ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱՅԻ ՏԵՂԵԿԱԳԻՐ
ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР

Բիոլոգիական գիտ. XIII, № 11, 1960 Биологические науки

Н. А. МАЙСУРЯН

ИЗМЕНЕНИЕ ХАРАКТЕРА ВЕТВЛЕНИЯ ПРИ ОКУЛЬТУРИВАНИИ РАСТЕНИЙ

Введение диких растений в культуру вызывает изменение их морфологических и биологических особенностей. Новая экологическая обстановка, даже в условиях примитивного земледелия, должна неизбежно привести к возникновению новых форм растений, наиболее отвечающих требованиям земледельческой культуры.

„Сопоставление современных культурных пород и сортов,—говорит академик Н. И. Вавилов,—с родственными дикими формами, до сих пор существующими в природе, обнаруживает резкие сдвиги в конституции культурных организмов в результате вмешательства человека" (Н. И. Вавилов [3]). Эти сдвиги проявляются не только в более высокой продуктивности культурных растений и качестве получаемой от них продукции, но и в строении и развитии различных органов.

Особенности культурных растений, отличающие их от диких родичей, большей частью хорошо изучены. Однако некоторые из них выпали из поля зрения исследователей. К их числу относится и характер ветвления культурных растений.

В монографиях, посвященных отдельным культурам, вопросу ветвления растений уделено крайне малое внимание. Ветвление растений большинства бобовых, масличных, технических и других культур остается до сих пор не изученным. Только у единичных культурных растений оно было предметом специального исследования.

Даже в обстоятельном труде, посвященном важнейшим культурным видам крестоцветных (Е. Н. Синская [11]), для сурепицы и некоторых видов горчицы указывается только место и время образования боковых побегов главного стебля, но остались не выясненными различия в системе ветвления видов и не выявлена сама система.

Более подробно проанализировано ветвление растений у чечевицы (Е. И. Барулина [9]). В специальной монографии по этой культуре автором установлено три типа ветвления чечевицы и признак этот использован для ее внутривидовой систематики.

Много сделано в познании системы ветвления хлопчатника (Г. С. Зайцев [8а]). У этого рода хорошо показан порядок образования боковых побегов стебля и последовательность заложения и развития на них цветочных почек. Крупной заслугой Г. С. Зайцева является разграничение ростовых и плодовых побегов в формировании репро-

дуктивных органов растения. Это исследование стало одной из теоретических основ последующей селекционной работы с хлопчатником.

Полный и точный анализ системы ветвления сделан для рода люпина (А. И. Атабекова [1]). У многих культурных и диких видов этого рода вскрыт порядок образования на главном стебле боковых побегов и определена их ценность в формировании урожая зеленой массы или семян.

Имеются исследования и по ветвлению некоторых многолетних травянистых и древесных культурных растений. Однако у преобладающего числа видов культурных растений система ветвления осталась совершенно не изученной.

У покрытосеменных растений дикой флоры, которые являются родоначальниками большинства культурных растений, ботаники [12] различают две основные системы ветвления—моноподиальную и симподиальную. К сожалению, эти две системы ветвления рассматриваются обычно независимо одна от другой, хотя в развитии у растений моноподиального и симподиального ветвления часто существует определенная взаимосвязь. П. М. Жуковский [7] отмечает преимущественное образование у покрытосеменных симподиальных побегов, более коротких и образующихся в верхней части стебля, а поэтому создающих в кроне растения обилие листьев и, следовательно, большую фотосинтезирующую поверхность. Симподии образуют также большое число цветочных почек и являются урожайными побегами, что весьма важно для культурных растений.

Наши исследования показали, что изучение системы ветвления культурных растений имеет большое значение в их производственной оценке и в познании путей их селекционного преобразования. Остановимся поэтому на некоторых закономерностях в ветвлении двудольных растений. В настоящей работе рассмотрим лишь схему ветвления у однолетних растений, характеризующихся верхушечным соцветием.

Общая схема ветвления растений, образующих верхушечное соцветие, может быть представлена в следующем виде. По мере роста главного стебля в пазухах нижних листьев развиваются боковые побеги. Эти побеги закладываются на главном стебле последовательно снизу вверх, т. е. в восходящем (акропетальном) порядке. Каждый последующий, выше расположенный по стеблю побег всегда несколько короче предыдущего. Число этих побегов часто зависит от того, как долго растет своей верхушечной точкой роста главный стебель.

