растений вдвое крупнее (d 2,9 см l 1,4 см) шаровидных клубнелуковиц 1-го года (табл. 1) и имеют уплощенную форму. Изменяется и структура клубнелуковиц: число метамеров увеличивается до 8—10.

Органы возобновления у растений с дициклическими побегами к концу 2-го года жизни представлены двумя почками возобновления, рас-

положенными в пазухах верхних срединных листьев клубнелуковицы, почками в пазухах остальных срединных листьев клубнелуковицы и одного-двух верхних низовых листьев и детками в пазухах остальных низовых листьев. Емкость почек возобновления — 4—5 листовых зачатков, емкость почек в пазухах остальных срединных листьев — 2—3 листовых зачатка.

Число деток, развивающихся в пазухах низовых листьев побега 2-года жизни, у каждого растения в 2,5 раза больше, чем в 1-й год жизни, но их структура сходна.

Число контрактильных корней по сравнению с 1-м годом жизни увеличивается вдвое. Благодаря их деятельности основание побега оказывается втянутым в почву на глубину 5—7 см. Как отмечалось выше, большинство побегов 2-го порядка (48,74 %) развивалось по дициклическому типу. Вегетативная часть их состояла из детки и двух клубнелуковиц — 1-го и 2-го годов жизни, у которых в сумме образовалось от 15 до 21 листа. На детке образовалось 4—5 низовых листьев. У клубнелуковицы 1-го года жизни 1—3 низовых листа и 1—7 срединных; у побега 2-го года на клубнелуковице — 4—5 низовых и 2—7 срединных, на репродуктивной части — 2—4 срединных листа. Таким образом, минимальное число метамеров у дициклических побегов 2-го порядка растений, выращенных из деток, — 18, среднее — 21 (у большинства растений), максимальное — 29. У дициклического главного побега растений, выращенных из семян, минимальное число метамеров — 14, среднее — 18, максимальное — 28. Следовательно, у дициклических побегов 2-го порядка на 4 метамера больше, чем у главных побегов того же типа, т. е. на столько же, сколько их у детки.

3-й год жизни растений. Как отмечалось выше, в верхушечной почке растений, не цветших на 2-й год жизни, заложены 3—5 низовых и 1 срединный лист. Последовательность роста корней, побегов возобновления и формирования их клубнелуковиц сходна с таковыми у растений 2-го года жизни.

Меньшая часть растений (1,18 %) закончила 3-й год жизни в вегетативном состоянии, в том числе в фазе 5 срединных листьев — 0,59 % растений, из них 0,52 % отмерли, имея побег 2-го порядка (27—28 метамеров) с неполным циклом развития и длительностью жизни 3 года; в фазе 6 срединных листьев — также 0,59 % растений, из них тоже 0,52 % отмерли (побеги из 28—29 метамеров).

Таким образом, минимальное число метамеров у побегов 2-го порядка с неполным циклом развития и длительностью жизни 3 года (учитывая, что в верхушечной почке на клубнелуковице 2-го года жизни заложено 5 листовых зачатков) 27, среднее — 28, максимальное — 29, а у главного побега того же типа растений, выращенных из семян, — соответственно 21, 23 и 25, т. е. у первых на 6 метамеров больше, чем у последних (на столько же, сколько их у детки).

Большая часть растений 3-го года жизни (5,66 %) образовала трициклические побеги. Вегетативная часть их состояла из детки и трех клубнелуковиц — 1, 2 и 3-го годов жизни, у которых в сумме образовалось от 23 до 33 листьев (у большинства 28). Структура детки, клубнелуковиц 1 и 2-го годов жизни сходна с таковой у растений с дициклическими побегами. Структура клубнелуковиц 3-го года жизни была такой же, что и клубнелуковиц 2-го года, высота их не изменялась (1,3 см), а диаметр увеличился (до 3,3 см), вследствие чего форма клубнелуковицы стала еще более уплощенной (табл. 1). На клубнелуковице 3-го года жизни у 3,19 % растений сформировались 4 срединных листа, у 2,47 % — 5; на репродуктивной части побега у 2,34 % растений — 3, у 2,67 % — 4 и у 0,65 % — 5.

