

УДК 581.4:581.433:582.61.9:582.52

КЛАССИФИКАЦИЯ И БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОРНЕВИЩ ДВУДОЛЬНЫХ И ОДНОДОЛЬНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ ПОЛИКАРПИКОВ

И. П. ИГНАТЬЕВА

(Кафедра ботаники)

Статья представляет собой сводку современных знаний о корневищах травянистых поликарпиков, которые основаны как на анализе обширных, но разрозненных и разноплановых литературных данных, так и на экспериментах автора статьи. Показана необходимость подтверждения или дополнения имеющихся сведений, что и сделано автором в результате исследований корневищных растений в природе (гравилат, копытень, пролесник, ландыш, подорожник, ветреница и др.) и в культуре (хрен, канна, сансевьера, аспидистра, ирис и др.). Анализ и обобщение этих материалов дали возможность установить определенную закономерность в соподчинении важнейших признаков, характеризующих корневища, и на этой основе составить предлагаемую классификацию.

Корневищные растения распространены на Земном шаре чрезвычайно широко, а их таксономическое разнообразие огромно [1, 2, 9, 16]. В значительной мере это связано с универсальными возможностями корневищ, позволяющих растениям, обладающим этим метаморфозом, обитать в тропиках, субтропиках и умеренной зоне обоих полушарий. Корневища присущи как двудольным, так и однодольным представителям разных экологических групп (ксерофиты, мезофиты, гидро- и гигрофиты) и жизненных форм (травянистые поликарпики, полукустарники, кустарники и кустарнички).

В основу классификаций корневищ положены происхождение (эпигеогенные, гипогеогенные), расположение относительно поверхности почвы (плагиотропные, ортотропные), характер ветвления (моноподиальные, симподиальные), величина годичного прироста (короткокорневищные, длиннокорневищные) и другие признаки [4, 5, 10, 11, 14—16].

Корневища — это метаморфизированные подземные побеги многолетних растений. Они формируются из годичных побегов (годичных приростов) или из их базальных частей. Являясь метаморфозом побега, корневища всегда

имеют метамерную структуру, хорошо заметную у молодых годовичных приростов с четко выраженными междоузлиями, узлами, листьями (или листовыми рубцами) и пазушными почками. Метамерное строение старых базальных участков подземных корневищ у некоторых видов различить труднее, так как основание листьев со временем разрушается, листовые рубцы покрываются черно-бурой пробкой, сливающейся с пробкой стебля, а пазушные почки отмирают. В связи с происходящими изменениями такие участки корневищ внешне становятся похожими на корни, что отражено в названии этого метаморфоза (корневище — корнеподобное образование; греч *rhiza* — корнеподобный).

Термин «корневище» применяют как для обозначения ветвистого корневища особи в целом, т.е. системы из корневищ последовательных порядков, так и его частей, состоящих из нескольких или одного простого (неветвистого) корневища или части последнего.

В природе преобладают виды с плагиотропными корневищами, т.е. ориентированными по отношению к поверхности почвы параллельно или под косым углом (сныть, пролесник, купена, ландыш, пырей, тростник и др.). К группе растений с ортотропными, вертикальными корневищами относятся подорожник, сивец, хоста, буквица, чемерица и др. Особо следует выделить вертикальные корневища, которые являются подземной частью корневых отпрысков (бодяк, осот, хрен и др.).

Плагиотропные корневища (рис. 1—3) подразделяют на эпигеогенные и гипогеогенные. Эпигеогенные корневища (греч. *epi* — над, *ge* — Земля, *geppao* — порождаю) — надземно рожденные, называют также погружающимися на основании особенностей их

формирования (ирис, бадан, гравилат, копытень, медуница и др.). Годичные приросты текущего года развиваются вначале как надземные ортотропные или восходящие, розеточные или полурозеточные побеги; их вегетативная часть несет низовые (почечные чешуи) листья и срединные (фотосинтезирующие) или, если почки голые, только срединные; репродуктивная — срединные и верховые (прицветники). Эти приросты в соответствии со своей структурой выполняют функции фотосинтеза, цветения и плодоношения. По окончании плодоношения однолетняя репродуктивная часть отмирает; многолетняя вегетативная часть, несущая почки возобновления, полегает, постепенно втягивается в почву молодыми придаточными корнями и становится частью подземного плагиотропного корневища — очередного его «членком». Плагиотропность членков вторична; молодые приросты полупогруженные. У растений с пазушными цветками (копытень, аспидистра) в состав корневища входит весь прирост полностью; плагиотропность его изначальна. Таким образом, эпигеогенные корневища не являются специализированными подземными образованиями, так как годовичные побеги, из которых они формируются, проходят вначале этап надземного развития.

Формирование гипогеогенных корневищ (греч. *huro* — под) — подземно рожденных происходит иным путем (купена, ландыш, пролесник, белокопытник, мать-и-мачеха, волоснец, пырей и др.). Каждый новый годовичный прирост формируется из почки непосредственно в почве как специализированный побег с низовыми чешуевидными этиолированными листьями. Лишь со временем (через 1—2 года или позже) его верхушечная почка развивается в ортотроп-

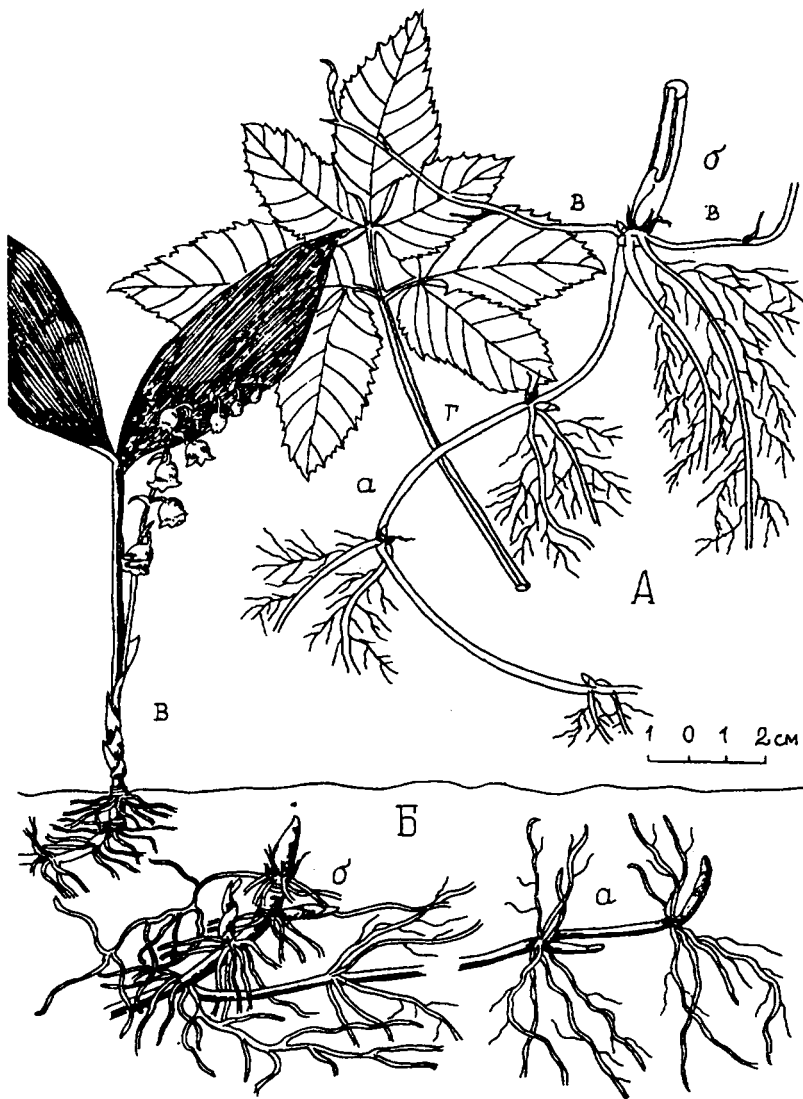


Рис. 1. Гипогегенные корневища.

