

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА  
И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ  
ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ, НАУКИ И КАДРОВ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ  
"БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ"

---

С. В. Лазаревич

## ОРГАНОГРАФИЯ (ПОБЕГ)

ЛЕКЦИЯ

Для студентов биологических специальностей  
сельскохозяйственных вузов

Горки 2008

УДК 581.441 (075.8)

ББК 28.56 а 73

Л 17

Одобрено методической комиссией агрономического факультета 08.04.2008 (протокол № 6) и научно-методическим советом БГСХА 07.05.2008 (протокол № 8).

**Лазаревич, С. В.**

Л 17 Органографы (побег): лекция. – Горки: Белорусская государственная сельскохозяйственная академия, 2008. 24 с.

Промасшировано значение, проведение, морфологическое строение и разнообразие побегов и их модификаций в зависимости от систематического положения и условий произрастания растений. Описаны особенности первичного и вторичного анатомического строения стебля у травянистых и древесных растений.

Для студентов биологических специальностей сельскохозяйственных вузов.

Таблиц 1. Рис. 2. Иллюстр. 10.

Рецензенты: В.Н. ПРОКОРОВ, доктор биол. наук, ведущий научный сотрудник ГНУ «Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Кузнецова НАН Беларуси»; В.А. ДВОЙНИШНИКОВ, канд. с.-х. наук, доцент кафедры селекции и генетики УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия».

УДК 581.441(075.8)

ББК 28.56 а 73

© С.В. Лазаревич, 2008

© Учреждение образования

«Белорусская государственная сельскохозяйственная академия», 2008

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В системе целостного растения наличие побега является важным отличительным признаком высших растений. Предполагается, что побеги появились как крупные ароморфозы, обеспечившие существование растений в наземных условиях. У современных растений многообразие стеблей возникло в качестве идиоадаптационных реакций на изменение природно-климатических условий существования при их расселении по земному шару. Эволюционное учение объясняет эти реакции действием мутаций, генетико-статистических процессов и естественным отбором. Методами генетики, селекции и биотехнологии структура и биохимический состав побегов культурных растений могут быть изменены в связи с запросами производства.

Развитие, морфология и анатомическое строение побегов и их видоизменений является одним из объектов исследований крупного раздела ботаники, именуемого органографией.

### 1. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ЧАСТИ ПОБЕГА

В типичном случае надземная часть высших растений представляет собой совокупность соподчиненных побегов. Побег – это осевой вегетативный орган неограниченного роста, обладающий положительным гелиотропизмом, полярностью, радиальной симметрией и метамерностью. Его возникновение явилось крупным морфофизиологическим приспособлением растений к обитанию на поверхности Земли. В онтогенезе побег образуется из зародышевой почечки семени при семенном размножении или из вегетативной почки – при вегетативном.

Побег состоит из стебля, листьев и почек. Структурно стебель разделяется на узлы и междоузлия. Узлы являются местом крепления листьев, а междоузлия – это участки стебля, расположенные между соседними узлами. Угол, образуемый листом и вышележащим междоузлием, считается пазухой листа. В пазухах листьев формируются боковые пазушные почки, а в междоузлиях могут закладываться зачаточные бугорки придаточных (адвентивных) почек. Повторяющиеся участки побега, состоящие из листа, узла, междоузлия и боковой пазушной почки, расположенной в базальной части междоузлия, называются метамерами, или фитомерами. Побег завершается апикальной меристемой верхушечной почки, которая является морфогенетическим цен-

тром побега. Из меристем конуса нарастания почки могут развиваться метамеры как вегетативных, так и репродуктивных (цветоносных) побегов. Рост стебля в длину обеспечивается деятельностью апикальной и интеркалярной меристем, а рост в толщину – латеральными меристемами.

## **2. ФУНКЦИИ СТЕБЛЯ**

Стебель является многофункциональным органом. На нем крепятся листья, почки и репродуктивные органы – соцветия, цветки, плоды.

