

УДК 633.689:581.4

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *Oxalis tuberosa* MOLINA ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ РАСТЕНИЙ ИЗ КЛУБНЕЙ

О. А. КОРОВКИН
(Кафедра ботаники)

Развитие системы побегов у кислицы клубненосной в основном такое же, как у ранее изученных столонообразующих растений с клубнями побегового происхождения (картофель, топинамбур, стахис). Структурной единицей системы побегов у нее является дициклический монокарпический побег, проходящий три этапа развития: 1 — формирование столона, 2 — клубня и 3 — надземной фотосинтезирующей части.

Вегетативное размножение кислицы клубненосной происходит за счет увеличения числа дициклических побегов в результате их ветвления во второй год жизни. Так как ветвление дициклических побегов в первый год жизни (ветвлевие столонов) практически отсутствует, то способность кислицы к вегетативному размножению значительно ниже, чем у названных выше видов.

Кислица клубненосная (сем. Oxalidaceae) — древнее культурное растение, не встречается в диком виде. Культивируют ее в некоторых областях Анд, на юге Колумбии и на юге Перу. В этих районах она часто конкурирует с картофелем. Некрупные (3—4 см) крахмалистые клубни кислицы хорошо хранятся, но местное население предпочитает приготавливать из них чуньо — клубни, высушенные после вымачивания и промораживания.

Насчитывается около 10 разновидностей кислицы клубненосной. Цветки у кислицы обычно стерильны и семян не дают, для нее характерно в основном вегетативное размножение [1, 2].

В предлагаемой статье представлены результаты изучения морфогенеза вегетатив-

ных органов кислицы клубненосной при выращивании растений из клубней — специализированных органов вегетативного размножения. Проведенное исследование является продолжением изучения морфогенеза вегетативных органов столонообразующих травянистых поликарпиков с клубнями побегового происхождения [4—6 и др.].

Методика

Экспериментальную работу проводили в 1981 г. в Ботаническом саду при кафедре ботаники Тимирязевской академии. При ее проведении использовали методику И. П.

¹ См. список литературы в работах [4—6].

Игнатьевой [3]. Клубни кислицы клубненосной были получены из ВИР (г. Ленинград). В конце мая их высадили в 20-сантиметровые горшки на глубину 2,5—3 см. До середины июня горшки находились в зимней теплице, затем были вынесены в открытый грунт и прикопаны в гряды на расстоянии 50×50 см, что предотвращало угнетение растений друг другом. В начале сентября они вновь были перенесены в теплицу. Уход обычный — полив, прополка, рыхление почвы. Растения не окучевали, чтобы иметь представление об их развитии в естественных условиях.

Методом работы являлся сравнительный морфологический анализ системы побегов и корневой системы по фазам развития. Описание растений проводили в следующие фазы: появления побегов возобновления на поверхности почвы, начала ветвления надземной части побега возобновления, начала образования столонов, начала формирования клубней, начала отмирания надземной части побега возобновления.

Результаты исследования

При прорастании клубней в рост трогалась, как правило, только верхушечная почка. Побег возобновления появлялся на поверхности почвы через 10—14 дней после посадки. Листорасположение у побега возобновления очередное (рис. 1, А). Первые 4—7 листьев на его подземной части чешуевидные, длина их 0,3—0,5 см; у первых трех метамеров листья чаша полностью редуцированы. Листья срединной формации тройчатосложные. Дифференциация листьев на пластинку и черешок начиналась с 5—8-го листа (рис. 1, Б). У 1—2 первых дифференцированных листьев черешок сохранял треугольную форму (как у чешуевидных листьев), а листовая пластинка состояла только из двух сегментов. У последующих листьев пластинка состояла из трех сегментов, развивались прилистники. Максимального размера (до 12 см) листья достигали начиная с 15—17-го листа (черешок — 9 см, сегмент листовой пластинки — 2×2,5 см, прилистники — до 1,5 см).

