

# 慈姑匍匐茎的起源和球茎的膨大研究\*

施国新 徐祥生 陈维培

(南京师范大学生物系)

**提 要** 匍匐茎的发生一般见于主茎倒二或倒三叶原基的叶腋部位。在匍匐茎发生区域的主茎一侧,匍匐茎原始细胞的基部形成壳状区;壳状区的形成对匍匐茎原基的外凸起一定作用。匍匐茎无居间分生组织;它的伸长依靠顶端分生组织细胞的横向分裂,使轴向细胞数目增多,并使细胞的轴向延伸。

球茎的膨大是通过匍匐茎第8—10节基本分生组织的细胞有丝分裂,增加细胞数目,然后细胞体积的扩大来实现的。球茎中的淀粉一般为单粒淀粉;匍匐茎中的淀粉由单粒和复合两种淀粉粒组成。

**关键词** 慈姑;匍匐茎;球茎;淀粉粒;壳状区

慈姑(*Sagittaria sagittifolia* L.)属泽泻科,为多年生水生草本植物。生产上常用球茎或球茎顶芽于春夏栽植,冬季或次年早春采收,是冬春季节供应的优良蔬菜。

国内外关于慈姑的形态解剖学研究已有若干报道<sup>[1,6,7,9,12]</sup>。但至今尚未见到有关慈姑匍匐茎和球茎发育研究的报道。因此,对慈姑匍匐茎的起源和球茎的膨大,从实用上及理论上都有研讨的必要。本文就慈姑匍匐茎的发生,球茎的膨大及淀粉粒的分布等初步观察结果报道于后。

## 材 料 和 方 法

本研究采用的植株由球茎顶芽培育而成。主要品种为苏州黄。植株箭形叶长出后分期取样;匍匐茎顶端开始膨大时,为观察其细胞的分裂相,24小时内连续取样。

材料用FAA(50—70%)固定液固定,以常规石蜡切片法制成6—8  $\mu\text{m}$ 厚度的连续切片。用铁矾苏木精染色;并用番红-固绿两重染色作对照。在茎端切片的染色中,采用Sharman的染色技术<sup>[14]</sup>,中性树胶封片。

## 观 察 结 果

### 1. 壳状区的形成与匍匐茎的起源

慈姑主茎短缩,叶丛生,成莲座型;匍匐茎由主茎叶腋的腋芽生长和伸长而形成

本文于1987年10月1日收到。

\*本研究为国家自然科学基金资助项目。

(图1)。腋芽的发生一般见于主茎顶端的倒二或倒三叶原基的叶腋部位(图2), 属外起源。

在主茎端一侧的腋芽原始细胞团最初是与主茎顶端分生组织连接在一起的(图2); 由

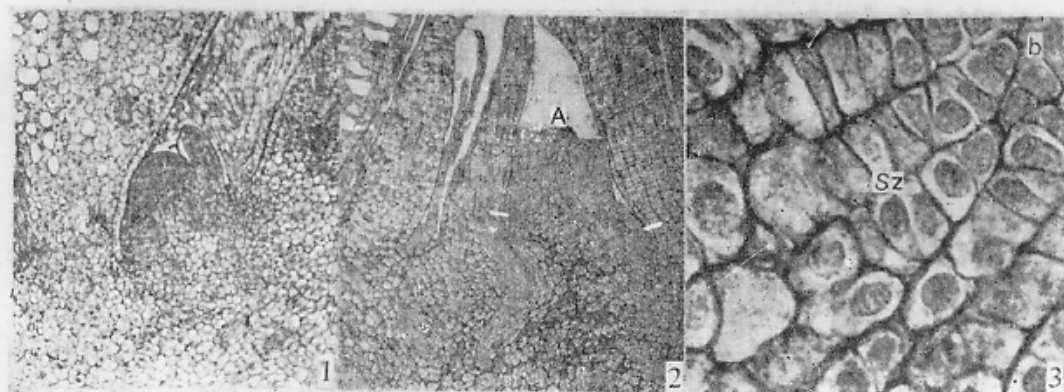


图1 主茎纵切面, 示叶腋中腋芽原基形成。×33

图2 主茎纵切面, 示主茎端(A)一侧叶腋中具腋芽原始细胞团(箭头处)。×33

图3 叶腋部纵切面, 示壳状区(SZ)形成区域的薄壁细胞逐渐出现液泡化。b. 腋芽原始细胞。×330

Fig. 1 Longitudinal section of the stem tip showing formation of axillary bud primordium in the leaf axil. ×33