Таким образом, первоначальный тип ветвления у этих растений будет иметь ясно выраженный м о н о п о д и а л ь н ы й характер, проявляющийся и на боковых ветвях.

Ко времени образования на главном стебле верхушечного соцветия рост его прекращается. Вслед за этим в пазухах верхних листьев начинают закладываться новые побеги. Первый из них образуется в пазухе самого верхнего, ближайшего к соцветию, листа, за ним сле-

дующий боковой побег в пазухе второго сверху листа, затем третьего и т. д. Возникает новый порядок образования на главном стебле боковых побегов, закладывающихся последовательно сверху вниз, т. е. в нисходящем (базипетальном) порядке. Этот тип ветвления, вызванный остановкой роста главного стебля и заменой его боковым побегом из пазухи ближайшего листа, носит ясно выраженный симподиальный характер. Верхний побег остается обычно самым коротким. Следующие за ним сверху вниз побеги, закончив свой рост, оказываются последовательно длиннее.

Побеги симподиального ветвления благодаря быстро завершающемуся росту не успевают развить в своем основании ветвление и имеют наклонность к образованию в свою очередь только нового симподиального ветвления разных порядков.

Следовательно, у рассматриваемых растений имеет место сочетание моноподиального и симподиального ветвления, последовательно сменяющих одно другое. Развитие симподиального ветвления приостанавливает образование новых побегов в нижней части главного стебля. Поэтому оба ветвления—моноподиальное, идущее по главному стеблю снизу вверх, и симподиальное, направленное сверху вниз, часто не успевают захватить весь главный стебель. В результате между нижними и верхними побегами остается участок главного стебля, лишенный боковых побегов.

Как общее правило, побеги моноподиального ветвления отстают в своем развитии от главного стебля и к плодоношению переходят позднее него. Наоборот, побеги симподиального ветвления, особенно самые верхние, быстро заканчивают свой рост и к плодоношению переходят почти одновременно с главным стеблем. Таким образом, моноподиальное ветвление затягивает общий период созревания плодов на растении, тогда как симподиальное практически его не удлиняет.

Подобный характер ветвления, присущий растениям дикой флоры с верхушечным соцветием, не мог оставаться неизменным и после введения их в культуру. Условия сплошных сгущенных посевов растений, возделываемых ради семян, мало пригодны для растений с моноподиальным ветвлением. Растения подобного типа должны были постепенно выпадать из посева. Наоборот, мощное развитие ассимилирующей поверхности в верхней части и дружное созревание плодов приобретает у культурного растения важное значение. Поэтому после введения диких растений в сельскохозяйственную культуру и длительного, часто на протяжении тысячелетий, возделывания их в сплошных посевах ради семян должен произойти неизбежный отбор форм, не имеющих моноподиального ветвления и образующих только симподиальное ветвление.

Можно привести множество примеров подобного изменения характера ветвления растений в процессе их окультуривания. Остановимся на примере люпина [10], на наш взгляд, наиболее показательном.

По современным литературным данным, род люпина насчитывает в своем составе несколько сот видов. В естественном произрастании виды эти имеют два совершенно изолированных друг от друга ареала. Один из них охватывает страны средиземноморского бассейна, другой — страны западного полушария, преимущественно южную Америку. Виды, относящиеся к этим двум ареалам, имеют и существенные отличия по ряду ботанических признаков. Несмотря, однако, на географическую и ботаническую самостоятельность этих двух групп люпина, всем однолетним его видам свойственен одинаковый, описанный выше характер ветвления, т. е. все они в процессе ветвления главного стебля образуют сначала нижние побеги, а затем верхние.

Несколько тысячелетий назад в странах средиземноморского бассейна и в южной Америке было введено в культуру два вида люпина. В странах Средиземья был окультурен белый люпин (Lupinus albus L.), а в странах южной Америки—люпин изменчивый (Lupinus mutabulis Sweet.). Эти виды являются единственными древними и по настоящему культурными видами люпина, о чем можно судить не только на основе достоверных исторических данных, но и по ряду других важных в культуре признаков (например, нерастрескиваемость бобов, крупносемянность, химический состав семян и др.). Интересно, что из многих сотен видов люпина, составляющих этот обширный род, только эти два вида в своих культурных формах утратили моноподиальное ветвление и сохранили только симподиальное. Важно также отметить, что процесс их окультуривания шел на разных континентах, независимо друг от друга, но привел к совершенно сходным результатам. В приводимых схематических рисунках нескольких видов люпина обоих полушарий и двух отмеченных выше культурных видов отчетливо видны различия в характере их ветвления (схема 1).

