

УДК 635.24:581.4

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *HELIANTHUS TUBEROSUS* L. ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ РАСТЕНИЙ ИЗ КЛУБНЕЙ

О. А. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

Ранее нами были опубликованы результаты изучения морфогенеза вегетативных органов растений топинамбура при выращивании их из семян [2]. Данная статья посвящена исследованию морфогенеза вегетативных органов топинамбура при выращивании растений из клубней — специализированных органов вегетативного размножения. Сведения такого рода в литературе [3—6 и др.¹] отсутствуют.

Методика

Экспериментальную работу проводили в 1981 г. в дендрологическом саду им. Р. И. Шредера при кафедре ботаники Тимирязевской академии. В исследованиях использована методика И. П. Игнатьевой [1].

Клубни были получены от растений *Helianthus tuberosus* var. *purpurellus* Cock., выращенных из семян в предыдущем году. Растения выращивали при оптимальной (по данным агрономической литературы) площади питания — 60×60 см. Клубни высаживали в первой декаде мая на глубину 8 см. Описание растений приурочивали к

следующим фазам развития: 1 — отрастание — появление побегов на поверхности почвы; 2 — начало образования столонов; 3 — начало формирования клубней; 4 — изменение листорасположения; 5 — начало ветвления надземной части побегов возобновления; 6 — начало отмирания надземной части побегов возобновления. Проводили сравнительный морфологический анализ системы побегов и корневой системы по фазам развития.

Результаты исследования

У клубня топинамбура весной (в конце апреля — начале мая) в рост трогалась обычно лишь одна почка — верхушечная (рис. 1). Продолжительность периода развития побега возобновления в почве 7—15 дней. В этот период у побега формировались чешуевидные листья белого цвета, иногда со слабым антоциановым оттенком; длина их 0,7—1,8 см. На первых 2—3 узлах листья срастались на $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$ длины (все последующие узлы стебля также были закрытыми, но листья срастались только в базальной части). Верхние 1—2 пары листьев были расположены вертикально и плотно смыкались краями, что способствовало про-

¹ См. список литературы к работе [2].

хождению побега через почву и защищало зачатки листьев и конус нарастания от повреждений. Дифференциация на пластинку и черешок начиналась у 4—5-й пар листьев при выходе побегов на поверхность почвы. Первые надземные листья черешчатые, зеленые, иногда со слабым антоциановым оттенком; листовые пластинки округло-овальные с ровным или расставленно-пильчатым краем.

При развитии в почве диаметр стебля побега возобновления был одинаковым по всей длине и находился в прямой зависимости от размера клубня, на котором этот побег развивался.

Следует отметить, что даже при неодинаковой глубине расположения клубней в почве число метамеров на подземной части побегов почти у всех растений было одинаковым и равнялось 3 (редко 2—4), но длина междоузлий первых 3 метамеров побегов варьировала в значительной степени (от 1 до 7 см). Чем глубже располагался клубень, тем она была больше (рис. 1). В пределах одного побега длина междоузлий на его подземной части возрастала в акропетальном направлении.

При выходе побега возобновления на поверхность почвы длина междоузлий 2—3 его последних метамеров, расположенных над почвой, сокращалась до 1—2 см, но позднее они сильно вытягивались за счет интеркалярного роста и по длине значительно превосходили междоузлия подземной части стебля.

Ко времени появления побегов возобновления на поверхности почвы в пазухе каждого чешуевидного листа их подземная часть были хорошо выражены почки размером 0,1—0,15 см.

В период развития растений в почве первые придаточные корни образовывались на верхних узлах клубня, на узлах и междоузлиях побега возобновления (рис. 1). Они формировались также на базальной части прошлогодних придаточных корней клубня, которая оставалась живой на длину 0,5—1,5 см (выше корни в течение зимы отмирали). Небольшое число прошлогодних придаточных корней клубня оставалось живым почти полностью — отмирала лишь их апикальная часть на длину 1,0—2,0 см.

Наиболее интенсивно придаточные корни развивались на клубне, к моменту выхода побега возобновления на поверхность почвы они достигали длины 15 см и ветвились до 2-го порядка. Придаточные корни на побеге возобновления были развиты значительно слабее, максимальная длина их 7 см, и лишь некоторые из них ветвились до 2-го порядка. Какой-либо закономерности в расположении придаточных корней на побеге выявлено не было.

