

УДК 581.4

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *CANNA INDICA* L. ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ РАСТЕНИЙ ИЗ СЕМЯН

О. А. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

Описан морфогенез вегетативных органов канны индейской *Canna indica* L. в период с начала прорастания семян до отмирания главного побега в конце первого года жизни. Изучены процессы формирования, особенности темпа и ритма развития, ветвления и отмирания побеговой и корневой систем.

Род *Canna* L. — единственный род семейства *Cannaceae* — насчитывает около 50 видов, распространенных преимущественно в Центральной и Южной Америке. Канна — многолетнее растение со специализированными органами вегетативного возобновления и размножения — корневищами или клубнями побегового происхождения. Растет оно на солнечных местах, предпочитает влажные плодородные почвы по берегам рек и ручьев. С давних времен (2,5 тыс. лет до н. э.) возделывается индейцами тропической Америки как ценное пищевое крахмалоносное растение. В пищу используют корневища и клубни в вареном и печеном виде. У некоторых разновидностей канны индейской (*C. indica* L.) клубни содержат до 27% крахмала с крупными зернами, известного в мире под названием квинслендский, или австралийский, аррорут. Стебли и листья используют как корм для скота. Кроме Южной Америки канны выращивают в Индии, Индонезии, Австралии, на Гавайских островах [2, 3, 6]. Некоторые виды используют как лекарственные растения в качестве противоядного средства (клубни), а также мочегонного, потогонного и стимулирующего (корни). В Европу канна завезена как декоративное растение в XVI веке, в Россию — в начале XVII века. В настоящее время создано большое количество сортов, все они происходят в основном от канны индейской. Красиво и длительно цветущее многолетнее растение широко используется в декоративном садоводстве нашей страны.

Изучение онтогенетического морфогенеза растений различных жизненных форм не только имеет важное теоретическое значение в плане разработки общей теории онтогенеза растений и эволюции жизненных форм, но служит необходимой базой для их дальнейшего исследования в агрономическом аспекте. В ботанической и цветоводческой литературе [1, 3, 7, 9] в основном представлены сведения о морфологических особенностях канны. Данные о онтоморфогенезе, как правило, фрагментарны и касаются более поздних этапов развития растений.

Методика

Экспериментальную работу проводили в 1986—1987 гг. в ботаническом саду Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева. Растения выращивали из семян, полученных из Батумского ботанического сада. В конце февраля предварительно скарифицированные семена замачивали в воде и после их набухания через 2 сут высеивали на глубину 1—1,5 см в 9 см горшки, которые устанавливали в оранжерее. В начале мая растения (65—80 шт.) высаживали в открытый грунт на гряды на расстоянии 40×40 см, что обеспечивало отсутствие конкуренции между

ними. Уход заключался в прополке, поливе, рыхлении почвы.

Метод работы — сравнительный морфологический анализ системы побегов и корневой системы по фазам развития [4]. В течение вегетационного периода проводили 7—8 морфологических описаний. При каждом из них у всех растений описывали строение надземной части главного побега; одновременно выкапывали 3—5 растений для изучения строения подземных органов. В конце периода вегетации (начало октября) выкапывали и полностью описывали строение всех растений.

Результаты

Семена канны индейской — округло-овальной формы, несколько сжатые с боков, темно-коричневые или почти черные, размером 0,8—1,0×0,6—0,8 см. Семенная кожура твердая, гладкая. Основная запасная ткань — перисперм. Эндосперм в зрелом семени представлен единственным слоем клеток — алейроновым слоем [7]. Зародыш развит хорошо — палочковидный, прямой; состоит из семядоли, представляющей основную его часть, почки, занимающей относительно семядоли боковое положение, гипокотилия с зачатками 8—12 придаточных корней и зародышевого корешка. Семядоля цилиндрическая, нижняя часть ее представляет собой влагалище, прикрывающее верхушечную почку. Емкость верхушечной почки в зрелом семени — 2—3 листовых зачатка. Гипокотиль короткий и весь покрыт формирующимися на нем зачатками придаточных корней.

