

Лекция по ботанике для студентов специальности «Биология» профили
«Биохимия»,
«Генетика»

Морфология побега. Анатомическое строение стебля

План

- Побег. Части побега
- Стебель- осевой орган побега
- Первичное строение стебля.
- Отличия травянистых стеблей однодольных и двудольных растений
- Формирование вторичной структуры стебля. Типы заложения камбия.
- Вторичное строение стебля.
- Особенности строения стебля древесных голосеменных и покрытосеменных растений.
- Древесина

Побег

Это — орган, который возникает из верхушечной меристемы и расчленяется на раннем этапе морфогенеза на специализированные части: стебель, листья, почки.

Основная его функция — фотосинтез. Части побега могут служить также для вегетативного размножения, накопления запасных продуктов, воды.

Части побега. Участок стебля на уровне отхождения листа называют *узлом*, а участок стебля между двумя узлами — *междоузлием*. Над узлом в пазухе листа образуется *пазушная почка*. В случае ясно выраженных междоузлий побег называется *удлинённым*. Если же узлы сближены и междоузлия практически незаметны, то это — *укороченный побег* (плодушка, розетка).

Метамерия. Обычно побег имеет несколько узлов и междоузлий. Такое повторение отрезков побега, имеющих одноименные органы, называют метамерией. Каждый метамер типичного побега состоит из узла с листом и пазушной почкой и нижележащего междоузлия.

Наряду с корнем побег - основной орган высшего растения. Вегетативный невидоизмененный побег состоит из стебля, листьев и почек. Стебли и листья - структурные элементы побега (часто рассматриваются как его органы).

Стебель осевая часть побега, имеющая обычно более менее цилиндрическую форму, листья - плоские боковые органы побега, сидящие на стебле, почки - зачатки новых побегов, обеспечивающие ветвление растения (образующие систему побегов).

Участок стебля листом и почкой называется узлом, между узлами - междоузлия. Побег состоит из многих узлов и междоузлий. В зависимости от длины междоузлий выделяют укороченные и удлиненные побеги.

По положению в пространстве побеги могут быть прямостоячие, ползучими, стелящимися, приподнимающимся, вьющимися, цепляющиеся (с крючками и присосками), лазающие (обвивают опоры усиками).

Видоизменение побегов

Колючка

Корневище

Клубень

Клубнелуковица

Луковица

Столон

Усы у земляники

Колючки у абрикоса

Суккуленты

Кочан

Филлокладии.

Стебель

В типичных случаях это — осевой орган побега с радиальной симметрией, отрицательным геотропизмом, обладающий неограниченным ростом в длину, несущий листья и почки; увеличение в длину происходит путем верхушечного и вставочного роста.

Стебель обеспечивает связь между листьями и корнями, обуславливает образование мощной ассимиляционной поверхности листьев и наилучшее размещение их по отношению к свету, служитместилищем запасных продуктов. Стебли (как и корни) древесных растений могут достигать возраста 4—6 тыс. лет (мамонтово и драконово деревья). У некоторых трав возраст стебля ограничен всего 30—45 днями (растения-эфемеры). У трав стебли как правило живут всего 1 год, у деревьев стебель существует много лет.

Стебель — основная структурная часть побега. Он состоит из узлов и междоузлий и несет ряд важных функций: 1) *проводящую* — в стебле передвигаются восходящие и нисходящие токи веществ между корнями и листьями; 2) *механическую*, или *опорную*, — стебель обеспечивает положение тела в пространстве и выносит листья к свету, выдерживая значительные механические нагрузки (тяжесть собственных ветвей, листьев, цветков, плодов, действие ветра, механические повреждения, и т.п.); 3) *запасающую* — в некоторых запасающих тканях стебля откладываются про запас органические вещества; 4) *ассимиляционную* — эта функция свойственна молодым зеленым стеблям растений, многолетним стеблям многих суккулентов (кактусы, молочаи), а также стеблям некоторых видов растений аридных областей (виды иглицы и др.).