А — сныть обыкновенная (июль): *а* — участок годичного прироста плагитропного корневища с пазушными почками и узловыми придаточными корнями, заканчивающийся прикорневой розеткой—*б*; *г* — молодые корневища, развивающиеся из пазушных почек розетки; *г* — дважды тройчатый лист прикорневой розетки; *Б* — ландыш майский; *а* — плагитропное и *б* — ортотропное корневища (осень); *В* — ортотропное корневище и надземный побег в фазу цветения (конец мая).

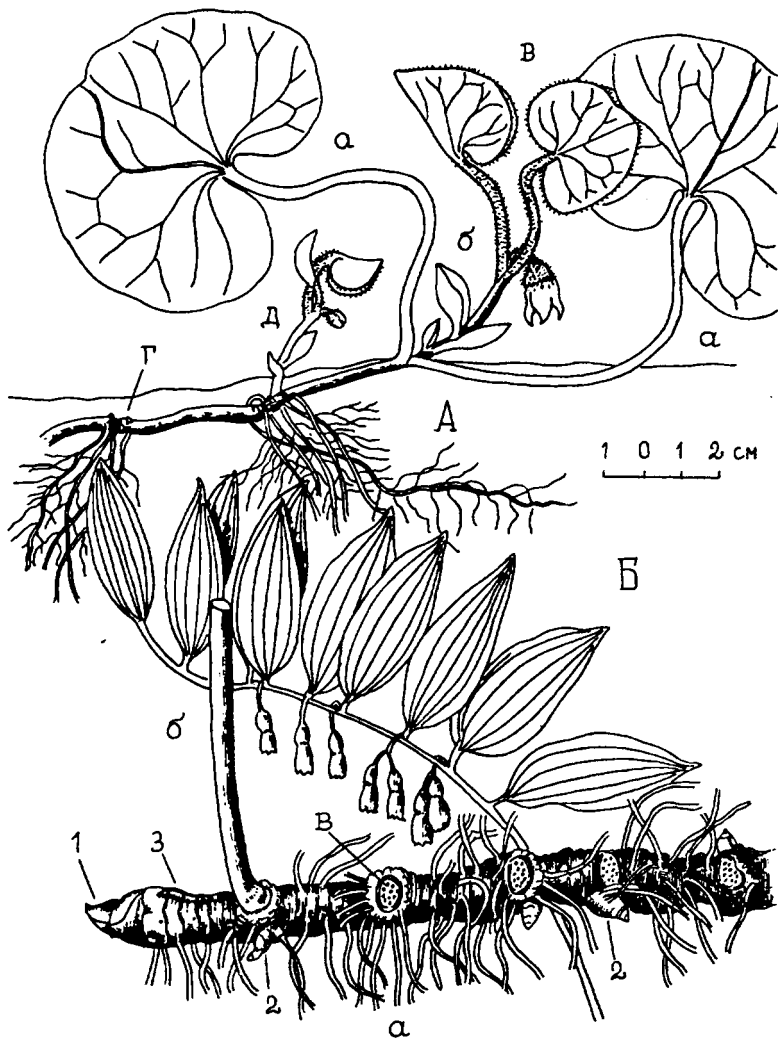


Рис. 2. Плагитропные корневища.

А — копытень европейский (начало мая) — эпигеогенное симподиальное корневище, состоящее из 4 жизнедеятельных годичных приростов: *а* — фотосинтезирующие листья предыдущего года; *б* — почечные чешуи; *в* — листья текущего года; *г* — рубцы от почечных чешуй и листьев; *д* — боковой побег; **Б** — купена лекарственная: *а* — участок симподиального гипогеогенного корневища, состоящий из базальных частей 6 побегов последовательных порядков; *б* — репродуктивная часть побега предыдущего года; *в* — круглый рубец («соломонова печать») от отмершей репродуктивной части побега; *1* — круглая почка; *2* — пазушные почки; *3* — рубцы от низовых чешуевидных листьев.

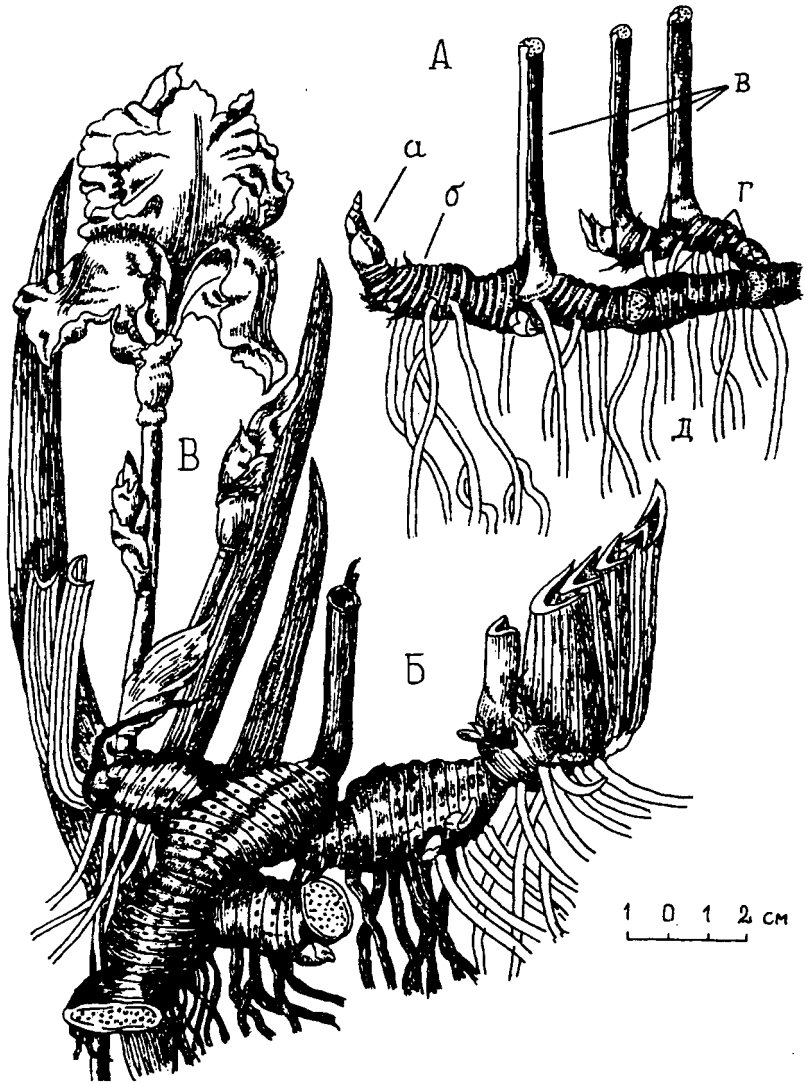


Рис. 3. Эпигеогенные плагиотропные корневища.