Следует сказать, что в странах средиземноморского бассейна встречается еще один вид люпина—люпин мохнатый (Lupinus pilosus Murray.), имеющий только симподиальное ветвление. Вид этот не был, по-видимому, самостоятельным объектом земледельческой культуры, но, по свидетельству некоторых ботаников (Швейнфурт, Форекал), постоянно сопутствовал в культуре белому люпину как его засоритель и поэтому, естественно, подвергся такому же процессу отбора.

Нельзя для ясности не упомянуть также и о двух других видах люпина—узколистном (Lupinus angustifolius L.) и желтом (Lupinus luteus L.). Эти виды широко возделываются в настоящее время. Но это молодые культурные виды, введенные в земледельческую культуру немногим более сто лет назад и поэтому еще не подвергшиеся описанному выше отбору. Кроме того, главной целью их культуры до недавнего времени была использовавшаяся на зеленое удобрение зеленая масса, а не семена, как у белого и изменчивого люпинов. Поэтому дружность созревания семян играла здесь подчиненную роль и не способствовала отбору форм в указанном направлении.

Для доказательства того, что именно культура на семена играла важную роль в отборе форм с симподиальным ветвлением, можно привести еще один пример из семейства сложноцветных для двух близко родственных видов рода Helianthus — подсолнечника (H. annuus L.) и земляной груши (H. tuberosus L.). Виды эти возделываются для разных целей: подсолнечник — на семена, земляная груша — ради клубней или зеленой надземной массы. Семенная продукция не играет у земляной груши в сельскохозяйственном производстве никакой роли.

Схема 1. Характер ветвления диких (вверху) и культурных (внизу) видов люпина: 1 — L. angustifolius, 2 — L. ornatus, 3 — L. albus, 4 — L. mutabilis.

В связи с этим совершенно различен у этих растений и характер ветвления. Земляная груша имеет преимущественно моноподиальное ветвление и в северных районах, не образуя верхушечных соцветий, так и не доходит до симподиального ветвления. Подсолнечник же подвергся тщательному селекционному отбору как культура семенная и в своих лучших селекционных сортах вообще не образует боковых побегов, развивая только одно крупное соцветие на верхушке главного стебля. Но если у подсолнечника все же образуются боковые побеги главного стебля, то ветвление его имеет ясно выраженный симподиальный характер, т. е. развивается сверху вниз, начиная от пазухи первого сверху листа. Ниже приводится схематическое изображение системы ветвления земляной груши и подсолнечника (схема 2).

Симподиальное ветвление у хорошо окультуренных зерновых растений является для них настолько характерным, что наличие или отсутствие моноподиального ветвления может во многих случаях слу-

жить показателем давности введения вида в сельскохозяйственную культуру. Совершенно очевидно, что у молодых в культуре растений естественный отбор не мог за короткий срок осуществить сильных изменений в характере ветвления, если только сознательная селекция не приняла в этом участия. Наоборот, длительная, многовековая культура должна была неизбежно привести к отбору форм, не имеющих моноподиального ветвления и сохранивших лишь симподиальное.

Схема 2. 1 — Helianthus tuberosus, 2 — Helianthus annuus.

На это указывает уже приведенное выше сопоставление старого культурного вида белого люпина с двумя молодыми в культуре видами люпина—узколистного и желтого. Приведем еще один пример из семейства крестоцветных.

Два вида из этого семейства—горчица белая (Sinapis alba L.) и крамбе (Crambe abyssinica Hochst.) имеют весьма разную давность возделывания в культуре. Горчица относится к числу сравнительно старых земледельческих культур, крамбе же вошло в культуру совсем недавно. Белая горчица, длительно возделывавшаяся ради семян, сохранила только симподиальное ветвление. Крамбе возделывается для той же цели, но оно крайне мало окультурено. Это почти еще дикарь, не успевший испытать на себе воздействия естественного от-

бора в новых культурных условиях. Поэтому у крамбе хорошо развито моноподиальное ветвление. Нет сомнения, что и у этого растения, по мере его окультуривания, произойдет отбор форм, аналогичных культурным формам горчицы. В достаточно сгущенных посевах крамбе и сейчас иногда образует мало нижних ветвей. Но эти изменения, вызванные взаимным стеснением растений, не являются наследственными и только указывают направление, по которому должен пойти естественный отбор (схема 3).

