

УДК 581.412

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* L.

О. А. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

Установлено, что основным структурным элементом системы побегов является специализированный дициклический побег, развитие у которого проходит в 3 этапа: формирование столона, клубня (1-й год жизни побега) и надземной фотосинтезирующей части (2-й год жизни), на которой образуются пазушные соцветия и новые дициклические побеги. Совокупность сменяющих друг друга дициклических побегов возрастающего порядка образует клон, в виде которого стрелолист существует. Мнение о наличии у стрелолиста корневища ошибочно.

Стрелолист отличается от ранее изученных представителей данной жизненной формы в основном постоянством структуры двух первых частей дициклического побега — столона и клубня, а также отсутствием их ветвления, что значительно снижает способность растения к вегетативному размножению.

Стрелолист обыкновенный (сем. Alismataceae) — широко распространенное в нашей стране растение, растущее по берегам и мелководьям различных водоемов. Благодаря красивой стреловидной форме листьев, нетребовательности к условиям произрастания и высокой способности к размножению он является одним из ценных растений для декоративного оформления искусственных водоемов. Крахмалистые клубни стрелолиста — хороший корм для различных водных животных и водоплавающих птиц; учитывая это, в охотничьих хозяйствах практикуют создание искусственных посадок стрелолиста [8]. После термической обработки клубни могут использоваться в пищу. В Китае и Японии выведены сорта, отличающиеся от диких видов более крупными клубнями. Имеются сведения об использовании стрелолиста в качестве лекарственного растения и тонизирующего средства [2].

Целью проведенной нами работы было изучить морфогенез вегетативных органов стрелолиста обыкновенного при развитии растений из семян и из клубней как одного из представителей столонообразующих травянистых поликарпиков с клубнями побегового происхождения — своеобразной жизненной формы растений, исследование которой мы ведем в течение ряда лет [4].

Методика

Исследования проводили в 1981—1982 гг. по методике И. П. Игнатъевой [3] в ботаническом саду при кафедре ботаники Тимирязевской академии.

Семена и клубни стрелолиста собирали в начале октября в месте естественного произрастания растений — на Головинских прудах г. Москвы. В течение зимы семена хранили в холодильнике в колбе с водой при температуре 5...6 °С. В середине февраля их высевали в плоские широкие сосуды с водой и песчаным дном. Сосуды помещали в теплицу, в которой поддерживалась температура воздуха 16...18 °С. В конце марта в фазу 2—3-го листа растения пересаживали в 11 см горшки со смесью дерновой и листовой земли (1 : 1), установленные на стелла-

жи теплицы, и ежедневно обильно поливали. В I декаде мая горшки с сеянцами выставляли в открытый бассейн с проточной водой (глубина воды над уровнем почвы в горшках варьировала в течение периода вегетации с 12 до 15 см).

Для изучения морфогенеза вегетативных органов стрелолиста при развитии растений из клубней собранные на прудах клубни высаживали в середине октября в 17 см горшки на глубину 3—4 см. Горшки прикапывали в открытом бассейне со спущенной водой, где они и зимовали. В период вегетации слой воды в водоеме поддерживался 12—15 см.

Метод работы — сравнительный морфологический анализ системы побегов и кор-

невой системы по фазам развития растений. Детальные описания растений проводили при выращивании их из семян в фазы начала прорастания семян, появления всходов, изменения формы листьев, начала формирования столонов, клубней, после отмирания надземной части; при выращивании из клуб-

ней — в фазы появления побегов возобновления на поверхности почвы, изменения формы листьев, начала образования столонов, клубней, после отмирания надземной части. Одновременно наблюдали за развитием растений в естественных условиях.

Результаты

Семена у стрелолиста неправильной косо-округло-треугольной формы с хорошо выраженным носиком, плоские, длиной 0,5—0,6 см, шириной 0,3—0,5 см (рис. 1, *А*). Семенная кожура полупрозрачная, сквозь нее хорошо виден подковообразно изогнутый белый зародыш длиной 0,6—0,7 см, диаметром 0,08 см. Семена прорастали недружно — на 7—20-й день после посева. При прорастании первым трогался в рост гипокотиль. Он быстро достигал длины 0,7—1,0 см (иногда 2 см), проник в почву и затем вытягивал семядолю из семенной кожуры (рис 1, *Б*). Семядоля выполненная, плотная, при выходе из семенной кожуры — белая, но быстро зеленеющая и после этого хорошо отличимая от гипокотилия, окраска которого остается белой.

