

УДК 581.446.2

О СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СПЕЦИФИКЕ СТОЛОНА

О.А. КОРОВКИН

(РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева)

В статье рассматриваются вопросы унификации терминологии, применяемой при описании процессов вегетативного размножения у высших травянистых растений разных жизненных форм. На основе результатов изучения литературных данных и собственных экспериментальных исследований предлагается авторская трактовка таких широко распространенных морфологических терминов, как стolon, ус и плеть, исходя из их структурных и функциональных особенностей. Доказывается невозможность применения этих терминов в качестве синонимов. Показано, что столоном можно считать только базальную часть побега вегетативного размножения, являющегося основной структурной единицей побеговой системы столонообразующих растений. Главные функции столона — отдаление и отделение вследствие быстрого отмирания специализированного органа вегетативного размножения (клубня, луковичы, клубнелуковичы или прикорневой розетки) от материнского растения. Формирующийся после столона орган вегетативного размножения — вторая часть побега вегетативного размножения. Усом предлагается называть систему побегов — симподий, состоящий из побегов вегетативного размножения возрастающего порядка, растущих в одном направлении. Рост стolonных частей этих побегов в одном направлении обеспечивает наибольшее отдаление дочерних растений от материнского, т.е. больший захват территории. Усы типичны для гемикриптофитов. Плеть представляет собой надземный плагиотропный побег с листьями срединной формации. Плеть — обычный ассимилирующий побег, не участвующий в вегетативном размножении. Дается оценка целесообразности использования при морфологических описаниях ряда других близких по значению терминов и понятий. Предлагаемая трактовка терминов поможет унифицировать терминологию, применяемую как в ботанических, так и агрономических исследованиях.

Ключевые слова: вегетативное размножение, столонообразующие растения, сарментация, побег вегетативного размножения, плеть, стolon, ус, флагелла.

Среди вегетативно-подвижных растений большую и явно обособленную группу составляют столонообразующие травянистые поликарпики. Общим свойством для них является высокая способность к вегетативному размножению с помощью высокоспециализированных побегов. Универсальная часть этих побегов — стolon, который обеспечивает не только отделение дочернего растения от материнского, но и его отдаление. Различаются же столонообразующие растения разными органами вегетативного размножения: клубнями, луковичами, клубнелуковичами, прикорневыми розетками. Проводимое нами многолетнее изучение этой весьма интересной группы биоморф как в условиях эксперимента, так и по литературным источникам позволило установить закономерности морфогенеза их вегетативных органов, выявить особенности формирования и структуры клонов, в виде которых эти растения существуют [4].

Однако проводимый в ходе исследований анализ литературных данных выявил удивительное несовпадение исследователей в трактовке понятия «столон» при описании особенностей развития столонообразующих растений. Оказалось, что диапазон трактовки термина «столон» весьма широк. В ботанической и агрономической литературе столонками называют и плети, и усы, и флагеллы, то есть все структуры с помощью которых может осуществляться процесс естественного вегетативного размножения. Согласиться со столь широким и неопределенным применением этого термина трудно. Оказалось, что при его использовании исследователями мало интересуют морфологические и функциональные особенности «столона». Не указывается, является ли стolon целым побегом или только его частью, насколько высока степень его специализации в функциональном отношении, каковы закономерности его формирования и отмирания. Из наиболее важных, на наш взгляд, трактовок этого термина можно выделить следующие.

Одно из первых толкований термина «столон» можно встретить у В. Тролля [12], который так называл дициклический монокарпический побег, обеспечивающий вегетативное размножение растений с отдалением дочернего растения от материнского. То есть побег, состоящий из базальной плагиотропной части с листьями низовой формации и тонкими длинными междоузлиями стебля, розеточной ортотропной части с листьями низовой формации и флоральной части (цветоноса). В качестве синонима английского термина *stolon* В. Тролля предлагает свой, немецкий, *Auslaufer*, который переводится в современных немецко-русских словарях как «отросток», «отпрыск», «потомок», а в ботанической справочной литературе еще и как «отбег» (на наш взгляд, крайне неудачно). В современной ботанической литературе из всех этих терминов обычно можно встретить лишь один — «отпрыск», однако совсем в другом толковании (отпрысками в современной морфологии называют надземные побеги, образующиеся из адвентивных почек на корнях).

