

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ ШПАЖНИКА  
ГИБРИДНОГО  
GLADIOLUS × HYBRIDUS HORT. (IRIDACEAE)

И. И. АНДРЕЕВА  
(Кафедра ботаники)

Разработка проблемы возрастных изменений растений необходима как для успешного управления развитием при их выращивании, так и для наиболее рационального использования их в естественных ценозах [2—4, 11, 13].

Одним из перспективных направлений при исследовании старения многолетних травянистых поликарпиков является изучение их большого жизненного цикла в условиях культуры [6—10, 12].

Таких исследований пока еще мало, так как при этом, во-первых, необходимы длительные наблюдения [14], а, во-вторых, не всегда ясна структурная организация растительного индивидуума (неопределен-

ность границ особей вследствие их вегетативного размножения) [11]. Задачей нашей работы являлось изучение большого жизненного цикла шпажника гибридного с целью выяснения длительности этого цикла и морфологических показателей старения в ходе онтогенеза.

### Материал и методика исследования

В качестве объекта для изучения большого жизненного цикла в условиях культуры нами было избрано ценное в промышленном отношении декоративное клубнелуковичное растение — шпажник гибридный, поскольку в литературе нет данных о его онтоморфогенезе и длительности большого жизненного цикла, а кроме того, это растение представляет собой удобную для изучения модель: в условиях средней полосы СССР шпажник гибридный не зимует в открытом грунте, поэтому осенью растения ежегодно выкапывают и исследователь имеет возможность провести описание каждого, не нарушая его структуры.

Шпажник гибридный принадлежит к вегетативным малолетникам, т. е. у него ежегодно обновляются клубнелуковицы. Ему свойственно симподиальное ветвление.

Взрослые клубнелуковицы обычно имеют 4—5 почек в пазухах срединных листьев при выраженной акротонии, когда 2—3 нижние из них остаются спящими, а 1—2, реже 3—4 верхние являются почками возобновления, развивающимися в побеги.

Если в рост трогается только одна почка, происходит возобновление растений, если две и более почек — то вегетативное размножение, так как вместо одной материнской особи формируются 2—4 дочерние. Однако надо иметь в виду, что эти дочерние особи, несмотря на их самостоятельность, являются побегами возобновления всевозрастающих порядков одной и той же материнской особи.

Возникает вопрос, может ли такой процесс возобновления и вегетативного размножения, когда формируются самостоятельные особи, связанные единством происхождения, длиться неограниченно долго?

Нам представлялось, что для ответа на него и выявления морфологических показателей старения необходимо многолетнее изучение конкретных особей с учетом разно-

образных признаков и их изменчивости по годам. В связи с этим в 1968 г. в ботаническом саду при кафедре ботаники Тимирязевской академии был заложен следующий опыт.

Из высеянных семян было получено 441 растение, каждое из которых стало родоначальником отдельной семьи. Для получения достоверных и сравнимых данных все растения изучали по единой методике, разработанной И. П. Игнатевой [5]. В течение последующих лет все клубнелуковицы, формирующиеся в пределах каждой особи, ежегодно высаживали под одним номером. Растения выращивали на выравненном фоне при оптимальных площадях питания, когда особи не угнетали друг друга, т. е. между ними не было конкуренции.

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 отмечали число низовых и срединных листьев на вегетативной и репродуктивной частях побега, число и размеры деток, размеры клубнелуковицы, длину стебля до соцветия и длину соцветия и т. д. (всего 13 признаков). Таким образом, за растениями, выращенными из семян, наблюдали в течение 11 лет. Поскольку изучали все растения, то в целом исследованный материал представлял собой очень большую выборку, приближающуюся к генеральной совокупности.

Анализ биометрических данных показал, что для шпажника гибридного характерно нормальное распределение количественных признаков, в связи с этим при статистической обработке материала приводили лимиты и вычисляли среднюю арифметическую.

Биометрические показатели оценивали обычными статистическими методами: ошибка среднего арифметического, дисперсия, критерий Стьюдента. Все средние данные достоверны на 90—97 % уровне значимости.

### Результаты исследований

В результате изучения морфогенеза было установлено, что в большом жизненном цикле большинства особей шпажника гибридного структура боковых побегов 2—6-го порядков, достигающих фазы бутонизации, стабильна (они образованы 12—15 метамерами) [1].