Молодые участки стебля содержат ассимиляционную паренхиму и участвуют в фотосинтезе. Кроме того, в стеблях осуществляется синтез разнообразных органических кислот, аминокислот и белков, фитогормонов, витаминов. Многие физиологически активные соединения, образуемые в стебле, используются в медицине. В стеблях могут запасаться питательные вещества, поэтому они часто используются для питания человека и кормления животных.

Стебель является важным элементом выделительной системы растений. Через его структуры внутренней и внешней секреции выделяются многочисленные конечные продукты метаболизма (смолы, латекс, млечный сок, эфирные масла). Благодаря наличию проводящих тканей по стеблю транспортируются вода и растворенные в ней минеральные и органические вещества, что обеспечивает связь органов корневого и воздушного питания растений.

У многих растений стебли и их морфологические части используются для вегетативного размножения (стеблевые черенки, клубни, луковицы, корневища).

Стебли растений выполняют важную эдафическую роль в биоценозе. На них поселяются многочисленные животные, грибы, лишайники, микроорганизмы; ветви деревьев могут служить опорой для лиан и эпифитов. Разнообразные видоизменения побега увеличивают спектр его функций.

## **3. ВИДОИЗМЕНЕНИЯ ПОБЕГОВ**

Видоизменения побегов являются идиоадаптациями, или частными приспособлениями к разнообразным условиям обитания. У видоизмененных побегов наряду с изменениями стебля часто происходят видоизменения листьев и почек, что свидетельствует об общности их про-

исхождения. По положению в пространстве видоизменения побегов можно разделить на подземные и надземные, однако такое подразделение не является строгим.

*Подземные видоизменения побегов* чаще обеспечивают сохранение почек возобновления, вегетативное размножение и связанное с ним запасание питательных веществ.

**Каудексы** – характерны для многолетних трав и полукустарничков из класса Двудольные с хорошо развитым главным корнем и розеточным или полурозеточным расположением листьев. В этом случае из боковых пазушных почек, заглубленных в почву, образуется один или несколько многолетних укороченных и утолщенных, чаще подземных, побегов, отходящих от общего главного корня. При старении таких растений происходит постепенное отмирание и разрушение сердцевины и древесины исходного каудекса и верхней части главного корня. Это приводит к партикуляции, т.е. к естественному разделению, стержнекорневого растения с каудексом на несколько новых растений.

Кроме того, каудексы вместе с главным корнем служат местом отложения запасных питательных веществ. Они характерны для растений семейств Бобовые (клевер, люцерна), Сельдерейные (бедренец, ферула), Астровые (одуванчик, полынь) и др.

**Корневище**, или **ризом** – это подземный видоизмененный побег, предназначенный для запасания питательных веществ и вегетативного размножения. Корневище характерно для многолетних травянистых растений и кустарничков. По расположению в почве корневища бывают горизонтальными, вертикальными и косыми, по степени развития – длинными (пырей, ландыш) и короткими (земляника, манжетка).

Корневища образуются двумя путями: гипогейно и эпигейно. В первом случае они изначально развиваются под землей и имеют выраженное метамерное строение (ландыш, сныть, пырей, черника и др.).

Подземный побег имеет междоузлия и узлы, в которых образуются придаточные корни. К узлам крепятся небольшие бесхлорофильные чешуевидные листья (катафиллы), в пазухах которых закладываются боковые пазушные почки. Из этих почек развиваются побеги второго и последующих порядков. При обильном подземном ветвлении корневищ образуется куртина надземных побегов, принадлежащих одному растению (пырей, осока волосистая и др.). Корневища такого типа эффективно обеспечивают вегетативное размножение растений.

При эпигейном формировании корневищ, как у земляники или ириса, сначала образуется типичный наземный побег с чешуевидными

и зелёными розеточными листьями. В конце вегетационного сезона листья отмирают, оставляя рубцы, а стебли втягиваются в почву с помощью контрактильных придаточных корней. Такой стебель разрастается в толщину, превращается в корневище, покрытое бурыми остатками отмерших листьев. Оно запасает углеводы в форме крахмала и способствует сохранению почек возобновления.