Иначе представляет себе стolon И.Г. Серебряков [7]. Он пишет: «Основные функции столонов заключаются в удалении и отделении дочернего растения от материнского и проведении питательных веществ к дочерним растениям на первых этапах их онтогенеза... Для столонов характерно развитие удлиненных междоузлий при весьма ничтожной толщине стебля. Столоны обладают, обычно, недоразвитыми листьями. Характерным признаком столонов является весьма непродолжительная длительность жизни — они обычно отмирают в своей средней части в то же лето, когда появляются» (с. 294). Понятно, что здесь стolon уже рассматривается только как базальная часть побега со специфическими функциями и строением, хотя в тексте прямо это не указывается. К сожалению, рядом автор пишет: «типичными надземными столонками являются столонки или усы земляники...». В этом случае трудно понять, считает ли автор термины «столон» и «ус» синонимами, или нет — ведь запятой перед «или» нет... Из контекста выходит, что считает.

Точку зрения И.Г. Серебрякова о трактовке термина стolon разделяют ряд авторов современной учебной ботанической литературы [1, 3, 6, 10]. Но то, что стolon является лишь базальной частью побега, а не целым побегом, отмечается редко [3, 10].

В некоторых учебниках [8] можно встретить более расплывчатое определение столона: как недолговечного ползучего побега, служащего для вегетативного размножения и не накапливающего в себе запасных веществ. Здесь же отмечается, что «надземные столонки — недолговечные ползучие побеги, фотосинтезирующие и служащие для захвата территории и вегетативного размножения». В данном случае не выделяются две важнейшие морфологические особенности столона как высокоспециализи-

рованной части побега — сильная редукция листьев (вплоть до мелких чешуй) и явно выраженное удлинение междоузлий его стебля. Такая трактовка stolона позволяет авторам называть его также плетью и усом, что, на наш взгляд, совсем неправомерно.

Неоправданно широкое толкование термина «столон» можно встретить и в словарях [3]: «столон — видоизмененный, одно(двух)летний побег ползучий или участок побега с длинными тонкими междоузлиями и чешуевидными (катафиллами) или ассимилирующими листьями нижней формации (плеть); обеспечивает размножение вегетативное... и расселение...». Здесь же отмечается, что stolоны надземные называют усами, флагеллами, плетями или отбегам. Предлагаемое определение явно снижает высокий уровень специализации stolонной части выделяемого нами у stolонообразующих растений побега вегетативного размножения [4], предназначенной прежде всего для отдаления и отделения дочернего организма от материнского, что достигается значительными изменениями строения ее стебля и листьев. Следует подчеркнуть, что когда авторы пишут о том, что stolон удаляет дочернее растение от материнского, они явно применяют не тот глагол — удалить можно зуб или сорняк с грядки. Stolон же не удаляет, а отдаляет дочернее растение от материнского.

Интересно отметить, что морфологическая природа stolона может быть весьма разнообразной. Трудно не обратить внимание на неординарный способ формирования stolона у ряда видов тюльпанов, например, у тюльпана Биберштейна (*Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult fil.) [11]. У растений этого вида stolон представляет собой трубчатый вырост влагалища фотосинтезирующего листа, сросшегося основанием с узлом на донце молодой луковицы. Внутри stolона проходит канал, по которому смещается верхушечная почка. Она оказывается в конце stolона и апексом обращена внутрь, то есть в сторону материнского растения. Трудно поверить, что кто-то решится назвать такой stolон плетью или усом...

У проростков, ювенильных и имматурных растений stolоны выполняют только функцию углубления почки возобновления. У виргинильных растений stolоны растут горизонтально и перемещают верхушечную почку главного побега (!) на расстояние, равное длине stolона — до 20 см, то есть растения приобретают вегетативную подвижность, но при этом вегетативное размножение обычно отсутствует, имеет место лишь вегетативное воспроизведение. Получается, что в данном случае stolон представляет собой производное одного сильно метаморфизированного метамера главного побега.

Правда, начиная с виргинильного периода онтогенеза, в луковице могут закладываться две почки возобновления: не только верхушечная, но и пазушная. Интересно, что образующийся stolон выносит за пределы материнской луковицы верхушечную почку, в пределах материнской особи развивается луковица (почка возобновления) из пазушной почки. В результате развиваются две особи, то есть происходит вегетативное размножение. Понятно, что у цветущих растений, возобновляющихся симподиально, stolоны переносят пазушные почки.

Необходимо отметить интересный факт: туникатная луковица тюльпана представляет собой лишь крупную (обычно 3-летнюю) пазушную почку, которая еще не реализовывалась в побег. Тем не менее в справочной и учебной литературе туникатная луковица обычно понимается только как конечный этап развития годичного побега (формируется из влагалищ его листьев срединной формации).