Статистическая обработка данных о возрастных изменениях показала, что популяция шпажника гибридного, выращенного из семян, гетерогенна. Она полиморфна по продолжительности жизненного цикла составляющих ее особей. Это обуславливает одновременное отмирание их. Интенсивность данного процесса в онтогенезе можно представить трехвершинной кривой с максимумом у субсенильных растений 7-го года жизни и с подъемами в начале и конце онтогенеза (рис. 1, А).

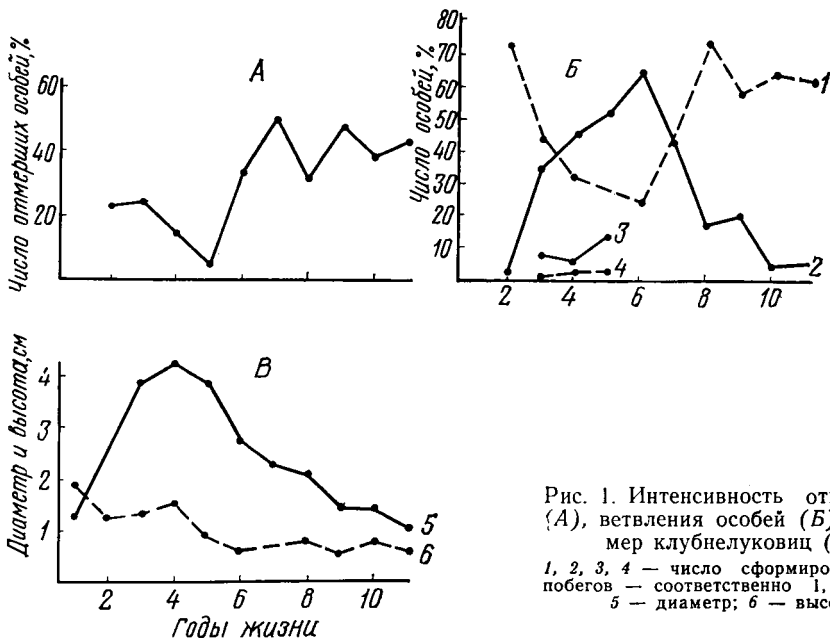


Рис. 1. Интенсивность отмирания (А), ветвления особей (Б) и размер клубнелуковиц (В).  
1, 2, 3, 4 — число сформировавшихся побегов — соответственно 1, 2, 3, 4; 5 — диаметр; 6 — высота.

Число особей с одним побегом возобновления в онтогенезе сначала уменьшается от молодых к старым репродуктивным растениям, а затем увеличивается, достигая максимума у субсенильных растений 8-го года жизни (рис. 1, Б). В составе популяции сенильных растений 9—11-го годов жизни число особей с одним побегом возобновления преобладает.

Число растений с двумя побегами, напротив, возрастает от молодых к старым репродуктивным особям, достигая максимума к 6-му году жизни. В составе популяции субсенильных и сенильных особей 7—11-го годов жизни растений с двумя побегами меньше. Среди средневозрастных репродуктивных растений имеются также особи с тремя и четырьмя полноценными побегами возобновления, достигающими фазы цветения. Кроме того, у ряда растений из нижних почек развивается несколько слабых нежизнеспособных побегов.

В связи с изменением интенсивности ветвления растений в ходе онтогенеза, с одной стороны, и естественным отмиранием их, с другой, число изученных особей в популяции по годам жизни колебалось. Сначала, в связи с преобладанием ветвления над отмиранием, оно возрастало, становясь максимальным на 6-й год, а затем, когда стало преобладать отмирание, сократилось, достигнув минимума к 11-му году жизни (табл. 1).

Таблица 1  
Изменение численности популяции по годам жизни

| Год жизни | Высажено весной | Убрано осенью | Год жизни | Высажено весной | Убрано осенью |
|-----------|-----------------|---------------|-----------|-----------------|---------------|
| 1         | —               | 441           | 7         | 578             | 701           |
| 2         | 423             | 323           | 8         | 413             | 379           |
| 3         | 298             | 375           | 9         | 292             | 275           |
| 4         | 358             | 491           | 10        | 165             | 119           |
| 5         | 459             | 768           | 11        | 77              | 58            |
| 6         | 518             | 792           |           |                 |               |

Диаметр клубнелуковиц в онтогенезе изменялся по одновершинной кривой с максимумом на 4-й год жизни у средневозрастных репродуктивных растений (рис. 1, В).

