

Лекция 4. ПОБЕГ И СИСТЕМА ПОБЕГОВ

Вопросы:

1. Система побегов. Нарастание побега. Классификация побегов.
2. Почка. Строение и классификация почек.
3. Анатомия стебля.

1. Система побегов. Классификация побегов.

Побег – это неразветвленный стебель с листьями. Он является одним из основных органов высших растений. В онтогенезе побег развивается из почечки зародыша либо из пазушной или придаточной почки. Вегетативные побеги выполняют функцию воздушного питания, спороносные – обеспечивают размножение.

Стебель обеспечивает расположение листьев, цветков и плодов в пространстве, способствуя наилучшему выполнению их функций. По стеблю проходит транспорт веществ восходящего и нисходящего токов (т. е. он выполняет функции посредника между корнями и листьями).

Почки обеспечивают длительное нарастание побега и его ветвление, т. е. образование системы побегов. Побег отличается от корня наличием листьев. *Пазуха листа* – это угол, образованный листом и вышележащим участком стебля. *Узел* – место отхождения листа или листьев от стебля. *Междоузлие* – участок стебля между соседними узлами.

Ветвление побегов

Если побег растет неопределенно долго за счет одной и той же верхушечной меристемы, то такое нарастание называют *моноподиальным*. Однако у многих растений верхушечная меристема функционирует ограниченное время, обычно в течение одного вегетационного периода. Тогда в следующий сезон рост побега продолжается за счет ближайшей боковой почки. Происходит так называемое перевершинивание. Такое нарастание побега называют *симподиальным*.

Ветвление бывает двух типов: *верхушечное* и *боковое*. При *верхушечном* ветвлении апекс делится (ветвится) на два (дихотомическое), три (тритомическое), много (полигамическое) новых апексов, дающих начало осям следующего порядка. Такое ветвление свойственно многоклеточным низшим растениям, а также немногим

высшим (плауновидные, некоторые папоротниковые). При *боковом* ветвлении оси последующих порядков формируются из боковых почек, возникающих ниже апекса материнской оси. В результате ветвления возникает система осей. При боковом ветвлении система осей может быть моноподиальной или симподиальной. Моноподиальное нарастание характерно для многих голосеменных растений, симподиальное – для большинства покрытосеменных.

Кущение злаков. При кущении боковые ветви образуются только у основания материнского побега из приземных и подземных почек. Этот базальный участок побега, состоящий из метамеров с очень короткими междоузлиями и тесно сближенными узлами, называют зоной кущения.

Классификация побегов. В основу классификации побегов положен ряд признаков: направление роста, длина междоузлий, расположение побегов в пространстве и др.

По направлению роста или расположению побега относительно поверхности почвы различают ортотропные побеги, ориентированные перпендикулярно к поверхности почвы, и плагиотропные – параллельно или наклонно.

По длине междоузлий различают побеги двух типов: с *удлиненными* междоузлиями (типичный побег), с *укороченными*, *прикорневая* и *верхушечная розетка*. Первые свойственны деревьям и кустарникам. У травянистых растений укороченные побеги – *прикорневые розетки*.

По расположению побегов в пространстве известны побеги: *прямостоячие* (наиболее распространенные); *восходящие*, или *приподнимающиеся*, *вьющиеся* (обвивающиеся вокруг опоры – вьюнок); *цепляющиеся* (цепляющиеся за опору при помощи усиков, шипов, корней-прицепков и др. – чина, плющ); *лежачие* (стелющиеся по поверхности почвы, но неукореняющиеся – спорыш, тыквенные); *ползучие*, представленные плетями – по всей длине побег имеет однообразное строение, в узлах имеются придаточные корни (традесканция, луговой чай) и *усы* – столоны, заканчивающиеся прикорневой розеткой, на стебле которой развиваются придаточные корни (земляника, лапчатка гусиная, камнеломка).

2. Почка. Строение и классификация почек.

Почка – это зачаточный побег, междоузлия которого очень малы. Внутри почки заключен апекс побега – или конус нарастания.

В основу классификации почек положены разные признаки.