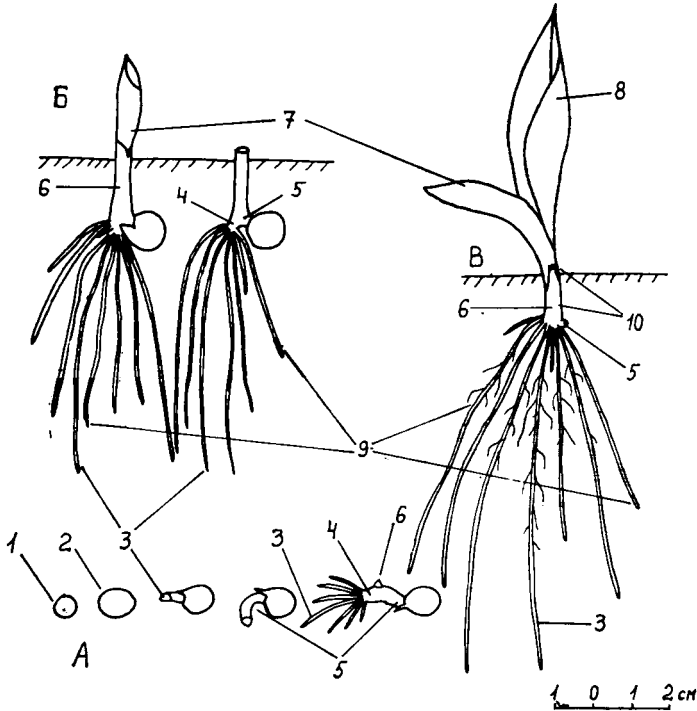


Рис. 1. Первые этапы развития растений.

A — прорастание семени; *Б* и *В* — растения в фазу соответственно 2-го и 3-го листа; 1 — сухое семя; 2 — набухшее семя; 3 — главный корень; 4 — гипокотиль; 5 — семядоля; 6, 7 и 8 — соответственно 1, 2 и 3-й листья; 9 — придаточные корни на гипокотиле; 10 — ложный стебель.

Прорастание семян подземное. Без скарификации семена не прорастали в течение месяца, что связано с высокой прочностью семенной кожуры и непроницаемостью ее для воды. После скарификации они прорастали через 3—4 дня (в результате набухания размер семян значительно увеличивался). При прорастании первой трогалась в рост семядоля — ее базальная часть значительно удлинялась и выносила остальные части зародыша из семени (рис. 1, *A*). Семенная кожура разрывалась сбоку — на микропиллярном конце семени, при этом она отставала в виде правильного по форме сегмента — своеобразной крышечки. Исходя из особенностей анатомического строения семенной кожуры [7] можно предположить, что «крышечка» представляет собой именно ту часть кожуры, которая сформировалась из интегументов (остальная часть семенной кожуры халазального происхождения). Определенную роль в столь своеобразном разрыве семенной кожуры играет, очевидно, и формируемый наружным интегументом микропиллярный воротничок.

При выходе из семенной кожуры зародышевый корень, гипокотиль и семядоля — белые. У гипокотилия и семядоли диаметр одинаковый — 0,2 см, отделяются они небольшим утолщением переходной зоны между ними (семядольный узел). Диаметр зародышевого корня несколько меньше, чем у гипокотилия. После выхода из семени трогался в рост гипокотиль; вначале его рост был плагиотропным, а затем — ортотропным — вниз. Главный корень начинал расти через 3—4 дня после начала прорастания семени; одновременно с ним развивались 8—10 придаточных корней на базальной части гипокотилия. Главный корень хорошо отличим от придаточных из-за больших длины и диаметра.

1-й лист — колпачковый, этиолированный; начинал образовываться на 7—9-й день после начала прорастания семян. Появлялся он, разрывая влагалище семядоли (рис. 1, А), достигал длины 2,5 см. Верхняя часть 1-го листа обычно выходила на поверхность почвы, но иногда он оставался полностью в нее погруженным. Всходы появлялись на 14—16-й день после начала прорастания семян (массовые — на 18—20-й день). До этого времени длина и диаметр гипокотилия и связника семядоли продолжали увеличиваться и достигали соответственно 0,5 и 0,35 см (гипокотиль) и 0,5 и 0,3 см (связник).