Морфогенез побега возобновления. На первых этапах развития листорасположение у всех растений было супротивным. Форма листовой пластинки изменялась в онтогенезе побега возобновления значительно — от округло-овальной у первых 2—4 пар наземных листьев до удлиненно-яйцевидной или яйцевидной с оттянутым кончиком у последующих; край листовой пластинки — от ровного или расставленно-пильчатого до пильчатого или неравно двоякопильчатого. По сравнению с первыми надземными листьями последующие становились

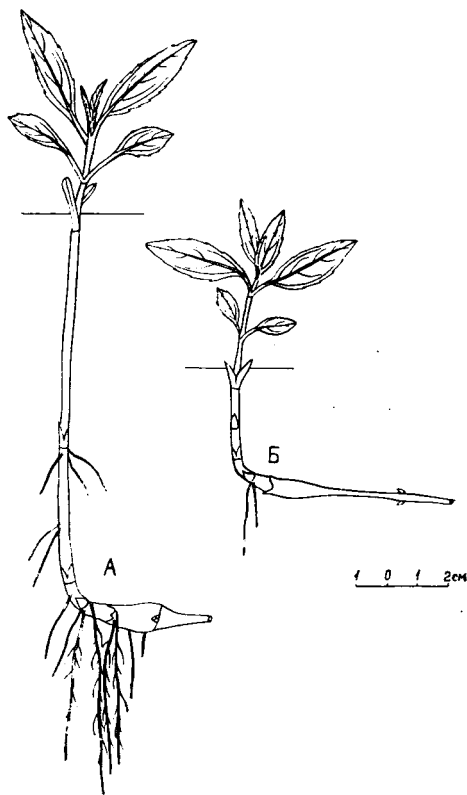


Рис. 1. Первые этапы развития топинамбура при выращивании из клубней.

А, Б — изменение длины междоузлий у первых метамеров побега возобновления в зависимости от глубины расположения клубней.

более короткочерешчатыми: у 4—5-й пар листьев черешок составлял $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ общей длины листа, у 9—10-й пар — $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{8}$.

Узлы стебля были закрытыми, на каждом узле один из листьев всегда оказывался мощнее второго. Наиболее крупными (длиной 25—30 см и шириной 12—15 см) были листья на средней части побега — 13—20-я пары (в зависимости от мощности развития растения). Как и у семянцев, поверхность листа часто была морщинистой.

По мере формирования новых листьев первые листья на базальной части побега возобновления постепенно отмирали и засыхали. К фазе 10—12 пар листьев отмирала первая пара листьев, к фазе 20—22 пар листьев — первые 3 пары, к концу периода вегетации (фаза 30—70-го листа) отмирали первые 6—8 пар.

Продолжительность жизни листьев возрастала с увеличением их порядкового номера и составляла 60—80 дней. Она мало отличалась от продолжительности жизни листьев семянцев (55—75 дней).

У большинства растений наблюдалось изменение листорасположения в онтогенезе побега возобновления: из супротивного оно становилось очередным, а иногда муточатым (3 листа в мутовке). Изменение листорасположения начиналось на разных этапах развития растений: обычно — в фазу 17—20 пар листьев, значительно реже — в фазу 4—5 пар (у 2% растений листорасположение оставалось супротивным до конца пе-

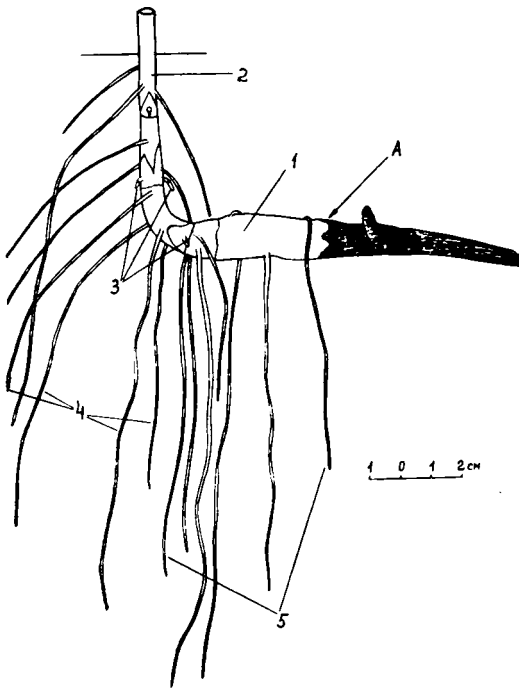


Рис. 2. Начало развития столонов на подземной части побега возобновления (фаза 10 пар листьев).