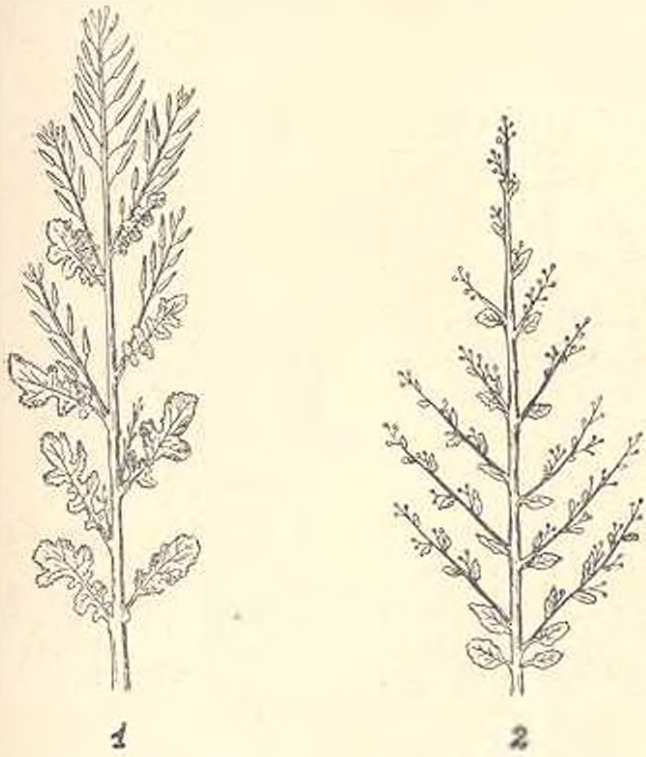

Схема 3. 1 — Crambe abyssinica, 2 — Sinapis alba.

Выше указывалось, что моноподиальное ветвление затягивает общий период созревания растения, симподиальное же приводит к более дружному созреванию плодов на главном стебле и его боковых побегах. Чем раньше образуется соцветие на главном стебле, тем меньше побегов моноподиального ветвления успеет развиться и тем раньше растение перейдет к ветвлению симподиальному. Отсюда раннеспелые сорта имеют преимущественно симподиальное ветвление, а симподиальное ветвление, в свою очередь, характеризует ранние сорта. В растениеводстве дружность созревания и скороспелость всегда расценивались как ценные качества при возделывании зерновых растений. Поэтому всякие изменения растений в этом направлении должны были поддерживаться земледельцем и усиливаться его бессознательным участием в таком направленном отборе.

Взаимосвязь системы ветвления растений с их относительно большей или меньшей скороспелостью можно в отдельных случаях обнаружить не только у зерновых растений. Примером растения, не относящегося к зерновым, но все же образующего верхушечное соцветие, является картофель [3]. Анализируя характер ветвления различных его сортов, можно отчетливо увидеть, что у позднеспелых сортов превалирует моноподиальное ветвление, а у раннеспелых сортов, рано переходящих к цветению, имеется почти только одно симподиальное ветвление стеблей. Среднеспелые сорта занимают в этом отношении промежуточное положение, т. е. имеют и моноподиальное и симподиальное ветвление (схема 4).

