

## ВЛИЯНИЕ МЕСТОПОЛОЖЕНИЯ ПОЧЕК НА КЛУБНЕ ГИБРИДА HELIANTHUS TUBEROSUS L. × HELIANTHUS ANNUUS L. НА РИТМ РАЗВИТИЯ, СТРУКТУРУ И МОЩНОСТЬ ВЫРАЩЕННЫХ ИЗ НИХ РАСТЕНИЙ

О. А. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

Ранее нами были опубликованы результаты изучения разнокачественности боковых почек клубня картофеля, о которой судили по особенностям развития формирующихся из них растений [3], а также рассмотрены имеющиеся в литературе данные о разнокачественности боковых почек побега и факторах, ее обуславливающих.

Задачей настоящего исследования являлось установить влияние местоположения почек на клубне межвидового гибрида *Helianthus tuberosus* L. × *Helianthus annuus* L. на ритм развития, структуру и мощность развившихся из них растений. Выбор гибридных растений основан на том, что у них по сравнению с растениями *H. tuberosus* клубни состоят из большего числа метамеров и к тому же имеют большие размеры, что важно для постановки эксперимента.

В литературе сведений о разнокачественности почек клубня топинамбура очень мало. Отмечается, что растения, выращенные из почек клубня, не отличаются по урожаю зеленой массы и клубней от растений, выращенных из целых клубней [2, 6], и что растения из верхних почек клубня топинамбура более урожайные и скороспелые, чем из нижних [5]. Указывается, что устойчивость почек клубня топинамбура к неблагоприятным условиям (засуха, морозы) возрастает от нижних почек клубня к его верхушечной почке [4].

### Методика

Экспериментальную работу проводили в 1980 г., объектом исследования был гибрид топинамбура с подсолнечником (сорт топинамбура Белый ранний, подсолнечника — Гигант 549), семена которого получены на Майкопской опытной станции ВИРа. Опыт поставлен в 20-кратной повторности.

Для опыта отобрали 20 выравненных по форме и размеру клубней, взятых от разных растений. Условно у клубня выделяли 3 зоны: нижнюю (1—2-я пары почек), среднюю (3—4-я) и верхнюю (5—6-я). Верхушечная почка отличалась от остальных тем, что ее порядок был на один ниже, чем у боковых. Пары пазушных почек (у клубней супротивное листорасположение) нумеровали в акропетальном направлении. Из клубня вырезали все почки с частью тканей клубня. Масса каждого кусочка в пределах клубня была одинаковой. В пределах 20 клубней масса кусочков варьировала от 1,3 до 2,8 г. Кусочки клубня с почками в течение 2 дней держали в бумажных пакетах при температуре около 20° (за этот период срезы опробковевали) и в начале

мая высаживали в ящики с влажным песком на глубину 3 см. Первые побеги появлялись на поверхности почвы через 7 дней после посадки. В конце мая растения семьями—группами растений, развившимися из почек одного клубня, — были высажены на гряды по схеме 50×50 см. Описание растений проводили 5 раз: 1-е через 3 нед после посадки; 2-е через 2 нед после 1-го, 3-е через 2 нед после 2-го, 4-е в фазу массового цветения; 5-е в конце периода вегетации, после отмирания надземной части. Для каждого описания выкапывали одновременно 3—5 семей; при последнем описании были выкопаны все оставшиеся растения.

### Результаты исследования

Ко времени 1-го описания (через 15 дней после появления побегов на поверхности почвы) растения находились в фазе 4—9 метамеров; длина побегов составляла 2—7 см (рис. 1).

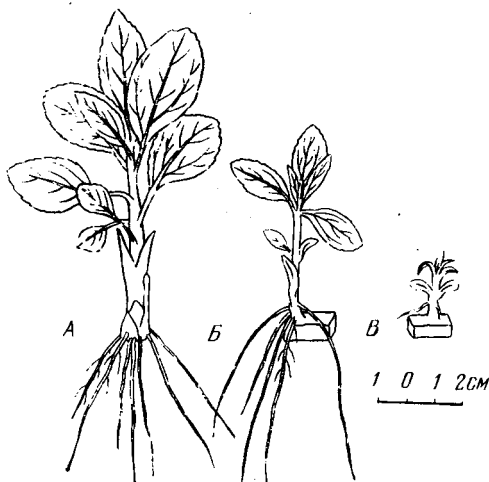


Рис. 1. Растения гибрида через 2 нед после появления побегов на поверхности почвы (30 мая).