А — узловатое корневище аспидистры высокой: *а* — верхушечная почка; *б* — рубцы от низовых листьев; *в* — срединные листья (пластинки срезаны); *г* — рубцы от срединных листьев; *д* — придаточные корни; *Б* — четковидное корневище ириса германского, состоящего из бочонковидных годичных приростов (видны листовые рубцы, пазушные почки, придаточные корни, базальная часть отмершего цветоноса); *В* — цветонос ириса с листьями и цветками.

ную надземную часть побега со срединными и верхними листьями. Таким образом, формирование базального участка годичного прироста, входящего в состав корневища, является начальным этапом его развития, а надземной фотосинтезирующей, цветущей и плодоносящей части — заключительным.

Подземные корневища располагаются в почве на глубине, характерной для вида, которая в значительной мере зависит от климата и почвы. Например, у альстрёмери золотистой (*Alstroemeria*), произрастающей на заболоченных почвах тропических лесов Южной Америки, корневища залегают на глубине 5—7 см, у видов, обитающих в аридных районах Перу, Боливии, Аргентины и Чили, — до 60 см [4]. Однако в аридных районах корневища необязательно находятся на большой глубине. Так, осока песчаная, характерный элемент флоры Каракумов, образует длинные корневища, для которых оптимальной является глубина 10—15 см. Во время длительных периодов засух, когда песок нагревается до 40—50°C, стебли корневищ сохраняют жизнеспособность благодаря защитному чехлу, который образуется из отмирающей к этому времени коры и одревесневающей эндодермы [2]. Корневища растений, произрастающих в широколиственных, хвойных и смешанных лесах умеренной зоны, располагаются обычно в поверхностном слое почвы на глубине 2—5 см (снять, ландыш, купена, пролесник и др.).

При изменении толщины слоя почвы над корневищем (уменьшении или увеличении) вновь формирующиеся годичные приросты углубляются или поднимаются по отношению к ее поверхности до уровня, типичного для растения, на котором и продолжается дальнейшее развитие корневища. Это

явление характерно для псаммофитов Средней Азии, живущих на подвижных сыпучих песках (многолетние злаки, разнотравье). То же наблюдается у растений, произрастающих в зонах регулярного затопления паводковыми водами [2]. Например, сахарный тростник дикий (Средняя Азия, Индия, Иран) переносит заиление высотой 30—40 см. В дальнейшем, однако, новообразующиеся корневища поднимаются на обычный для них более высокий уровень — 7—8 см.

Ежегодно при наступлении благоприятных условий (сезон дождей в аридных областях, весна в умеренной зоне) наряду с нарастанием подземных плагиотропных корневищ в длину происходит их ветвление. При этом из пазушных почек развиваются как боковые корневища очередных порядков, так и побеги, выходящие на поверхность почвы. Последние несут на базальной подземной части низовые чешуевидные листья и почки возобновления, на надземной — срединные и верховые листья. В первые годы жизни растений, развивающихся из семян, корневище нарастает моноподиально, но затем, в случае перехода верхушечной почки к образованию репродуктивной части, происходит перевершинивание и моноподиальное ветвление сменяется симподиальным. У взрослых растений большинства видов корневище в целом представляет собой симподий (ирис, купена, канна, пырей и др.), у некоторых — моноподий (гравилат, сивец, вороний глаз и др.).

Четким видовым признаком растений как с эпигеогенными, так и с гипогеогенными корневищами является длина междоузлий последних. У корневищ с короткими междоузлиями она обычно меньше диаметра; стебель толстый с хорошо развитыми проводящими тка-

нями и большим количеством запасавшей паренхимы. Диаметр стебля в пределах каждого членика корневища у одних видов (гравилат, бадан, сансевьера) относительно выровнен — это цилиндрические корневища; у других видов (ирис, имбирь, канна, аспидистра) каждый членик имеет тонкие базальную и верхушечную части и сильно утолщенную среднюю. Корневища, состоящие из таких бочонковидных члеников, носят название четковидных (рис. 3, Б); при неправильной форме члеников — узловатых (рис. 3, А). Членики корневищ с короткими междоузлиями долговечны: обычно они сохраняют жизнедеятельность 5—7 лет, но, например, у вороньего глаза — 14—16, лапчатки белой и башмачка настоящего — 20—30 и более [11]. Длина члеников мала (у лапчатки белой — 1—2 см, ириса германского — 5—8 см, ветреницы лютиковой — 5—10 см), как и всего корневища в целом, в связи с чем растения этой группы называют короткокорневищными.

У корневищ с длинными междоузлиями их длина в 10—20 раз превышает диаметр (снять, белокопытник, тростник, волоснец и др.); стебель тонкий; проводящие ткани и запасавшая паренхима развиты слабо. Диаметр стебля остается неизменным по всей длине (цилиндрическое корневище), и граница между годичными приростами заметна только по сближенно расположенным рубцам от почечных чешуй. Продолжительность жизни годичных приростов часто ограничивается 2—3 годами. Характерной особенностью растений этой группы является образование длинных годичных приростов (пролесник, пырей ползучий — 25—30 см, мать-и-мачеха — 60—75 см, белокопытник — 100—150 см). Им также

свойственны образование огромного числа пазушных почек и интенсивное ветвление корневища.

Классическим примером длиннокорневищных растений, обладающих упомянутыми особенностями, может служить пырей ползучий — ценное укосное кормовое растение лугов и степных залежей и вместе с тем злостный сорняк полей России и других стран СНГ. В течение 2-го и 3-го лет жизни у растений формируются боковые корневища девяти-десяти порядков, которые, залегая на глубине около 10 см, распространяются на площади до 6 м². У взрослых растений пырея ветви корневища образуют настолько густую сеть, что между ними почти не остается свободной почвы: на площади 1 м² размещается корневище, общая длина переплетенных ветвей которого составляет 495 м, а число пазушных почек превышает 25000 [10, 12].