Продолжительность фазы семядоли — 7—10 дней. Первый лист — линейный, при появлении прорывал основание семядоли; вначале белый, позднее зеленеющий (медленнее, чем семядоля). Он достигал длины 2 см и ширины 0,2 см (рис. 1, *Г*).

В фазу семядолей на базальной части гипокотилия по длине до 0,1 см образовывалось 2—3 ряда корневых волосков длиной до 0,2—0,4 см (рис. 1, *В*). Продолжительность их жизни была небольшой: они отмирали к фазе 2-го листа. Образование корневых волосков на гипокотиле, очевидно, было связано с тем, что главный корень у растений начинал формироваться только в конце фазы семядоли и развитие его шло медленно. Вначале главный корень был хорошо отличим от гипокотилия, так как значительно уступал ему по диаметру, но к фазе 2-го листа эти различия сглаживались. Образование придаточных корней на

семядольном узле совпадало с появлением 1-го листа. Как правило, сначала формировался только один придаточный корень, остальные появлялись позднее — в фазу 2—3-го листа (рис. 1, *Г*, *Д*).

В 1-й год жизни растения развивались очень медленно — фаза 5-го листа наступала через 2,5 мес после появления всходов. Поскольку эпикотиль и междоузлия последующих меамеров главного побега сильно укорочены, последний формировался в виде прикорневой розетки. Первые 5—7 листьев — линейные, каждый последующий лист относительно более вытянутый, чем предыдущий. При этом ширина у всех листьев была примерно одинакова: 0,15—0,2 см, а длина возрастала от 1,5—2,0 см у первых двух листьев до 3,5—5,0 см у 5-го листа. К фазе 5-го листа длина главного корня достигала 3,5—5,0 см при диаметре базальной части до 0,1 см, он не ветвился. Число придаточных корней возрастало до 6—8 см, длина их варьировала от 0,5 до 5,0 см,

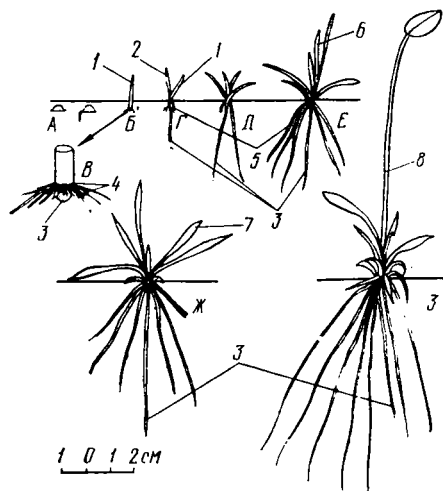


Рис. 1. Первые этапы развития растений из семян.

А — прорастание семян; *Б* — фаза семядоли; *В* — образование корневых волосков на нижней части гипокотилия (увеличено в 8 раз); *Г* — *Ж* — растения в фазе 1, 3, 5, 9 и 11-го листа; *Е* — семядоля; *З* — 1-й лист; *И* — главный корень; *К* — корневые волоски на гипокотиле; *Л* — придаточные корни; *М*, *Н* и *О* — соответственно 5, 8 и 11-й лист.

от главного корня они отличались несколько меньшим диаметром.

Начиная с 6—8-го листа наблюдалось расширение верхней зоны листьев, т. е. происходила дифференциация листа на ланцетовидную пластинку и черешок (рис. 1, Ж). Одновременно расширялась нижняя часть листьев по длине до 0,5 см, они становились стеблеобъемлющими; у 9-го и последующих листьев образовывались открытые влагалища.

Начиная с фазы 9—11-го листа наблюдалась четкая дифференциация листьев на овальную пластинку и черешок. Переход от слабо-дифференцированных листьев к хорошо дифференцированным был довольно резким и сопровождался значительным увеличением их размеров. Черешок достигал длины 7—9 см, пластинка — 1,5—2,5 см при ширине 1,0—1,4 см (рис. 1, З). Следует подчеркнуть, что столь резкое изменение формы листьев не было связано с колебаниями толщины слоя воды в водоеме, которая оставалась постоянной (12—15 см). Все листья были водными, т. е. целиком погруженными в воду. Водных листьев с овальной пластинкой у растений было немного — 1—3.

