

Особые типы и метаморфозы побегов

(из учебника «Ботаника» Курсанова, Комарницкого и др., стр.253-261)

Укороченные побеги. Из пазушных почек многих деревьев и кустарников развиваются преимущественно укороченные побеги с очень короткими междоузлиями и небольшим числом тесно скученных листьев. Каждый год такие побеги удлиняются лишь на несколько миллиметров и большей частью не ветвятся; узнать их легко по небольшой длине и многочисленным рубцам, остающимся от тесно скученных опавших листьев и почечных чешуи. Хорошо выражены они у осины, тополя, березы, бука, яблони, груши и многих растений (рис. 212). Часто через несколько лет такие укороченные побеги теряют верхушечную почку и замирают, а впоследствии и опадают.

Развитием укороченных облиственных побегов достигается густота кроны и при занятии сравнительно небольшой площади очень полное покрытие ее листвой. У некоторых, например у барбариса, листья сидят только на таких укороченных побегах (рис. 234).

У многих только на этих укороченных побегах или преимущественно на них образуются цветки и плоды, например у яблони, груши и др. (так называемые "плодушки").



Рис. 212. Удлиненные и укороченные побеги:

- 1 - удлиненный однолетний побег осины с 4-мя листовыми почками;
- 2 - укороченный четырехлетний побег осины с 2-мя листовыми и 3-мя цветочными почками.

Очень характерны укороченные побеги, несущие пучки хвои, у некоторых хвойных.

У сосны на удлиненных (так называемых ростовых) побегах развиваются лишь бурые чешуйки - редуцированные листья; все же зеленые листья - хвоя - сидят пучками на укороченных побегах по 2-5 хвои, в зависимости от вида сосны; в нижней части такого побега находится несколько пленчатых чешуек - редуцированных листьев, на вершине его между хвоей - маленькая почка, обычно дальше не развивающаяся. Укороченные побеги сосен производят хвою лишь один раз. У лиственницы укороченные побеги заметнее, чем у сосны, и несут по 20 - 30 и более иголок, расположенных по спирали, но так тесно скученных, что кажутся пучками; они производят 4-6 лет подряд новые пучки хвои (на зиму опадающих).

Укороченными побегами можно считать и стебли, развивающие розетки листьев, например у первоцветов (примулы), одуванчика, свеклы и других корнеплодов (в первый год развития), агав и многих других. При культуре в воздухе, насыщенном водяными парами, такие побеги у некоторых растений вытягиваются и несут не розетку, а спирально расположенные по одному листья.

У многих растений, древесных и травянистых, укороченные побеги метаморфизируются в **КОЛЮЧКИ** (рис. 213), причем эти последние могут нести в своей нижней части нормальные или маленькие листья или быть совершенно лишены листьев; такие колючки имеются у дикой яблони, дикой груши, терновника, слабительной крушины, некоторых боярышников, гледичии, английского дрока (*Genista anglica*) и др. Растения с колючками особенно характерны для жарких, сухих местообитаний, где колючки защищают их от поедания животными. При культуре во влажном воздухе вместо таких стеблевых колючек часто развиваются нормальные облиственные побеги (рис. 214).

У некоторых лиан, лазающих при помощи **УСИКОВ**, последние являются метаморфизированными побегами (у культурного и диких виноградов, многих тыквенных и др.). Происхождение их из побегов в одних случаях легко узнается по положению на стебле, по редуцированным листьям на них, а при смещениях в их положении выясняется лишь после тщательного сравнительно-морфологического анализа.



Рис. 213. Колючки стеблевого происхождения у боярышника.

Очень распространены метаморфозы побегов, являющихся вместилищами запасных питательных веществ и вместе с тем служащих обычно у многолетних травянистых растений для перенесения неблагоприятного времени года (зимы, засушливого периода), а также и для вегетативного размножения (см. стр. 289). К ним относятся **корневища, клубни, луковицы**.

