

Лекция №5.

ТЕМА ЛЕКЦИИ: ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СТЕБЛЯ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

План лекции:

1. Стебель — надземный, вегетативный, осевой орган растения

2. Морфологические признаки стебля

3. Продолжительность жизни и биоморфологические группы растений

4. Прокамбий как эмбриональная фаза в развитии первичной проводящей меристемы

1. Стебель — надземный, вегетативный, осевой орган растения, имеющий радиальную симметрию и обладающий верхушечным ростом.

Стебель с почками и листьями — **побег**. Участки стебля, несущие лист — стеблевые узлы, между ними — **междоузлия**. В зависимости от длины междоузлий побеги могут быть удлинённые (злаки), укороченные (одуванчик).

Побег развивается из почки. **Верхушечная** почка — верхушка стебля, прикрытая молодыми зачатками листьев: конус нарастания; в основании его находятся первичные бугорки, из них формируются примордиальные листья. В пазухах первичных бугорков — вторичные бугорки, которые дают **боковые** или **пазушные** почки. Боковые ветви тоже растут своими верхушками, и каждая ветвь заканчивается верхушечной почкой.

С наступлением осени все почки вступают в период покоя. Их называют зимующими. Они могут быть **вегетативными** (образующими листья или побеги) и генеративными, или **цветковыми** (весной распускающиеся в цветки или соцветия). Защищены твердыми чешуями, покрытыми кутикулой и имеющими склереиды, иногда пробку. Распускаются за счет запасов, отложенных в корне, стебле или в самих кроющих чешуях.

Многие пазушные почки остаются в покое долгое время и подрастают

лишь своей осью в соответствии с утолщением стебля — **спящие** почки. Они трогаются в рост, если удалить верхушечную почку. Иногда могут быть погружены в древесину и после поломки или сруба ствола просыпаются.

Придаточные почки закладываются в узлах и на междоузлиях, корнях, корневищах, листьях — резерв вегетативного размножения. Происхождение: из камбия, феллогена, перицикла, коры. Это почки омоложения — они дают побеги, похожие на молодые сеянцы.

2. Морфологические признаки стебля:

I. По положению в пространстве стебли бывают: прямостоячие, приподнимающиеся, ползучие, лазающие, вьющиеся и т. д. (рис. 42).

II. Ветвление побегов (рис. 43):

1. Дихотомическое — точка роста вильчато разделяется на 2 новые доли (низшие споровые, плауновидные, мохообразные).

2. Моноподиальное — главная ось растет своей верхушкой, боковые ветви развиваются из боковых почек, которые тоже ветвятся моноподиально (хвойные — очень ценятся стволы в лесотехническом деле, кораблестроении).

3. Симподиальное — верхушечная почка отмирает, вместо нее развивается боковая почка, растет часто в вертикальном направлении, как бы продолжая рост главного стебля и т.д. (береза, ивы, яблоня, томат, картофель).

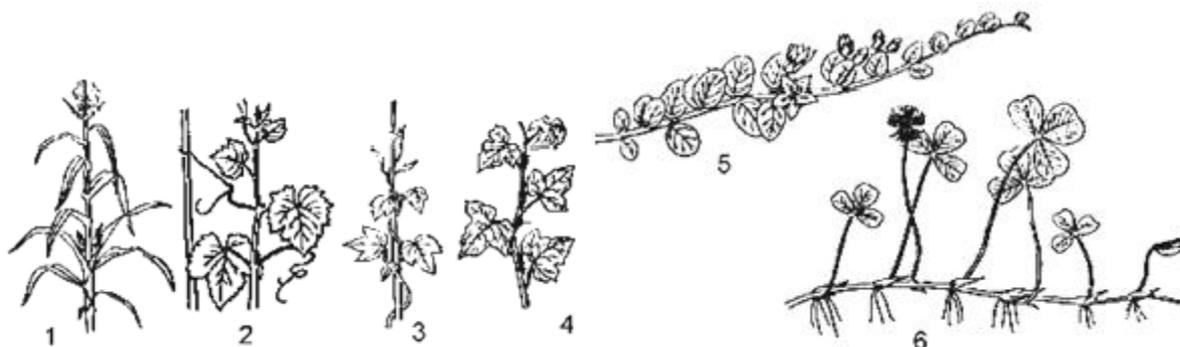


Рис. 42. Типы стебля по положению в пространстве:

1 — прямостоячий; 2 — цепляющийся; 3 — вьющийся; 4 — лазающий; 5 — стелющийся; 6 — ползучий

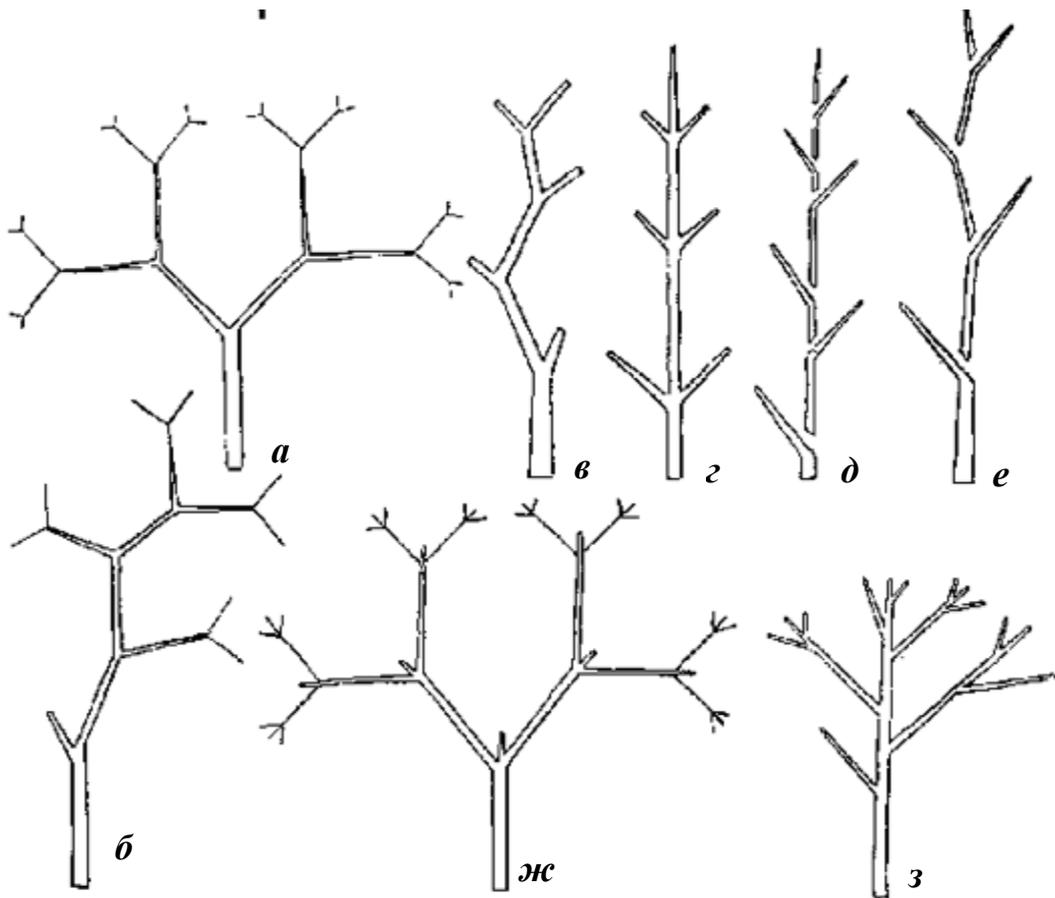


Рис. 43. Основные типы ветвления:

вилочное (дихотомическое): *а* — равновилочное; *б* — неравновилочное; *в* — неравновилочное очередное дихоподиальное, моноподиальное; *г* — с супротивным ветвлением; *д* — с очередным ветвлением, симподиальное; *е* — монохазий; *ж* — дихазий; *з* — плейохазий

Известно **смешанное** ветвление: сначала моно-, затем симподиальное (у древесных плодовых, хлопчатника).