Изменение высоты клубнелуковиц может быть представлено двувёршинной кривой с максимумом в начале онтогенеза у виргинильных растений 1-го года жизни и подъемом у средневозрастных репродуктивных растений 4-го года

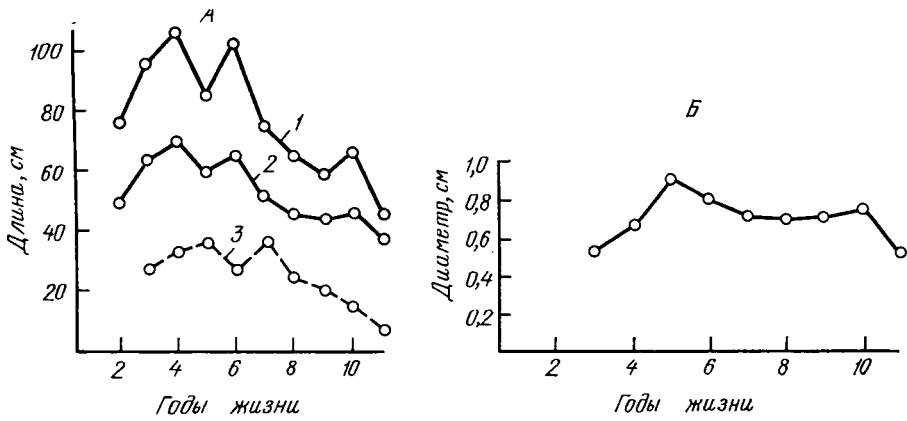


Рис. 2. Длина (А) и диаметр (Б) стебля репродуктивной части побега.  
1 — общая длина стебля; 2 — до соцветия; 3 — соцветия.

жизни (рис. 1, В). Такая динамика диаметра и высоты обуславливала изменение не только размеров, но и формы клубнелуковиц в ходе онтогенеза. У виргинильных растений 1-го года жизни клубнелуковицы были относительно небольшими -цилиндрической формы, у молодых и средневозрастных репродуктивных растений 2—4-го годов жизни размер их значительно увеличивался, а форма становилась уплощенной, у старых репродуктивных растений 5—6-го годов жизни клубнелуковицы, оставаясь крупными, становились еще более плоскими, у субсенильных растений 7—8-го годов жизни клубнелуковицы более мелкие и плоские, чем у старых репродуктивных, у сенильных растений 9—11-го годов жизни они были еще меньше.

Длина стебля репродуктивной части побега и его составляющих, т. е. длина до соцветия и самого соцветия изменялись в онтогенезе по трехвершинной кривой с максимумом у средневозрастных репродуктивных растений 4-го года жизни и подъемами у старых репродуктивных растений 6-го года жизни и сенильных растений 10-го года жизни (рис. 2, А). Эти подъемы отражают морфологическую неоднородность популяции, качественный и количественный состав которой с возрастом меняется, так как более слабые особи отмирают, не достигнув сенильного периода, а среднеразвитые не цветут. Анализ изменений каждой особи в отдельности позволяет заключить, что среди сенильных растений 10-го года жизни зацветают только наиболее мощные экземпляры, которые проходят все возрастные состояния, сохраняя при старении очевидные следы прежней высокой жизненности. Диаметр стебля репродуктивной части побега (рис. 2, Б) изменяется так же, как и длина стебля репродуктивной части побега, что обусловлено теми же причинами.

Число и диаметр цветков в соцветии (рис. 3, А) изменяются в онтогенезе сходным образом, максимум того и другого признаков отмечается у средневозрастных репродуктивных растений 4-го года жизни, что обусловлено указанными выше причинами.

Число цветущих особей в популяции (рис. 3, Б) изменяется в онтогенезе по одновершинной кривой с максимумом у средневозрастных репродуктивных растений 4-го года жизни, когда цветут 97,56 % растений, с резким снижением числа цветущих особей до 2,52 % у сенильных растений 10-го года жизни и полным прекращением цветения у растений 11-го года жизни. При этом меняется и динамика вступления особей в фазу цветения по годам жизни (табл. 2). У молодых репродуктивных растений 2-го года максимальное число особей зацветает в