По наличию защитных чешуи почки бывают:

закрытые, или защищенные, – имеют чешуи, которые защищают от иссушения и колебания температур (свойственны большинству растений наших широт);

открытые, или голые, – без защитных чешуи (характерны для многих древесных пород тропиков и субтропиков; среди растений наших широт – у крушины, живучки, кошачьей лапки).

По составу и функции почки бывают:

вегетативные – имеют только зачатки листьев (у большинства растений);

цветочные, или *репродуктивные*, – имеют кроме чешуи только зачаток цветка или соцветия (ива, форзиция);

вегетативно-генеративные, или смешанные, – имеют зачатки листьев и цветков (яблоня, груша, вишня, слива, сирень, бузина, копытень);

выводковые – видоизмененные почки с зачатками придаточных корней. Они легко опадают с материнского растения, предназначены для вегетативного размножения. Выводковые почки могут быть представлены луковичками, развивающимися в пазухах листьев надземных побегов (некоторые лилии) или в соцветиях (некоторые луки); клубнелуковичками (гладиолусы); почками, формирующимися в углублениях зубчиков листовой пластинки (каланхоэ).

По местоположению на стебле почки бывают *верхушечные* и *боковые*.

Боковые почки могут быть *пазушными* и *придаточными* (адвентивными).

Пазушные почки развиваются в пазухах листьев обычно по одной, но нередко в пазухе листа формируется несколько почек, образующих вертикальный ряд, – *сериальные почки*, или горизонтальный – *коллатеральные почки*. Сериальные почки свойственны двудольным. Коллатеральные почки характерны, главным образом, для однодольных (гладиолус, крокус, птицемлечник).

Придаточные почки появляются на других органах: на листе (бриофиллум, бегония), у корнеотпрысковых растений на корнях (вишня, слива, малина, бодяк одуванчик, осина, тополь, ива, сирень, барбарис).

3. Анатомия стебля.

Стебель с его узлами и междоузлиями, так же как и листья, пазушные почки и позже цветки, возникает из меристематической верхушки побега – его апекса. Апикальная меристема состоит из делящихся в разных направлениях клеток-инициалей. Они дают начало всем тканям и органам побега.

В конусе нарастания почек различают тунику и корпус.

Тунику составляют 1–4 ряда наружных меристематических клеток, которые делятся только перпендикулярно поверхности органа. Из туники формируется кожица и у некоторых растений вся первичная кора или наружная ее часть.

К тунике примыкает *корпус*, клетки которого делятся во всех направлениях. Они образуют центральный цилиндр и иногда всю или внутреннюю часть первичной коры.

В результате деятельности первичных меристем апекса формируется первичное анатомическое строение стебля: эпидерма, первичная кора, центральный цилиндр и сердцевина.

Рост стебля в длину происходит за счет апикальной меристемы и интеркалярных меристем в основании междоузлий.

Прирост стебля в толщину включает его первичное и вторичное утолщение. Первичный рост стебля в толщину идет вблизи конуса нарастания за счет деления и растяжения клеток апикальной меристемы и тех первичных тканей, которые из нее возникают, и дифференциации прокамбия. Вторичное утолщение происходит за счет деятельности камбия.

Следует различать анатомическое строение стебля однодольных, двудольных и голосеменных растений.

Строение стебля однодольных растений

Для стеблей однодольных растений характерно резко выраженное пучковое строение: многочисленные закрытые (без камбия) проводящие пучки рассеяны по всей толще стебля. Пробковый камбий также не образуется, вследствие чего у однодольных растений нет перидермы.

Первичная кора однодольных растений развита слабо, преимущественно паренхимная. Часто здесь развивается и склеренхима. Клетки эндодермы обычно не отличаются от остальных клеток коры, но иногда имеют пятна Каспари на радиальных стенках или подковообразные утолщения.

За некоторым исключением, вторичное утолщение однодольным растениям несвойственно (отсутствие камбия).