Интенсивное распускание большого числа почек делает побег укороченным, что обеспечивает развитие на кроне огромного количества листьев, т. е. большой фотосинтезирующей поверхности.

4. Ложнодихотомическое ветвление — под верхушечной почкой образуется две супротивно расположенные пазушные почки; трогаясь в рост, они образуют развилку (омела, дурман, гвоздика, сирень, конский каштан).

Изучение систем ветвления имеет огромное практическое значение, так как с помощью этого можно регулировать урожай.

III. Листорасположение (рис. 44):

1. Очередное — узел имеет один лист (яблоня, береза, клен).
2. Супротивное — два листа в узле (губоцветные, валериана, гортензия).
3. Мутовчатое — три и более листа (олеандр).
4. Прикорневая розетка (первоцвет).

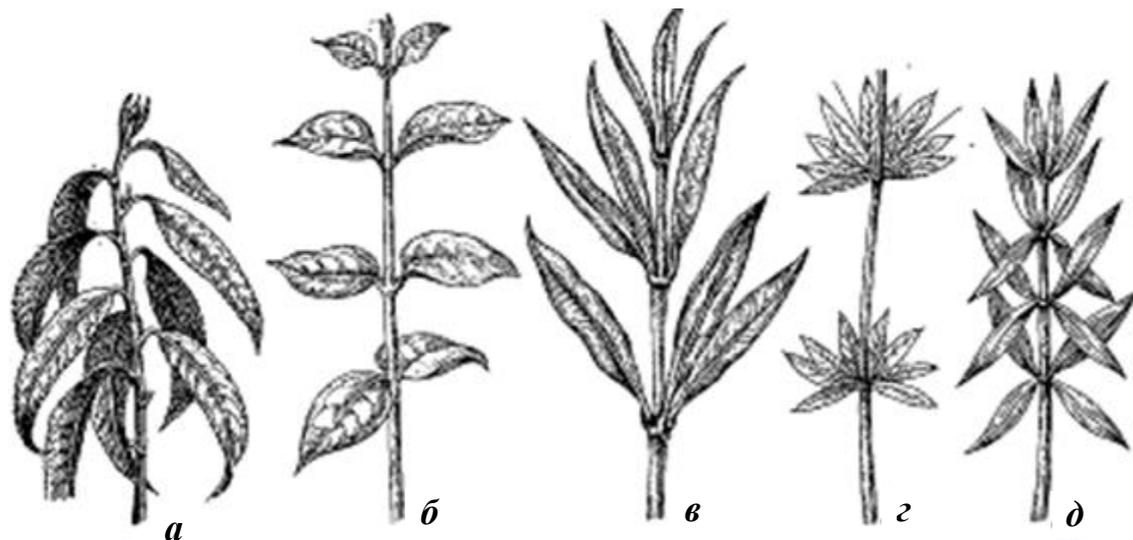


Рис. 44. Листорасположение:

a — очередное у персика обыкновенного; *б* — супротивное у бирючины овальнолистной; *в* — мутовчатое у олеандра обыкновенного; *г* — мутовчатое у марены грузинской; *д* — мутовчатое у крестовницы зеленоколосой

Очередные листья располагаются на стебле по спирали. Если проследить за ее оборотами, то можно обнаружить два листа, расположенных по вертикали один над другим. Линия, соединяющая листья в продольных рядах на стебле, **ортостиха**. Между концами ортостихи остальные листья располагаются по спирали. Число оборотов спирали между двумя листьями, расположенными на одной ортостихе, называется **листовым циклом**. Составляется формула очередного листорасположения в виде дроби, где числителем становится число оборотов спирали в листовом цикле, а знаменателем — число листьев в цикле.

IV. **Форма стебля в поперечном сечении** бывает самой

разнообразной: округлый стебель, плоский, ребристый, многогранный и т.д. (рис. 45); а также полый и выполненный, голый и опушенный.