На поперечном сечении стебель имеет радиальную симметрию. Форма поперечного сечения стебля чаще всего бывает цилиндрической, но у травянистых растений встречаются стебли трехгранные (осоки), четырехгранные (яснотковые), крылатые (чина лесная), плоские (рдест).

Длина стеблей колеблется в больших пределах: от 280—300 м (лазящие стебли ротанговых пальм) до 1,5 мм (водяное растение вольфия).

Первичное строение стебля

Первичная структура стебля, как у однодольных растений, так и у двудольных формируется по мере дифференциации клеток верхушечной меристемы побега (см. образовательные ткани). Так, из наружных слоев образовательной ткани формируется первичная покровная ткань — *эпидерма*; из клеток верхушечной меристемы, расположенных к периферии и в центре, на уровне первых зачатков листьев, — *первичная кора и сердцевина*; между первичной корой и сердцевиной — *прокамбий*.

В анатомической структуре стебля травянистых растений выделяют три основные части:

1. **Покровная ткань.**
2. **Первичная кора.**
3. **Центральный осевой цилиндр.**

Покровная ткань стеблей травянистых растений как правило представлена эпидермой.

Первичная кора представляет собой комплекс механических и основных тканей. У большинства травянистых растений она представлена Колленхимой, ассимилирующей паренхимой и эндодермой.

Колленхима расположена сплошным кольцом или участками напротив проводящих пучков. У очень молодых стеблей колленхима может быть не выражена.

За ней находятся ассимиляционная паренхима, клетки которой содержат хлоропласты и эндодерма. У некоторых эндодерма представлена крахмалоносным влагалищем, где откладывается в запас крахмал. У других мало отличается от хлорофиллоносной паренхимы.

У Однодольных травянистых растений первичная кора, как правило, не имеет колленхимы, а часто слабо выражена или практически отсутствует. В последнем случае ассимилирующую функцию выполняют наружные слои основной паренхимы центрального осевого цилиндра. У Голосеменных первичная кора представлена однородной паренхимной ассимилирующей тканью, часто имеющей смоляные ходы. У Двудольных в ассимилирующей паренхиме также могут встречаться смоляные ходы (например у подсолнечника).

Граница между стелой и корой в стеблях выражена гораздо менее четко, нежели в корнях, так как внутренний пограничный слой первичной коры -

эндодерма - не имеет столь характерных признаков, как в корне. В состав первичной коры могут входить хлоренхима (ассимиляционная паренхима), неспециализированная паренхима, выделительные, механические (чаще колленхима), а также некоторые другие ткани.

Совокупность тканей стебля, расположенных внутри от коры, называется *центральным цилиндром (стелой)*. Он занимает центральную часть стебля внутри от эндодермы, с которой граничит самый наружный слой центрального цилиндра - *перицикл*. Под ним располагаются проводящие ткани, которые, в свою очередь, охватывают *сердцевину*. Вся система проводящих тканей в осевых органах, рассматриваемая как единое целое, является стелой. В состав стелы входят, кроме ксилемы и флоэмы, перицикл, сердцевинные лучи и сердцевина. Таким образом **Центральный осевой цилиндр** представляет собой комплекс тканей, состоящий из перицикла, основной паренхимы и проводящих тканей, которые, как правило, находятся в сосудисто-волокнистых пучках.

Перицикл в процессе развития побега превращается в склеренхиму, либо (гораздо реже) в основную паренхиму, состоящую из нескольких рядов клеток, и на срезе виден как сплошное или прерывистое кольцо. Очень часто он сохраняется в виде механической ткани только в районе пучков, и в этом случае образует часть их склеренхимной обкладки.

Проводящие ткани, как правило находятся в сосудисто-волокнистых пучках, представленных у однодольных растений пучками закрытого типа, у двудольных — открытого типа.