Корневищем называют часть стебля, находящуюся под землей и по внешности (буроватая или бледная окраска, отсутствие зеленых листьев) несколько похожую на корень. Кроме особенностей анатомического характера, корневище отличается от корня отсутствием чехлика и наличием буроватых, чешуйчатых или пленчатых, очень мелких листьев, у многих рано опадающих и оставляющих после себя небольшие рубцы (рис. 215). Большинство многолетних травянистых растений имеет корневища; они бывают длинные, тонкие (у многих осок, пырей и др.) или короткие, нередко толстые (у щавеля, цикуты, или вежа, первоцвета, касатика и др.). Располагаются они более или менее горизонтально или косо сверху вниз. Обычно на корневищах образуются придаточные корни, которые отходят от них иногда почти со всех сторон или (у горизонтальных корневищ) только с нижней стороны. Растет корневище верхушкой, где находится верхушечная почка; у некоторых она плотная, конусовидная и сама прокладывает себе дорогу в почве; у других корневище под почкой изогнуто, и прокладывает дорогу эта более старая, изогнутая часть (у грушанки, ясенника и др.).

Ежегодно весной корневище образует из верхушечной (рис. 216) или из пазушных почек, а у многих из тех и других один или несколько надземных побегов, отмирающих в том же году осенью; почки для образования их обыкновенно бывают заложены уже с предшествующей осени.

Старые части корневищ постепенно отмирают. Растения с горизонтальными ветвящимися корневищами, образующими много надземных побегов, быстро размножаются вегетативно, занимают большую площадь и постепенно передвигаются на другие места (пырей ползучий и многие другие); если это сорняки, как ползучий пырей, то борьба с ними довольно затруднительна. Некоторые из таких длиннокорневищных растений применяют для закрепления песков (например, некоторые виды колосняка *Elymus*, имеющие корневища в несколько метров длины). У многих растений корневища находятся на определенной глубине, характерной для данного вида, хотя и изменяющейся в зависимости от свойств почвы.

Рис. 214. Ветви дрока (*Genista anglica*),
выросшие в сухой (1) и во влажной (2) атмосфере.

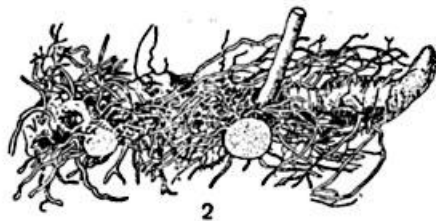
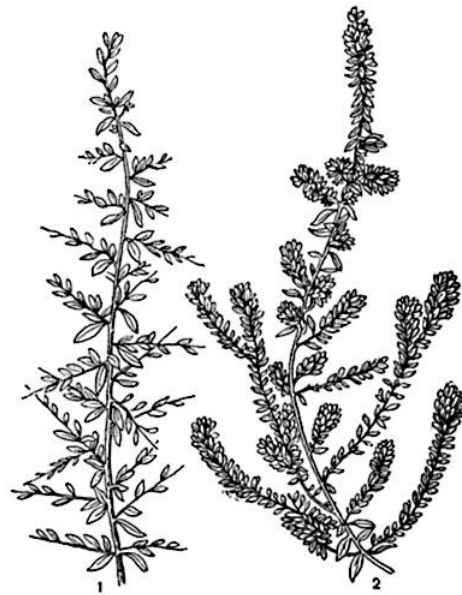


Рис. 215. Корневища:

1 - купена; 2 - касатик (ирис); 3 и 4 - цикута, целное (3) и в продольном разрезе (4); *рб* - рубцы на месте отпавших надземных побегов; *л* - рубцы на месте отпавших чешуйчатых листьев; *к* - корни; *пч* - почка, которая даст надземный побег следующего года.