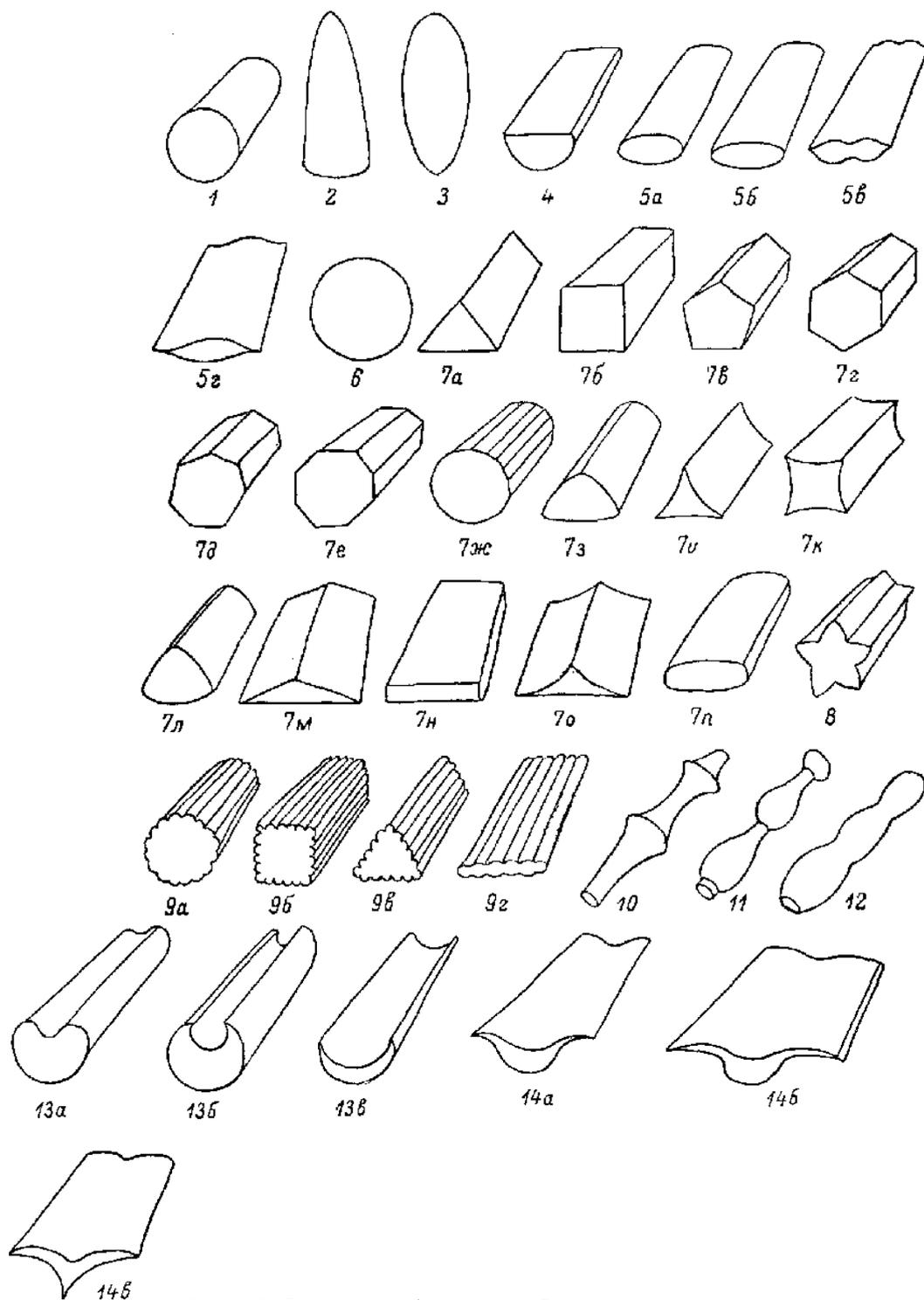


Рис. 45. Основные формы стебля и черешка:

1 — цилиндрический; 2 — конический; 3 — веретеновидный (вальковатый); 4 — полуцилиндрический;
 сплюснутый: 5а — эллиптический; 5б — линзообразный; 5в — с выемкой (ложбинкой) посередине; 5г — обоюдоострый; 6 — шаровидный;
 угловатый: 7а — трехгранный; 7б — четырехгранный; 7в — пятигранный; 7г — шестигранный; 7д — семигранный; 7е — восьмигранный; 7ж — многогранный; 7з — тупотрехугольный; 7и — вогнутотрехугольный; 7к — вогнуточетырехугольный; 7л — выпуклотрехугольный; 7м — сплюснутотрехугольный; 7н — сплюснуточетырехугольный; 7о — сплюснуто-вогнутотрехугольный; 7п — сплюснуто-

выпуклочетырёхугольный; 8 — ребристый; бороздчатый; 9a — округлобороздчатый; 9б — четырёхграннобороздчатый; 9в — трехграннобороздчатый; 9г — сплюснутобороздчатый; 10 — узловатый; 11 — членистый; 12 — четковидный; 13a–13в — желобчатый; 14a–14в — крылатый

3. Продолжительность жизни и биоморфологические группы растений. Продолжительность жизни кипариса — 3000 лет, каштана — 2000 лет, дуба — 1200 лет, липы — 1000 лет, тополя — 300–600 лет, яблони — 200 лет, черешни — 40–100 лет, сосны — 50 лет. В зависимости от продолжительности жизни и типа побегов растения делят:

а) на **деревья** — крупные растения с сильно развитыми многолетними стеблями. Имеется вторичный прирост;

б) **кустарники** — главный ствол отсутствует или слабо выражен, ветвление начинается почти у поверхности почвы (барбарис, ирга, шиповник). Выделяются группы кустарников не более 1 м — саксаул;

в) **полукустарники** — побеги в нижней части многолетние, в верхней части однолетние побеги отмерзают или отсыхают (полынь, астрагал, зверобой);

г) **травянистые** — отмирание надземных стеблей наблюдается в конце вегетационного периода. Большинство полевых растений (хлебные злаки, горох, фасоль, лен, конопля).

Среди травянистых растений существуют озимые и яровые формы:

– яровые — прорастание семян весной;

– озимые — прорастание семян осенью (0–5 °С);

д) **двулетние травянистые** — на первый год развивается только розетка прикорневых листьев, а цветы, плоды и удлинённый стебель — на второй год (цикорий, белена, алтей, донник);

е) **многолетние травянистые** — долговечные подземные части и ежегодное отмирание надземных частей (валериана, ландыш, крапива).

Функции стебля: остов, соединяющий листья и корни воедино, придает габитус растению; проводящая; запасующая; синтетическая; орган вегетативного размножения.

Метаморфозы:

1. **Подземные.** *Корневище* — подземный побег, листья в виде чешуек, размеры корневищ определяются функциями: для запаса — толстые (айр, хвощ, купена), для размножения — с почками возобновления (пырей, касатик). *Клубни* образуются на концах подземных стеблей — столонов, имеют почки — глазки (по 3 и больше). *Луковицы* — укороченный стебель, или донце, почки и листья.

2. **Наземные:** *колючки* (боярышник, терн); *усы* (тыква, огурец, дыня); *филлокладии* — стебель в виде листа (иглица).