А, Б и В — соответственно из верхушечной, 6-й и 1-й почек клубня.

Во всех семьях у растений из пазушных почек листорасположение было супротивным или мутовчатым (по 3 листа в узле), из верхушечной почки — очередным.

Первые 6—9 листьев находились в почве. Это низовые листья — чешуевидные, бесцветные, длина их 0,3—1,5 см. У расте-

ний из верхушечной почки они были крупнее — до 2,5 см. Первые 2—6 листьев срединной формации были цельнокрайними, остальные — с пильчатым краем.

Придаточные корни развивались как на узлах, так и на междоузлиях подземной части побегов; белые, неветвящиеся или слабоветвящиеся (до 2-го порядка), длина до 21 см. Число их на растении варьировало от 2 до 8.

Растения из верхушечной почки значительно превосходили по темпу и мощности развития растения из пазушных почек (рис. 1). Число метамеров побега у первых было в 2 раза, а длина и диаметр стебля — в 2—2,5 раза больше. Сильнее развивалась у них и система придаточных корней, которых было в 2 раза больше и которые были в 1,3—1,5 раза длиннее. Различия по темпу и мощности развития между растениями из пазушных почек незначительные. Однако растения из первой пары почек заметно отставали в развитии, что объяснялось более поздним прорастанием этих почек по сравнению с вышерасположенными.

Следующее описание развития надземной части растений (17 июня, 34 дня после появления побегов на поверхности почвы), проведенное спустя 2 нед после 1-го, показало зависимость числа листьев побега, а также длины и диаметра стебля от зоны клубня, из которой была взята почка. Выявлено увеличение этих показателей от почек нижней зоны клубня к верхушечной — соответственно в 1,7; 2,1 и 1,7 раза.

При 2-м описании наблюдались различия между семьями по мощности развития растений. Следует подчеркнуть, что они не определялись различиями между семьями по массе кусочков клубня. Очевидно, различия между семьями по мощности развития растений были связаны с разнокачественностью клубней, из которых они были получены.

3-е описание проводили 1 июля — на 47-й день после появления побегов на поверхности почвы.

Наибольшей мощностью развития по-прежнему отличались растения из верхушечной почки. Они превосходили растения из пазушных почек верхней зоны клубня по числу метамеров, длине и диаметру стебля побега соответственно в 1,5; 1,2 и 1,3 раза. Различия между растениями из пазушных почек всех зон клубня были менее значительными, но мощность развития побега постепенно увеличивалась от растений из почек нижней зоны к растениям из почек

верхней зоны клубня. Темп развития повышался в том же направлении — наибольшим он был у растений из верхушечной почки (в течение месяца развернулось 12,4 листа), наименьшим — у растений из первой пары почек (7,8 листа).

Наиболее развитая корневая система отмечена у растений из верхушечной почки, наименее — из первой пары пазушных почек. Число придаточных корней и их длина уменьшались от первых к последним соответственно в 2,9 и 1,5 раза. На каждом растении развивалось 6—25 придаточных корней. В отличие от картофеля [2] они формировались не только на базальной части побега, развивавшегося из почки клубня, но и непосредственно на кусочке клубня, со всех его сторон. Придаточные корни ветвились до 2-го порядка, реже — до 3-го. На основании надземной части побегов образовывалось большое число зачатков придаточных корней, не тронувшихся в рост.

Общая масса растения увеличивалась от растений из почек нижней зоны клубня к растениям из почек его верхней зоны (от 6,6 до 13,5 г), а у растений из верхушечной почки она была в 1,6 раза больше (22,0 г), чем у растений из почек верхней зоны клубня.

Площадь листовой поверхности у растений из первой пары почек составляла 75,0 см<sup>2</sup>; у растений из почек верхней зоны клубня она оказалась больше в 3,5 раза, из верхушечной почки — в 5,7 раза (до 430 см<sup>2</sup>).

Ко времени 3-го описания начинали гнить или уже гнили ткани кусочка клубня, вырезанные из нижней его зоны. Ткани кусочков из средней и верхней зон клубня обычно усыхали и становились деревянистыми. Если на кусочках клубня развивались придаточные корни, то они оставались живыми до конца периода вегетации.