Сердцевина расположена в центре стебля и состоит преимущественно из паренхимы, размер клеток которой увеличивается по направлению к центру. Сердцевина многих растений частично разрушается, и тогда стебель становится полым. В стебле сердцевина сообщается с первичной корой при помощи паренхимной ткани, расположенной радиальными рядами и получившей название сердцевинных лучей. Наружная часть сердцевины может несколько отличаться от основной ее массы, напр., меньшими размерами клеток и более толстыми оболочками. Эта морфологически четко выделяющаяся зона называется перимедуллярной зоной.

В стебле большинства однодольных растений первичная кора и сердцевина не выражены, так как проводящие пучки располагаются по всему поперечному сечению стебля.

В стеблях однодольных растений хорошо выражено пучковое строение. Сосудисто-волокнистые пучки закрытого типа (без камбия) распределяются по всей толщине стебля. С поверхности стебель покрыт однослойной эпидермой, которая впоследствии одревесневает, образуя слой кутикулы. Расположенная непосредственно под эпидермой первичная кора, состоит из тонкого слоя живых паренхимных клеток с хлорофилловыми зернами. В глубь от паренхимных клеток находится центральный цилиндр, снаружи начинающийся механической тканью склеренхимы перициклического происхождения. Склеренхима придает стеблю прочность. Основная часть центрального

цилиндра состоит из крупных клеток паренхимы с межклетниками и беспорядочно расположенных сосудисто-волокнистых пучков. Форма пучков на поперечном срезе стебля овальная; все участки древесины тяготеют ближе к центру, а лубяные участки - к поверхности стебля. Камбия в сосудисто-волокнистом пучке нет, и стебель не может утолщаться. Каждый пучок снаружи окружен механической тканью. Максимальное количество механической ткани сосредоточено вокруг пучков возле поверхности стебля.

Итак, для стеблей однодольных травянистых растений характерно следующее: 1) в течение всей жизни сохраняется первичное строение; 2) покровная ткань - эпидерма; 3) первичная кора слабо выражена и обычно состоит из хлорофиллоносной паренхимы; 4) центральный цилиндр имеет пучковое строение; 5) сосудисто-волокнистые пучки коллатеральные, расположены беспорядочно; 6) сосудисто-волокнистые пучки закрытого типа.

Сравнение первичного строения стеблей однодольных и двудольных растений

Анатомические структуры и ткани	Однодольные	Двудольные
Первичная кора	Развита слабо или не развита совсем.	Всегда хорошо развита.
а) колленхима	Отсутствует	Имеется. Может быть пластинчатая, уголковая или рыхлая.
б) ассимилирующая паренхима	Отсутствует или (если имеется первичная кора) хорошо развита и представляет собой всю толщу первичной коры.	Всегда хорошо развита.
в) эндодерма	Отсутствует.	Имеется. Иногда сливается с ассимилирующей паренхимой и тогда плохо различима на препаратах.
Перицикл	Быстро теряет меристематическую активность и полностью дифференцируется на постоянные ткани. На препаратах представлен кольцом склеренхимы.	Быстро теряет меристематическую активность и полностью дифференцируется на постоянные ткани. На препаратах может быть представлен кольцом склеренхимы, отдельными участками склеренхимы или паренхимы, расположенными над проводящими пучками.

Центральный осевой цилиндр (Ц.О.Ц.)		
а) паренхима Ц.О.Ц.	При отсутствии первичной коры наружные слои паренхимы Ц.О.Ц. выполняют ассимилирующую функцию.	Никогда не выполняет ассимилирующую функцию.
б) расположение проводящих пучков	Пучки располагаются диффузно по всему Ц.О.Ц. стебля.	Пучки располагаются кольцом в один или два круга.
в) типы проводящих пучков	Всегда закрытые. Коллатеральные, концентрические или неполные.	Всегда открытые. Коллатеральные или биколлатеральные.
г) наличие камбия	Отсутствует	Имеется, может быть пучковый и межпучковый.

У однодольных растений первичное строение сохраняется всю жизнь растения. У двудольных и голосеменных на смену первичному приходит вторичное строение.