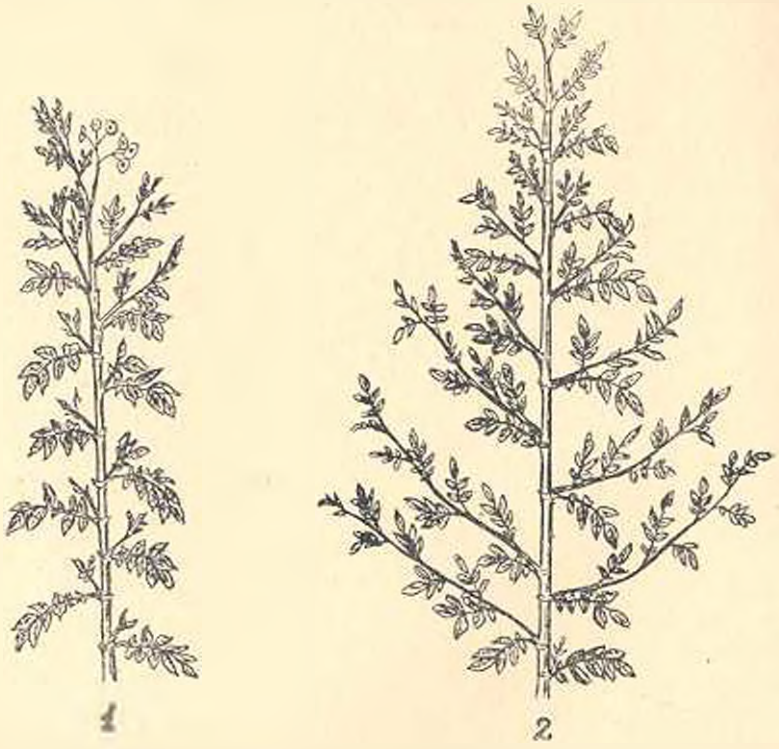

Схема 4. Сорта картофеля. 1—Ранняя роза (раннеспелый). 2—Вольтман (позднеспелый).

Эту связь системы ветвления стеблей с длиной вегетационного периода у такого растения как картофель можно объяснить тем, что с переходом к цветению у картофеля связано начало образования в подземной части клубней и, следовательно, раннее или позднее цветение сопровождается ранним или поздним образованием продуктивной части растения.

Описанная система ветвления растений, образующих верхушечное соцветие, как показывают даже немногие приведенные примеры, охватывает представителей самых различных ботанических семейств и указывает на наличие у них и в этом признаке известного паралле-

лизма, вскрытого в классических трудах академика Н. И. Вавилова [4]. Сходные у самых разных растений изменения этой системы ветвления в процессе их окультуривания еще больше подтверждают наличие такого параллелизма.

Ясное представление об изменениях в процессах ветвления, которые обнаруживаются у культурных растений при сопоставлении их с дикими родичами, имеет и другое значение. Оно указывает селекционеру направление, по которому длительным путем шел процесс естественного отбора и который, при выведении новых форм разного назначения и разной скороспелости, может быть сокращен современными методами селекционной работы.

Строгая зависимость системы ветвления растений от экологических условий, в которых шло формирование отдельных экотипов, позволяет указать на возможность полезного использования этого признака для систематики видов и внутривидовых форм.

Изучение системы ветвления растений, описанной нами для однолетних двухдольных растений, образующих верхушечное соцветие, и тех изменений, которые наблюдаются в этом процессе у окультуренных растений, расширяет наши познания в области биологии растений и говорит о необходимости дальнейших исследований в этом направлении.

гор. Москва

Поступило 20.II 1960 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атабекова А. И. Особенности ветвления у люпина. Сб. научных работ каф. ботаники Моск. с.-х. Академии им. К. А. Тимирязева. М., 1958.
2. Баруллина Е. И. Чечевица СССР и других стран. Прилож. 40-е к Тр. по прикл. бот., ген. и сел., М.—Л., 1930.
3. Букасов С. М. и Камераз А. Я. Селекция картофеля. Сельхозгиз. 1948.
4. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Теоретические основы селекции растений, т. 1. Сельхозгиз., М.—Л., 1935.
5. Вавилов Н. И. Селекция как наука. Теоретические основы селекции растений, т. 1. Сельхозгиз. М.—Л., 1935.
6. Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. Труды по прикл. бот. и сел., т. XVI, в. 2, 1926.
7. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Советская наука, М., 1950.
8. Зайцев Г. С. Цветение, оплодотворение и раскрытие коробочек у хлопчатника. Труды по прикл. бот., и сел; т. XIII, в. 2, М.—Л., 1922—1923.
9. Зайцев Г. С. Хлопчатник. Изд. Всес. ин-та прикл. ботаники. 1929.
10. Майсурян Н. А. Изменение растений люпина в процессе окультуривания. Рефераты докладов, Моск. с.-х. Акад. им. К. А. Тимирязева, в. 19, 1954.
11. Синская Е. Н. Масличные и корнеплоды семейства Cruciferae. Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. XIX, М.—Л., 1928.
12. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Изд. МОИП, М., 1948.