Таким образом, у тюльпана Биберштейна наблюдается формирование stolона стебле — листового происхождения, обеспечивающего отдаление и отделение верхушечной почки как главного побега, так и боковых побегов возобновления. Одновре-

менно с этим столоном обеспечивает еще и заглубление верхушечной почки главного побега. Все это достигается благодаря росту столона в разных направлениях — вниз или вбок, то есть различной степени проявления его геотропизма. Следует подчеркнуть особо важную, на наш взгляд, деталь: уже с первых этапов онтогенеза растения его полициклический главный побег, благодаря перемещению его верхушечной почки столоном, каждый год проходит годичный цикл развития на новом месте. Таким образом, роль столона первоначально заключается только в предании растению вегетативной подвижности, и только позднее он обеспечивает ему способность к вегетативному размножению. В последнем случае столон является базальной частью побега вегетативного размножения, образующегося из пазушной почки. Весьма важно, что сведения о столь необычном морфогенезе столона подтверждаются анатомическими исследованиями, проведенными на разных этапах его развития.

По нашим представлениям, столоном можно называть только базальную *часть побега* вегетативного размножения, являющегося основной структурной единицей побеговой системы столонообразующих растений. Главные функции столона — отдаление и отделение вследствие быстрого отмирания специализированного органа вегетативного размножения от материнского растения. Такими органами вегетативного размножения могут быть клубни, луковицы, клубнелуковицы, прикорневые розетки. Каждый из них также представляет собой часть побега вегетативного размножения, формирующуюся позднее его столонной части. Функции столона отражают его строение: прежде всего — длинные (относительно тонкие) междоузлия, а также редуцированные в разной степени листья. У подземных столонов листья всегда низовой формации, т.е. редуцированы до мелких чешуй (катафиллов). У надземных столонов листья могут быть как низовой формации, например у земляники (*Fragaria* L.) так и срединной — у живучки (*Ajuga* L.), но в последнем случае они также сильно редуцированы, что и понятно: столоны не призваны заниматься фотосинтезом. Неверно говорить, что клубень, луковица или прикорневая розетка «образуются на столоне»: они являются продолжением побега вегетативного размножения — его второй частью. На столонах же могут образовываться столоны следующего порядка (из его пазушных почек) и придаточные корни. Говорить о том, что клубни образуются на столонах, можно лишь в случае так называемого «израстания» столонов, когда вследствие неблагоприятных погодных условий (длительный период жаркой и сухой погоды) из пазушных почек столона формируются не столоны следующего порядка, а сразу клубни (в этом случае развитие побега вегетативного размножения начинается с клубневой части — столонная выпадает).

Усом мы предлагаем называть *систему побегов* — симподий, состоящий из побегов вегетативного размножения возрастающего порядка, растущих в одном направлении. Именно рост этих побегов (их столонных частей) в одном направлении обеспечивает наибольшее отдаление дочерних растений от материнского, т.е. больший захват территории. Усы типичны для гемикриптофитов. Например, у растений земляники длина усов может достигать к концу периода вегетации 2 м! Количество же усов, формирующихся у одного растения и растущих в разных направлениях, может быть более 50 (при общем количестве побегов вегетативного размножения более 300).

Плеть представляет собой надземный плагиотропный *побег* с листьями срединной формации. На стебле этих побегов обычно не образуются адвентивные корни, т.е. они стелющиеся. Плеть — обычный ассимилирующий побег, не участвующий в вегетативном размножении. Типичными плетями можно назвать побеги растений

семейства Тыквенные (Cucurbitaceae): тыквы (*Cucurbita L.*), огурца (*Cucumis L.*). Кстати, побеги этих растений издавна называют плетью в практическом овощеводстве — очевидно, отсюда этот термин и пришел в морфологию растений, где с ним стали обходиться не совсем корректно...

Можно подчеркнуть еще раз важные структурные отличия столона, плети и уса: стolon — часть побега, плеть — побег, ус — система побегов (симподий).

Термин «флагелла» встречается крайне редко в научной литературе, а в учебной вообще не упоминается. В словарях его трактуют неодинаково: чаще так называют побегоподобные структуры мхов [5, 9]. Реже под флагеллой понимают надземный стolon, состоящий всего из одного метамера, т.е. представленный одним гипоподием [3]. Так как гипоподий тонкий и достаточно длинный, чтобы отдалить розетку от материнского растения, то вряд ли целесообразно заменять из-за такой несущественной морфологической особенности (один метamer) понятый термин «стolon» на неоднозначно трактуемый и редко используемый термин «флагелла».