Вторичное строение стебля связано с образованием и развитием камбия.

Заложения камбия может происходить разными способами. В зависимости от этого формируются различные типы строения стебля.

1. Камбий сразу закладывается сплошным кольцом и откладывает наружу флоэму а внутрь ксилему. в результате формируется кольцевое непучковое строение стебля (лен)
2. Камбий закладывается сначала в пучках, а затем постепенно расширяется в сторону соседних пучков и со временем полностью смыкается. В результате также формируется непучковое кольцевое строение стебля. На месте смыкания проводящих пучков формируются первичные сердцевинные лучи, которые расширяются к коре и к сердцевине большинство деревьев (яблоня, липа, подсолнечник, конопля).
3. Камбий закладывается сплошным кольцом, однако в пучках он формирует ксилему и флоэму, а между пучками - сердцевинную паренхиму. В результате пучковое строение сохраняется на протяжении, однако стебель может утолщаться. (травянистые растения: томат, кирказон, перец однолетний)
4. Камбий закладывается только в пучках и заканчивает их формирование. Межпучковый камбий не образуется. (тыква, огурец)

Строение стебля древесных растений.

В стеблях древесных двудольных растений различают:

1. Покровную ткань,
2. Вторичную кору,
3. Камбий,
4. Древесину,
5. Сердцевину.

Покровная ткань стебля многолетнего древесного растения представлена остатками эпидермы, которая постепенно заменяется перидермой. С возрастом растение покрывается коркой, приходящей на смену перидерме.

Вторичная кора состоит из остатков первичной коры (у сравнительно молодых древесных стеблей сохраняются все ее составляющие: колленхима, ассимиляционная паренхима и эндодерма), первичной и вторичной флоэмы (или лубом). Во вторичной флоэме (лубе) у Двудольных обычно имеются лубяные волокна. У Голосеменных механические ткани в коре отсутствуют.

Камбий — граница коры и древесины. У древесных растений он закладывается в виде сплошного кольца, поэтому вторичные ксилема и флоэма имеют кольцевое строение, хотя первичное строение стеблей этих растений могло быть пучковым. В последнем случае это хорошо заметно, поскольку первичные проводящие ткани располагаются не сплошным кольцом, а участками.

Древесина состоит из ксилемы и сердцевинных лучей. Основные элементы древесины: сосуды и трахеиды, механические волокна (либриформ), древесная паренхима, паренхима сердцевинных лучей.

Древесина образуется путем деления клеток камбия. Сезонный ритм работы камбия выражается в образовании зон древесины — годовых колец. Весной образуются тонкостенные, широкопросветные сосуды и трахеиды, летом и осенью — толстостенные узкопросветные. В древесине Голосеменных имеются только трахеиды, механические и основные ткани (за исключением сердцевинных лучей) отсутствуют.

Сердцевинные лучи остаются живыми в течение очень долгого времени. Они осуществляют радиальный транспорт веществ. Их делят на первичные и вторичные. **Первичные** лучи закладываются за счет деятельности прокамбия, и после образования камбия растут за его счет. **Вторичные** закладываются камбием, и могут закладываться на протяжении всей жизни растения. Поэтому основным отличием первичных и вторичных лучей будет то, что первые пронизывают все проводящие ткани стебля по радиусу (и первичные и вторичные флоэму и ксилему), а вторые — только вторичные. Часть сердцевинного луча, пронизывающего флоэму (луб), называется лубяным лучом, ксилему (древесину) — древесинным лучом.

Сердцевина представлена паренхимными клетками. В центре сердцевины — крупные, часто мертвые клетки, в периферической ее части — мелкие живые клетки. Это перимедулярная зона сердцевины. С возрастом (осо-

бенно у ядровых пород) сердцевина может накапливать различные вещества и отмирать.