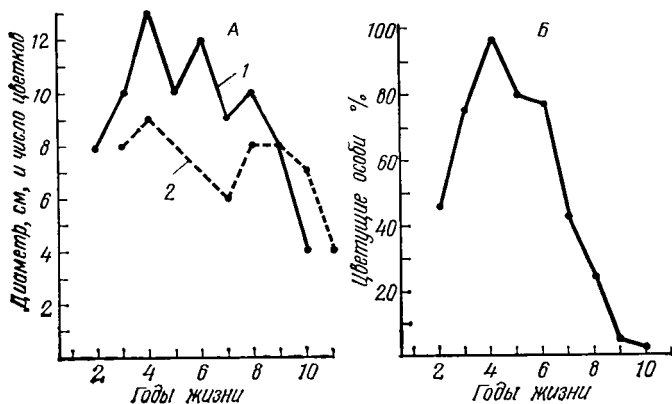


Рис. 3. Число (1) и диаметр (2) цветков в соцветии (А) и число цветущих особей (Б).

III декаде августа, у средневозрастных репродуктивных 3—4-го годов жизни — в I декаде июля, у старых репродуктивных 5—6-го годов жизни — в III декаде июня и II декаде июля, т. е. в этих возрастных состояниях зацветание наступает с каждым годом все раньше. У субсенильных и сенильных растений 7—10-го годов жизни зацветание максимума особей вновь отодвигается на более поздние сроки (III декада августа), при этом увеличивается число растений, не достигающих фазы цветения, а заканчивающих вегетацию в фазе бутонизации, замершего или скрытого зачатка соцветия, которое закладывается в обычные сроки, но рано перестает развиваться и либо остается внутри влагалищ срединных листьев, либо слегка торчит из них и увядает. Кроме того, у субсенильных растений 7-го года жизни в популяции до 24,86 % увеличивается число особей, остающихся в вегетативном состоянии. Анализ структуры побегов таких растений в последующие годы показал, что в дальнейшем они развиваются по-разному. При постгенеративной вегетации у одних растений ветвление не прекращается, у других — притормаживается, у третьих — прекращается и нарастание вновь становится моноподиальным.

Число контрактивных корней и глубина втягивания (рис. 4) изменяются в онтогенезе по двуворшинной кривой с максимумом у средневозрастных растений 4-го года жизни и подъемом у старых репродук-

Таблица 2

Сроки зацветания и число цветущих особей в зависимости от возраста растений (% общего числа особей в конце сезона вегетации)

| Годы жизни | Июль*, III | Август |      |      | Сентябрь |      |     | Бутонизация | Замершее соцветие | Скрытое соцветие | Не цвели |
|------------|------------|--------|------|------|----------|------|-----|-------------|-------------------|------------------|----------|
|            |            | I      | II   | III  | I        | II   | III |             |                   |                  |          |
| 1          | --         | —      | —    | —    | —        | —    | —   | —           | —                 | 0,7              | 99,3     |
| 2          | —          | 1,9    | 5,3  | 15,5 | 9,9      | 10,2 | 3,1 | 14,5        | —                 | 18,3             | 21,1     |
| 3          | 3,7        | 24,8   | 22,4 | 10,9 | 8,8      | 4,0  | 1,9 | 2,1         | —                 | 3,7              | 17,6     |
| 4          | 3,3        | 41,1   | 31,0 | 12,8 | 4,9      | 3,7  | 0,8 | 0,2         | —                 | 0,4              | 1,8      |
| 5**        | 34,1       | 16,7   | 5,3  | 2,1  | 0,4      | 0,1  | 0,1 | 0,1         | 4,2               | 9,5              | 5,5      |
| 6          | 0,6        | 13,5   | 31,8 | 18,2 | 14,5     | 0,1  | —   | 6,8         | —                 | 9,6              | 4,8      |
| 7          | —          | 2,3    | 5,7  | 16,4 | 13,0     | 5,6  | —   | 9,4         | —                 | 22,7             | 25,0     |
| 8          | 2,6        | 7,7    | 6,9  | 9,5  | —        | —    | —   | 14,5        | 0,8               | 31,9             | 26,1     |
| 9          | —          | 0,7    | 2,6  | 1,5  | —        | —    | —   | 0,7         | 1,1               | 7,6              | 85,8     |
| 10         | —          | —      | 2,5  | —    | —        | —    | —   | 8,4         | —                 | 10,9             | 78,2     |
| 11         | —          | —      | —    | —    | —        | —    | —   | 1,7         | —                 | 8,6              | 89,7     |

\* Римскими цифрами обозначены декады месяца.

\*\* На 5-й год жизни 0,5 и 21,5% растений зацвело соответственно в I и II декадах июля.