Начиная со 2-го листа у растений формировались листья срединной формации (рис. 1, Б). 2-й лист начинал образовываться через 3—5 дней после первого. У него были хорошо выраженное влагалище (открытое) длиной до 3,0 см и пластинка размером 3,5×2,0 см со слегка волнистым краем. В фазу 2-го листа диаметр семядольного узла увеличивался до 0,4—0,5 см. Поскольку диаметр семядоли и гипокотилия оставался неизменным, то из-за разрастания семядольного узла и узлов стебля главного побега связник семядоли и гипокотиль постепенно «заплывали» и делались незаметными (рис. 1, Б). В фазу 2-го листа семядоля оставалась прочно связанной гаусториальной частью с периспермом семени.

Главный побег развивался как розеточный с вьющимся листорасположением, вследствие чего стебель его имел уплощенную форму (наибольший и наименьший диаметр соответственно 0,5 и 0,3 см).

Главный корень достигал длины 6—7 см при диаметре базальной части 0,1 см, не ветвился. Число придаточных корней по сравнению с фазой 1-го листа несколько увеличивалось: 1—3 придаточных корня начинали развиваться на семядольном узле. Длина придаточных корней, сформировавшихся на гипокотиле, достигала 5,5—6,0 см при диаметре до 0,08 см. Окраска главного и придаточных корней белая.

Фаза 3-го листа наступала через 40—45 дней после появления всходов (рис. 1, В). К этому времени прекращался рост 1-го листа, а у некоторых растений он начинал отмирать в базипетальном направлении. Рост 2-го листа продолжался. 3-й лист — зеленый, с выраженным влагалищем и невыраженным черешком; форма листовой пластинки овальная, край ее на первых этапах развития ровный, позднее — волнистый. В фазу 3-го листа у растений формировался ложный стебель, образуемый влагалищами первых 3 листьев. Он достигал длины 2,2—2,5 см при диаметре 0,4×0,3 см (как и настоящий стебель, был уплощенным). Длина и диаметр настоящего стебля главного побега в это время составляли соответственно 0,6 см и 0,4×0,3 см.

Главный корень начинал ветвиться: в нижней его зоне образовывалось 3—5 боковых корней 2-го порядка. Число придаточных корней не увеличивалось, но росли они интенсивнее главного корня и достигали его длины (7,5—8,5 см); часть из них начинала ветвиться в базальной части.

Фаза 5-го листа наступала через 60—70 дней после появления всходов (рис. 2). К этому времени отмирал 1-й лист; он не опадал, а постепенно разрушался в базипетальном направлении. Все последующие листья продолжали увеличиваться в размерах. Длина влагалища и листовой пластинки достигала соответственно у 2-го листа 4,5 и 4 см, 3-го — 10,0 и 8,5, 4-го — 15,0 и 12, у 5-го — 20,0 и 18,0 см. По мере роста листа край его пластинки становился все более волнистым. В связи со зна-

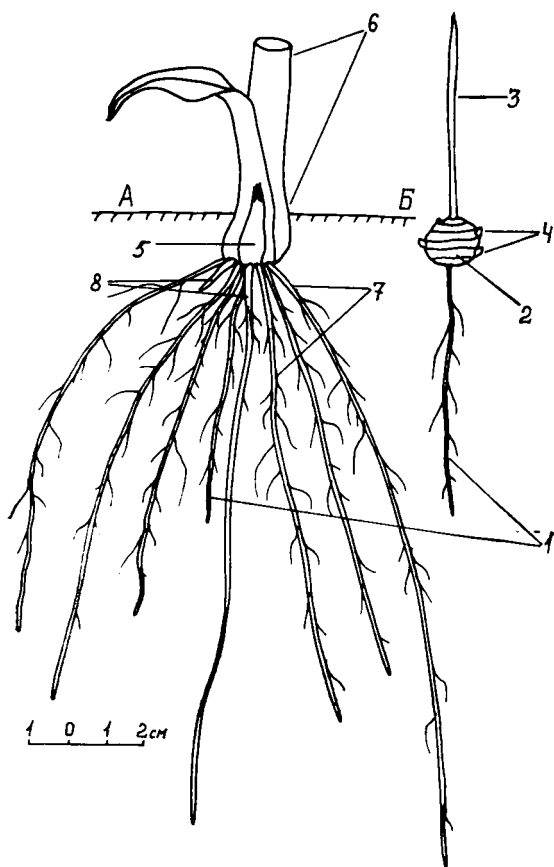


Рис. 2. Растение в фазу 5-го листа.