Стебель кукурузы имеет типичное для однодольных растений строение. Стебель покрыт эпидермой, в которой имеются устьица. Под эпидермой находится тонкий слой хлорофиллоносных паренхимных клеток первичной коры. Далее расположен центральный цилиндр. Он начинается перициклом, состоящим из склеренхимы. Кольцо перициклических волокон обеспечивает механическую прочность. Местами они примыкают к эпидерме, так как первичная кора в стебле кукурузы развита слабо.

Основная часть центрального цилиндра представляет собой паренхиму, пронизанную проводящими пучками. В них ксилема, расположенная ближе к центру, подковой охватывает флоэму, образуя коллатеральный пучок (закрытого типа). Проводящие пучки окружены склеренхимной обкладкой. Это увеличивает механическую прочность стебля на изгиб. Отсутствие камбиального утолщения и сильное развитие листьев, из которых в стебель входит большое число пучков, привели к такой структуре стебля, при которой пучки распределены по всему поперечному сечению.

В стеблях большинства злаков паренхима междоузлий разрушается в процессе роста и образуется крупная центральная полость. Формируется особый тип стебля – соломина – с полыми междоузлиями и узлами.

В полой соломине ржи, пшеницы и других злаков проводящие пучки оттеснены к периферии, где располагаются в шахматном порядке. Внутренние пучки более крупные, наружные – более мелкие, но окруженные мощной склеренхимой. Склеренхимные обкладки пучков сливаются со склеренхимой перицикла, образуя кольцо механической ткани. Хлорофиллоносная паренхима первичной коры с возрастом утрачивает хлоропласты, стенки клеток одревесневают. Одревесневает и эпидерма. Соломина из зеленой становится желтой, прочность ее возрастает и достигает максимума к моменту созревания зерна, когда стебель выдерживает наибольшие нагрузки. Периферическое положение склеренхимы и одревесневшей паренхимы придает прочность полой соломине, обеспечивая ее сопротивление на изгиб.

Стебли однодольных растений характеризуются: первичным строением в течение всей жизни; наличием лишь первичной покровной ткани – эпидермы; слабо выраженной первичной корой; пучко-

вым строением центрального цилиндра; разбросанным расположением коллатеральных проводящих пучков; отсутствием в пучках камбия (пучки закрытые).

Строение стебля двудольных травянистых растений

На ранних этапах развития стебель двудольных имеет первичное строение. В результате деятельности первичных меристем конуса нарастания формируются эпидерма, первичная кора, центральный цилиндр и сердцевина.

У двудольных растений в отличие от однодольных не все клетки прокамбия превращаются в первичную ксилему и первичную флоэму. Слой клеток прокамбия между ними сохраняет способность к делению и превращается во вторичную образовательную ткань – *камбий*, который делится, откладывая внутрь элементы *вторичной ксилемы*, а к периферии – *вторичной флоэмы*. Пучки двудольных растений открытые, благодаря работе камбия пучок растет, диаметр его увеличивается. Деятельность камбия обеспечивает возникновение вторичных элементов в стебле, т. е. переход от первичного к вторичному анатомическому строению.

Вторичное строение характерно для всех двудольных и хвойных растений – трав и деревьев. Разнообразие типов строения обусловлено прежде всего расположением проводящих тканей, которое определяется заложением прокамбия и деятельностью камбия.

Прокамбий в процессе дифференциации конуса нарастания закладывается в виде тяжей. Если тяжи разделены достаточно широкими рядами паренхимы, то формируется *пучковое* или *переходное* строение стебля; если тяжи прокамбия сближены настолько, что сливаются в цилиндр, то формируется *непучковое* (сплошное) строение.

Пучковое строение стебля встречается у некоторых травянистых растений (укроп, клевер, лютик, горох, люцерна). Заложённые в конусе нарастания прокамбиальные тяжи располагаются в один круг по периферии центрального цилиндра. Каждый прокамбиальный тяж превращается в открытый коллатеральный пучок, состоящий из первичной ксилемы, первичной флоэмы и полоски камбия между ними. Клетки камбия, делаясь, дают новые (вторичные) элементы проводящего пучка: внутрь – ксилему, к периферии – флоэму.