Невозможность применения вместо термина стolon таких понятий, как «отбег» или «отпрыск» понятна из вышесказанного и дополнительных комментариев, на наш взгляд, не требует.

В последние годы в научной литературе можно встретить еще один термин, непосредственно связанный с вегетативным размножением растений и имеющий, действительно, очень широкое толкование. Речь идет о сарменте (от лат. *sarmentum* — отпрыск, плеть, ус). Под сарментацией понимают процесс естественного отделения любого побега (в том числе и адвентивного) или его части от материнского растения, способных вследствие формирования собственной корневой системы к самостоятельному существованию, т.е. дающих начало новой особи [2, 3]. О сарментах можно говорить и в том случае, когда вегетативное размножение осуществляется с помощью специализированных органов вегетативного размножения, так и тогда, когда оно, например, происходит в процессе партикуляции у корневищных растений. Нужно заметить, что при сарментации дочерние растения далеко не всегда оказываются отдаленными от материнского, что может вызывать высокую степень конкуренции между ними, приводящей к снижению их жизнеспособности.

Библиографический список

1. *Андреева И.И., Родман Л.С.* Ботаника. 3-е изд., перераб. и доп. М.: КолосС, 2003. С. 183.
2. *Барыкина Р.П.* Сарментация. Партикуляция. // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 302-310.
3. *Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Картухина Е.А. и др.* Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. Изд. 2-е, испр. и доп. М.: Изд-во МГУ 2005. 256 с.
4. *Коровкин О.А.* Закономерности онтогенеза клонов стolонообразующих растений. М.: Изд-во МСХА, 2005. 354 с.
5. *Коровкин О.А.* Морфология и анатомия высших растений: словарь терминов. М.: Дрофа, 2007. 268 с.
6. *Лотова Л.И.* Анатомия и морфология высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 130 с.
7. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. С. 294-296.
8. *Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др.* Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учебник для вузов. М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. С. 351-352, 369.

9. Словарь ботанических терминов. Киев: Наук, думка, 1984. 308 с.

10. *Тимотт А.К.* Ботаника: в 4 т.Т. 3. Высшие растения. М.: Издательский центр «Академия», 2007. 65 с.

11. *Шорина Н.И., Кобозева Е.А.* Биоморфологическое разнообразие способов погружения в почву почек возобновления у геофитов // Материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием «Принципы и способы сохранения биоразнообразия». Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2010. С. 52-54.

12. *Troll W* Vergleichenden Morphologi der Pflanzen. Berlin: Verlag von Gebruder Bomtrager, 1937. T. I. S. 724-735.

ON THE STRUCTURAL AND FUNCTIONAL SPECIFICITY OF A STOLON

O.A. KOROVKIN

(RSAU-MAA named after K.A. Timiryazev)

The paper covers issues indicating the necessity to unify the terminology used for describing vegetative propagation processes in herbaceous higher plants of various life forms. The author hereby proposes his own interpretation of widespread morphological terms "stolon", "runner" and "vine" based on their structural and functional peculiarities. This concept is built upon the results of original experimental studies as well as literature data analyses. The use of the above terms as synonyms is being proven unacceptable. It is shown that only the basal part of a vegetative shoot, which is a structural unit of the shoot system in stoloniferous plants, can be considered a stolon. The stolon's main functions are distancing and separation (due to speedy necrosis) of a specialized vegetative propagation organ (a tuber, a bulb, a corm or a basal rosette) from the mother plant. The subsequently forming organ of vegetative propagation is the second part of the vegetative propagation shoot. A sympodial shoot system, consisting of vegetative propagation shoots of ascending order, growing in the same direction, is suggested to be termed "a runner". The growth of its stolon parts in one direction ensures the greatest degree of distancing the offspring from the mother plant, i.e. the capture of a greater area. Runners are typical for hemi-criptophytes. A vine is an aerial plagiotropic shoot with foliage leaves. A vine is a regular assimilating shoot, not involved in the vegetative propagation. The advisability of using other terms and definitions close in meaning for compiling morphological descriptions is evaluated. The suggested interpretation of the terms is proposed to help in unifying the terminology used in botanical as well as in agronomical research.

Keywords: vegetative propagation, stoloniferous plants, sarmentation, vegetative propagation shoot, vine, stolon, runner, flagella.

Коровкин Олег Алексеевич — д. б. н., профессор кафедры ботаники РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (499) 976-16-18; e-mail: gelorok@rambler.ru).