А — общий вид базальной части растения; Б — то же с удаленными листьями и придаточными корнями; 1 — главный корень; 2 — стебель главного побега; 3 — верхушечная почка главного побега; 4 — боковые почки; 5 — 1-й лист; 6 — ложный стебель; 7 — придаточные корни на гипокотиле; 8 — придаточные корни на стебле главного побега.

чительным увеличением диаметра стебля главного побега влагалища первых двух листьев разрывались в нижней зоне.

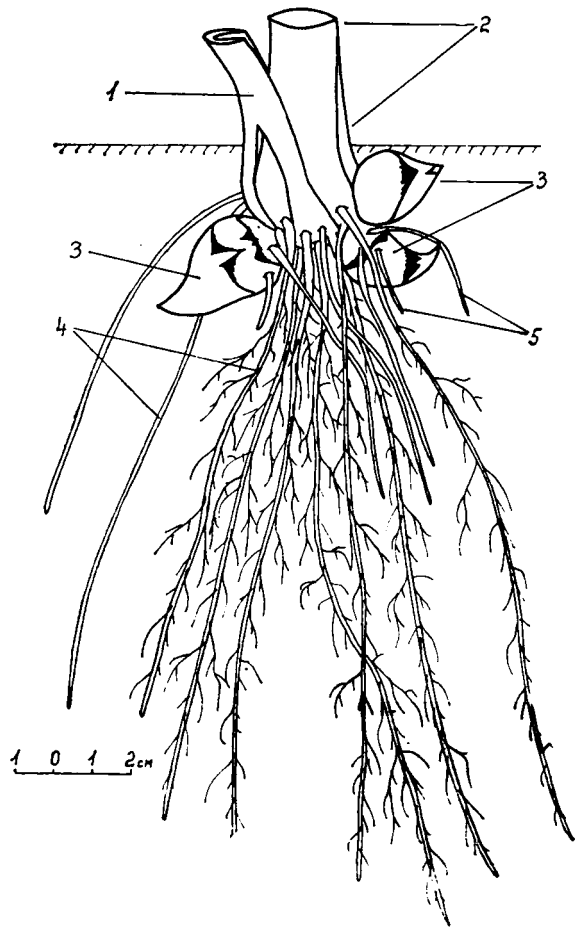
Длина ложного стебля достигала 20—23 см, а диаметр — $1,6 \times 0,7$ см (становился все более плоским). Настоящий стебель (длина — 1,5 см, диаметр — $1,0 \times 0,9$) имел округлую форму из-за большего диаметра междоузлий его средней зоны (рис. 2, Б). В пазухах 2—5-го листьев в акропетальном направлении начинали формироваться пазушные почки 2-го порядка, нижние из них достигали размера 0,25 см. Первый лист почек — чешуевидный, колпачковый (рис. 2, Б). У отдельных растений в базипетальном направлении начинал отмирать главный корень. У большинства растений развитие системы главного корня продолжалось: увеличивались число корней 2-го порядка и их длина. Началось образование придаточных корней на стебле главного побега. От корней, развивавшихся на гипокотиле и семядольном узле, они отличались более светлой окраской, значительно большим (в 2 раза) диаметром — до 0,2 см и большей интенсивностью роста. Несмотря на то что развитие этих корней начиналось значительно позднее, чем придаточных корней на гипокотиле, к концу фазы 5-го листа длина их была в 2 раза больше — 20—25 см. Следует отметить, что различия между этими корнями по диаметру проявлялись с самого начала их формирования.

У большинства растений к фазе 5-го листа отмирала семядоля и связь их с семенем прекращалась.