Стебель обладает длительным ростом в длину с помощью верхушечной меристемы в конусе нарастания или вставочной меристемы; несет на себе листья, закладывающиеся в определенном порядке на конусе нарастания в виде бугорков; может ветвиться за счет почек, закладывающихся в пазухах листьев. Теория гистогенов Ганштейна, сформулированная в 1818 г. (дерматоген, периблема, плерома), для стебля неверна. В начале 20-х гг. XX столетия Шмидт сформулировал теорию туники и корпуса, согласно которой конус нарастания у покрытосеменных и части голосеменных состоит из двух гистологически разных частей, обладающих разной меристемной активностью. Наружная часть — *туника*, клетки ее делятся перпендикулярно поверхности стебля и образуют эпидерму, иногда эпидерму и несколько слоев или всю первичную кору; внутренняя часть — *корпус*, клетки делятся во всех направлениях и образуют остальные слои первичной коры и ЦОЦ. Первичная структура стебля закладывается при дифференциации клеток верхушечной меристемы. На уровне первых листовых зачатков клетки туники и корпуса перестают делиться; периферическая их часть идет на формирование первичной коры, внутренняя часть — на формирование сердцевины. Но между ними сохраняется несколько рядов активных меристематических клеток, располагающихся кольцом — **образовательное кольцо**. Его клетки в основании молодых зачатков листьев дают начало первичной боковой

меристеме — прокамбию.

4.Прокамбий представляет собой эмбриональную фазу в развитии первичной проводящей меристемы, поэтому его расположение в значительной степени предопределяет последующее расположение проводящей системы. Если он закладывается сплошным слоем (кольцом), то возникают сплошные слои флоэмы и ксилемы, если же прокамбий закладывается в виде пучков (тяжей), то и первичные проводящие ткани располагаются в виде пучков. Клетки периферических слоев образовательного кольца, не участвующие в формировании прокамбия, образуют перицикл.

Прокамбий возникает у основания листового зачатка, отсюда его развитие распространяется в двух направлениях — *акропетально*, т. е. к верхушке листового зачатка, и *базипетально*, т. е. вниз по стеблю, где он причленяется к другим пучкам, возникшим ранее.

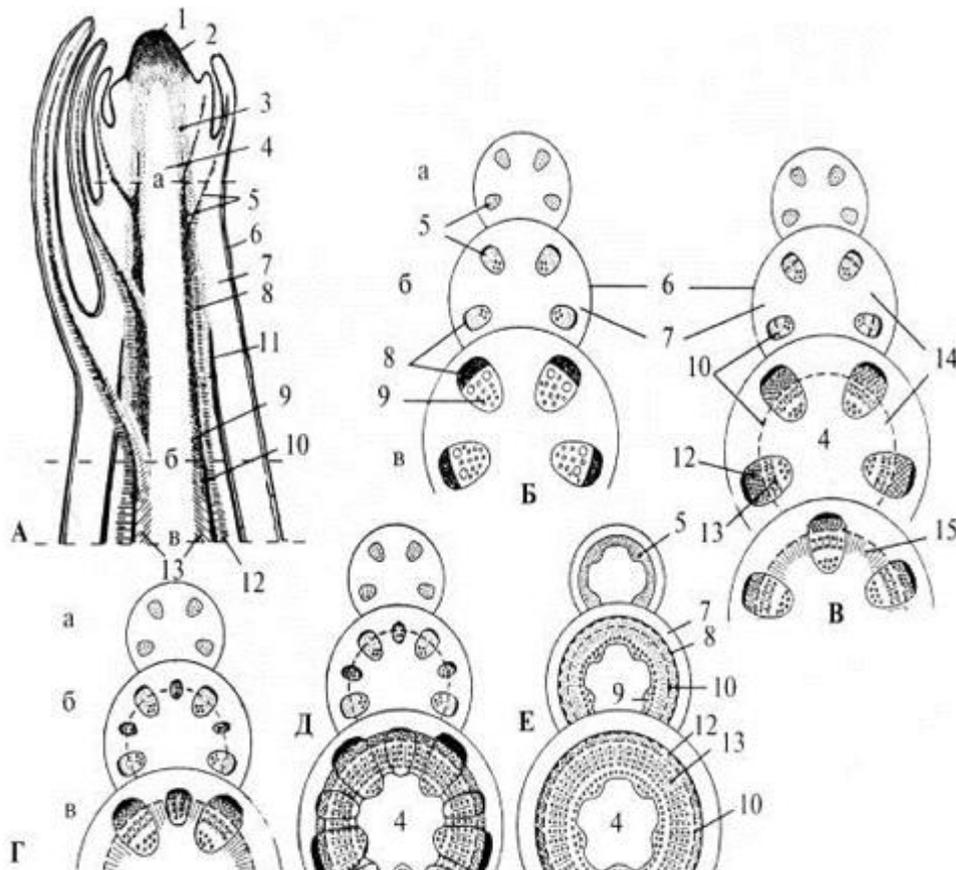
Флоэма образуется раньше ксилемы и развивается центростремительно: сначала протофлоэма, затем протоксилема (кольчатые и спиральные сосуды) и метаксилема. Таким образом формируется ЦОЦ первичного строения.