тивных растений 6-го года, что тоже отражает морфобиологическую неоднородность популяции.

У шпажника гибридного, кроме почек возобновления, на протяжении всего онтогенеза формируются специализированные органы вегетативного размножения — детки. Они представляют собой небольшие боковые клубнелуковицы, развивающиеся на столонах или без них, чаще группами или одиночно у взрослых растений — в пазухах низовых листьев клубнелуковицы, а у сеянцев 1-го года жизни — в пазухе семядоли и 1-го среднего листа.

Число деток у каждой особи (рис. 5, А) в онтогенезе увеличивается от виргинильных растений и до средневозрастных репродуктивных растений 4-го года жизни; затем резко уменьшается у старых репродуктивных растений 5—6-го годов жизни. Некоторое увеличение этого показателя у субсенильных растений 7-го года жизни связано с отмиранием к этому времени в популяции слабых и среднеразвитых особей, не доживающих до старости. У сенильных растений 9—11-го годов жизни число деток ничтожно мало (в среднем 2 шт.).

В онтогенезе изменяются также размеры деток (табл. 3). Если у растений всех возрастных состояний преобладают мелкие детки диаметром от 0,2 до 0,5 см, но имеются и более крупные — 0,6—1,0 см, то у сенильных растений 10—11-го годов жизни все они мелкие — 0,2—0,5 см, при этом число их резко уменьшается, а оставшиеся почти полностью теряют жизнеспособность. Так, из 138 деток, образовавшихся в 1977 г., 77 погибли при зимнем хранении, а из 61, высаженной в 1978 г., проросла только одна.

В ходе онтогенеза изменяются и численность особей с детками (рис. 5, Б). У виргинильных, молодых и средневозрастных репродуктивных растений 1—4-го годов жизни преобладают особи с детками, максимум их (97,55 %) у молодых репродуктивных растений 2-го года жизни. В последующие годы число особей с детками уменьшается, а подъемы у растений 7-го и 10-го годов жизни отражают гетерогенность популяции. В целом же в популяции сенильных растений число особей с детками наименьшее.

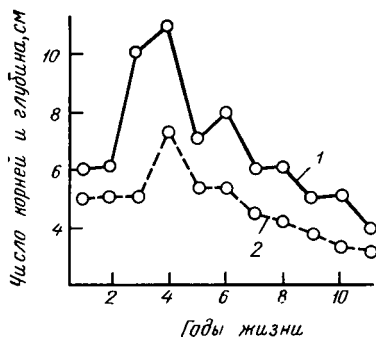


Рис. 4. Число контрактильных корней (1) и глубина втягивания (2)

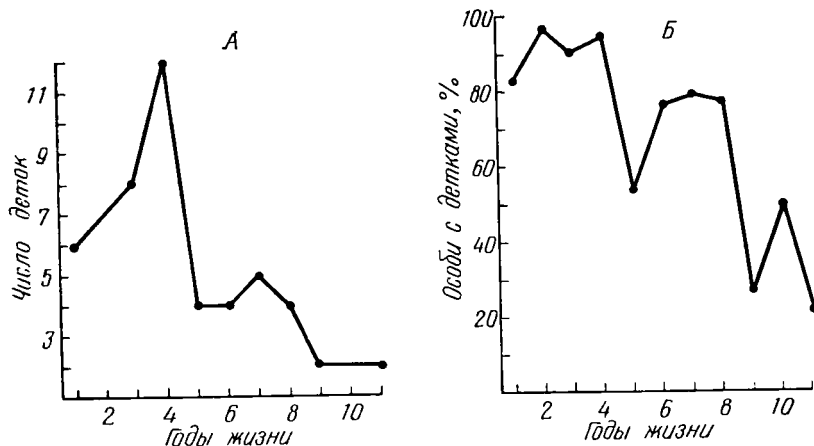


Рис. 5. Число деток особи (А) и число особей с детками (Б).