Представители длиннокорневищных видов, обладающих конкурентной мощностью, при экологических условиях, соответствующих их потребностям, за короткий срок подавляют и полностью вытесняют другую растительность. Так, в умеренной зоне под пологом леса образуются сплошные покровы из снати обыкновенной, пролесника многолетнего, черники и др. По берегам водоемов и на мелководье стремительно распространяются почти чистые заросли тростника обыкновенного, занимающего огромные пространства на всех континентах. Способность некоторых длиннокорневищных растений к быстрому захвату площади и удержанию ее широко используют для закрепления приморских дюн, откосов, насыпей и шахтных отвалов (волоснец, аристида, вейник и др.). Вместе с тем в полях, садах и огородах ряд видов причиняют много вреда, поскольку являются

злостными, трудноискоренимыми сорняками (пырей ползучий, сныть, свиной и др.).

Корневая система корневищных растений в первый год смешанная. Главный корень, однако, развит слабо и функционирует недолго (около 2 лет). Корневая система взрослых растений состоит из придаточных корней, которые развиваются последовательно у образующихся годичных приростов. Место возникновения придаточных корней характерно для вида. Они формируются под узлами, в узлах, над узлами, на междоузлиях и располагаются одиночно или в виде мутовок, при этом у эпигеогенных корневищ — только с нижней стороны (ирис, бадан, сансевьера, аспидистра), у гипогеогенных — часто со всех его сторон (ландыш, купена). Следует отметить, что у эпигеогенных корневищ с короткими междоузлиями придаточные корни располагаются на всем протяжении их оси более или менее равномерно и бывают относительно толстыми, хорошо ветвящимися и долговечными. У гипогеогенных корневищ с длинными междоузлиями закономерность расположения корней иная. На плагиотропной части обычно образуются немногочисленные и часто тонкие узловы корни; основная же масса корней, среди которых нередко развиваются крупные, хорошо ветвящиеся, сосредоточена на сближенных узлах ортотропной части — в месте изгиба корневища и на стебле прикорневой розетки. Известны также виды с корневищами как эпигеогенными (лапчатка белая), так и гипогеогенными (колокольчик рапунцелевидный, клевер люпиновый), у которых формируются специализированные толстые запасящие корни [8, 13].

Растениям с плагиотропным корневищем свойственно неспециализиро-

ванное вегетативное размножение. Корневище молодой особи представляет собой единое целое. По прошествии нескольких лет в результате отмирания старой части корневища происходит партикуляция (на 3—4-й год у пырея ползучего, костра безостого и ряда других злаков, на 5—8-й год у копытня европейского и т.п.), вследствие которой боковые корневища с придаточными корнями разъединяются и партикулы становятся самостоятельно существующими особями. Совокупность этих особей представляет собой клон, продолжительность жизни которого ограничена. Чем старше клон, тем короче жизнь особей, развивающихся из обособляющихся при партикуляции корневищ, порядок которых с годами становится все более высоким. Партикулы не развиваются как новые молодые организмы, т.е. подобно сеянцам; они продолжают жизнь материнского растения как его части [5].

Метамерное строение корневищ определяет особенности искусственного вегетативного размножения растений этой жизненной формы. Оно сводится к делению плагиотропного корневища на части, минимальная величина которых у короткокорневищных — несколько метамеров с пазушными почками и придаточными корнями, у длиннокорневищных — узел с пазушной почкой и придаточными корнями.

Ниже приводится сравнительное описание растений нескольких видов с плагиотропными корневищами, различающимися по происхождению, типу ветвления, величине годичного прироста и другим признакам.

Купена лекарственная (*Asparagaceae*) распространена почти по всей территории лесной зоны и в лесном поясе гор Евразии. Теневыносливый травянистый поликарпик. Кор-

невища гипогегенные, узловатые, симподиально нарастающие (рис. 2, Б). Ежегодно из верхушечной почки, находящейся в почве, развивается годичный побег. Его базальная часть, толстый стебель которой (диаметр 1—1,5 см) имеет короткие междоузлия, входит в состав корневища, т.е. является его членком. Надземная репродуктивная часть побега представлена цветоносом высотой 15—45 см и диаметром стебля 0,5 см. Листья срединные, очередные, сидячие, широко- или узколанцетные. Круглые вдавленные рубцы на местах отпада отмершей репродуктивной части годичных приростов на корневище напоминают печать, что послужило поводом для распространенного названия «соломонова печать».

Известно применение корневищ в народной медицине для лечения подагры, ревматизма, ушибов и пр. Корневища ядовиты; в них содержатся алкалоиды гликонин, сердечные гликозиды, сапонины (препараты купены внутрь принимать нельзя!). В качестве красивого декоративного растения купену используют для тенистых участков в ландшафтных парках, садах и альпинариях.

И м б и р ь а п т е ч н ы й (Zingiberaceae). Представители семейства имбирных — травянистые поликарпические корневищные растения. Они образуют сплошные заросли на полянах, по берегам рек и ручьев, на болотистых и периодически затопляемых низинах дождевых тропических лесов Южной Америки, Юго-Восточной Азии и Южной Африки [4, 9]. В мясистом стебле корневища запасаются вода и питательные вещества, что позволяет многим имбирным переживать засушливые периоды и обеспечивает процветание этого семейства также и в области муссонного климата (надземные час-

ти при наступлении засухи отмирают).

Имбирь аптечный происходит из Южной Азии. Корневище гипогегенное, четковидное, симподиально нарастающее. Из пазушной почки на базальной части очередного прироста развивается короткое корневище следующего порядка. Эти приросты имеют клубневидную форму и занимают вертикальное положение. Их верхушечная почка, выходя на поверхность почвы, развивается в вегетативный или цветоносный побег сложным стеблем. Вегетативные побеги имеют высоту более 1 м, цветоносные — около 30 см. Листья, образующие ложный стебель, двурядные с длинными влагалищами. У цветоносных побегов истинный стебель растет внутри полый трубки ложного и выносит соцветие над листьями.

С древних времен имбирь аптечный культивировали в Индии, а в настоящее время выращивают во всех тропических странах мира. Корневища обладают специфическим имбирным ароматом и жгучим вкусом; их используют для ароматизации пищевых продуктов и в парфюмерии.

А с п и д и с т р а (Asparagaceae) — травянистый поликарпик с эпигегенным, моноподиально нарастающим корневищем (рис. 3, А). Род объединяет 11 видов, местообитания которых — тенистые склоны ущелий и горные леса Юго-Восточной Азии. Широкой известностью среди этих видов пользуется аспидистра высокая — одно из самых неприхотливых и выносливых вечнозеленых комнатных растений. Она нетребовательна к почве, переносит сухой воздух комнат и к тому же очень теневынослива. Последнее качество делает ее незаменимым растением для декорирования слабоосвещенных помещений.

Корневище аспидистры толстое (ди-

аметр стебля 1—1,5 см), мясистое, жесткое, узловатое, с короткими междоузлиями и небольшими бледными чешуевидными листьями (рис. 3, А). У каждого годичного прироста образуется один крупный (длина 30—50 см) срединный лист — черешчатый, с широколанцетной, кожистой, блестящей пластинкой, после отмирания которого остается хорошо заметный полулунный рубец. При оптимальных условиях выращивания листья долговечные — они остаются жизнедеятельными до 10 лет.