1 — материнский клубень; 2 — побег возобновления; 3 — столоны в пазухах чешуевидных листьев; 4 — придаточные корни на побеге возобновления; 5 — придаточные корни на материнском клубне; А — граница отмирания материнского клубня.

риода вегетации). Ф. Ивасаки связывает изменение листорасположения у топинамбура с супротивного на очередное с переходом растений в репродуктивное состояние. Он отмечает, что цветение наступает через 1,5 мес после изменения листорасположения. В нашем случае, несмотря на то что у большинства растений наблюдалось изменение листорасположения все они оставались до конца периода вегетации в вегетативном состоянии.

Растения с более ранним изменением супротивного листорасположения на очередное отличались значительно более высокими темпами и мощностью развития. При таком же числе листьев, как и у растений с супротивным листорасположением, они были в 1,5—2,0 раза длиннее, а диаметр стебля — в 1,1—1,2 раза больше. Обычно же у растений с очередным листорасположением формировалось значительно больше листьев, чем у растений с супротивным листорасположением, при этом листья у них были крупнее.

Наиболее низкий темп развития характерен для растений с мутовчатым листорасположением.

Длина стебля побега возобновления к фазе 9—10 пар листьев (начало столонообразования) достигала 60—90 см при диаметре первого надземного междоузлия 0,45—0,65 см. Диаметр стебля подземной части побега к этому времени был значительно больше — 0,6—0,9 см. К фазе 12—15 пар листьев (начало клубнеобразования) длина надземной части побегов возобновления варьировала от 75 до 170 см, а диаметр

ее стебля был равен 0,7—1,3 см и уже превосходил диаметр стебля подземной части. Наибольший диаметр у стебля отмечался на уровне почвы 0,9—1,5 см. К концу периода вегетации (растения находились в фазе 30—70 листьев) длина стебля побега возобновления варьировала от 140 до 330 см при диаметре базальной части 0,7—1,8 см (на уровне почвы 1,0—2,5 см).

Ветвление надземной части побега началось в фазу 12—15 пар листьев, боковые побеги развивались из почек в пазухах 4—9-й пар. К концу периода вегетации у большинства растений формировалось не более 10—12 боковых побегов, состоявших из 1—2 метамеров; длина их не превышала 1—3 см. Только у отдельных растений количество побегов 2-го порядка достигало 15—17, состояли они из 2—7 метамеров, длина этих побегов равнялась 10—65 см. При супротивном листорасположении, как и у сеянцев, один из боковых побегов на узле был всегда развит мощнее второго. Листья боковых побегов более вытянуты, чем у побега, на котором они формировались. Как отмечает Н. М. Пасько [4], ветвление побега возобновления является важным сортовым признаком. Оно может быть акротонным, мезотонным и базитонным.

Развитие побегов возобновления в течение периода вегетации шло неодинаково: до середины июля — очень медленно, с середины июля до середины сентября — наиболее быстро, со второй половины сентября — снова медленно.

Формирование столонов. Столоны начинали развиваться в фазу 9—10 пар листьев из пазушных почек на подземной части побега возобновления (35—40-й день после появления побегов на поверхности почвы, рис. 2). Первыми обычно развивались в столоны почки в пазухах первых двух пар листьев. В пазухе каждого листа формировался только один стolon 2-го порядка, т. е. ветвления пазушных почек не происходило. На каждом узле побега возобновления один из двух столонов всегда был мощнее второго.

Листорасположение у столонов супротивное (столоны с очередным листорасположением встречались редко). Листья столонов чешуевидные длиной 0,3—0,5 см, сросшиеся по длине до $\frac{1}{3}$; они обычно быстро отмирали и разрушались, листовые рубцы иногда сильно разрушались. Крайя листьев последней верхней пары были плотно сомкнуты.