Fig. 2 Longitudinal section of the stem tip showing primordial cell groups of axillary bud by the side of stem tip(A). ×33

Fig. 3 Longitudinal section of leaf axil showing gradual vacuolation of primordial cells in the region of shell zone formation (SZ). b. primordial cells of axillary bud. ×330

于主茎的生长, 腋芽原始细胞团外围的细胞中开始出现液泡(图3), 使腋芽原始细胞团与主茎顶端分生组织逐渐分开; 同时, 在腋芽原始细胞团外围液泡化的薄壁细胞中, 首先在主茎侧上方, 然后向下, 逐渐分化出一条狭窄的, 由2—4层长方形细胞组成的分生组织层, 继而成为包围腋芽原始细胞团下层的平行弯曲层(图3, 图版I: 1, 2, 3), 即为叶腋的壳状区(shell zone)结构。壳状区细胞首先进行平周分裂, 使壳状区的细胞层数增多; 同时迫使腋芽原始细胞团稍向外凸起(图版I: 3)。腋芽形成时, 腋芽原始细胞进行平周和垂周分裂, 增加细胞数目。当小丘状的腋芽原基向外凸起成半圆球形时, 其顶端分生组织已经形成; 一层只有垂周分裂的原套排列整齐, 原体最外层细胞在鳞叶原基发生的位点上平周分裂(图版I: 4), 开始形成鳞叶原基。此时壳状区细胞扩大, 并强烈液泡化, 在形态上类似腋芽的肋状分生组织, 最后成为基本组织, 壳状区也就失去了它的存在(图1)。随着鳞叶原基在腋芽顶端部的发生和形成, 原体细胞及其下部的衍生细胞保持着持续的分裂, 使顶端稍作延伸。

慈姑匍匐茎的顶端细胞排列紧密, 细胞小而规则, 核相对较大, 节与节间不明显; 由于细胞剧烈地横向分裂, 使轴向系列的细胞数目增多; 随着气隙的形成, 细胞轴向延伸较快, 开始形成明显的节和节间。经观察, 匍匐茎无居间分生组织; 节间主要依靠细胞本身的轴向伸长和体积的扩大。

## 2. 匍匐茎茎端的膨大与球茎的形成

匍匐茎(包括球茎及顶芽)一般有12—14个节间,长约40—60厘米。在匍匐茎伸长12—16天后,约在第8—10节处开始膨大,28—35天后形成成熟的球茎。近顶端的最后3—4节,在球茎膨大过程中发育成球茎的顶芽。

球茎开始发育时,匍匐茎近顶端数节的基本组织细胞分裂活跃,在球茎膨大处的细胞数明显增多。同一匍匐茎的纵切面中观察到匍匐茎的细胞层为56,而膨大位置的细胞层经分裂后可达198;使形成球茎的数节成为细胞数量多,排列较紧密的细胞团(图版I:5)。细胞团的表皮细胞及表皮下6—10层薄壁细胞主要进行垂周分裂(图版I:6);这部分细胞的垂周分裂相一般要比中央区域薄壁组织等面积的分裂相多90%左右,而中央区的薄壁细胞除垂周分裂外,还有各个方向的分裂(图版I:7)。细胞的分裂和体积的增大使气隙明显扩大。

表皮及表皮下6—10层细胞的大量垂周分裂,使这几层细胞形成明显的轴向细胞列,细胞亦轴向伸长;由于球茎膨大位置细胞数量的增加,表皮及表皮下几层轴向细胞列向外方凸起,在纵切面上形成肋状结构;而中央区的细胞群则排列比较规则,细胞稍呈等径状。球茎外方的肋状结构轴向细胞列向顶与发育中的顶芽细胞相连接,向基与匍匐茎的轴向细胞列相连接,而球茎中排列规则的细胞群仅存在于球茎中央部分。至此,球茎的基本轮廓已经形成。