Как и при первых двух описаниях, растения в пределах каждой семьи различались по расположению листьев на побеге. Но ко времени 3-го описания число типов листорасположения возросло до пяти (очередное, супротивное, мутовчатое, супротивно-очередное и мутовчато-очередное). В последних двух случаях после формирования ряда супротивно или мутовчато расположенных листьев последующие листья располагались в очередном порядке. У растений из верхушечной почки листорасположение было только очередным, а у растений из пазушных почек отмечены все 5 типов. Супротивное и особенно мутовчатое листо-

Т а б л и ц а 1

Листорасположение у растений (% от общего числа растений, развившихся из той или иной пары почек клубня). Средние данные по 20 семьям на 1 июля 1980 г.

Листорасположение	Нижняя зона		Средняя зона		Верхняя зона		Верхушечная почка
	порядковый номер пар пазушных почек						
	1	2	3	4	5	6	
Супротивное	35,2	33,8	31,0	20,2	31,6	16,7	—
Очередное	29,5	46,4	51,6	47,3	21,2	28,3	100
Мувчатое	20,5	—	5,9	5,9	5,6	—	—
Смешанное	14,8	19,8	11,5	26,6	41,6	55,0	—

расположение более часто встречалось у растений из почек нижней зоны клубня; очередное — у растений из почек средней зоны, смешанное — из почек верхней зоны (табл. 1).

Длина междоузлий у растений с различными листорасположением была неодинаковой. Наибольшей она оказалась при мутовчатом листорасположении, наименьшей — при очередном.

Размер листьев также был связан с типом листорасположения. Наиболее крупные и длинночерешчатые листья формировались при мутовчатом типе расположения листьев, наименее крупные — при очередном.

На 87-й день после появления побегов на поверхности почвы было проведено 4-е описание (рис. 2). К этому времени (10 ав-

густ) растения как вступившие, так и не вступившие в репродуктивный период) возрасало от растений из почек нижней зоны к растениям из почек верхней зоны в 1,3 раза и далее от верхней зоны к растениям из верхушечной почки — в 1,2 раза.

Длина и диаметр стебля побега увеличивались от растений из почек нижней зоны клубня к растениям из почек верхней зоны клубня в 1,2 раза. По этим показателям растения из верхушечной почки превосходили растения из пазушных почек верхней зоны клубня соответственно в 1,2 и 1,3 раза — так же, как и при 3-м описании (рис. 2, 3).

За время, прошедшее после 3-го описания, у большинства растений изменилось листорасположение (табл. 2). Только супротивное и мутовчатое расположение листьев сохранилось лишь у отдельных растений из почек нижней и средней зон клубня. Увеличилось число растений с очередным листорасположением, особенно много таких растений было среди развившихся из почек нижней и верхней зон клубня. Это происходило вследствие расхождения ранее супротивно или мутовчато расположенных листьев по длине побега за счет деятельности интеркалярной меристемы, т. е. до 4-го описания листорасположение у растений было ложносупротивным и ложномутовчатым. Значительно увеличилась доля растений со смешанным листорасположением: из почек нижней зоны — в 2,5 раза, средней зоны — в 2,4, верхней зоны — в 1,4 раза. Такое увеличение обусловлено тем, что вслед за только супротивно или только мутовчато расположенными листьями шли листья, располагающиеся в очередном порядке.

Площадь листовой поверхности зависела от общей мощности развития растений и увеличивалась от растений из почек нижней зоны клубня к растениям из верхушечной почки (от 800—900 до 3000—4300 см<sup>2</sup>).

Боковые побеги развивались в основном в верхней части побега. Их число возрастало от растений из почек нижней зоны клубня к растениям из верхушечных почек.

Из пазушных почек 1—3-го узлов побега формировались столоны 2-го порядка. На одном растении развивалось 1—5 столонов длиной 1—15 см, состоящих из 2—8 метамеров. У растений из первой пары почек клубня образование столонов несколько задерживалось; различий по интенсивности развития столонов между остальными растениями семьи не было. Следует отметить, что в отличие от топинамбура у растений межвидового гибрида на междоузлиях столонов иногда образовывались придаточные корни.