У большинства растений наблюдалось естественное отмирание верхушечной почки побега возобновления после формирования 20—50 метамеров (к этому времени длина стебля составляла 15—50 см).

Диаметр стебля побега возобновления изменялся от 0,2—0,3 см у подземной части до 0,5—0,7 см в средней зоне надземной части.

Побеги возобновления ветвились до 3-го порядка (рис. 2). Ветвление их начиналось в фазу 18—22-го листа (на 30—35-й день после появления побегов на поверхности почвы). Первые боковые побеги 2-го порядка развивались на надземной части побега возобновления из почек в пазухах 9—16-го листьев. Наиболее интенсивно шло формирование ниже расположенных боковых побегов. Надземные боковые побеги часто развивались из пазушных почек на узлах побега возобновления, расположенных в почве. Как и у побега возобновления, первые листья у боковых надземных побегов — низовые (чешуевидные), число их уменьшалось в акропетальном направлении, и у боковых побегов, сформировавшихся в пазухах

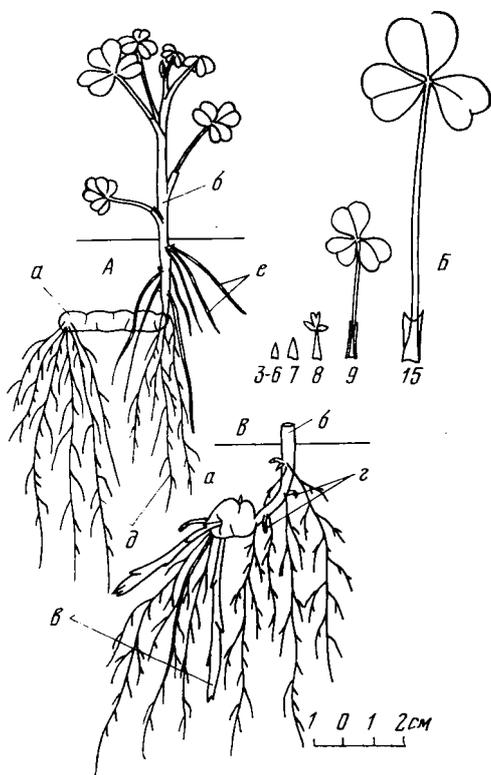


Рис. 1. Кислица клубненосная.

А — первые этапы развития растения; Б — листовый ряд побега возобновления; В — начало формирования столонов; а — материнский клубень; б — побег возобновления; в и г — столоны 2-го порядка на базальной части материнского клубня и побега возобновления; д и е — придаточные корни на материнском клубне и побеге возобновления; 3—15 — порядковый номер листьев.

23—24-го листьев побега возобновления, все листья уже были срединной формации.

Длина, боковых побегов 2-го порядка достигала 40—70 см, состояли они из 15—35 метамеров. Диаметр стебля у них варьировал от 0,3 до 0,5 см. Следует подчеркнуть, что боковые побеги отличались от побега возобновления значительно большей (в 3—4 раза) длиной междоузлий. У отдельных побегов 2-го порядка также наблюдалось естественное отмирание верхушечной почки.

Надземные побеги 3-го порядка начинали развиваться в фазу 40—42-го листа (на 45—50-й день после появления побегов возобновления на поверхности почвы). Побеги 3-го порядка обычно формировались в средней и верхней зоне побегов 2-го порядка (в нижней зоне они не развивались, очевидно, из-за сильного затенения). Все листья у побегов 3-го порядка были срединной формации. Длина побегов 3-го порядка, как правило, не превышала 40 см, число метамеров достигало 20. Диаметр стебля варьировал от 0,2 до 0,4 см.