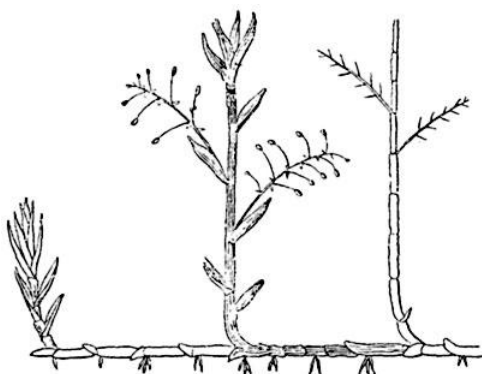
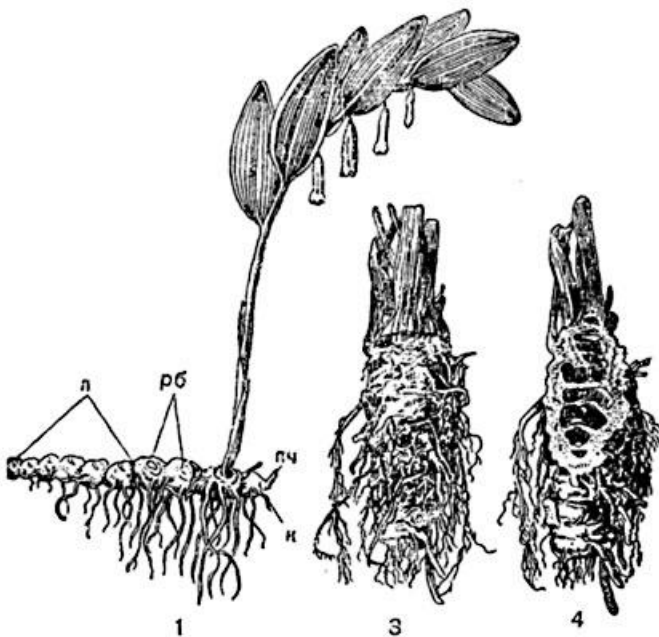


Рис. 216. Корневище и надземные побеги одной из орхидей (схема). Корневище симподиальное; надземный побег образуется ежегодно из верхушечной почки, а рост корневища продолжается ближайшей к ней пазушной почкой. Побеги одной и той же генерации или белые, или заштрихованы.

В луговомодстве злаки с длинными корневищами, как например белую полевицу, луговой мятлики, пырей ползучий и др., называют отпрысковыми или корневищными. Злаки же с короткими, трудно различимыми корневищами называют кустовыми (ежа, тимофеевка, луговая овсяница, душистый колосок).

Как и надземные побеги, корневища могут быть моноподиальными или симподиальными; первые мы встречаем у вороньего глаза (*Paris quadrifolia*), кислицы (*Oxalis acetosella*), касатиков (*Iris pseudacorus*) и др.; вторые - у аира (*Acorus calamus*), купены (*Polygonatum*) и др.

Стеблевыми клубнями называют утолщенные, вздутые, мясистые части стебля, состоящие из одного или у большинства из нескольких междоузлий. Они могут быть надземными, зелеными или подземными, желтоватыми или буроватыми.

Надземные клубни представляют местное утолщение главного стебля (например, у кольраби, рис. 217, 1) или боковых побегов (например, у некоторых эпифитных тропических орхидей, рис. 217, 2) и несут обычно нормальные листья. У некоторых растений надземные клубни представляют собой метаморфизированные пазушные почки с зачаточными листьями, опадающие с материнского растения и служащие для вегетативного размножения (например, у некоторых диоскорей, у живородящей гречихи *Polygonum viviparum*).

Подземные клубни являются или утолщениями подсемядольного колена, как например у цикламена, редиски, эрantisа, или утолщениями на подземных побегах, то длинных, так называемых столонах, как например у картофеля (рис. 217, 3), то более или менее коротких, как у топинамбура, или земляной груши, и др. Листья на подземных клубнях редуцируются до очень мелких, малозаметных, рано опадающих чешуек; в пазухах их находятся почки, называемые в общежитии глазками. У большинства сортов картофеля почки образуются (обычно по три) в углублениях клубня, у топинамбура - на возвышениях его.