Клубни образовались только у некоторых растений, развившихся из почек верхней зоны и из верхушечной почки. Длина клубней 3,5—7,0 см, диаметр 0,7—0,8 см, их число на одном растении — 1—3. Клубни состояли из 1—4 метамеров.

При изучении корневой системы прослеживались те же закономерности, что и при 3-м описании: мощность ее развития увеличивалась от растений из нижних почек клубня к растениям из верхушечной почки. Так, число корней 1-го порядка возрастало от 18 до 28, длина их — от 20 до 36 см. У всех растений придаточные корни ветви-

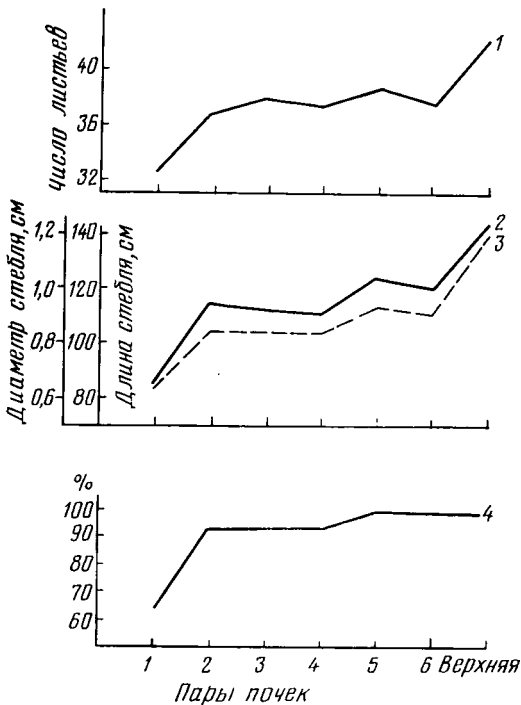


Рис. 2. Морфологическая характеристика растений к 10 августа.

1 — число листьев на «главном» побеге; 2 и 3 — длина и диаметр стебля; 4 — число растений, перешедших в репродуктивное состояние.

густа) основная масса растений находилась в фазе бутонизации, некоторые из них уже зацвели. В репродуктивном состоянии были все растения из верхушечной почки и из почек верхней зоны клубня; 94,3% — из почек средней зоны, 79,6% — из почек нижней зоны и всего 64,7% — из первой пары почек.

Число листьев до соцветия у всех растений из пазушных почек клубня было примерно одинаковым — 38,0—38,5; т. е. у растений из этих почек не удалось выявить предполагавшейся корреляции между числом листьев на побеге и скороспелостью (как это наблюдалось у картофеля). У растений из верхушечной почки, которые оказались наиболее скороспелыми, число листьев до соцветия наибольшее — 42,9.

Общее число листьев побега (учитыва-

Листорасположение у растений (% от общего числа растений, развившихся из той или иной пары почек клубня). Средние данные по 15 семьям на 10 августа 1980 г.

Листорасположение	Нижняя зона		Средняя зона		Верхняя зона		Верхушечная почка
	порядковый номер пар пазушных почек						
	1	2	3	4	5	6	
Супротивное	5,5	—	2,8	—	—	—	—
Очередное	36,1	58,3	52,7	47,7	27,8	36,6	100
Мутовчатое	13,8	—	2,8	2,8	—	—	—
Смешанное	44,6	41,7	41,7	49,5	72,2	63,4	—

лись до 3-го, реже до 4-го порядка. Как уже отмечалось выше, 1—2 придаточных корня были более мощными, чем остальные. Ко времени 4-го описания диаметр их базальной части достигал 0,7 см (рис. 3).

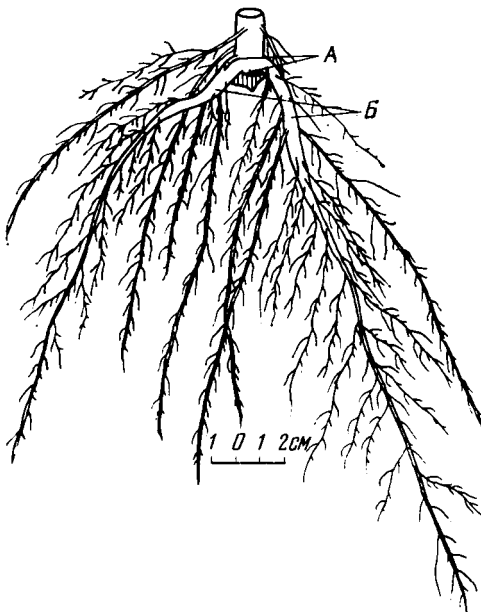


Рис. 3. Строение подземной части растений к 10 августа.