Рассмотрим его на примере стебля липы. Годичные побеги липы покрыты эпидермой. К осени они одревесневают и эпидерма сменяется пробкой. В течение вегетационного периода под эпидермой закладывается пробковый камбий, который снаруж формирует пробку, а внутрь - клетки феллодермы. Эти три покровные ткани образуют покровный комплекс перидермы. Клетки эпидермы постепенно в течение 2 - 3 лет сшелушиваются и отмирают. Под перидермой расположена первичная кора. Наружные слои представлены клетками пластинчатой хлорофиллоносной колленхимы, затем идет хлорофиллоносная паренхима и слабо выраженная эндодерма. Перицикл представлен участками склеренхимы, снаруж защищающей флоэму.

Большую часть стебля составляют ткани, образованные деятельностью камбия. Граница коры и древесины проходит по камбию. Все ткани, лежащие снаруж от камбия, называют корой. Кора бывает первичная и вторичная. Вторичную кору составляет флоэма, или луб, и сердцевинные лучи. Флоэма трапециевидной формы, а сердцевинные лучи представлены в виде треугольников, вершины которых сходятся к центру стебля до сердцевины.

Серцевинные лучи насквозь пронизывают древесину. Это первичные сердцевинные лучи, по ним в радиальном направлении продвигаются вода и органические вещества. Серцевинные лучи представлены паренхимными клетками, внутри которых к осени откладываются запасные питательные вещества (крахмал), расходуемые весной на рост молодых побегов. Камбий образует и вторичные сердцевинные лучи, но они не доходят до сердцевины, теряясь в древесине.

Во флоэме чередуются прослойки твердого луба (лубяные волокна) и мягкого (живые тонкостенные элементы). Лубяные (склеренхимные) волокна луба представлены мертвыми прозенхимными клетками с толстыми одревесневшими стенками. Мягкий луб состоит из ситовидных трубок с клетками-спутницами (проводящая ткань) и лубяной паренхимы, в которой накапливаются питательные вещества (углеводы, жирные масла и др.). Весной эти вещества расходуются на рост побегов. По ситовидным трубкам передвигаются органические вещества, образованные в результате фотосинтеза. Весной при порезе коры сок вытекает наружу. Ближе к камбию расположены более молодые участки луба. Более молодые и широкие клетки луба накладываются на более старые периферийные узкие клетки, тем самым создавая трапециевидный вид луба. Камбий представлен одним плотным кольцом из тонкостенных прямоугольных клеток с крупным ядром и цитоплазмой. Осенью клетки камбия становятся толстостенными, и его деятельность прекращается.

К центру стебля внутрь от камбия образуется древесина, состоящая из сосудов (трахей), трахеид, древесинной паренхимы и древесинной склеренхимы (либриформ). Либриформ представляет собой совокупность узких толстостенных и одревесневших клеток механической ткани. Древесина откладывается в виде годичных колец (сочетание весенних и осенних элементов древесины) более широких весной и летом и более узких осенью, а также в засушливое лето. На поперечном спиле дерева по числу годичных колец можно определить относительный возраст дерева. Весной в период сокодвижения по сосудам древесины поднимается вода с растворенными минеральными солями.

В центральной части стебля расположена сердцевина, состоящая из паренхимных клеток и окруженная мелкими сосудами первичной древесины.

Анатомическое строение стеблей голосеменных растений. Анатомическое строение очень сходно с анатомическим строением двудольных древесных растений, однако есть и некоторые различия. В коровой части и древесине хвойных (ель, пихта, сосна и др.) образуются смоляные ходы. У кипарисовых смола накапливается в крупных клетках коровой паренхимы или в сердцевинных лучах. Флоэма сосны состоит из ситовидных трубок и лубяной паренхимы; ситовидные клетки флоэмы без клеток-спутниц и лубяных волокон. Древесина сосудов не имеет и состоит из одних трахеид, расположенных ровными рядами и имеющих многочисленные окаймленные поры. Древесинная паренхима и механические волокна, как правило, отсутствуют, границы между приростами весенней и летней древесины четко выражены и хорошо видны годичные кольца. Благодаря сообщению вертикальных и горизонтальных смоляных ходов у хвойных выработалась единая смоло-отделительная система. Смоляные ходы сосны изнутри выстланы тонкостенными паренхимными клетками, составляющими эпителий, выделяющий смолу в смоляной ход.