У растений с более ранним образованием клубней (в конце июля) длина столонов 2-го порядка варьировала от 6 до 35 см; они состояли из 4—7 метамеров, длина междоузлий которых увеличивалась в акропетальном направлении от 1,5—5,0 до 7,0—17,0 см. На средней части столонов 2-го порядка формировались 2—6 пазушных столонов 3-го порядка, состоявших из 2—4 метамеров, длина этих столонов равнялась 5,0—20,0 см. Один из двух столонов 3-го порядка, развивавшихся на одном узле столона 2-го порядка, всегда был развит мощнее второго.

У растений с более поздним образованием клубней (в середине августа) столоны развивались более интенсивно. Столоны 2-го порядка состояли из 10—11 метамеров и достигали длины 65 см, диаметр стебля изменялся по длине в акропетальном направлении от 0,3 до 0,5 см. Столоны 3-го порядка

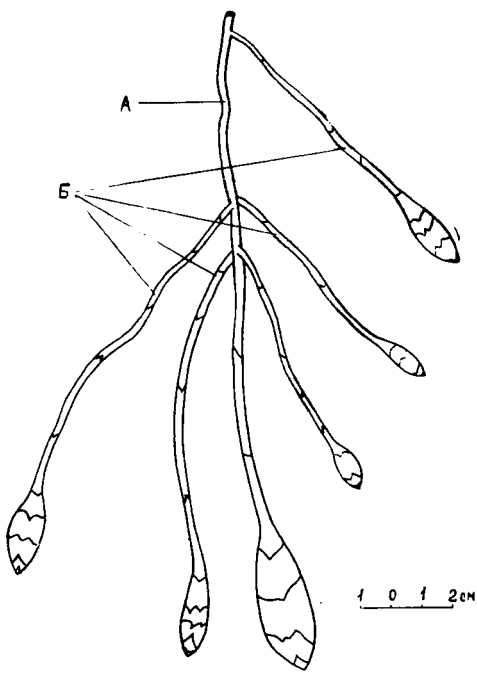


Рис. 3. Одновременное формирование клубней на столонах 2-го (А) и 3-го (В) порядков.

состояли из 5—6 метамеров, длина их была до 25 см, диаметр стебля — 0,5—0,3 см; столоны 4-го порядка образовывались редко (число метамеров — не более 2, длина — до 5 см).

Наиболее мощно развитыми оказались столоны 2-го порядка, развивавшиеся на 1—3-м нижних узлах стебля побега возобновления. Длина их достигала 65,0 см, диаметр стебля — до 0,45 см и ветвились они до 3—4-го порядка. Столоны 2-го порядка, формировавшиеся на более высоких узлах стебля (4—6-м), были развиты значительно слабее — длина их не превышала 30,0 см, диаметр — 0,3 см, ветвились они до 3-го порядка.

Обычно число столонов 2-го порядка на одном побеге возобновления варьировало от 6 до 12. При этом у одних растений в столоны развивались все пазушные почки на подземной части побега возобновления, а у других — лишь некоторые на нижних узлах побега. У отдельных растений столоны 2-го порядка развивались из пазушных почек надземной части побега возобновления на высоте до 30 см над уровнем почвы. Длина этих столонов была не более 2—3 см, окраска интенсивно антоциановая. Таким образом, зона формирования столонов у побегов возобновления топинамбура была строго определенной и состояла из 3—6 первых метамеров.

Наблюдалась прямая зависимость между мощностью развития надземной части растений и интенсивностью развития столонов. У наиболее мощно развитых растений суммарная длина столонов достигала 650 см, т. е. была в 3 слишком раза больше, чем у стебля побега возобновления.

Формирование клубней. По срокам образования клубней растения были

разделены на две группы. В первой оно начиналось в конце июля (фаза 12—18 пар листьев), во второй — в середине августа (фаза 22 пар листьев).

Формирование клубней, как и у семянцев, происходило у столонов в двух направлениях — в базипетальном и акропетальном. Начиналось оно обычно со значительного утолщения верхней части столона по длине до 5,0 см. У некоторых столонов образование клубня начиналось с утолщения только верхней части междоузлия предпоследнего метамера, т. е. по сравнению с первым случаем было более локализованным.

Клубни развивались у всех столонов (рис. 3). Число их на растении варьировало от 4 до 15 и зависело от количества столонов 2-го порядка и интенсивности их ветвления. Клубни с одного растения значительно различались по длине (1,5—18,0 см) и диаметру (0,9—3,3 см), число метамеров у них колебалось от 3 до 10. Форма клубней в пределах одного растения была также разнообразной: от округлой (у некоторых мелких клубней) до веретеновидной (рис. 4).