А — столон; Б — наиболее мощноразвитые придаточные корни.

Последнее, 5-е описание, проводили 1 октября, в конце периода вегетации (рис. 4). У основной массы растений надземная часть естественно отмерла и засохла. В репродуктивный период перешли все растения из почек верхней зоны клубня и его верхушечной почки, 96,3 % — из почек средней зоны, 87,5 % — из почек нижней зоны клубня. Число дней от фазы появления побегов на поверхности почвы до цветения (показатель скороспелости) уменьшалось от растений из почек нижней зоны клубня к растениям из почек его верхней зоны (от 103 до 95 дней) и было наименьшим у растений из верхушечной почки (90 дней).

Растения различались по числу боковых побегов, сформировавшихся в зоне обогащения надземного побега: оно уменьшалось

от растений из почек нижней зоны клубня к растениям из его верхушечной почки в 4 раза (число цветущих боковых побегов — в 9,5 раза).

Различия между растениями в пределах семьи по числу клубней были выражены

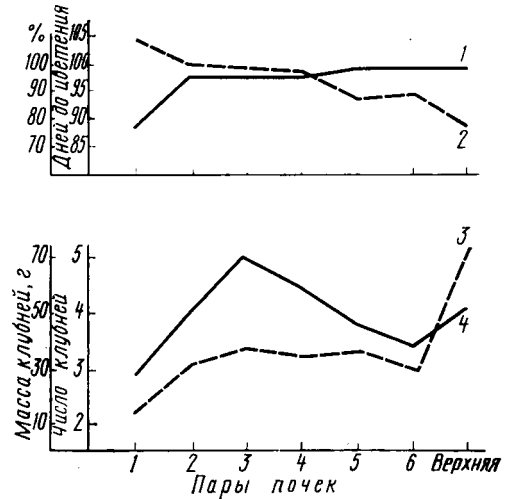


Рис. 4. Характеристика развития растений к 1 октября.

1 — доля растений, вступивших в репродуктивный период (в %); 2 — число дней до цветения; 3 и 4 — масса и число клубней.

слабо: наибольшим оно было у растений, развившихся из почек средней зоны и верхушечной почки, — в среднем 4,5; наименьшим — из почек нижней и верхней зон клубня — в среднем 3,5. Общая масса клубней до 75 г у растений из верхушечной почки в 2,3 и 3 раза больше, чем соответственно у растений из верхних и нижних почек (рис. 4, 2, 3). Несколько меньше уступали им по этому показателю растения из почек средней зоны. Наиболее крупными клубнями отличались растения из верхушечной почки (длина до 13 см; диаметр до 3,5 см, масса до 41 г). Почти у всех растений один клубень был в 1,5—3 раза крупнее других.

К концу вегетации наименьшая мощность развития по-прежнему отмечалась у растений из первой пары почек. У них образовывалось наименьшее число клубней, боковые побеги, как правило, не развивались; значительная часть этих растений (20—25 %) оставалась в вегетативном состоянии; в

репродуктивный период они перешли на 7—10 дней позже, чем растения из других почек клубня.

Между семьями отмечены различия по числу листьев до соцветия: в одних семьях оно колебалось от 33 до 40 (в среднем 36,8), в других — от 35 до 48 (в среднем 42,0). Этот факт можно объяснить, очевидно, только разнокачественностью клубней, из которых были получены семьи, поскольку условия произрастания растений были одинаковыми.

Следует отметить, что за время, прошедшее после 4-го описания, длина стебля у растений, уже тогда находившихся в репродуктивном состоянии, увеличилась в среднем на 18,8 см за счет активной деятельности интеркалярной меристемы на протяжении 8—10 верхних метамеров.