В пазухах чешуевидных листьев развиваются одиночные темно-бурые цветки на коротких цветоножках, обычно лежащие на земле. Они издают неприятный запах, привлекающий опылителей. В природе — это короткохоботковые мухи; иногда, в дождливую погоду, случайными опылителями являются улитки.

Л а н д ы ш м а й с к и й (*Asparagus*) — полиморфный вид, представители которого распространены в лесах, кустарниковых зарослях и на горных лугах в умеренных и холодных областях Северного полушария. Предпочитает умеренно влажные почвы, затененные места; оптимальными для обитания являются условия осинового формирования [3, 5, 11, 15, 16]. Главная причина снижения плотности популяций ландыша — это конкуренция с другими травянистыми видами сходной экологии, прежде всего со снытью, которая быстро его вытесняет.

Гипогееенное корневище взрослой особи ландыша представляет собой систему плагиотропных и ортотропных корневищ (рис. 1, Б). Для плагиотропных корневищ характерны: моноподиальное нарастание, длинные годичные приросты и интенсивное ветвление. Стебель этих корневищ белый, шну-

видный (диаметр 0,3 см), с относительно длинными междоузлиями и чешуевидными, быстро отмирающими листьями; придаточные корни подузовые, расположены в виде мутовок. Плагиотропные корневища выполняют функции освоения новой территории и вегетативного размножения.

Некоторые пазушные почки плагиотропных ветвей корневища развиваются в ортотропные моноподиально нарастающие корневища, состоящие из небольших годичных приростов с очень короткими междоузлиями. Ежегодно из верхушечной почки ортотропных корневищ формируется надземный побег, несущий 3—5 низовых чешуевидных листьев и 2 крупных фотосинтезирующих листа, черешчатых с крупной блестящей широколанцетной пластинкой. Все листья имеют длинные замкнутые влагалища, образующие ложный стебель. В пазухе верхнего чешуевидного листа развивается цветоносный побег. Годичные приросты у ортотропных корневищ нарастают ежегодно, но цветоносы появляются с интервалом в 2—3 года. Первое цветение в природе наступает не ранее 7-го года жизни и происходит в конце мая — начале июня; плоды созревают в июне — июле.

Ландыш известен в научной медицине как важное лекарственное растение. Препараты для лечения сердечных заболеваний (в них содержится до 10 сердечных гликозидов) готовят из листьев с соцветиями. Изящные соцветия белых душистых цветков ландыша чрезвычайно высоко ценятся в декоративном садоводстве. Во многих странах его культивируют как важнейшее промышленное растение для выгонки, которую осуществляют в течение круглого года.

Морфогенез вегетативных органов растений с плагиотропными корневищами к настоящему времени изучен у

очень небольшого числа видов. Но даже имеющиеся сведения о развитии системы побегов и корневой системы в течение жизненного цикла указывают на глубокие различия между морфогенезом этих растений и убеждают в необходимости расширения исследований в этой области. Ниже приводятся краткие сведения о морфогенезе сняти обыкновенной на протяжении трех первых лет жизни (выращивание растений проводили в условиях отсутствия конкуренции между растениями).

С н ы т ь о б ы к н о в е н н а я (Ariaseae) — травянистое, поликарпическое, длиннокорневищное полурозеточное растение [7]. Она часто господствует в травяном покрове широколиственных и смешанных лесов умеренной зоны, а также растет среди кустарников и по сорным местам. Корневища сняти гипогейное, плагитропное, сильноветвящееся; возобновление симподиальное (рис. 1, А). В фазу семядолей, одновременно с началом ветвления главного корня, на гипокотиле формируются первые придаточные корни. В фазу 1-го листа появляется придаточный корень на основании семядольного узла, а затем последовательно в акропетальном направлении — узловые корни на стебле прикорневой розетки.

В фазу 5—8-го листа формируются боковые побеги в пазухах 1—4-го листьев, которые вначале занимают ортотропное положение, но затем изгибаются и внедряются в почву. К концу периода вегетации в прикорневой розетке главного побега насчитывается 10—12 листьев. В пазухах первых 5—8 из них почки реализуются в подземные плагитропные корневища с тонким стеблем, длина междоузлий которого возрастает в акропетальном направлении, достигая 10—12 см в средней части

корневища.

Подземные корневища 2-го порядка, образовавшиеся в пазухах первых 3 листьев прикорневой розетки главного побега в первый год жизни растений играют роль побегов обогащения — у них формируются срединные тройчаторассеченные фотосинтезирующие листья, деятельность которых способствует ускорению развития растений. Корневища, образующиеся в пазухах вышерасположенных листьев розетки, типичные подземные с низовыми чешуевидными листьями. В пазухах последних развиваются подземные корневища 3-го порядка также с чешуевидными листьями.

Главный корень, ветвящийся до 4-го порядка, прекращает рост, достигнув длины 10—15 см; придаточные корни на гипокотиле и стебле прикорневой розетки имеют длину более 25 см при диаметре 0,3 см (ветвятся до 4-го порядка). Нарастание корневищ 2 и 3-го порядков сопровождается образованием на узлах метамеров пучков из 2—3 обильно ветвящихся придаточных корней.

У большинства корневищ 2-го порядка и некоторых 3-го верхушечная почка выходит на поверхность почвы и развивается в прикорневую розетку — начинается образование куртины. Длина плагитропной части корневищ 2-го порядка до розетки 20—30 см; число взрослых листьев у розеток — 6—8.

Весной 2-го года жизни трогаются в рост верхушечные почки прикорневых розеток главного побега и побегов 2 и 3-го порядков, а также продолжается моноподиальное нарастание плагитропных корневищ 2 и 3-го порядков — образуются годичные приросты 2-го года. К середине апреля верхушечная почка прикорневой розетки главного побега формирует зачаток соцветия.

Начало цветения приходится на третью декаду июня. К этому времени все листья розетки отмирают; функцию фотосинтеза выполняют листья репродуктивной части.

В конце июня наступает фаза плодоношения. Корневище особи состоит в среднем из 9 корневищ 2-го порядка, образовавшихся из пазушных почек розетки главного побега (у 6 из них имеется прикорневая розетка, у остальных продолжается нарастание подземной плагнотропной части); 19 корневищ 3-го порядка (13 из них формируют розетки); 4 корневищ 4-го порядка и 1 — 5-го. Междоузлия всех корневищ длинные, тонкие, очень хрупкие. Корневища 3-го и более высоких порядков образуются как из пазушных почек розеток, так и плагнотропной части корневищ. Общее число розеток в куртине составляет 20—22, моноподиально нарастающих корневищ 2—5-го порядков — 11—15. Вследствие формирования большого числа розеток 2 и 3-го порядков их крупные дваждыроччатые листья смыкаются и образуют сплошной полог, закрывающий поверхность почвы. Доступ света к растениям других видов, оказавшихся под ними, прекращается, и они постепенно отмирают.