球茎的进一步膨大是通过它的薄壁细胞体积的增大而实现的。球茎尚未膨大时,中央薄壁细胞横切面的平均面积<sup>1)</sup>为 $672-840\mu m^2$ ,球茎成熟后,中央薄壁细胞横切面的平均面积增加到 $6950-9464\mu m^2$ 。维管束细胞和分泌道上皮细胞的体积未见明显增大。由于球茎中央部分细胞的膨大和气隙的增大,挤压了外围细胞层,使外围肋状结构的细胞在横向切面上呈扁平状(图版I:8)。随着球茎的增大,淀粉粒在细胞内大量形成;首先从球茎中央薄壁细胞开始积累,然后推向周围的细胞,直至球茎的表皮细胞,最后,淀粉粒充满了整个球茎的薄壁组织,由于球茎中尚有发达的通气组织存在,使成熟的球茎内部呈疏松的海绵状结构(图版I:8)。

在球茎膨大过程中,顶端3—4节的细胞轴向伸长,细胞间隙随之延伸,形成通气道;节和节间明显。当球茎成熟时,顶芽也同时形成,并在基部1—2节节部形成不定根原基。

## 3. 植株地上部分与地下部分生长的相关性

用球茎顶芽培育的植株在中等肥水条件管理下,当植株具有6—7片箭形叶时<sup>2)</sup>,地下便开始抽生匍匐茎;当植株长出第11片叶子时<sup>2)</sup>,在第9片叶的叶腋中抽生一花序;经观察,只有10%左右的植株抽生花序<sup>3)</sup>。抽生花序时,地下已长有5条匍匐茎,最长的已达27厘米。

慈姑植株第一匍匐茎顶端开始膨大时,地上部分叶面积达到最大;随着第二、第三匍匐茎茎端的膨大,新叶生长趋向停止,外围叶片开始枯黄。所以,后期形成的球茎由

1) 所测面积均为30个细胞测得的平均数。

2) 各取10株发育正常,生长良好的植株观察的结果。

3) 共观察55株,其中6株抽生一个花序。

于地上部分绿叶面积缩小, 积累的光合产物少, 形成的球茎体积较小。

#### 4. 淀粉粒的分布和形态特征

慈姑匍匐茎和球茎的基本组织细胞中都有淀粉粒存在。淀粉粒分为单粒淀粉和复合淀粉两种; 单粒淀粉常呈椭圆形或圆形。(图版 I: 9) 复合淀粉可分为二分体或成球形的四分体。二分体为二个半球形的小粒以平面相接; 而四分体的淀粉则各小粒以其锥体顶端集向中心而成(图版 I: 10)。

球茎细胞中贮藏的淀粉一般为单粒淀粉; 而在匍匐茎中, 则可见到单粒和复合淀粉粒同时存在于一个细胞中。

## 讨 论

壳状区的形成, 前人在单子叶植物中研究甚少。Lieu 曾提到在矛叶慈姑 (*Sagittaria lancifolia*) 腋芽起源时可能出现壳状区结构; 而在花蔺草 (*Butomus umbellatus*) 则无壳状区的形成; 但未作描述<sup>[10]</sup>。Shah 和 Patel 对一些双子叶植物壳状区的形成和可能的功能作了一些研究<sup>[13]</sup>, 指出, 壳状区的形成对腋芽早期的外凸起起到一定作用, 同时对芽的发育可能起直接作用。Esau 认为壳状区能使芽向上生长<sup>[4]</sup>。Lintilhac 认为壳状区的发育是叶腋对于生长的叶子产生压力的早期反应<sup>[11]</sup>。

慈姑壳状区发生在主茎一侧, 位于腋芽原始细胞团的基部, 它的出现在纵切面上观察, 首先是在主茎一侧的上方, 然后向下延续分化, 成为一条弯曲的分生组织层。而叶腋中, 由于叶的生长, 产生最大压力的位置是在主茎和叶鞘连接的夹角处, 而从壳状区形成的先后顺序看, 并非是在压力最大处首先形成, 而是在叶腋夹角处稍上的主茎一侧。所以, 壳状区的发育是一种对于叶子的叶腋发生压力的早期反应之说, 可能不存在普遍意义。同时, 壳状区分布于主茎一侧, 它的细胞分裂及液泡化程度比较均匀, 其活动只能使芽原基稍凸起, 而与芽的向上生长并没有必然的联系; 至于芽原基今后发育是朝上生长还是侧向平行伸展, 这主要受植物的遗传因子和周围器官及环境条件的制约而定。慈姑具壳状区, 腋芽形成后即向地下伸展; 这说明慈姑的壳状区在腋芽的向上生长上并没有起作用。当芽原基凸起成半球形时, 壳状区细胞便液泡化, 最后成为基本组织。所以, 壳状区的形成只是某些种的植物学特征, 有些植物的腋芽形成并不产生壳状区<sup>[10, 13]</sup>。