На поперечном срезе стебля различают три группы тканей: покровную, первичную кору и ЦОЦ.

Покровная ткань стебля травянистого двудольного растения — эпидерма. Клетки мало извилистые, вытянутые в направлении стебля, устьиц мало или нет.

Первичная кора состоит из колленхимы в виде тяжей в углах стебля у губоцветных или в его ребрах у зонтичных, реже в виде кольца — у тыквенных, пасленовых. На периферии первичная кора состоит из чередующихся полосок хлоренхимы и механической ткани. Во внутренней части — бесцветная паренхима. Самый внутренний слой — эндодерма, в ряде случаев — крахмалоносное влагалище, содержащее мелкие зерна оберегаемого крахмала.

Рис. 46. Развитие тканей в стеблях двудольных растений и формирование различных типов анатомического строения (схемы):



A — продольный разрез; *Б–Е* — поперечные срезы стеблей разных типов строения в трех зонах — заложения прокамбия (*а*), появления камбия (*б*), вторичного утолщения (*в*): *Б* — первичное пучковое строение; *В* — вторичное пучковое строение с паренхимой и склеренхимой между пучками; *Г* — переходной тип; *Д* — беспучковый тип, сформированный из переходного; *Е* — беспучковый тип, сформированный однородным кольцом камбия;

1 — верхушечная меристема; *2* — протодерма; *3* — основная меристема; *4* — сердцевина; *5* — прокамбий; *6* — эпидерма; *7* — первичная кора; *8* — первичная флоэма; *9* — первичная ксилема; *10* — камбий; *11* — перицикл; *12* — вторичная флоэма; *13* — вторичная ксилема; *14* — паренхима сердцевинных лучей; *15* — склеренхима

Периферическая часть ЦОЦ часто представлена перициклической склеренхимой или паренхимой. Проводящие ткани располагаются в виде пучков или сплошным кольцом (в зависимости от заложения прокамбия). Переход ко вторичному строению связан с заложением камбия, в

зависимости от чего различают следующие типы строения стеблей (рис. 46):

1. Прокамбий закладывается сплошным кольцом: первичное строение непучковое, камбий образуется из прокамбия; вторичное — непучковое.

2. Прокамбий закладывается тяжами: первичное строение пучковое; камбий формируется из прокамбия в пучках и из основной ткани ЦОЦ между пучками. Образуется сплошное камбиальное кольцо. Вторичное строение непучковое.

3. Первичное и вторичное строение пучковое, т. к. межпучковый камбий не образуется.

4. Первичное и вторичное строение пучковое, т. к. прокамбий закладывается отдельными тяжами, а образующийся межпучковый камбий является основной тканью ЦОЦ, а не флоэмы и ксилемы.

5. Стебель однодольных травянистых растений. Для стебля однодольных травянистых растений характерно пучковое строение. Пучки расположены беспорядочно, отсутствует вторичный прирост. Основные черты анатомического строения стеблей определяются системой листовых следов: из основания листа в стебель входят пучки, таким образом, все сосудистые пучки однодольных представляют собой листовые следы (пальмовый тип). СВП однодольных имеют характерную форму: 2 крупных точечных сосуда (симметрично) и 1–2 более узких скольчатых и спирально-кольчатых утолщениями. К крайнему из них примыкает воздушная полость, образовавшаяся на месте разрушения элементов протоксилемы. Величина пучков возрастает от периферии к центру.