С появления 11 — 14-го листа листья формировались со стреловидной пластиной. Первые 1—3 из них были водными, остальные — плавающими, т. е. длинная черешка у них уже достигала глубины воды в водоеме и листовые пластинки плавали на поверхности воды. Надводных листьев в 1-й год жизни не образовывалось.

К концу периода вегетации растения находились в фазе 13—15-го листа (рис., 2, А). Наибольшими размерами отличались 10—13-й листья. Длина черешка у них достигала 20 см (несмотря на постоянный уровень воды в водоеме он продолжал удлиняться), длина пластинки — 4,0 см, ширина — 2,0 см. Длина листовых влагалищ была до 3,5 см.

По мере формирования новых листьев старые отмирали. К фазе 7—9-го листа отмирала семядоля, а иногда и первые 1—2 листа. К концу периода вегетации отмирали первые 7—9 листьев, т. е. все линейные листья. Они не опадали, сначала желтели, а потом постепенно-разрушались в базипетальном направлении. Следует отметить, что у 10 % растений формировались только линейные листья, размер которых не превышал 4,0×0,3 см; при этом по темпу развития эти растения не отличались от остальных и к концу периода вегетации находились также в фазе 13—15-го листа.

К концу периода вегетации длина стебля главного побега достигала 0,5—0,7 см при диаметре 0,4—0,5 см.

Формирование столонов у растений начиналось в фазу 9—10-го листа (через 130—135 дней после появления всходов) и совпадало с появлением первых дифференцированных листьев. Столоны образовывались в пазухах 6—7-го листа, по одному в пазухе каждого листа; позднее они могли развиваться в пазухах 8—10-го листа. Как правило, на одном растении было 2—3 столона, редко — 4—5. Столоны развива-

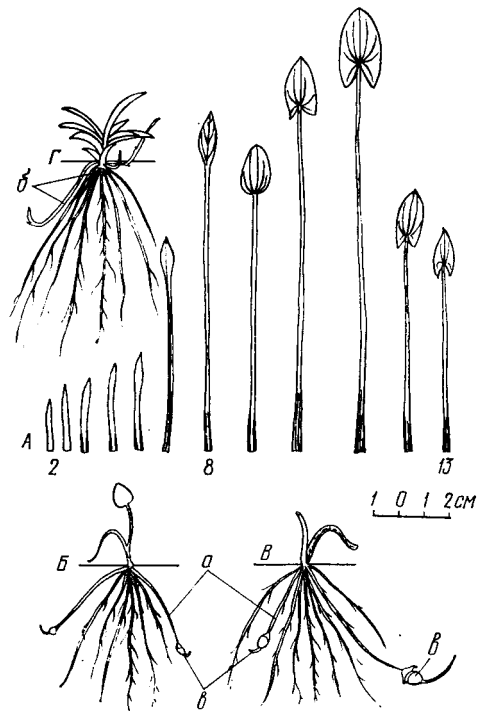


Рис. 2. Растения стрелолиста в конце 1-го года жизни.

А — листовая ряд главного побега; Б — наименее развитое растение; В — наиболее развитое растение; Г — растение с линейными листьями; а — столоны 2-го порядка; б — израстающие столоны 2-го порядка; в — клубни 2-го порядка.

лись медленно и к концу вегетации достигали длины 3—6 см, при этом все они состояли из трех метамеров (рис. 2, **Б**, **В**). Диаметр стебля столонов варьировал в зависимости от мощности развития растений от 0,05 до 0,15 см и был одинаковым по всей длине. Листья у них чешуевидные, стеблеобъемлющие, белые, относительно крупные (длина 0,5—0,7 см). Столоны не ветвились. Израстание столонов (выход верхней части на поверхность почвы) наблюдалось только у растений с линейными листьями, у которых израстали почти все стороны (рис. 2, **Г**). Столоны проникали в почву под углом в 45—60° на глубину 3—5 см.

Формирование клубней начиналось в фазу 12—13-го листа (через 160—165 дней после появления всходов) одновременно у всех столонов. Рост клубня проходил в акропетальном направлении за счет образования метамеров с утолщенным стеблем. У всех растений клубни состояли из двух метамеров. Листья у клубней крупные, пленчатые, бесцветные, полностью покрывающие клубень. Таким образом, формирующийся орган запаса и вегетативного размножения по морфологии весьма близок к клубнелуковице, отличаясь от нее только удлинненной формой стебля. Размеры клубней небольшие: длина 1—1,5 см, диаметр 0,6—0,9 см. Окраска стебля клубня различалась в пределах одного растения: желтая, зеленая, голубая или фиолетовая различных оттенков. Она резко отличалась от окраски столонов, которая оставалась белой. Одновременно с ростом клубней у них происходило образование крупной (длиной до 2,0 см, диаметром до 0,2 см) верхушечной почки (рис. 2, **Б**, **В**). Почка отличалась характерной шиловидной формой (обычно верхняя ее часть была изогнута вверх), состояла из 4—6 листовых зачатков. Окраска верхушечной почки, как правило, совпадала с окраской клубня, но была более светлой. Пазушные почки на клубнях не формировались; израстания клубней не происходило.