В фазу 7—8-го листа (95—105-й день после появления всходов) у растений начиналось ветвление главного побега: из почек в пазухах первых 3—4 листьев формировались побеги 2-го порядка. По структуре (небольшое число метамеров), и особенно форме (значительно большее утолщение стебля в средней зоне), побеги 2-го порядка представляли собой скорее клубни, чем корневища. На это указывается во всех морфологических описаниях канны индейской. Мы пришли к данному вы-

Рис. 3. Растение в фазу 9-го листа.

1 — основание влагалища 5-го листа; 2 — ложный стебель; 3 — клубни в пазухах 1—3-го листьев; 4 — придаточные корни на стебле главного побега; 5 — придаточные корни на клубнях.



воду, исходя из известного положения о том, что корневищу присущи меньшие специализация и отклонение от обычной формы вегетативных побегов, чем клубню [5].

Листорасположение у клубней, как и у главного побега, двурядное; листья стеблеобъемлющие, в виде колпачка. По мере роста клубня они разрывались и часто начинали отмирать в базипетальном направлении. На первых этапах развития (до фазы 3—4-го листа) клубни были округлыми или яйцевидными, позднее они становились овальными с заостренной верхней частью.

После начала формирования клубней темп развития главного побега замедлялся.

К фазе 9—10-го листа (115—120-й день после появления всходов) у растений отмирали и разрушались первые 2—3 листа, а рост 4—5-го листьев прекращался. Из-за увеличения диаметра стебля у 4—5-го листьев происходил разрыв влагалищ в нижней их зоне (рис. 3). Наибольшего размера достигали 8—9-й листья (длина влагалищ — до 32 см, размер пластинки — 28,5×12,5 см). С увеличением порядкового номера листа форма пластинки становилась более вытянутой.

Клубни 2-го порядка состояли из 2—3 метамеров и достигали длины 2,2—2,8 см при диаметре 1,8—2,3 см. Как правило, у растений формировалось 3—4 клубня в пазухах 2—5-го листьев главного побега (в пазухе 1-го листа клубень обычно не формировался). Как следствие двурядного листорасположения у главного побега, клубни 2-го порядка располагались в 2 ряда в одной плоскости, один над другим (рис. 3).

У большинства растений главный корень или полностью отмирал, или оставалась живой его базальная часть различной длины — от 2 до 5 см. Число придаточных корней увеличивалось до 30—35, они обра-