Ко времени 5-го описания диаметр базальной части наиболее мощно развитых придаточных корней превышал 1,2 см (у остальных корней — 0,1—0,2 см), т. е. был равен диаметру базальной части стебля побега или даже превосходил его. Обычно утолщение наиболее развитого корня происходило по всей его длине, постепенно уменьшаясь от базальной части к апикальной. Однако наблюдались случаи, когда утолщение корня отмечалось только в базальной части. В данном случае формировался клубень корневого происхождения. Особенно сильное утолщение одного из придаточных корней (и развитие корневого клубня) наблюдалось у растений со слабо развитыми клубнями побегового происхождения. В основном это было свойственно растениям, выросшим из нижних почек клубня (рис. 5, А, Б).

Придаточные корни формировались также на клубнях. В зависимости от размеров клубня длина их варьировала от 5 до 12 см, число — от 2 до 12; корни не ветвились или ветвились до 2-го порядка. Придаточные корни развивались в основном на узлах клубней, вокруг пазушных почек, но иногда — на междоузлиях.

Наблюдались случаи заметного утолщения базальной части побега (в 3—4 раза по длине 1—1,5 см). Развитие клубней из пазушных почек происходило при этом без каких-либо отклонений (рис. 5, В).

Таким образом, изучение морфогенеза вегетативных органов картофеля и гибрида топинамбура с подсолнечником при выращивании их из почек, отделенных от клубня, показало, что местоположение последних определяет многие признаки развивающихся из них растений, в частности структуру, мощность, темп и ритм развития, скороспелость.

У изученных видов различия между растениями, развивающимися из почек, зани-

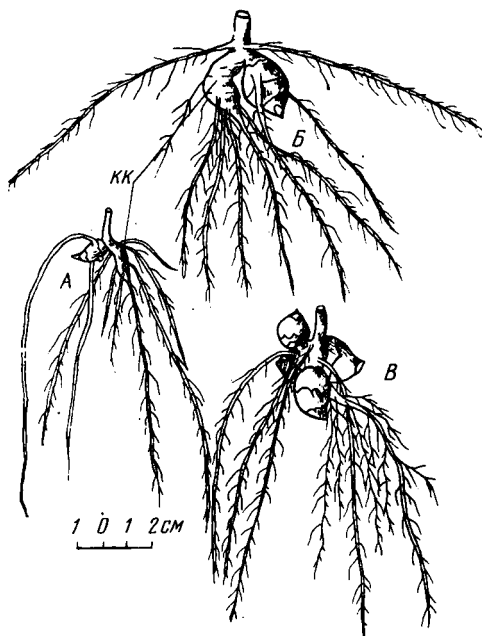


Рис. 5. Развитие подземной части растений к 10 октября.

А, Б — формирование корневых клубней; В — сильное утолщение базальной части «главного» побега; кк — корневой клубень.

мавших разное положение на клубне, по отдельным признакам проявляются неодинаково. В пределах каждого вида наиболее сильные различия отмечены по темпу и ритму развития, скороспелости, структуре побега, листорасположению и продуктивности; менее значительны они по срокам формирования и структуре столонов и клубней, мощности развития и структуре корневой системы.

Различия в свойствах почек, судя по развившимся из них растениям, сохраняются при нарушении связи почек с материнским организмом и друг с другом. В основе различий между растениями, сформировавшимися из почек одного клубня, лежит разнокачественность почек, обусловленная разновременностью формирования и местоположением на клубне. Этот вывод противоречит представлениям А. К. Ефейкина [1], утверждающего, что различия в темпе развития боковых побегов проявляются только при их формировании на материнском побеге и что при выращивании растений из отделенных от материнского побега боковых почек различий между ними по темпу развития нет.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ефейкин А. К. О зависимости развития боковых побегов от их местоположения на главном стебле. — Докл. АН СССР, 1947, № 6, т. 56, с. 651—654. — 2. Жиглинская Е. А. Земляная груша как силосная культура Нечерноземной полосы. — Сов. агрономия, 1950, № 7, с. 79—84. — 3. Коровкин О. А. Влияние местоположения почек на клубне *Solanum tuberosum* L. на ритм развития, структуру и мощность

развившихся из них растений. — Изв. ТСХА, 1979, вып. 4, с. 55—62. — 4. Устименко Г. В. Земляная груша. М.: Госсельхозиздат, 1960, с. 1—100. — 5. Шанин С. С. Селекция топинамбура методом черенкования клубней. — Агробиология, 1947, № 5, с. 84—90. — 6. Эйхе Э. П. Топинамбур, или земляная груша. — М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 1—191.

Статья поступила 6 марта 1984 г.