Корневая система к концу 1-го года жизни растений была представлена главным и придаточными корнями. Главный корень был развит относительно слабо: длина его не превышала 10 см, ветвился он до 2-го порядка. Придаточные корни развивались значительно интенсивнее. Они образовывались на семядольном узле и первых 5—7 узлах стебля главного побега. Формирование новых придаточных корней прекращалось к концу августа. К этому времени число их достигло 27—35 см, длина варьировала от 10 до 25 см; четвертая часть этих корней ветвилась до 2-го порядка. На столонах и клубнях придаточные корни не развивались.

У растений наблюдалось явление геофилии. Если в фазу семядольный узел находился над уровнем почвы на высоте 0,5—1,0 см, то к фазе 5—6-го листа — на уровне почвы, а к фазе 12—13-го листа (в конце периода вегетации) — на глубине до 0,5 см. Специализированных контрактивных корней не было обнаружено. Отмирание растений происходило в результате наступления заморозков в середине октября. Живыми оставались только клубни с верхушечными почками.

При развитии растений из клубней побеги возобновления формировались из верхушечных почек, которые трогались в рост в конце апреля — начале мая. Развитие верхушечной почки начиналось с удлинения междоузлий ее 1—3 первых метамеров. Длина их в зависимости от глубины расположения клубня возрастала до 2—11 см (рис. 3, **А**, **Б**). После выхода верхушечной почки на поверхность почвы из нее формировалась розетка из 6—8 линейных листьев размером 2,5—3,0××0,4 см (к фазе 11—12-го листа длина этих листьев увеличивалась до 10—11 см, ширина — до 0,8 см). Начиная с 7—9-го листа у растений образовывались листья с овальной пластинкой. Переход от линейных листьев к листьям с овальной пластинкой был постепенным, он начинался с незначительного расширения верхней части листа (рис. 3, **В**). Число листьев с овальной пластинкой не превышало 2—3, как правило, они были водными, у отдельных растений — плавающими. Начиная с 9—12-го листа развивались листья со стреловидной пластинкой. Пе-

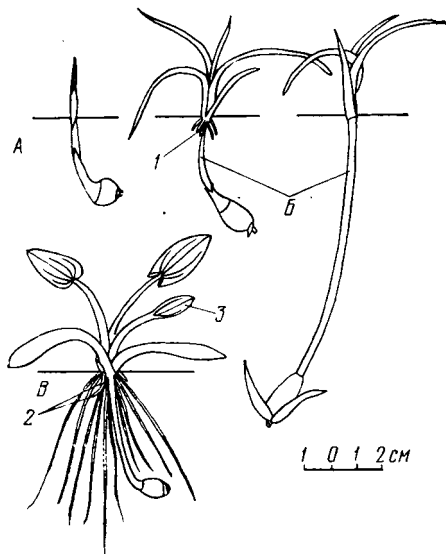


Рис. 3. Первые этапы развития растений из клубней.

А — начало прорастания верхушечной почки клубня; *Б* — изменение длины первых междоузлий стебля побега возобновления в зависимости от глубины расположения клубня; *Б'* — фаза 11-го листа (начало образования столонов); *И* — придаточные корни; *2* — столоны; *3* — 9-й лист.

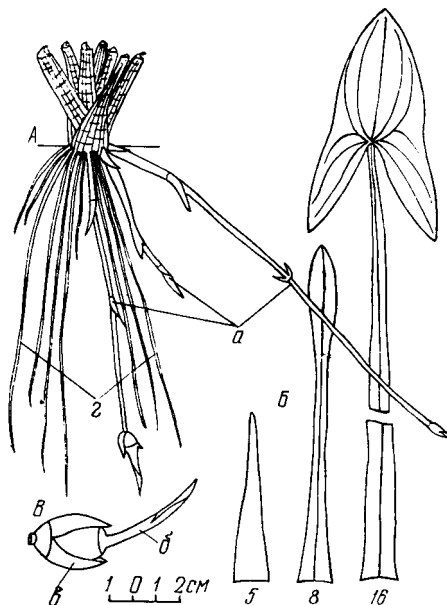


Рис. 4. Растение стрелолиста, развившееся из клубня.