Образование столонов 2-го порядка началось в фазу 16—20-го листа (на 25—30-й день после появления побегов возобновления на поверхности почвы). Первые из них формировались из пазушных почек на нижней и средней части материнского (посаженного) клубня (рис. 1, В). В пазу-

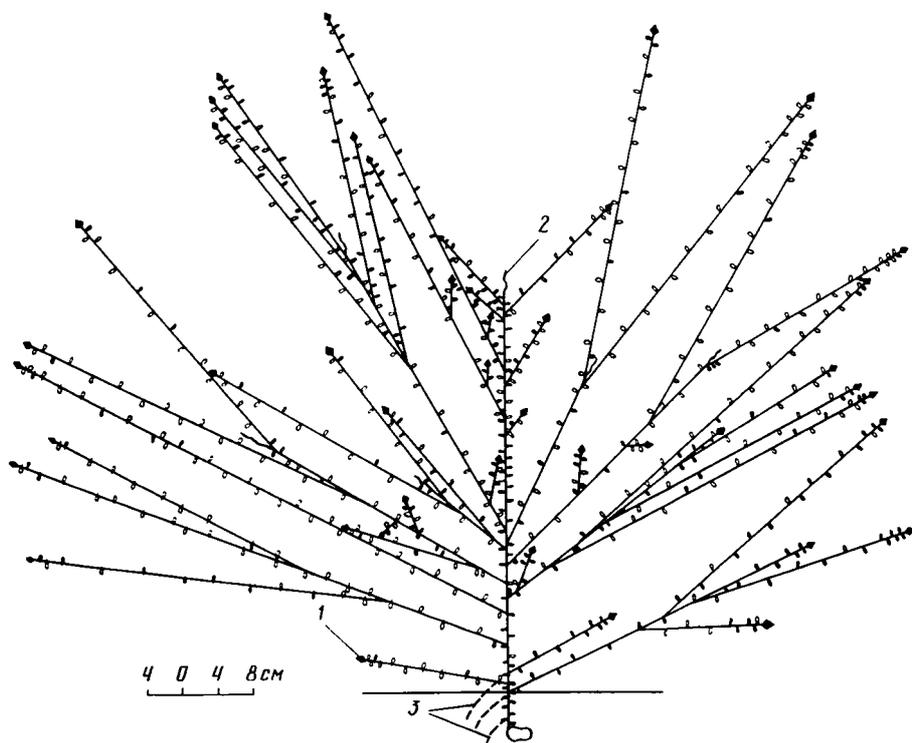


Рис. 2. Схема системы надземных побегов у кислицы клубненосной (конец периода вегетации).

1 — верхушечная почка; 2 — побег с отмершей верхушечной частью; 3 — столоны.

хе листа клубня образовывался только один стolon — белый, с чешуевидными листьями размером 0,3—0,5 см. Диаметр 1—2-го метамеров столона равнялся 0,15—0,2 см, последующих — 0,4—0,6 см. У сформировавшихся столонов количество метамеров колебалось от 2 до 7, обычно — 4—5; длина их была от 1 до 10 см, чаще — 3—5 см.

Позднее, в фазу 25—30-го листа, столоны 2-го порядка начинали развиваться из почек на базальной части побега возобновления в пазухах 3—6-го нижних чешуевидных листьев. По размеру и структуре эти столоны не отличались от столонов, сформировавшихся на материнском клубне. У столонов 2-го порядка, развивавшихся на базальной части побега возобновления, в пазухах 1—2-го нижних листьев изредка образовывались столоны 3-го порядка, но они развивались слабо.

Столоны 3-го порядка развивались на надземных боковых побегах 2-го порядка, формирующихся на подземной части побега возобновления. При этом они могли образовываться из пазушных почек, находившихся как в почве, так и на ее поверхности, в первом случае длина их достигала 5—7 см, во втором — 10 см (рис. 3, В).

Таким образом, столоны 2-го порядка формировались из пазушных почек материнского клубня и подземной части побега возобновления; 3-го порядка — из пазушных почек столонов 2-го порядка (редко) и надземных боковых побегов 2-го порядка. Какой-либо закономерной зависимости между местом образования столонов и их структурой и мощностью развития не отмечено.