Отличия анатомического строения древесных стеблей Голосеменных и Двудольных Покрытосеменных растений

Анатомические структуры и ткани	Голосеменные	Двудольные Покрытосеменные
Первичная кора	Представлена однородной ассимилирующей паренхимой, часто со смоляными ходами.	Представлена ассимилирующей паренхимой, колленхимой и эндодермой.
Механические ткани	Как правило не развиты. Опорную функцию выполняют трахеиды.	Хорошо развиты.
а) колленхима	Отсутствует.	Имеется, в древесных стеб-

б) склеренхима	Отсутствует.	лях чаще пластинчатая. Имеется. Волокна и склереиды. Волокна могут быть во флоэме (лубяные), ксилеме (древесные), перицикле (периваскулярные).
Проводящие ткани	Не содержат механических элементов.	Обязательно содержат механические элементы.
а) флоэма	Проводящие элементы представлены ситовидными клетками	Проводящие элементы представлены ситовидными трубками с клетками спутницами.
б) ксилема	Проводящие элементы представлены трахеидами	Проводящие элементы представлены сосудами и трахеидами.
Секреторные вместилища (их тип и местоположение в стебле)	Имеются смоляные ходы которые располагаются в коре и в древесине.	Различного типа, располагаются в паренхимных тканях (коре и сердцевине), но не в древесине.

Древесина лесных пород окрашена обычно в светлый цвет. При этом у одних пород вся масса древесины окрашена в один цвет (ольха, береза, граб), у других центральная часть имеет более темную окраску (дуб, лиственница, сосна). Темноокрашенная часть ствола называется ядром, а светлая периферическая — заболонью. Ядро древесины состоит из мертвых, заболонь — из живых клеток.

В том случае, когда центральная часть ствола отличается меньшим содержанием воды, а по цвету не отличается от периферической, ее называют спелой древесиной, а породы — спелодревесными. Породы, имеющие ядро, называют ядровыми. Остальные породы, у которых нет различия между центральной и периферической частью ствола ни по цвету, ни по содержанию воды, называют заболонными (безъядровыми).

Из древесных пород, произрастающих на территории, ядро имеют: хвойные — сосна, лиственница, кедр; лиственные — дуб, ясень, ильм, тополь. Спело-древесными породами являются из хвойных ель и пихта, из лиственных бук и осина. К заболонным породам относятся лиственные: береза, клен, граб, самшит.

Однако у некоторых безъядровых пород (береза, бук, осина, ель, клен) наблюдается потемнение центральной части ствола. В этом случае темная центральная зона называется ложным ядром. Молодые деревья всех пород не имеют ядра и состоят из заболони. Лишь с течением времени образуется ядро за счет перехода заболонной древесины в ядровую.

Ядро образуется за счет отмирания живых клеток древесины, закупорки водопроводящих путей, отложения дубильных, красящих веществ, смолы, углекислого кальция. В результате этого изменяются цвет древесины, ее масса и показатели механических свойств. Ширина заболони колеблется в зависимости от породы, условий произрастания. У одних пород ядро образуется на третий год (тис, белая акация), у других — на 30—35-й год (сосна), поэтому заболонь у тиса узкая, у осины широкая.

Переход от заболони к ядру может быть резким (лиственница, тис) или плавным (орех грецкий, кедр). В растущем дереве заболонь служит для проведения воды с минеральными веществами от корней к листьям, а ядро выполняет механическую функцию. Древесина заболони легко пропускает воду, менее стойка против загнивания, поэтому при изготовлении тары под жидкие товары использовать заболонь следует ограниченно.

Доцент

Землянская И.В.