Таким образом, минимальное число метамеров у трициклических побегов 2-го порядка — 26, среднее — 32 (у большинства растений), максимальное — 37, а у растений, выращенных из семян, — соответственно 24, 29 (у большинства растений) и 32, т. е. у первых на 2—5 метамеров больше, чем у последних.

4-й год жизни растений. Этого возраста достигли 2 растения (0,13 %). Последовательность роста корней, побегов возобновления и формирование их клубнелуковиц в основном такие же, как у растений 2-го и 3-го годов жизни. Оба растения к концу периода вегетации достигли фазы формирования зачатка соцветия, т. е. образовали тетрациклические побеги. Вегетативная часть их состояла из детки и четырех клубнелуковиц — 1, 2, 3 и 4-го годов жизни. Клубнелуковицы 4-го года жизни уплощенные, размеры их (d 2,5 см, l 1,0 см) меньше, чем у клубнелуковицы 3-го года жизни (табл. 1).

В 1-й год жизни на клубнелуковицах обоих растений образовалось 7 срединных листьев, в верхушечной почке — 5 низовых листьев; на 2-й год — соответственно 4 и 5; на 3-й год — 5—6 и 5; на 4-й год — на клубнелуковице 4 срединных листа, на репродуктивной части побега 3 сре-

Т а б л и ц а 3

Типы побегов 2-го порядка растений, выращенных из деток, в зависимости от возраста главного побега (% от общего числа растений)

Возраст главного побега, года	С неполным циклом развития в годы жизни			Моноциклический	Дициклический	Трициклический	Тетрациклический
	1	2	3				
1	20,2	15,4	1,7	3,7	53,4	5,6	
2	33,3	1,8	0,6	14,5	44,4	5,4	
3	22,6	2,4		17,9	50,0	7,1	
4	42,8	14,3				14,3	28,6

динных листа. Таким образом, минимальное число метамеров у тетрациклических побегов 2-го порядка 38, среднее — 38, максимальное — 39; у тетрациклических главных побегов 6 растений, выращенных из семян, — соответственно 31, 35 и 37, т. е. в первом случае на 2—7 метамеров больше, чем в последнем.

Проведенный анализ позволяет сделать вывод о том, что структура всех типов побегов растений, выращенных из деток 2-го порядка, близка к структуре одноименных типов главного побега растений, выращенных из семян, прибавляется лишь число метамеров детки с ее верхушечной почкой. Однако численное соотношение одноименных типов главного побега и побегов 2-го порядка и их основные биометрические показатели различаются (табл. 1, 2). Преобладающий тип побегов в том и другом случае дициклический, но у растений, выращенных из семян, моноциклических побегов заметно меньше, чем у выращенных из деток 2-го порядка.

Ранее нами было показано [2], что в начале онтогенеза до середины репродуктивного периода показателем возрастных изменений растений, выращенных из семян, является увеличение числа особей с моноциклическими побегами. Следовательно, по численному соотношению моно- и дициклических побегов растений, выращенные из деток 2-го порядка, старше выращенных из семян.

Другой показатель возрастных изменений — мощность растений. Нами установлено [1, 3], что в ходе онтогенеза мощность растений, выращенных из семян, изменяется по одновершинной кривой. По основным биометрическим показателям побеги растений, выращенных из деток 2-го порядка, мощнее главного побега того же возраста растений, выращенных из семян (табл. 1). Это свидетельствует о том, что растения, выращенные из деток 2-го порядка, начинают жизнь с более высокой ступени онтогенеза, чем выращенные из семян.

Выше приведены данные по побегам 2-го порядка независимо от возраста главного побега, на котором формировались детки 2-го порядка.