У отдельных растений наблюдалось изра-

стание столонов, т. е. после формирования 3—7 метамеров направление роста столона изменялось с плагитропного на ортотропное, он выходил на поверхность почвы и образовывал надземную фотосинтезирующую часть побега, на которой первые 3—5 листьев были низовой формации, последующие — срединной (рис. 3, Б).

Формирование клубней у растений началось поздно — в конце сентября — начале октября и шло в основном в акропетальном направлении за счет образования новых метамеров побега с утолщенным стеблем; метамеры столона в формировании клубня участия не принимали. Клубни образовывались примерно у половины всех имевшихся на растении столонов. К моменту отмирания надземной части растений (середина ноября) размер клубней достигал 1,5—4 см, состояли они из 4—8 метамеров (рис. 3, А, Б). Листорасположение у клубней очередное, листья чешуевидные, длиной 0,2—0,3 см, более светлые или более темные, чем стебель клубня; у отдельных образцов наблюдалась различная окраска листьев и клубней (например, желтый клубень и розовые листья). Листовые основания клубня отличаются большими размерами и занимают до $\frac{1}{3}$, а иногда и до $\frac{1}{2}$ его диаметра. Пазушные почки на клубнях развиты слабо (длина их не превышала 0,1 см), верхушечная почка развита сильнее (до 0,3 см). Форма клубней варьировала от округлой до удлинненно-овальной; из-за сильного разрастания листовых бровей поверхность клубней бугристая, иногда нижняя часть клубней плоская. Клубни на ощупь маслянистые, как бы покрытые парафином.

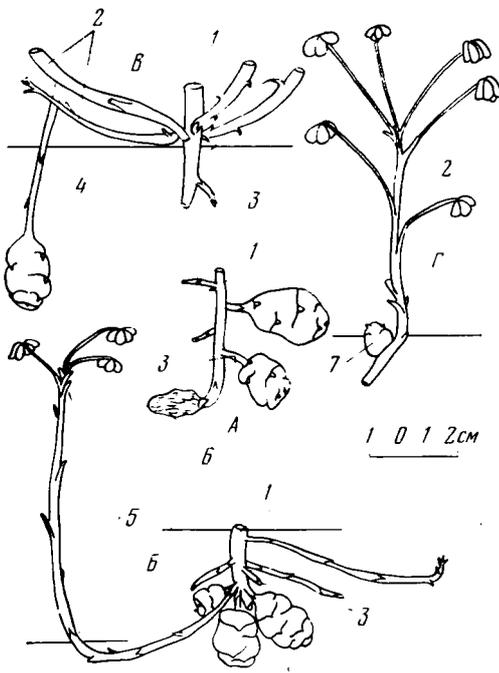


Рис. 3. Развитие столонов и клубней у кислицы клубненосной.

А — обычный тип формирования столонов и клубней на подземной части побега возобновления; *Б* — растения с израстающими столонами; *В* — развитие столона 3-го порядка на базальной части бокового надземного побега; *Г* — формирование сидячего клубня на базальной части надземного бокового побега.
1 — побег возобновления; 2 — надземный боковой побег 2-го порядка; 3 — стolon 2-го порядка; 4 — стolon 3-го порядка; 5 — надземная часть израстающего столона 2-го порядка.

Размеры клубня не зависели от его порядка и места формирования столона, на котором он развивался. Отмечены частые случаи образования сидячих клубней. Сидячие клубни 3-го порядка нередко формировались на боковых надземных побегах 2-го порядка, развивавшихся на базальной части побегов возобновления (рис. 3, *Г*). Израстания клубней не наблюдалось.