В качестве примера характерного пучкового строения рассмотрим строение стебля клевера лугового. Под эпидермой расположена

первичная кора, представленная хлорофиллоносной паренхимой. Наружный ряд ее клеток – пластинчатая колленхима, внутренний – клетки крахмалоносного влагалица (эндодермы). Граница между первичной корой и центральным цилиндром хорошо заметна благодаря склеренхиме перициклического происхождения.

Склеренхима образует полудуги над открытыми коллатеральными пучками, расположенными по кругу. В составе пучка – первичная флоэма, примыкающая к склеренхиме, вторичная флоэма, камбий, вторичная ксилема и первичная ксилема.

Пучковое строение стебля может с возрастом смениться *непучковым*, сплошным. Таким переходным строением отличаются стебли подсолнечника, георгины, клеветчины, петрушки и др. Вначале стебель формируется так же, как у клевера, но межпучковый камбий откладывает не паренхиму, а ксилему и флоэму. Формируются добавочные проводящие пучки. Постепенно все пучки могут слиться в сплошной трехслойный (ксилема, камбий, флоэма) цилиндр. В верхней (молодой) части стебель имеет пучковое строение, у основания (в старой части) – непучковое.

Непучковое строение свойственно стеблям многих трав (лен) и деревьев (липа, яблоня и др.). В конусе нарастания этих растений прокамбиальные тяжи настолько сближены, что образуют почти сплошной цилиндр. Прокамбиальный цилиндр (кольцо), дифференцируясь, дает к центру цилиндр первичной ксилемы, к периферии – цилиндр первичной флоэмы, а между ними образуется камбиальный цилиндр.

Вторичные изменения связаны с работой камбия. Клетки камбия делятся параллельно поверхности стебля, при этом внутрь откладывается в 10–20 раз больше клеток, чем наружу. Внутрь камбий формирует элементы вторичной ксилемы (древесины), наружу откладывается вторичная флоэма (луб). Местами камбий откладывает в обе стороны паренхимные клетки сердцевинных лучей.

Особенности непучкового строения стеблей трав можно рассмотреть на примере стебля льна. Стебель покрыт эпидермой, под которой располагается рыхлая хлорофиллоносная паренхима первичной коры. Большое количество устьиц в эпидерме и отсутствие колленхимы в первичной коре имеют существенное практическое значение, так как во время технической мочки льна вода не встречает препятствий и легко проникает внутрь стебля. Клетки крахмалоснос-

ного влагалица (эндодермы) более крупные, содержат хорошо заметные крахмальные зерна.

Примыкающий к эндодерме центральный цилиндр начинается группами склеренхимных клеток, между которыми расположены клетки паренхимы. Склеренхимные волокна возникают в перицикле и в первичной флоэме. Они отличаются очень толстыми, обычно не одревесневшими стенками. Лубяные волокна обладают необыкновенно высокой прочностью. Сопротивление разрыву у них соответствует сопротивлению стали, а упругость выше.

За лубяными волокнами в последовательном порядке располагаются цилиндры (кольца): вторичной флоэмы, камбия, вторичной ксилемы с хорошо заметными сердцевинными лучами. Первичная ксилема расположена участками, примыкающими к сердцевине. Паренхима сердцевины быстро разрушается (в процессе удлинения стебля), образуя центральную полость.

Стебли двудольных растений в отличие от стеблей однодольных характеризуются: вторичным строением, очень рано возникающим вслед за первичным; развитием кроме эпидермы вторичных покровных комплексов – перидермы и корки; развитой первичной корой, дифференцированной на хлорофиллоносные колленхиму (в экзодерме), паренхиму (в мезодерме) и крахмалоносное влагалице (эндодерма); пучковым или непучковым (сплошным) строением; правильным расположением коллатеральных или биколлатеральных проводящих пучков; наличием камбия (пучки открытые).

Строение стебля многолетнего древесного растения

Стебли двудольных древесных растений (яблони, липы, дуба и др.) имеют типичное непучковое строение. Если у трав все клетки камбия к осени превращаются в клетки постоянных тканей, то в древесных стеблях камбий функционирует в течение всей жизни. Многолетняя деятельность камбия и определяет особенности структуры ствола дерева и стебля кустарника.