Переход между столоном и клубнем был постепенным. Последнее междоузлие столона утолщалось обычно неполностью. Однако у некоторых столонов клубень был четко ограничен и состоял из целого числа метамеров (рис. 4).

Листорасположение у клубней супротивное, редко — очередное. Наблюдался случай, когда на столоне с супротивным листорасположением формировался клубень с очередным листорасположением, а на столоне с очередным листорасположением — клубень с супротивным листорасположением, т. е. этот признак и для клубней не был постоянным.

Клубни различались по длине междоузлий. У большинства из них она уменьшалась от базальной части клубня к апикальной, а у некоторых была примерно одинаковой. В пределах одного растения клубни одинакового размера состояли из разного числа метамеров (например, у одного их было в 2 раза больше, чем у другого).

Иногда у некоторых столонов утолщались узлы, в то время как междоузлия оставались тонкими (рис. 4). У отдельных столонов после образования 2—4 утолщенных метамеров снова начинали формироваться метамеры с тонкими длинными междоузлиями.

В пазухе каждого чешуевидного листа клубня образовывалась одна почка, которая к концу вегетации достигала размера 0,3—0,5 см. Значительно чаще, чем у семянцев, пазушные почки на клубне прорастали и из них развивались сидячие клубни следующего порядка (рис. 5). Значительно реже и только из самых нижних пазушных почек клубня (на границе со столоном) развивались столоны следующего порядка, на которых впоследствии формировались клубни (рис. 5). Иногда «сидячие» клубни развивались из пазушных почек на узлах столонов.

Заключительным этапом формирования клубня было образование на нем 3—12 придаточных корней, которые развивались на верхней трети клубня. Чаще они были узловыми, достигали длины 5—10 см и не ветвились (рис. 4, 5).

Корневая система. К началу формирования столонов (фаза 9—10 пар листьев) у большинства растений полностью отмирал

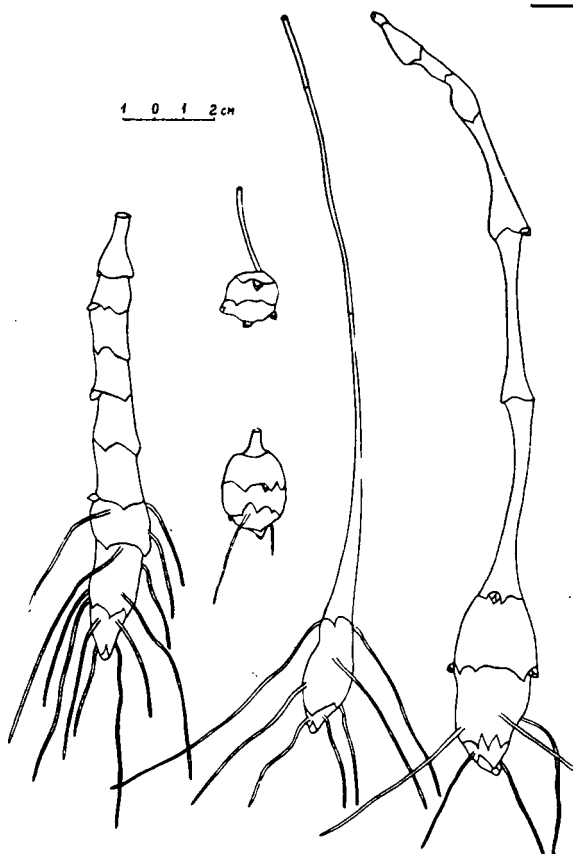


Рис. 4. Особенности формирования клубней топинамбура

материнский клубень (отмирание шло в акропетальном направлении), а вместе с ним — и сформировавшиеся на его верхней