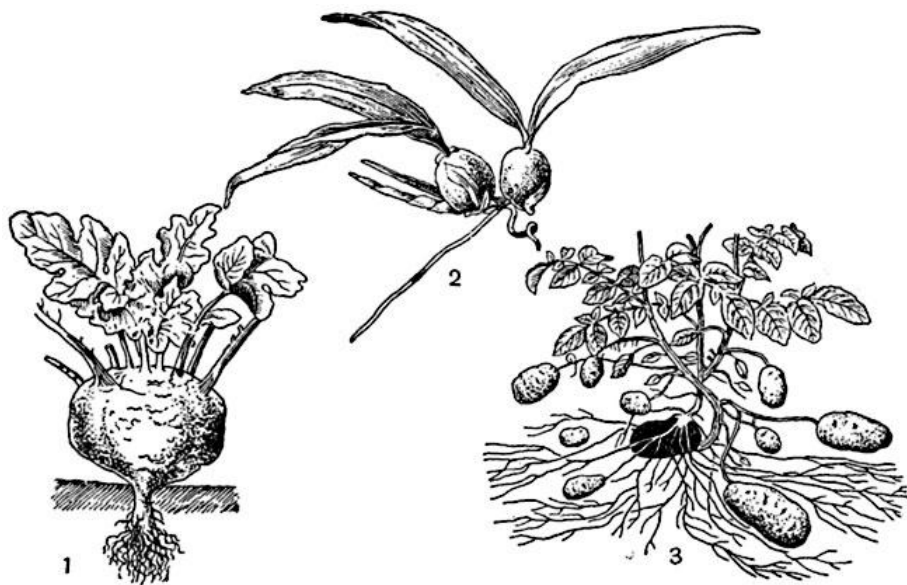


Рис. 217. Стеблевые клубни:

1 - надземный у кольраби;
2 - надземные у эпифитной орхидеи;
3 - подземные у картофеля; темный клубень - старый, высаженный в землю; из него развилось все растение.

Стеблевая природа клубней картофеля легко доказывается экспериментом. Если у него удалить все надземные побеги еще до заложения клубней, то это вызовет рост подземных столонов вверх и образование из них зеленых облиственных побегов. Наоборот, затенение надземных частей его в нижней или даже в верхней части вызывает утолщение пазушных побегов и превращение их в клубни (рис. 217). Интересно, что у кольраби, образующего клубни над землей, в противоположность картофелю, затемнение стебля вызывает вытягивание его в длину и недоразвитие клубня.

Культурные растения, разводимые ради съедобных подземных клубней, называют обычно в общежитии "клубнеплодами", хотя с настоящими плодами их клубни, с морфологической точки зрения, не имеют ничего общего.

Из наших дикорастущих растений клубневидные утолщения корневища или клубни на ветвях его развиты у чистеца болотного (*Stachys palustris*), зопника (*Phlomis tuberosa*), подбела (*Petasites officinalis*), полевого хвоща (*Equisetum arvense*) и др.

Видоизмененным побегом, служащим для перенесения неблагоприятного времени года, а также и для вегетативного размножения, является и **луковица**. Она состоит из недоразвитого укороченного стебля (так называемое донце), несущего многочисленные, тесно сближенные листья. При этом у одних растений, как например у лилий, листья луковицы представляют собой цельные листья, видоизмененные в чешуи; у большинства же, как например у луков, гиацинта и др., чешуи луковицы, и наружные пленчатые и внутренние мясистые, представляют собой только расширенные основания листьев, функционировавших в течение вегетационного периода, а к осени отмерших и отпавших. На вершине донца находится почка; у многих растений (луки, тюльпан, гиацинт) эта почка на следующий год развивается в надземный воздушный стебель, а из боковой пазушной почки у них формируется новая луковица, и так повторяется из года в год (так называемые "определенные" луковицы с симподиальным ветвлением). У других растений, как например у белого подснежника (*Galanthus nivalis*), нарцисса, воздушный стебель развивается каждый год из пазушной почки, а верхушечная почка луковицы дает на следующий год новую луковицу и т. д. (так называемые "неопределенные" луковицы с моноподиальным ветвлением).