А — базальная часть побега возобновления; *Б* — изменение формы листьев у побега возобновления; *Б'* — клубень; *а* — столоны; *б* — верхушечная почка клубня; *в* — лист клубня; *г* — придаточные корни.

реход от листьев с овальной пластинкой к листьям со стреловидной пластинкой был довольно резким — в пределах 1—2 листьев (как и у семян). Листья со стреловидной пластинкой были обычно воздушными, но у слабозрелых растений оставались плавающими. У воздушных листьев со стреловидной пластинкой изменялась форма черешка — вместо линейного формировался трехгранный крылатый черешок. При развитии растений из клубней листья всех трех видов были стеблеобъемлющими.

К концу периода вегетации у побега возобновления образовывалось до 30 листьев. У наиболее крупных из них (23—25-го) длина черешка достигала 35 см при размере пластинки 12×6 см (рис. 4, *Б*). Старение и отмирание листьев происходило быстро — к фазе 10—12-го листа отмирали первые 2—3 листа; к концу периода вегетации — первые 12—15 листьев (все линейные, все с овальной пластинкой и часть со стреловидной пластинкой). Отмершие листья не опадали.

В конце июня — через 60—70 дней после появления побегов возобновления — на поверхности почвы растения вступали в фазу бутонизации. Соцветия у стрелолиста пазушные, на длинных (до 40 см) цветоносах, формировались в пазухах 12—15-го листьев, по 1—3 у растения.

Образование столонов начиналось в фазу 10—12-го листа — через месяц после появления побегов возобновления на поверхности почвы. Столоны формировались в пазухах 5—10-го листьев, по одному в пазухе каждого листа. У одного растения образовывалось 3—5, реже — до 7 столонов (рис. 4, *А*). На первых этапах столоны развивались очень медленно, наиболее интенсивный их рост наблюдался в конце июня — начале июля. К концу периода вегетации длина столонов достигала 10—25 см при диаметре 0,2—0,4 см. Структура столонов была одинаковой, все состояли из трех метамеров (аналогично сеянцам). Листья у столонов пленчатые, стеблеобъемлющие, длиной до 2,0 см. К концу периода вегетации окраска столонов изменялась с белой на желтую или светло-коричневую. Столоны входили в почву под углом 45—60°, при достижении глубины 4—5 см направление их роста менялось и они росли параллельно поверхности почвы.

Образование клубней у растений происходило во второй половине июля — на 65—70-й день после появления побегов возобновления на поверхности почвы, т. е. значительно раньше, чем у растений 1-го года жизни. Однако структура клубней оставалась такой же, они состояли из двух метамеров с утолщенным стеблем и хорошо развитой верхушечной почки. Длина клубней достигала 3,5 см, диаметр — 1,5 см; окраска стебля — как у клубней семянцев. Листья у клубней чешуевидные, бесцветные, стеблеобъемлющие, длиной до 25 см. Длина верхушечной почки до 4,0 см, диаметр до 0,3 см; емкость ее была значительно больше, чем у клубней семянцев — она состояла из 7—8 зачатков линейных листьев (рис. 4, В).

Придаточные корни начинали образовываться одновременно с выходом верхушечной почки на поверхность почвы на узлах стебля ее первых метамеров. Вначале формирование придаточных корней у растений шло медленно, к фазе 7—9-го листа (начало образования листьев с овальной пластинкой) развивалось 5—10 корней длиной 3—6 см. Однако в дальнейшем этот процесс активизировался и уже к фазе 11—12-го листа (начало столонообразования) число придаточных корней у растения увеличилось до 25—30, а у отдельных растений — до 50. Более половины придаточных корней ветвились: образовывалось до 40 корней 2-го порядка длиной до 5,0 см. Как правило, все придаточные корни формировались на первых 5—7 узлах стебля побега возобновления. В дальнейшем число придаточных корней у растения не изменялось, но длина их возрастала до 35—40 см, порядок ветвления не увеличивался.

Изучение морфогенеза вегетативных органов стрелолиста при развитии растений из семян и из клубней позволило выявить основные структурные элементы системы побегов растения и особенности их развития.