На третий год жизни к цветению переходит часть побегов 2-го и единичные 3-го порядка. Большинство корневищ 3-го порядка имеют длину плагнотропной части около 50 см и заканчиваются прикорневой розеткой. Число вновь формирующихся корневищ сокращается, при этом они образуются в основном из пазушных почек прикорневых розеток, в то время как в 1 и 2-й годы жизни происходит интенсивное ветвление и плагнотропной части корневищ. В текущем году у большинства побегов 2 и 3-го порядков замедляется

процесс формирования репродуктивной части и уменьшается диаметр ее стебля. Эти явления — следствие наступающего самозагущения насаждения особи, происходящего вследствие интенсивного ветвления и нарастания корневищ.

При благоприятных условиях развития главный побег сныти, как правило, дициклический, побеги 2-го и последующих порядков ди- и трициклические. При наступлении самозагущения появляются полициклические побеги, а некоторые вообще остаются в вегетативном состоянии.

Таким образом, самозагущение, происходящее в насаждении сныти, очень быстро (уже на 3-й год) приводит к уменьшению интенсивности ветвления корневищ и снижению семенной продуктивности. Несмотря на это, конкурентная мощь сныти очень велика: сомкнутый полог крупных листьев (длина до 45 см) препятствует развитию под ними особей других видов и ведет к полному их вытеснению, что позволяет ей при благоприятных экологических условиях длительно удерживать занятую территорию.

Ортотропные, или вертикальные, корневища (рис. 4, А, Б, В) формируются у некоторых травянистых поликарпиков с розеточным типом главного побега [11, 15]. Корневища располагаются перпендикулярно к поверхности почвы и представляют собой моноподиально нарастающую прикорневую розетку с толстым стеблем, состоящую из нескольких годичных приростов с придаточными корнями; репродуктивные побеги пазушные. У прироста корневища текущего года имеются фотосинтезирующие листья, у приростов предыдущих лет на стебле обычно заметны листовые рубцы; в стебле накапливаются запасные вещества. Ежегодно наряду с образованием из верхушеч-

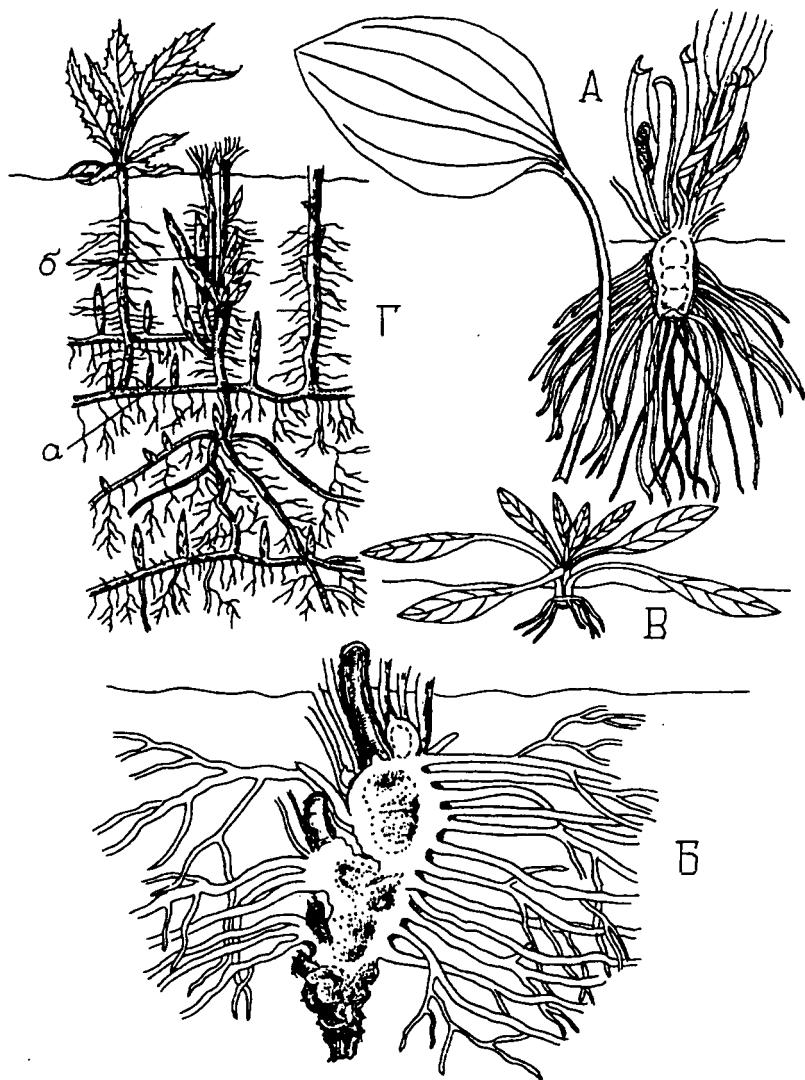


Рис. 4. Ортотропные корневища.

А, Б — продольный разрез корневищ подорожника большого и хосты сизой (по *Lukasiewicz А.*), состоящих соответственно из 3 и 4 жизнедеятельных годовичных приростов; *В* — сивец луговой (по *Серебрякову И. Г.*); *Г* — бодяк полевой с придаточными почками на корнях — *а* и ортотропными корневищами (корневыми отпрысками) — *б* (по *Письяковой В. В.*).

ной почки нового прироста происходит отмирание очередного более старого — базального. Число жизнедеятельных годовичных приростов невелико и характерно для вида (у подорожника большого и хосты сизой ортотропное корневище состоит из 3—4 последних годовичных приростов, у сивца лугового — из 2). Главный корень растений этой группы развит слабо и отмирает в первый год жизни; придаточные корни многочисленны и сохраняются в активном состоянии на всех жизнедеятельных приростах. Постоянное приземное расположение прикорневой розетки обеспечивается контрактивной деятельностью молодых корней, вытягивающих очередную прирост на необходимую глубину.

Ортотропные корневища образуются также у ряда растений с полурозеточным типом главного побега (вех ядовитый, валериана лекарственная, чемерица лобеля и др.). Это происходит в первые годы жизни — до цветения, когда прикорневая розетка нарастает моноподиально, имеет толстый стебель и многочисленные придаточные корни, образующиеся на очередных годовичных приростах. Продолжительность периода нарастания корневища имеет прямую связь с образованием репродуктивной части главного побега. Число лет до образования репродуктивной части варьирует в широком диапазоне в зависимости от вида растений и условий их произрастания, в частности от степени угнетения, вызываемого конкуренцией с другими растениями (у валерианы цветение наступает на 2—3-й год жизни, у чемерицы — на 16—30-й и т.п.). По окончании плодоношения и отмирания репродуктивной части главного побега этот процесс распространяется в базипетальном направлении на тка-

ни корневища и в конечном счете приводит к их разрушению.