В строении первичной коры имеются различия:

а) однодольные с выраженной первичной корой (спаржа): состоит из нескольких слоев хлорофиллоносных клеток; колленхима отсутствует;

б) у других однодольных (пальма, злаки) первичная кора не выражена; сразу под эпидермой имеются участки хлоренхимы, окруженные склеренхимой, которая сливается со склеренхимой СВП.

В междоузлиях многих однодольных образуется крупная центральная

полость (соломина злаков), в этих случаях пучки оказываются сдвинутыми к периферии, но располагаются также разбросанно: более мелкие — к периферии, крупные — к полости (рис. 47).

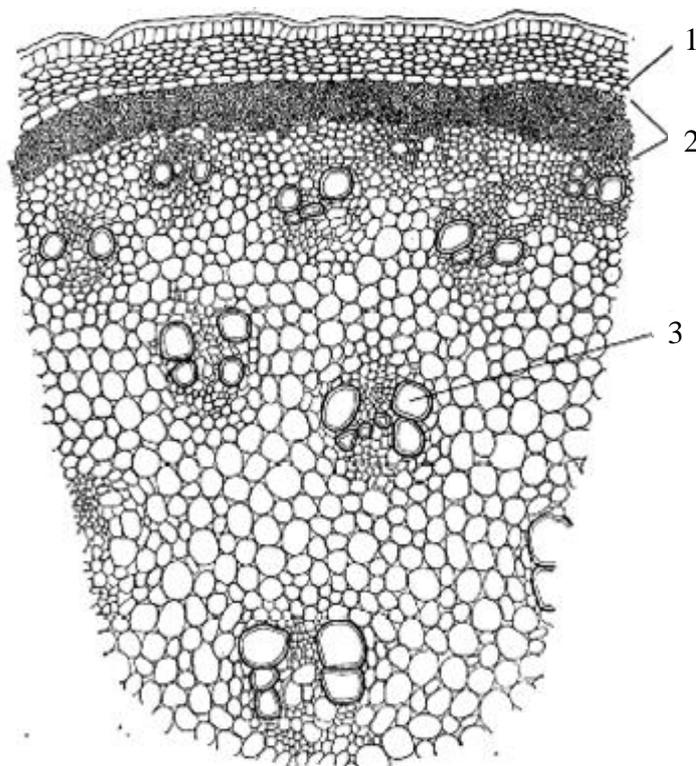


Рис. 47. Стебель спаржи:
1 — эндодерма; 2 — поясок склеренхимы,
образованный перициклом; 3 — проводящий

Контрольные вопросы

1. Стебель — надземный, вегетативный, осевой орган растения
2. Морфологические признаки стебля
3. Продолжительность жизни и биоморфологические группы растений
4. Прокамбий как эмбриональная фаза в развитии первичной проводящей меристемы
5. Метаморфозы стебля

ЛИТЕРАТУРА

1. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений.

- Серебрякова Т.И. — М: Академкнига, 2006. — 543 с.
2. Ботаника: в 4 т. Т. 1. Клеточная биология. Анатомия. Морфология. Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В. и др. / под ред. А.К. Тимонина, В.В. Чуб — М: Академия, 2008. — 368 с.
3. Ботаника: в 4 т. Т. 3: Высшие растения. Тимонин А.К. — М: Академия, 2007. — 352 с.
4. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. — М.: Эдиториал УРСС, 2000. — 528 с.
5. Яковлев Г.П., Челомбитько В.А. Ботаника. — СПб: СпецЛит, Изд-во СПХФА, 2001. — 680 с.
6. Практикум по анатомии и морфологии растений Викторов В.П., Гуленкова М.А., Дорохина Л.Н. и др. Под ред. Л.Н. Дорохиной — М: Академия, 2004. — 176 с.
7. Иллюстрированное руководство для ботанических практик и экскурсий в Средней России. В.Э. Скворцов. — М: Т-во науч. изд. КМК, 2004. — 506 с.