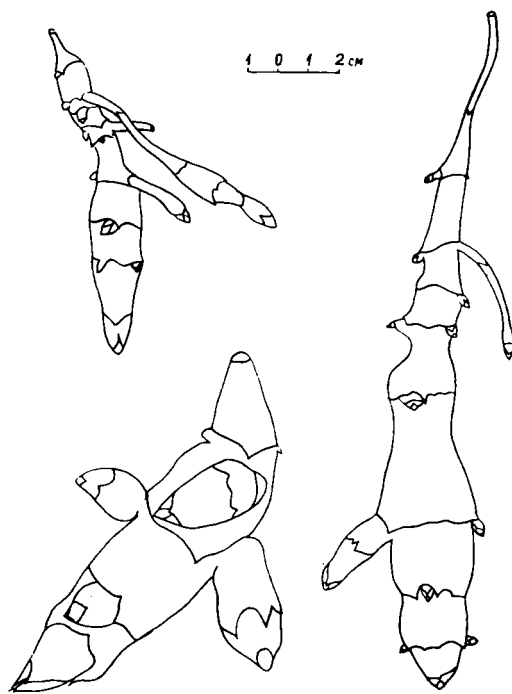


Рис. 5. Израстание клубней топинамбура (придаточные корни не показаны).

части придаточные корни (рис. 2). В результате у растений сохранялась система придаточных корней, развивавшихся на узлах и междоузлиях побега возобновления текущего года. В фазу 9—10 пар листьев число придаточных корней на растении варьировало от 15 до 20, их длина — от 5,0 до 25,0 см, ветвились они до 3-го порядка. Обычно в это время основная масса корней развивалась на 1—2-м междоузлиях побега возобновления. Однако у многих растений уже выделялась вторая зона наиболее активного образования придаточных корней — верхняя часть подземной части побега возобновления (от уровня почвы до глубины 3—4 см).

Ко времени образования клубней число придаточных корней на базальной части побега возобновления возрастало до 30—65. По мощности развития и месту образования их можно разделить на 3 группы. В первую группу вошли наиболее мощно развитые корни, сформировавшиеся на 1—2-м узлах побега возобновления; длина их достигала 65 см, диаметр базальной части — 0,6—0,7 см; ветвились эти корни относительно слабо; длина боковых корней была, как правило, небольшой. Корни эти выполняли якорную функцию, т. е. закрепляли растение в почве. Ко второй группе относятся корни, которые формировались в зоне всех остальных узлов подземной части побега возобновления. Они были значительно короче (до 30 см) и тоньше (до 0,3 см), чем корни первой группы, но интенсивно ветвились до 3—4-го порядка. Основную массу придаточных корней (до 70 %) составляли придаточные корни 3-й группы, развивавшиеся на междо-

узлиях подземной части побега возобновления. Длина их варьировала от 10 до 20 см, диаметр не превышал 0,15 см, они ветвились до 3-го порядка.

К концу вегетации число придаточных корней на подземной части побега возобновления достигало 80—100. Основная масса корней была сосредоточена в верхней зоне подземной части побега возобновления. Как и у сеянцев, придаточные корни растений из клубней интенсивно развивались также и на нижней зоне надземной части побега возоб-

новления по длине до 15 см над уровнем почвы. Но большинство из них не достигало поверхности почвы, засыхало и отмирало. Для надземных придаточных корней была характерна интенсивная антоциановая окраска.

Растения отмирали вынуждено в связи с наступлением осенних заморозков. К концу ноября они были представлены группой изолированных друг от друга клубней (нередко с частями столонов, которые не успели отмереть).

ЛИТЕРАТУРА

1. Игнатъева И. П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений / Метод. пособие. М., ТСХА, 1983. — 2. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Helianthus tuberosus* L. при выращивании растений из семян. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 1, с. 48—56. — 3. Пасько Н. М. Биологические особенности топинамбура. — Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1973, т. 50, вып. 2, с. 102—122. — 4. Пасько Н. М. Галужения *Helianthus tuberosus* L. — Укр. ботан. журн., 1982, т. 39, № 1, с. 41—46. — 5. Пасько Н. М. Внутривидовая изменчивость признаков и свойств топинамбура. — Науч. тр. Майкоп. опыт. станции ВИРА, 1979, вып. 1 (13), с. 101—107. — 6. Устименко Г. В., Усанова З. И., Ратушенко О. А. Роль листьев и побегов различных ярусов в формировании урожая клубней топинамбура. — Изв. ТСХА, 1976, вып. 3, с. 67—76.

Статья поступила 14 мая 1984 г.

SUMMARY

Consequent changes in the structure of the shoot system and root system in time and space have been investigated. Peculiarities of leaves location and branching of the shoot developing from the terminal bud of the tuber (the above-ground part of the dicyclic shoot) have been described. Processes of rhizome and tuber formation as the first two stages of development of new dicyclic shoots have been studied.