Ортотропные корневища, представляющие собой подземную часть корневых отпрысков (рис. 4, 5). В отличие от плагитропных и ортотропных корневищ, развивающихся из пазушных почек (описание которых приведено выше), ортотропные корневища корневых отпрысков образуются из придаточных почек на корнях. Они присущи многим травянистым поликарпикам (хрен обыкновенный, бодяк полевой, осот полевой, горчак ползучий, латук татарский, льнянка обыкновенная, молочай прутьевидный, иван-чай, щавель и др.), а также кустарникам и деревьям (малина обыкновенная, роза колючейшая, вишня обыкновенная, терн, робиния лжеакация, яблоня серебристая, осина, тополь белый и др.). Ниже приводятся данные об особенностях формирования корневищ этого типа на примере нескольких видов травянистых поликарпиков из семейства *Asteraceae* — бодяка, осота, горчачка, латука — агрессивных, злостных, трудноискоряемых сорняков — и овощного растения — хрена обыкновенного (*Brassicaceae*).

Бодяк полевой (рис. 4, Г) распространен в зоне умеренного климата европейской части России и Сибири в посевах и на залежах, а также на сорных местах, по пустырям, склонам, кустарникам, лесным опушкам, берегам рек. Корневая система бодяка состоит из крупных жестких вертикальных корней (длина 3—4 и даже 6 м), отходящих от них горизонтальных корней (длина 3 м и более) и развивающихся на тех и других тонких всасывающих. Нарастание горизонтальных корней происходит очень быстро, при этом они пронизывают почву на разной глубине на большой площади [10]. Эти

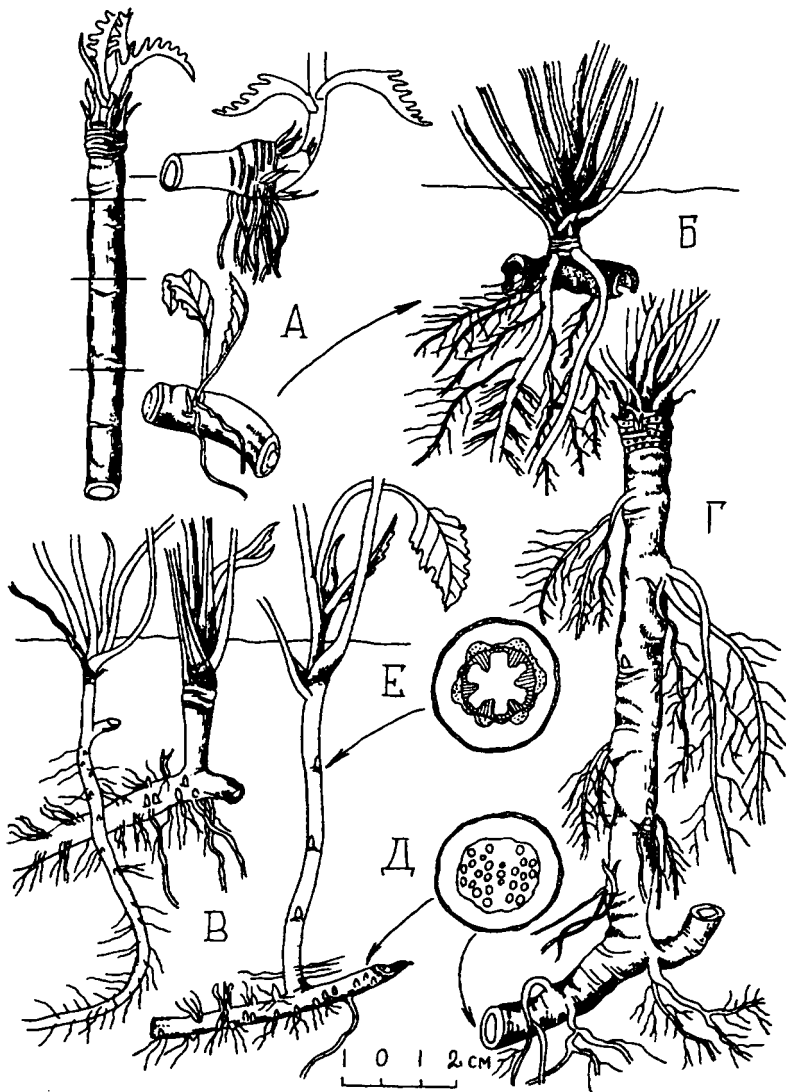


Рис. 5. Ортотропные корневища хрена обыкновенного.

А — однолетнее корневище (корневой отпрыск и укорененные черенки (отрезки корневища); **Б** — растение, развившееся из пазушной почки черенка через 2,5 мес после посадки (стебель черенка отмер); **В** — корневища, развившиеся из придаточных почек обломков корней разного диаметра, находящихся на разной глубине; **Г** — двулетнее корневище (корневой отпрыск) и участок корня; **Д, Е** — микроскопическое строение стебля корневищ и придаточных корней.

корни получили название корней вегетативного размножения, так как у них образуются придаточные почки (свыше 170 на 1 м²), которые в течение периода вегетации развиваются в корневые отпрыски (высота 40—150 см). Подземная часть корневых отпрысков представляет собой вертикальное корневище с чешуевидными листьями и почками возобновления. Длина этих корневищ зависит от глубины расположения придаточных почек. При выходе верхушечной почки корневого отпрыска на поверхность почвы формируется его надземная часть, представленная прикорневой розеткой и репродуктивной частью, в соцветии которой созревает огромное количество семян. Число корневых отпрысков, образующихся у особи, очень велико, так что за короткое время возникают сплошные колючие заросли. Способность к вегетативному размножению на обрабатываемых полях у бодяка поразительная — новые растения развиваются из отрезков корней и корневищ любой величины.

Осот полевой, или желтый, характерен для европейской части России [6, 10]. Он более влаголюбив, чем бодяк, и произрастает главным образом на почвах, подвергающихся частым обработкам, — плантациях овощных, декоративных, лекарственных растений, огородах и т.п. Корневая система углубляется в почву не более чем на 0,5 м. Поскольку каждый вновь образующийся отпрыск развивается на подземной части — ортотропном корневище — придаточные корни, поверхностные слои почвы бывают пронизаны массой корней, у которых насчитывают до 600 придаточных почек на 1 м². Важным приспособлением к интенсивному вегетативному размножению на полях и огородах являет-

ся хрупкость корней и необыкновенная живучесть обломков, из придаточных почек которых возникают новые особи.

В условиях засушливого юго-востока России, в Восточном Закавказье, Прикаспийской низменности Азербайджана и в Средней Азии на солончаках, солончаковых лугах и в посевах распространены горчак ползучий [6]. Это ядовитое, засухоустойчивое и солеустойчивое растение обладает корневой системой, похожей на таковую у бодяка, и интенсивно размножается корневыми отпрысками. Вреднейший сорняк. Сено, содержащее горчак, ядовито для животных.

Чрезвычайно агрессивным сорняком полей является латук, или молоко татарский, распространенный в Поволжье, Казахстане и других юго-восточных районах СНГ [6]. Он успешно произрастает на плотных и засоленных почвах. По залеганию, строению, глубине проникновения корней и образованию огромного числа отпрысков он подобен бодяку, по хрупкости корней — осоту полевому.