Развитие придаточных корней у растений начиналось одновременно с формированием побега возобновления. Первые придаточные корни образовывались на узлах материнского клубня и первых узлах побега возобновления, по 3—5 корней вокруг пазушной почки (на побеге возобновления корни чаще были надузловыми). К моменту выхода побега возобновления на поверхность почвы длина придаточных корней достигала 2—6 см, они не ветвились, наибольшей длины достигали придаточные корни, сформировавшиеся на клубне. К началу стolonообразования (фаза 16—20-го листа) на одном растении формировалось 30—40 придаточных корней длиной 25—30 см, ветвились они до 3-го порядка. Придаточные корни образо-

вывались также на междоузлиях базальной части побега возобновления, но развивались они значительно слабее, длина их не превышала 10 см, обычно они не ветвились. Узловые придаточные корни формировались на столонах — по 1—2 корни на узле длиной до 5 см, редко ветвились до 2-го порядка. К началу образования клубней длина придаточных корней и их число на растении не увеличивались, но порядок их ветвления возрастал до 4-го. На клубнях (чаще на нижней их стороне) формировались узловые придаточные корни.

Придаточные корни развивались на базальной части надземных боковых побегов 2-го порядка, сформировавшихся на подземной части побега возобновления. При полегании надземной части побега возобновления придаточные корни в зоне соприкосновения стебля с почвой образовывались редко.

Следует отметить, что все придаточные корни были очень тонкими — диаметр их варьировал от 0,03 до 0,05 см.

Отмирание материнского клубня начиналось в середине августа и проходило в акропетальном направлении, вначале загнивала нижняя его часть. К концу августа материнский клубень полностью отмирал, т. е. продолжительность его жизни составляла 10 мес. В том случае, если из пазушных почек на базальной части клубня образовывались столоны, то он усыхал и становился деревянистым. Развитие на клубне придаточных корней не предотвращало его загнивания.

Таким образом, развитие системы побегов у кислицы клубненосной во многом сходно с развитием системы побегов у ранее изученных стolonообразующих растений с клубнями побегового происхождения [4—6]. Структурной единицей системы побегов у нее также является дициклический монокарпический побег, проходящий три этапа развития — формирование столона, клубня и надземной фотосинтезирующей части. В отличие от ранее изученных видов у кислицы клубненосной зона образования новых дициклических побегов шире — они могут формироваться из пазушных почек материнского клубня. Следует также особо отметить явление разнокачественности пазушных почек клубня (из почек нижней зоны клубня развиваются только столоны, из почек верхней зоны — надземные фотосинтезирующие побеги).

Вегетативное размножение кислицы клубненосной происходит за счет увеличения числа дициклических побегов в результате их ветвления во второй год жизни. Способность кислицы к вегетативному размножению по сравнению с ранее изученными видами — картофелем, топинамбуром и особенно стахисом, значительно ниже. У перечисленных видов число дициклических побегов увеличивается в основном за счет ветвления столонов, а у кислицы ветвление столонов практически отсутствует.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вульф Е. В., Малеева О. Ф. Мир-Колос, 1964, с. 293—294. — 3. Игнатьева И. П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. — М.: ТСХА, 1983. — 4. Коров-

кин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Solanum tuberosum* L. при выращивании растений из клубней. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 4, с. 27—33. — 5. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Helianthus tuberosus* L. при выращивании растений из клубней. — Изв. ТСХА, 1985, вып. 1,

с. 60—65. — 6. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Stachys sieboldii* Mig. при выращивании растений из клубней. — Изв. ТСХА, 1985, вып. 4, с. 60—65.

Статья поступила 15 ноября 1985 г.

SUMMARY

Development of shoot system in bulb-bearing oxalis on the whole is the same as in stoloniferous plants with tubers of shoot origin (potatoes, Jerusalem artichoke, Chinese artichoke) studied before. The structural unit of the shoot system in oxalis is a dicyclic monocarpic shoot which passes three developmental stages: 1—formation of stolon, 2 — formation of tuber, and 3 — formation of the above ground photosynthesizing part.

Vegetative reproduction of bulb-bearing oxalis occurs because of the increase in the number of dicyclic shoots as a result of their branching in the second year. As there is practically no branching in dicyclic shoots in the first year (branching of stolons), the ability of oxalis to reproduce vegetatively is much lower than in the species mentioned above.