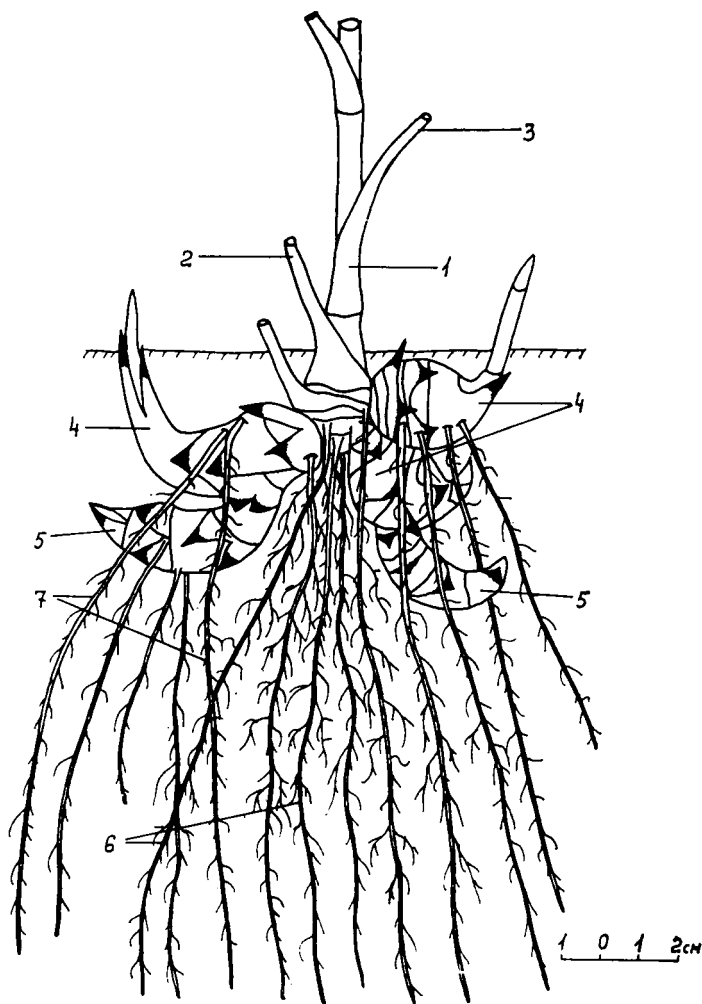


Рис. 4. Растение в конце периода вегетации (фаза 12-го листа).
 1 — главный побег; 2 и 3 — соответственно 7-й и 8-й листья; 4 — клубни 2-го порядка в пазухах 2—4-го листьев; 5 — клубни 3-го порядка; 6 — придаточные корни на стебле главного побега; 7 — придаточные корни на клубнях.

зовывались на междоузлиях стебля главного побега (обычно на протяжении 4—6 его первых метамеров) и клубней 2-го порядка. Мощность развития придаточных корней зависела от места их формирования — чем выше на стебле они образовывались, тем имели большие диаметр и интенсивность роста. Наиболее развитые придаточные корни достигали длины 35—40 см при диаметре в основании 0,3—0,35 см, ветвились они до 3-го порядка (ветвление начиналось при достижении ими длины 13—15 см). В отличие от придаточных корней 1-го порядка, диаметр которых был большим и мало изменялся по длине корня, у придаточных корней последующих порядков диаметр был значительно меньше (в 2—3 раза).

На клубнях придаточные корни (в количестве 2—3) начинали формироваться быстро, с самого начала их развития; они достигали длины 2—12 см при диаметре в базальной части 0,15—0,2 см, не ветвились (рис. 3).

В конце первого года жизни большинство растений находилось в фазе 10—12-го листа, отдельные — в фазе 7—13-го листа (рис. 4). Базальная часть стебля главного побега на протяжении первых 5—7 метамеров (по длине 2,0—2,5 см) была значительно утолщена (диаметр стебля достигал 2,0—2,3 см), а длина междоузлий была небольшой

(0,2—0,4 см). У последующих метамеров длина междоузлий резко увеличивалась: у 8-го — до 2,0 см, 9-го — до 5,0, 10-го — до 8,0 см и т. д., а диаметр их при этом значительно уменьшался — до 0,8—1,0 см (диаметр узлов стебля был на 0,3—0,5 см больше). Таким образом, у растений начинала формироваться репродуктивная часть главного побега [4]. Правда, в конусе нарастания зачатков репродуктивных органов обнаружено не было. Можно предположить, что при более длительном вегетационном периоде растения могли зацвести, т. е. главный побег у них развивался бы по типу моноциклического.

У растений отмерли первые 2—5 листьев (больше — у растений с более высоким темпом развития). Максимального размера достигали 9—11-й листья. С увеличением порядкового номера листа изменялось соотношение размеров влагалища и черешка: доля черешка возрастала.

Размер клубней 2-го порядка в пределах одного растения варьировал от 1,0 до 5,5 см (число метамеров — от 2 до 5). Наибольшего размера достигали клубни, формировавшиеся в пазухах 2—3-го листьев. Клубни 2-го порядка ветвились, из почек в пазухах 2—4-го листьев (преимущественно на нижней стороне клубня) образовывались клубни 3-го порядка. Клубни 3-го порядка интенсивно развивались и к концу периода вегетации состояли из 3—5 метамеров при длине до 5,0 см, т. е. по этим показателям не уступали клубням 2-го порядка. Поскольку листорасположение у клубней было двурядным и листья обычно располагались в вертикальной плоскости — с нижней и верхней стороны клубня, то клубни 3-го порядка, формировавшиеся на нижней стороне клубней 2-го порядка, оказывались сильно заглубленными в почву (до 6—8 см).

У ряда клубней 2-го порядка наблюдалось отсутствие периода покоя — из их верхушечной почки развивалась надземная часть побега с листьями срединной формации. Как правило, высота надземной части побега не превышала 20—25 см, а число листьев на ней варьировало от 2 до 4.