Рассмотрим строение ствола дерева на примере липы. Образующийся из почки в процессе весеннего роста побег липы покрыт эпидермой. Однако уже летом под эпидермой закладывается пробковый камбий – феллоген и формируется перидерма. Под некоторыми устьицами образуются чечевички. С образованием перидермы, заканчивающимся к осени, клетки эпидермы отмирают. Остатки их сохраняются на поверхности стебля несколько лет. Под перидермой

у двух-трехлетней ветви липы находятся кора (первичная и вторичная), камбий, древесина и сердцевина.

Первичная кора начинается клетками пластинчатой хлорофиллоносной колленхимы, затем идут хлоренхима и паренхима. Крахмалоносное влагалище выражено нечетко. К первичной коре примыкает перицикл. Над флоэмными участками он состоит из небольших групп одревесневших волокон склеренхимы.

Благодаря деятельности камбия происходят глубокие вторичные изменения. Камбий наращивает внутрь мощные слои вторичной ксилемы (древесины). Наружу камбий образует широкий слой вторичной коры, которая состоит из флоэмы (луба) и сердцевинных лучей.

По мере утолщения стебля клетки тонкостенной хлорофиллоносной паренхимы сердцевинных лучей сильно растягиваются. На срезах они выделяются в виде светлых треугольников, чередующихся с трапециевидными участками флоэмы. Сердцевинные лучи продолжают в ксилеме в виде узких полос, доходя до сердцевины. Это первичные сердцевинные лучи. Они служат для передвижения веществ в радиальном направлении. К осени в них откладываются крахмал и масло, расходуемые весной. По мере нарастания коры и древесины из камбия один за другим возникают новые сердцевинные лучи (вторичные). Длина каждого луча зависит от его возраста.

Флоэма липы неоднородна. Камбий откладывает чередующиеся полосы – твердого (лубяные волокна) и мягкого (тонкостенные живые элементы) луба. Мягкий луб состоит из ситовидных трубок с клеткам спутницам и лубяной паренхимы. Ситовидные трубки относятся к собственно проводящей системе, по ним перемещаются органические вещества, выработанные в листьях; лубяная паренхима служит для накопления запасных питательных веществ (крахмала, глюкозы, масла). Весной они гидролизуются и расходуются, осенью откладываются вновь. Твердый луб (лубяные волокна) – это флоэмная склеренхима. Волокна твердого луба. Вторичная кора (от камбия до эндодермы) вместе с первичной (от эндодермы до перидермы) образуют кору стебля. На срезе дерева кора занимает незначительную площадь.

Камбий расположен между корой и глубже лежащей древесиной. Клетки камбия делятся параллельно поверхности органа, образуя правильные радиальные ряды. За счет камбия стебель растет в толщину.

Внутри от камбия идет древесина, составляющая 9/10 объема ствола. Древесина (ксилема) включает сосуды (трахеи), трахеиды, древесинную паренхиму и древесинную склеренхиму (либриформ). Общая особенность всех элементов ксилемы – одревеснение клеточных стенок. Древесина характеризуется наличием годичных слоев (годичных колец), четко выделяющихся на поперечном срезе. Происхождение их связано с периодичностью в деятельности камбия. К зиме камбий вступает в период покоя. Весной, с началом сокодвижения в период распускания листьев, камбий активно делится, откладывая широкопросветные и тонкостенные крупные сосуды. К сосудам обычно примыкают клетки древесинной паренхимы. С приближением осени, когда деятельность камбия ослабевает, возникают узкопросветные сосуды и трахеиды, древесинные волокна. Отличия весенней и осенней древесины создают резкую границу между годичными кольцами. По числу годичных колец можно определить возраст дерева.

В центре стебля находится сердцевина, окруженная небольшим числом спиральных и кольчатых сосудов первичной ксилемы.