В 1-й год жизни растение представлено розеточным главным побегом; в конце периода вегетации на его базальной части начинается образование специализированных боковых побегов 2-го порядка. Вначале формируется их стolonная, а позднее — клубневая часть. В конце 1-го года жизни под воздействием неблагоприятных условий главный побег и стolonная часть боковых побегов отмирают, живыми остаются только клубневые их части, в виде которых растение переживает неблагоприятный период. Во 2-й год жизни продолжается развитие боковых побегов 2-го порядка — из верхушечных почек клубней формируется надземная фотосинтезирующая часть, представленная прикорневой розеткой. В пазухах нижних листьев образуются боковые побеги 3-го порядка, в пазухах верхних листьев — соцветия. К зиме розеточная часть побега 2-го порядка и стolonные части побегов 3-го порядка отмирают. Растение зимует в виде клубней 3-го порядка. Подобное чередование дициклических побегов происходит и в дальнейшем. Таким образом, основным структурным элементом системы побегов стрелолиста является дициклический специализированный побег, проходящий 3 этапа развития: формирование столона, клубня и надземной фотосинтезирующей части в виде прикорневой розетки, на которой образуются пазушные соцветия. Ряд сменяющих друг друга дициклических побегов возрастающего порядка формирует клон, в виде которого существует стрелолист. Имеющееся мнение [8, 9] о наличии у стрелолиста корневища ошибочно.

Строение побеговой системы стрелолиста в целом соответствует таковой у ряда ранее изученных растений, относящихся к данной жизненной форме — картофеля, топинамбура, стахиса Зибольда и кислицы клубненой. В отличие от них у стрелолиста две первые части дициклических побегов — стolon и клубень (всегда состоят соответственно из 3 и 2 метамеров); у этих побегов полностью отсутствует ветвление. Поскольку ветвление дициклических побегов (т. е. образование новых дициклических побегов) происходит только в небольшой зоне надземной фотосинтезирующей части, способность стрелолиста к веге-

тативному размножению значительно ниже, чем у вышеуказанных видов.

Столь широко известное у стрелолиста явление гетерофиллии обычно связывают с развитием растений одновременно в двух средах — в водной и воздушной [1, 5—7]. Проведенное нами исследование показало, что при постоянном развитии растений в воде форма листьев как у главного побега, так и у надземной части дидицических побегов также меняется. — образуются листья всех трех форм. Формирование листьев одной формы (линейных) наблюдается только при нахождении растений на большой глубине [1, 8]. Это связано, на наш взгляд, с неблагоприятными условиями для развития растений — недостаточной освещенностью, пониженной температурой, повышенным давлением и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

1. Васильченко И. Т. Неотенические изменения у растений. М.; Л.: Наука, 1965. — 2. Вульф Е. В., Малеева О. Ф. Мировые ресурсы полезных растений. — Л.: Наука, 1969. — 3. Игнатьева И. П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. — М.: ТСХА, 1983, с. 3—55. — 4. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Oxalis tuberosa* Molina при выращивании растений из клубней. — Изв. ТСХА, 1986, вып. 3, с. 59—63. — 5. Кутлова Т. Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвинского заповедника, Вологда, 1957, вып. 4, с. 403—466. — 6. Мяло Е. Г. К экологии прибрежно-водных растений. — Бюлл. МОИП, т. 65, отд. биол., 1960, вып. 6, с. 92—98. — 7. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1952, с. 170—171. — 8. Смиренский А. А. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах. — М.: Заготиздат, 1952, вып. 2, с. 60—68. — 9. Травянистые растения СССР. — М.: Мысль, 1971, т. I, с. 201.

Статья поступила 16 декабря 1986 г.

SUMMARY

It is found that the main structural element of *Sagittaria sagittifolia* L. shoot system is a specialized dicycle shoot which develops in 3 stages: formation of stolon, tuber (the 1st year of the shoot's life), and aboveground photosynthesizing portion (the 2nd year) on which axile inflorescences and new dicycle shoots are formed. The whole complex of replacing each other dicycle shoots of the increasing order make up a clone, and that is the way the sagittate leaf exists. The common opinion that sagittate leaf has a rhizome is a mistake.

Sagittate leaf differs from previously studied representatives of the life form mainly in that its two first portions of dicycle shoot — stolon and tuber — always have the same structure and are not branched, which considerably reduces the plant's ability to vegetative reproduction.