По форме луковицы бывают шаровидные, яйцевидные, продолговатые, сплюснутые и т. п. Наружные чешуи их бывают у большинства сухие, пленчатые, играющие лишь защитную роль для внутренних мясистых. У так называемых пленчатых или плотных луковиц (лук, гиацинт, рябчик) наружные чешуи широкие, плотно охватывающие друг друга (рис. 218, 1, 2); у черепитчатых, или чешуйчатых, луковиц (лилии) наружные чешуи мельче и не покрывают всю луковицу (рис. 218, 3, 4). В пазухах некоторых луковичных чешуи развиваются из почек дочерние луковицы, называемые в общежитии детками или зубками; особенно много их у чеснока, луковицу которого нередко называют сложной (рис. 218, 6),

Луковицы бывают не только подземными, но и надземными, развивающимися в соцветиях (чеснок, многие дикие луки и др., рис. 218, 5) или, реже, в пазухах листьев надземных стеблей (зубянка *Dentaria bulbifera*, некоторые лилии и др.). Здесь они бывают очень мелкими (так называемые бульбиллы) и представляют собой метаморфизированные листовые или цветочные почки; впоследствии они отпадают и служат для вегетативного размножения. У некоторых растений луковицы образуются на корневищах (*Allium senescens* и некоторые другие луки, камнеломка *Saxifraga granulata*).

Промежуточными формами между клубнями и луковицами являются так называемые клубнелуковицы у шафрана и вообще рода крокусов, у шпажников, или гладиолусов и др. По внешности они похожи на луковицы и обычно так и называются в общежитии; морфологически же они ближе к клубням, так как все листовые чешуи у них сухие, пленчатые, а запасные питательные вещества откладываются в мясистой стеблевой части - донце (рис. 218, 7, 8).

Луковичные и клубневые растения особенно широко представлены среди однодольных (в семействах лилейных, касатиковых, амариллисовых, диоскорейных) и распространены главным образом в сухих, бездождных, жарких странах (в СССР на юге и юго-востоке Европейской части, в среднеазиатских республиках). Многие из них вегетируют, цветут и плодоносят лишь в течение короткого дождливого времени года (ранней весной, реже осенью), большую же часть года проводят в состоянии луковиц или клубней (так называемые эфемероиды).

У ряда растений зеленые травянистые стебли, не меняя своей формы, несут **функции листьев**, которые или очень скоро опадают, как например у испанского дрока (*Spartium junceum*), верблюжьей травы (*Alhagi camelorum*) и др., или же бывают редуцированы до маленьких буроватых чешуек или перепончатых влагалищ, как у хвощей, эфедры, спаржи, камыша (*Scirpus lacustris*) и др. Если в случаях таких прутьевидных стеблей еще нельзя говорить о их метаморфозе, то, несомненно, метаморфоз стеблей мы имеем у американских кактусов, африканских кактусовидных молочаев, южноафриканских стапелий, живущих в засушливых областях с малым количеством осадков; листья у них тоже редуцированы и превращены в колючки или чешуйки, а функции их несут стебли, которые содержат большое количество водоносной паренхимы, стали толстыми, сочными и имеют шаровидную (мамиллярия, эхинокактус), цилиндрическую (цереус, молочаи) или плоскую, пластинчатую (опунции) форму. Такие толстые сочные растения, стебли которых содержат в своей водоносной паренхиме большие запасы воды, называют стеблевыми суккулентами¹.

Некоторые кактусы накапливают свыше 1000 л воды. Они иногда даже могут цвести через три года после того, как их срезали и держали в сухом месте.

Из нашей флоры к стеблевым суккулентам можно отнести некоторые растения сильно засоленных почв, где вследствие высокой концентрации солей в почвенной воде всасывание ее корнями затруднено; таков, например, *солерос* (*Salicornia herbacea*), имеющий сочный, членистый, как бы безлистный стебель; каждый членик его состоит из мясистого стебля и двух супротивных редуцированных листьев, у которых развиты только нижние части (так называемое влагалище), плотно охватывающие стебель, срастаясь с ним в отдельные членики.