Особенности строения стебля хвойных

У хвойных (ель, сосна и др.) строение стебля сходно со строением его у древесных двудольных. В длину стебель (ствол) растет в результате деятельности конуса нарастания, прирост в толщину обусловливается многолетней работой камбиального кольца. При первичном строении стебель имеет обособленные проводящие пучки, разделенные узкими межпучковыми зонами. В результате работы камбия (пучкового и межпучкового) уже в течение первого года жизни формируется сплошное строение стебля: цилиндр вторичной ксилемы внутри от камбия и вторичной флоэмы снаружи от него.

Отличительная особенность строения стебля – наличие вертикальных и горизонтальных смоляных ходов в коре и в древесине. Флоэма состоит только из ситовидных клеток и лубяной паренхимы, клетки-спутницы и лубяные волокна не развиты. Ксилема состоит в основном из трахеид с окаймленными порами (сосудов нет). Весной откладываются широкопросветные водопроводящие трахеиды; осенью – узкопросветные, механические, поэтому границы между годичными приростами хорошо заметны. Либриформа нет. Древесинная паренхима развита не у всех хвойных. Сердцевинные лучи состоят из клеток двух типов. По периметру луча лежат мертвые клетки с окаймленными порами – лучевые трахеиды. Они вытянуты

вдоль луча в радиальном направлении, их главная функция – проведение воды. В центре луча – живые клетки, по которым в радиальном направлении передвигаются пластические вещества.

Структура стебля голосеменных в целом более простая и однообразная, чем у покрытосеменных. По стволам хвойных вода поднимается гораздо медленнее, чем по стволам лиственных древесных пород.

Возрастные изменения в древесине приводят к отмиранию всех ее живых элементов, морфологическим изменениям и накоплению консервирующих веществ. Расположенные в центре более старые годовичные слои ксилемы постепенно перестают выполнять свою проводящую роль. У многих лиственных пород (грецкий орех, шелковица, дуб, виноград) сосуды и трахеиды закупориваются *тилами* – выростами клеток древесной паренхимы, внедряющимися в полости сосудов, реже трахеид через поры. Тилы разрастаются, закрывая просвет сосуда и прекращая его деятельность. Клеточные стенки тил утолщаются, одревесневают, в тилах накапливаются дубильные вещества, смолы, камеди. Образование тил препятствует деятельности грибов – разрушителей древесины. У некоторых древесных (вишня, клен, береза) тилы не образуются, но сосуды перестают функционировать, так как заполняются эргастическими веществами.

Клетки древесной паренхимы сильно одревесневают, содержание воды в них снижается, постепенно эти клетки отмирают. Во всех элементах древесины происходит отложение консервирующих веществ, часто окрашенных. В результате этих изменений центральная часть ствола резко выделяется по окраске и твердости. Нефункционирующую ксилему называют *ядром*, а окружающую ядро более молодую функционирующую часть древесины – *заболонью*.

Возраст, в котором начинает формироваться ядровая древесина, различен у разных видов: у дуба – 9–10 лет, у сосны – 25–30 лет. У таких деревьев, как липа, бук, ель, пихта, ядро не образуется. Образование ядровой древесины, а также корки на поверхности ствола имеет большое биологическое значение – они обеспечивают долголетие дерева.

Контрольные вопросы

1. Что такое почка?

2. Каковы типы расположения пазушных почек?
3. В чем отличие между удлиненными и укороченными побегами?
4. Каковы типы нарастания и ветвления побегов?
5. Каково первичное анатомическое строение стебля? Какими тканями представлены первичная кора и центральный цилиндр?
6. В чем анатомические отличия строения стебля двудольных и однодольных? Чем они обусловлены? Стебли каких растений сохраняют первичное анатомическое строение в течение всей жизни?
7. Каковы характерные черты строения соломины злаков?
8. Какие типы вторичного строения стеблей двудольных растений известны? Что обуславливает возникновение пучкового, сплошного, переходного типов строения стебля двудольных?
9. В чем основные отличия структуры травянистого стебля от древесного?
10. С чем связано образование годичных колец? От чего зависит относительная величина годичного прироста?
11. Что такое ядровая древесина и с какими процессами связано ее образование?