李正理等认为, 在慈姑发育初期, 匍匐茎和不定根由茎部顶端组织所分化, 细胞结构和排列有很多相似的地方; 由此推断, 慈姑不定根和匍匐茎之间, 在原始分化时期, 通过一定外界环境因素的刺激, 可能引起相互的转变<sup>[1]</sup>。经观察, 慈姑腋芽起源的位点高于不定根产生的位点; 腋芽是表皮下2—3层细胞分裂而形成的, 属外起源, 发生时具有壳状区等组织的分化。而不定根原基起源于近顶部原形成层束外围1—2层细胞的分裂, 它的形成属内起源。所以, 不定根和匍匐茎之间在外界条件的刺激下可能不会引起相互的转变。在生产实践中也没有发现在一个叶腋中同时长出几条匍匐茎的现象。只是在肥水条件比较好的情况下, 匍匐茎产生分枝的现象常有发生。

慈姑球茎的膨大, 既不象甘薯块根那样依靠形成层或额外形成层的细胞分裂来增加细胞数目<sup>[3]</sup>, 也不象单子叶植物鳞茎的鳞叶定型后仅靠细胞体积的增大来达到增厚<sup>[8]</sup>, 慈

姑球茎没有形成层和次生生长。球茎开始膨大时，其膨大位置的几节基本组织薄壁细胞强烈地进行有丝分裂，这与马铃薯块茎和魔芋块茎开始膨大时通过基本组织薄壁细胞的有丝分裂使块茎膨大<sup>[2, 5]</sup>相类似，但后者在膨大过程中能形成异常分生组织，而慈姑球茎的分裂相则较为均匀地分布在基本组织中，无特殊的分生组织区。由于球茎外围几层细胞的细胞分裂面与中央区域的细胞略有不同，使外围几层细胞在纵切面上呈现肋状结构，这样更有利于球形外凸，球茎膨大高峰的形成，主要依赖于基本组织细胞的体积增大，以及这些细胞内沉积贮藏淀粉的量。

当地上部新叶形成缓慢，并趋向停止时，地下第一，第二匍匐茎的茎端正开始膨大；慈姑每植株可形成8—12个球茎，这些球茎的淀粉积累主要依靠地上部最后形成的4—7片叶，所以，延长这几片叶的生存期是使每个球茎都达到膨大充实的关键。

慈姑球茎的胚性作用前人已经提及<sup>[1]</sup>。Fritsch等曾这样论述：“随着冬季的临近，许多水生植物产生众多的冬芽（winter buds）。这些冬芽具紧包的叶，并充满淀粉，当母株死亡时，脱离母株沉入水底，来年长成新的植株<sup>[7]</sup>。”从这一观点来看，慈姑球茎及其顶芽同样具有脱落性冬芽的特征，这是某些水生植物个体发育中的一大特征，是与水生环境相适应的。

慈姑属中淀粉粒的形态曾有过报道，Stant观察到*Sagittaria variabilis*和矛叶慈姑（*Sagittaria lancifolia*）的植株中有大小两种淀粉粒，大的椭圆形，小的呈球形<sup>[12]</sup>。这与慈姑中观察到的淀粉粒相一致；但我们认为，把淀粉粒分成大小两种似乎不妥，因为淀粉粒是由小到大的逐渐累积的。慈姑匍匐茎中不但具有单粒淀粉，而且还存在二分体和四分体两种复合淀粉，这在慈姑及慈姑属的其它种的研究文章中未见过报道，这是否与人工栽培和品种培育有关还有待进一步探讨。