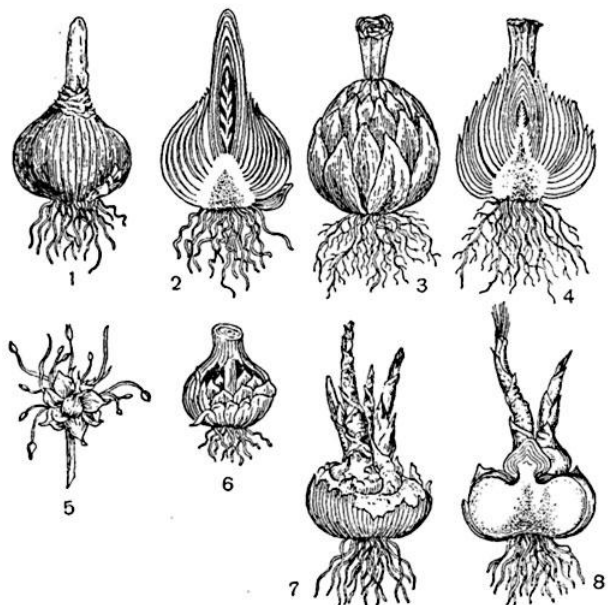


Рис. 218. Луковицы:

1 - пленчатая луковица гиацинта; 2 - продольный разрез ее; 3 - чешуйчатая луковица лилии; 4 - продольный разрез ее; 5 - луковички в соцветии лука (дикого); 6 - луковички-"детки" в луковице чеснока; 7 - клубнелуковица шафрана; 8 - продольный разрез ее.

Редукция листьев на побегах у некоторых растений сопровождается метаморфозом всех или части стеблей, получающих плоскую, листовидную форму; такие стебли называют **филлокладиями или кладодиями**². Они встречаются у представителей различных семейств, живущих преимущественно в засушливых районах. Листья у них превращены в маленькие чешуйки, из пазух которых выходят филлокладии; на послед них расположены цветки, выходящие тоже из пазух маленьких чешуйчатых листьев (рис. 219).



Рис. 219. Филлокладии:

1 - *Ruscus*; 2 и 3 - *Phyllanthus speciosus*, у которого ветки с филлокладиями похожи на перистосложные листья.

Подобные филлокладии представляют прекрасный пример аналогичных органов: будучи вполне сходны по форме и функциям с листьями, они имеют совершенно иное происхождение и морфологическое значение. У некоторых филлантусов они располагаются по обеим сторонам цилиндрических ветвей и производят тогда полное впечатление листочков перистосложного листа (рис. 219, 2). Стеблевая природа филлокладиев легко

доказывается положением их в пазухах чешуек-листьев, а также нахождением на них

цветков, которые никогда не образуются на листьях.

Ненормальную уродливость стеблей, у некоторых растений передающуюся по наследству, представляет фасциация³ их: стебель или обычно часть стебля становится сплюснутой, лентовидной. Фасциации встречаются у цикория, синяка (*Echium*), ольхи, бузины, ясеня, в соцветиях оригинального декоративного растения петуший гребень (*Celosia cristata*) и др. Причина их не вполне ясна; в некоторых случаях, по-видимому, происходит значительное расширение единственной точки роста; во многих случаях происходит срастание и уплощение нескольких ветвей; иногда появлению фасциации содействует очень обильный приток пластических веществ к развивающимся почкам.

¹ От латинского "суккулентус" - сочный.

² От греческих "филлон" - лист, "кладос" - ветвь. Некоторые морфологи отлипают филлокладии от кладодиев. Филлокладиями они называют плоские стебли, рано прекращающие рост (например, у иглицы *Ruscus*), а кладодиями - долго растущие (как стебли) в длину.

³ От латинского "фасция" - повязка, полоса.