Известно, что побеги одного порядка, развивающиеся по длине побега предыдущего порядка, различаются по высоте и диаметру стебля,

размерам вегетативной части, числу органов возобновления и другим показателям. Это имеет место и у шпажника гибридного. По численному соотношению побегов разных типов среди побегов растений, выращенных из деток 2-го порядка, больше всего приближаются к главному побегу, т. е. являются наиболее молодыми, самые нижние побеги 2-го порядка. Большинство из них развилось из деток, образовавшихся на материнских растениях в 1-й год жизни в пазухе семядоли. Однако и они более старые, чем главный побег (табл. 2, 3).

Таким образом, омоложение до уровня семян при размножении детками 2-го порядка не происходит, поэтому детки 2-го порядка нельзя считать равноценными семенами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева И. И. Жизненный цикл шпажника гибридного *Gladiolus*×*hybridus hort.* (Iridaceae) — Бот. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 1183—1196. — 2. Андреева И. И. Типы монокарпических побегов разных порядков и их распределение по годам жизни в онтогенезе шпажника гибридного. — Докл. ТСХА, 1980, вып. 261, с. 53—58. — 3. Андреева И. И. Возрастные изменения в жизненном цикле шпажника гибридного *Gladiolus*×*hybridus hort.* (Iridaceae). — Изв. ТСХА, 1980, вып. 1, с. 48—55. — 4. Базилевская Н. А. и др. Многолетние цветы открытого грунта. М.: Минкоммухоз РСФСР, 1959. — 5. Вакуленко В. В. Гладиолусы. М.: Москов. рабочий, 1952. — 6. Громов А. Н. Гладиолусы, М.: Москов. рабочий, 1965. — 7. Дубровицкая Н. И. Регенерация и возрастная изменчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 8. Игнатьева И. П. Образование побегов и вторичное цветение у стержнекорневых и кисте-корневых травянистых поликарпиков. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 1, с. 16—28. — 9. Киселев Г. Е. Цветоводство. М.: Колос, 1964. — 10. Кренке Н. П. Хирургия растений. М.: Новая деревня, 1928. — 11. Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений. М.: Сельхозгиз, 1940. — 12. Кренке Н. П. Регенерация растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — 13. Крестникова А. Д., Китаева Л. А. Цветы в любое время года. М.: Москов. рабочий, 1974. — 14. Непорожный Г. Д. Гладиолус. М.: Гос. изд-во с.-х. лит-ры, 1950. — 15. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. — 16. Смирнова О. В., Кагарлицкая Л. О. О двух типах жизненного цикла *Viola mirabilis* L. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 5, с. 481—492. — 17. 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. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1974, с. 168—195. — 18. Тулинцев В. Г. Цветоводство с основами селекции и семеноводства. Л.: Стройиздат, 1977. — 19. Чувикова А. А. и др. Учебная книга цветовода. М.: Колос, 1980. — 20. Шитт П. Г. Биологические основы агротехники плодородия. 1952. — 21. Шорина Н. И., Просвирина Е. А. Особенности большого жизненного цикла подснежника Воронова (*Galanthus woronowii* Los.) в лесах Западного Закавказья. — Науч. докл. высшей школы, биол. науки, 1971, вып. 4, с. 65—74.

Статья поступила 14 января 1983 г.

SUMMARY

Investigations were carried out in Botanical garden of the Chair of Botany, the Timiryazev Agricultural Academy in Moscow, from 1968 to 1979.

For the first time morphogenesis of vegetative parts of hybrid gladiolus — *Gladiolus*×*hybridus Hort.* (Iridaceae), grow from the second order cloves was studied. It is found that the structure of all types of shoots of the second order is close to that of the main shoot, only the number of clove metameres is added. Experimentally it was found for the first time that in the reproduction through the cloves of the second order no rejuvenescence to the level of seedlings occurs, i. e. cloves cannot be considered equal to seeds.