Изменение диаметра деток в зависимости от возраста растений (% от общего числа деток)

| Годы жизни | Диаметр деток, см |         |         | Общее число деток |
|------------|-------------------|---------|---------|-------------------|
|            | 0,2—0,5           | 0,6—0,8 | 0,9—1,0 |                   |
| 1          | 83,7              | 15,9    | 0,4     | 2006              |
| 2          | 64,2              | 29,6    | 6,2     | 2171              |
| 3          | 67,6              | 25,6    | 6,8     | 3220              |
| 4          | 54,3              | 34,8    | 10,9    | 5269              |
| 5          | 35,2              | 47,6    | 17,2    | 1632              |
| 6          | 63,4              | 33,2    | 3,5     | 2224              |
| 7          | 74,4              | 25,6    | 0,0     | 2726              |
| 8          | 65,4              | 32,0    | 2,6     | 1214              |
| 9          | 87,5              | 7,1     | 5,4     | 168               |
| 10         | 100,0             | —       | —       | 138               |
| 11         | 100,0             | —       | —       | 22                |

максимальное число крупных деток. Затем начинается и в последующие годы увеличивается ослабление мощности растений. Старение и признаки сенильности у шпажника гибридного выражаются в прогрессирующем уменьшении размера последующих поколений клубнелуковиц, длины и диаметра стебля репродуктивной части побега, числа контрактивных корней и вследствие этого сначала в ослаблении, а затем и полном прекращении геофилии (побеги остаются на глубине посадки); в уменьшении числа цветков в соцветии и их диаметра; сначала в уменьшении числа цветущих особей, а затем и в полной утрате способности к цветению. Растения переходят к постгенеративной вегетации. У сенильных растений преобладают (64,94 % на 11-й год) особи с одним побегом возобновления.

Другими словами, у особей со значительной продолжительностью жизни в течение сенильного периода наблюдаются три этапа: ослабление репродуктивной деятельности, постгенеративная вегетация и отмирание.

Сенильное состояние в жизненном цикле многих растений выпадает, иначе говоря, полиморфность популяции выражается в том, что многие растения не доживают до старости. Так, у субсенильных растений 7-го года жизни отмирает 50,04 % особей.

Таким образом, отмеченные возрастные изменения шпажника гибридного свидетельствуют о старении особей в онтогенезе в целом и о предельности их жизненного цикла.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева И. И. Жизненный цикл шпажника гибридного *Gladiolus hybridus hort* (Iridaceae). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 1183—1196. — 2. Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., «Наука», 1968. — 3. Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. — Сб. тр. МГПИ им. В. И. Ленина, 1974. — 4. Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. М., «Наука», 1969. — 5. Игнатьева И. П. Методика изучения морфогенеза вегетативных органов травянистых поликарпиков. — Докл. ТСХА, 1964, вып. 98, с. 319—323. —
6. Игнатьева И. П. Морфогенез вегетативных органов флокса метельчатого садового. — Изв. ТСХА, 1966, вып. 4, с. 22—33. — 7. Игнатьева И. П. Жизненный цикл и причины вырождения шток-розы розовой. — Докл. ТСХА, 1967, вып. 131, с. 321—329. — 8. Игнатьева И. П. Жизненный цикл и причины вырождения пивняка обыкновенного крупноцветкового. — В сб.: Озеленение городов. Научн. тр. Акад. коммун. хоз-ва, 1971, № 82, с. 15—32. — 9. Лавриченко Е. В. Морфогенез вегетативных органов и причины вырождения георгин (*Danlia cultorum* Thorsr.). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 412—424. —

10. Левченко М. Ф. Жизненный цикл чистотела *Chelidonium majus* L. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 1, с. 82—96. — 11. Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., «Наука», 1967. — 12. Судакова Е. А. Морфогенез вегетативных органов колокольчика рапунцельвидного. — В сб.: Озеленение городов. Научн. тр. Акад. коммун. хоз-ва, 1971, № 82, с. 62—80. — 13. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., «Наука», 1976. — 14. Юсуфов А. Г. Эволюционные и экспериментальные аспекты изучения продолжительности жизни растений. — В сб.: Тез. докл. VI Делегат. съезда Всесоюз. бот. общ-ва. Л., «Наука», 1978, с. 137.

*Статья поступила 19 марта 1979 г.*

#### SUMMARY

The big life cycle of *Gladiolus*×*hybridus* hort. (Iridaceae) was studied for the first time. The work was conducted in 1968—1978 in the Botanical garden at the botany department of the Timiryazev Academy. It was been found that in the middle zone of the USSR the length of the big life cycle of the plant cultivated on optimal feeding areas varies from 6 to 11—12 years. In 4-th year the biggest and the most vigorous individuals are formed.

The investigated quantitative and qualitative characters of *Gladiolus*×*hybridus* hort. (Iridaceae) show the general tendency in a single trend of aging of the individuals as a whole and in the limitation of their life cycle.