## 参 考 文 献

- 1 李正理，张新英。植物学报，1985；7(3)：71—86
- 2 刘佩英，陈劲枫。园艺学报，1986；13(4)：263—269
- 3 北條良夫，星川清親。（郑丕尧等译）。作物的形态和机能。农业出版社，1976：267—281
- 4 Esau K. (1965) 李正理译(1973)：种子植物解剖学。上海人民出版社。221—222
- 5 Leopold A C, Kriedman P E (1975). 颜季康等译(1984)。植物的生长和发育。科学出版社。287—294
- 6 Arber A. Cambridge. 1920：9—23
- 7 Fritsch F E, Salisbury S E. Plant form and function. London. 1953；538—555
- 8 Heath O V S, Holdsworth M. Nature. 1934；152：334—335
- 9 Kual R B. Aquat Bot. 1978；5：139—147
- 10 Lieu S M. Can J Bot. 1979；57：2353—2373
- 11 Lintilhac P M. Amer J Bot. 1974；61：230—237
- 12 Stant M Y. Bot J Linn Soc. 1964；59：1—42
- 13 Shah J J, Patel J D. Amer J Bot. 1972；59(7)：683—690
- 14 Sharman B C. Stain Technology. 1943；18(3)：105—111

# A STUDY OF THE ORIGIN OF THE STOLON AND EXPANSION OF THE CORM OF *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* L.

Shi Guoxin, Xu Xiangshen, Chen Weipei

(Department of Biology, Nanjing Normal University)

**Abstract** The stolon arises at the second or third leaf axil from the apex. During development of a stolon, cell divisions occurred orderly along the basal and lateral limits of the incipient stolon primordium, forming a zone of parallel curving layers referred to as the shell zone. The stolon primordium appears to be associated with an active outward growth by the shell zone.

The tunica of the stolon apex is usually one layered. Thickening and elongation of stolon are manifested mainly by expansion and axil elongation of the cells.

In the process of corm formation, figures of mitotic nuclear divisions appear in the cells of the ground tissue at several nodes of the stolon near its apex and cell expansion occurs afterwards. Simple starch grains are stored in the corm in general, but both simple and compound starch grains are formed in the stolon.