К концу первого года жизни корневая система у большинства растений была представлена только системой придаточных корней, число которых варьировало от 13 до 48 и зависело от мощности развития растений. Придаточные корни ветвились до 3-го порядка, длина их достигала 35—45 см.

У растений наблюдалось явление геофилии — втягивание базальной части главного побега в почву. Наиболее интенсивно этот процесс происходил во второй половине вегетационного периода. К концу периода вегетации нижняя зона главного побега находилась на глубине 2,5—3,5 см. Специализированные контрактивные корни у растений не развивались.

Прекращение роста растений было вынужденным в связи с наступлением первых осенних заморозков. За время хранения выкопанных растений в зимний период у них отмирал главный побег, за исключением его базальной части, которая оставалась живой и продолжала связывать между собой клубни. Таким образом, в первый год жизни растение существовало в виде единой особи, естественное вегетативное размножение и образование клона не наблюдалось.

Заклучение

Прорастание семян канны индейской—подземное. Проросток состоит из главного корня, гипокотыля, семядоли (представлена гаусториальной частью, связанной с периспермом семени, связником и влагалищем), 1-го листа низовой формации, выходящего на поверхность почвы, и придаточных корней, формирующихся на гипокотиле. Главный побег — моноциклический, но из-за короткого вегетационного периода растения не успевают перейти к образованию репродуктивных органов. Листорасположение двурядное. Все листья, кроме первого, — срединной формации, с хорошо развитыми открытыми влагалищами, образующими ложный стебель. Главный побег ветвится — в пазухах 2—5 нижних его листьев

формируются побеги 2-го порядка в виде клубней с чешуевидными листьями. В результате ветвления клубней 2-го порядка образуются клубни 3-го порядка. Развившиеся клубни — первый этап развития диклических побегов 2—3-го порядка. Наблюдавшиеся случаи израстания клубней свидетельствуют о способности этих побегов развиваться по моноциклическому типу.

Корневая система представлена системой главного корня и системой придаточных корней. Главный корень выражен только на первых этапах развития растений, в фазе 9—10-го листа он отмирает. Придаточные корни формируются вначале на гипокотиле, позднее — на стебле главного побега и клубнях. Наиболее мощное развитие характерно для придаточных корней, образующихся на стебле главного побега. У растений наблюдается явление геофилии без формирования специализированных контрактильных корней. В конце первого года жизни главный побег отмирает, органами возобновления служат сформировавшиеся клубни. Естественное вегетативное размножение в первый год жизни растений не происходит.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ангелиев В., Николова-Христова Н. Цветарство. — Пловдив: Христо Г. Данов, 1977. — 2. Вульф Е. В., Малеева О. Ф. Мировые ресурсы полезных растений. — Л.: Наука, 1969. — 3. Жизнь растений. — М.: Просвещение, 1982, с. 398—402. — 4. Игнатъева И. П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений / Методич. указания. — М.: ТСХА, 1983. — 5. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Советская наука, 1952. — 6. Соколова Н. П., Артюхова Г. А. Культивирование растений тропиков и субтропиков с видоизмененными органами. — М.: ТСХА, 1988, с. 21—23. — 7. Сравнительная анатомия семян. — Л.: Наука, 1985, т. 1, с. 227—230. — 8. Гупинцев В. Г. Цветоводство с основами селекции и семеноводства. — Л.: Стройиздат, 1977, с. 161—162. — 9. Феофилова Г. Ф. Последовательность развития соцветия и цветка *Canna generalis* Bailey. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 6, с. 705—712.

Статья поступила 28 декабря 1988 г.

SUMMARY

In first-year *canna* Indian *Canna indica* L. the main shoot is monocyclic, but plants do not come into blossom because of the short growing period. Renewal organs are tubers of shoot origin that are formed in the axils on lower leaves of the main shoot and make up the first stage in development of dicyclic shoots. As a result of their branching (formation of the next order tubers) the number of dicycling shoots increases. At the first stages of plant development the root system is a mixed one, later on it is represented by additional roots. The process of geophilia occurs without developing specialized contractile roots. During the first year plants are represented by a single individual — natural vegetative reproduction does not take place.