Хренобыкновенный — в диком виде произрастает в юго-восточных районах России; распространен по всей Европе; легко дичает. Культивируется во многих странах всех континентов в качестве пряного и лекарственного растения; обычное растение огородов. Это травянистый поликарпик с ортотропным корневищем, представляющим собой подземную часть корневых отпрысков. Высота растения 50—120 см; главный побег полурозеточный. Листья прикорневой розетки крупные черешчатые, с широколанцетной пластинкой, гладкой и блестящей. Репродуктивная часть несет небольшие листья, форма пластинки которых в акропетальном направлении изменяет-

ся от перисто-рассеченной и перисто-раздельной к цельной; соцветие — триботрий (сложная кисть тройная); плод округлый (длина 0,5—0,6 см), 4-семенной стручков. Взрослые растения ежегодно и обильно цветут, однако семена образуют редко.

В условиях культуры хрен размножают исключительно вегетативным путем — частями ортотропных корневищ, или корневыми черенками. Укоренение происходит быстро. Развивающиеся побеги, естественно, имеют разное происхождение: у отрезков корневищ они формируются из пазушных почек, у корневых черенков — из придаточных.

Товарный хрен — это вертикальное корневище однолетних корневых отпрысков (длина 20—50 см, диаметр 2—5 см). Внешне корневище очень похоже на корень, однако при внимательном рассмотрении видны слабовыраженные листовые рубцы, расположенные в очередном порядке, и небольшие бугристые образования в их пазухах. При посадке такого корневища в почву на бугорках, которые увеличиваются в размерах, становятся заметными пазушные почки и развиваются довольно толстые, хорошо ветвящиеся придаточные корни (рис. 5).

Микроскопический анализ стебля корневища показывает, что он имеет типичное вторичное строение, при этом характерно обилие запасающей паренхимы. Четко видна сердцевина, занимающая большой объем, сплошное кольцо ксилемы, состоящее из первичных и вторичных проводящих пучков, камбий, вторичная кора и перидерма. Строение придаточных корней обычное: первичная ксилема диархная, для вторичной характерно обилие крупнопросветных сосудов, вторичная кора широкая.

Размножение хрена делением ортотропного корневища производят ранней весной. Его разрезают на черенки длиной 4—5 см, так, чтобы каждый из них имел один или два листовых рубца (почки незаметны) и сажают в почву. Из пазушных почек развиваются побеги; на их базальной части — ветвящиеся придаточные корни; стебель исходного черенка (отрезок корневища) через 2—2,5 месяца отмирает и разрушается. На 2-й год жизни на подземной части пазушных побегов формируются очень длинные, толстые, шнуровидные придаточные корни (длина 100—120 см, диаметр 0,5—1,5 см), уходящие в глубину почвы под углом. Эти корни, по существу, являются корнями вегетативного размножения (по аналогии с горизонтальными корнями бодяка). Однако следует отметить, что на неповрежденных корнях хрена развиваются только новые корни более высоких порядков и надземная часть таких особей представлена компактным кустом. В то же время любое повреждение корней вызывает образование корневых отпрысков, в короткий срок заселяющих территорию, прилегающую к исходному растению.

В промышленном производстве хрен размножают корневыми черенками, которые нарезают из упомянутых длинных однолетних неветвящихся боковых корней. Корневые черенки сажают горизонтально на дно глубокой борозды и в течение лета проводят 4—6 окучиваний. К осени из придаточных почек корней развиваются корневые отпрыски с ортотропным корневищем стандартной длины.

Корневища в качестве товарной продукции используют в однолетнем возрасте, когда они еще не имеют боковых корней, а содержание запасных веществ является оптимальным (эфир-

ное горчичное масло, аскорбиновая кислота, сахара, крахмал и др.). Уборку корневищ в производстве проводят в начале октября путем подрезки картофелекопателя на глубину 18—20 см (выкопка плугом или вилами исключена, так как корневища хрупкие и легко разламываются на части).

В дальнейшем на плантации ведется порослевая культура хрена. Она основывается на получении товарного хрена из оставшихся в почве после подрезки корневищ их частей, расположенных глубже, а также из многочисленных обломков корней. Уборка корневищ корневой поросли проводится ежегодно.

В консервной промышленности используют листья прикорневой розетки хрена — необходимый компонент в составе специй для засолки огурцов и других овощей. Листья заготавливают на специальных плантациях, где сбор корневищ не проводят.

В результате анализа литературы и экспериментальных исследований, проведенных автором, предложена классификация основных типов корневищ, унифицированная по ряду важнейших признаков. Уточнена терминология, применяемая при описании корневищ. Использование предлагаемой классификации и терминологии дает возможность проводить изучение морфогенеза корневищных растений, а также обычные морфологические описания по единому плану, т.е. получать сравнимые данные.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Вавилов Н. И.* Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987.
2. *Вальтер Г.* Растительность Земного шара. Т. III. М.: Прогресс, 1975.
3. *Гордеева Т. Н., Круберж Ю. К., Писья-*

кова В. В. Практический курс систематики растений. М.— Л.: Гос. уч.-пед. изд-во Мин. просв. РСФСР, 1953.

4. Жизнь растений. Т. 5 (ч. I и II), т. 6. М.: Просвещение, 1980—1982.

5. *Игнатьева И. П.* Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. М.: ТСХА, 1989.

6. *Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А.* Систематика растений. М.: Гос.уч.-пед. изд-во Мин. просв. РСФСР, 1962.

7. *Лавриченко Е. В.* Морфогенез вегетативных органов съедобной обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.).— Изв. ТСХА, 1985, вып. 5, с. 44—53.

8. *Михайловская И. С.* Анатомические особенности корневищ некоторых многолетних трав.— В сб.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981, с. 141—178.

9. *Муравьева Д. А., Гаммерман А. Ф.* Тропические и субтропические лекарственные растения. М.: Медицина, 1974.

10. *Письякова В. В.* Размножение растений.— В кн.: Ботаника. М.: изд-во Акад. пед. наук РСФСР, 1954, с. 351—437.

11. *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Учпедгиз, 1952.

12. *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971.

13. *Судакова Е. А.* Онтогенетический морфогенез представителей разных жизненных форм *Samolus* L. в культуре.— Изв. ТСХА, 1983, вып. 3, с. 48—57.

14. *Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969.

15. *Lukasiewicz A.* Morfologiczno-rozwojowe typy bylin. Poznan: Polskiej akademii nauk, 1962.

16. *Urania pflanzenreich.* Bande I, II.— Leipzig — Jena — Berlin: Urania Verlag, 1975.

Статья поступила 4 июля 1993 г.

SUMMARY

Information about rhizomes of grass polycarps based both on the analysis of extensive but uncoordinated literary data and on the experiments carried out by the author is given in the paper. It is shown that the information should be confirmed, which is done by the author as a result of studying rhizomatous plants in nature (avens, asarabacca, mercury, lily-of-the-valley, plantain, anemone and others) and in culture (horseradish, canna, bowstring hemp, iris etc.). Analysis and generalization of these data allowed to establish certain regularity in coordination of the most important characters that are specific for rhizomes and on this basis to formulate the classification proposed.