**Key words** *Sagittaria sagittifolia* L.; Stolon; Corm; Starch grain; Shell zone

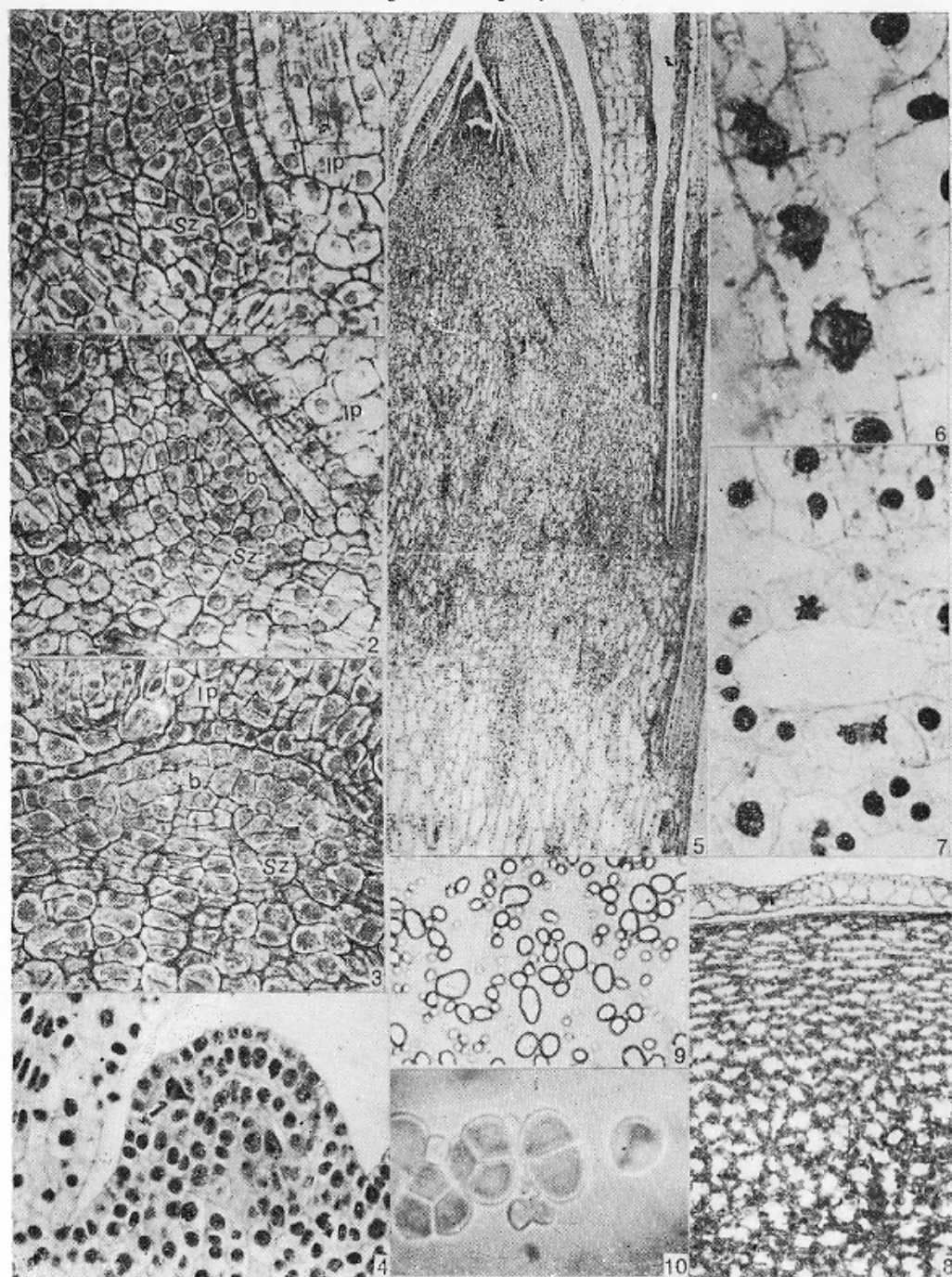
## Explanation of plate

b primordial cells of axillary bud.

lp leaf primordium.

sz shell zone.

1. Longitudinal section of the apical region of main axis showing the beginning of shell zone formation at the second leaf axil.  $\times 132$
2. Longitudinal section of the apical region of main axis showing shell zone formation.  $\times 132$
3. Cross section of the apical region of main axis showing shell zone formation at the axil of the 3rd leaf primordium, primordial cell group of the meristematic tissue of axil bud becomes a little elevated outwardly.  $\times 132$
4. Longitudinal section of the axillary bud primordium showing one layered tunica and periclinal cell divisions (arrow) of the outermost corpus layer at the site of leaf primordium.  $\times 132$
5. Longitudinal section of the apex of stolon showing cell divisions at the site of corm development.  $\times 13.2$
6. Longitudinal section of a portion of stolon apex showing anticlinal cell divisions of the outer peripheral region at the site of corm development.  $\times 330$
7. Longitudinal section of a portion of stolon apex showing cell divisions of the central region at the site of corm development.  $\times 330$
8. Cross section of the corm after enlargement showing cell arrangement of the peripheral and central region of the corm.  $\times 13.2$
9. Simple starch grains of the corm.  $\times 33$
10. Compound starch grains of the stolon.  $\times 132$



b 腋芽原始细胞; lp 叶原基; sz 壳状区。 1. 主茎顶端纵切面, 示倒二叶原基叶腋部壳状区开始形成。×132 2. 主茎顶端纵切面, 示壳状区形成。×132 3. 主茎顶端横切面, 示倒三叶原基叶腋部壳状区形成, 腋芽分生组织原始细胞团稍向外凸起。×132 4. 腋芽原基纵切面, 尖头所指处示原基最外层细胞在鳞叶原基的位点出现平周分裂。×132 5. 匍匐茎顶端纵切面, 示球茎膨大位置经细胞分裂, 细胞数量增多。×13.2 6. 匍匐茎顶端纵切面, 示球茎膨大位置外围区细胞横分裂, 使轴向细胞数量增加。×330 7. 匍匐茎顶端纵切面, 示球茎膨大位置中央区细胞的分裂相。×330 8. 球茎膨大后的横切面, 示外围区和中央区细胞, 不同排列方式。×13.2 9. 球茎中的单粒淀粉。×33 10. 匍匐茎中的二分体和四分体的复合淀粉。×132