**Столоны** образуются при вегетативном размножении картофеля и некоторых других растений. При этом из верхушечных почек клубня развиваются типичные надземные олиственные цветonoсные побеги, а из почек нижнего яруса – столоны, которые представляют собой хрупкие этиолированные горизонтальные подземные побеги с чешуевидными листьями. Из верхушек столонов могут формироваться клубни.

**Клубни** – это утолщенные, сильно разросшиеся верхушки столонов с хорошо развитой запасующей паренхимой. При формировании клубней чешуевидные листья столонов опадают и на их месте остается листовая рубец, или бровка. В пазухах бровок находятся верхушечные и боковые почки, именуемые глазками.

Молодые клубни, как и столоны, покрыты эпидермисом, а затем по мере их созревания первичная покровная ткань замещается пробкой. Клубни запасают крахмал и небольшое количество белков и используются для естественного и искусственного размножения растений.

**Луковицы** характерны для растений эфемероидов – лука и чеснока, лилий и тюльпанов, амариллисов и нарциссов.

Луковицы бывают простыми и сложными. У простых луковиц, как у лука репчатого, под общим покровом нескольких сухих чешуй на укороченном и уплощенном стебле, или донце, располагаются многочисленные разросшиеся видоизмененные листья, или сочные чешуи, в пазухах которых находятся небольшие боковые почки.

У сложных луковиц, как у чеснока, каждая из боковых почек с прикрывающей её сочной чешуёй и окруженная сухой защитной чешуйкой представляет собой зубок. Зубки располагаются на донце и с поверхности покрыты несколькими рядами сухих широких чешуй.

Луковицы служат для запасаия углеводов и некоторых конечных продуктов метаболизма (аллицина и др.), а также для вегетативного размножения.

**Клубнелуковицы** в отличие от луковиц имеют хорошо развитые мясистые стебли, запасующие питательные вещества, и небольшие сухие пленчатые листья. На поверхности клубнелуковиц заметны междоузлия, узлы и почки. Клубнелуковицы образуются у таких эфе-

мероидов, как крокусы. Они обеспечивают сохранение почек возобновления в жаркий летний и холодный зимний периоды.

В клубнелуковицах безвременника великолепного синтезируется алкалоид колхицин, который парализует нити ахроматинового веретена во время митоза. Это приводит к нарушению расхождения хромосом к полюсам клетки в анафазе и образованию полиплоидных ядер. При использовании таких клеток могут быть получены полиплоидные растения. В связи с этим колхицин используется в селекционно-генетических исследованиях.

*Надземные видоизменения побегов* часто связаны с регулированием водного режима растений, опорной и защитной функцией.

**Колючки** стеблевого происхождения защищают листья и плоды от поедания животными. Они бывают простыми (неветвящимися), как у алычи, и сложными (ветвящимися), как у боярышника. Колючки могут формироваться как из верхушки побега (облепиха), так и из бокового побега (лимон, грейпфрут). Располагаются колючки поодиночке или небольшими группами по 5 – 7 штук.

**Усики** встречаются у растений с длинным, тонким лазающим стеблем (семейство Тыквенные), а также у деревянистых лиан (семейство Виноградные). Закручиваясь вокруг опоры, они способствуют поддержанию растений в вертикальном положении. Кроме того, усики побегового происхождения у пустынных и полупустынных растений, вбуравливаясь в почву, способствуют закреплению растений.

**Кладодии** – это боковые видоизмененные побеги, с плоскими зелеными удлинненными стеблями, способные к фотосинтезу и длительному росту. Они встречаются у опунций, австралийских мюленбекий и мексиканских коллетий.

**Филлокладии** являются видоизмененными уплощенными листоподобными фотосинтезирующими побегами ограниченного роста. В отличие от настоящих листьев на них могут образовываться чешуевидные листья и цветки, как, например, у иглицы подъязычной. У спаржи филлокладии имеют игольчатую форму.

К надземным видоизменениям побега можно также отнести крупную метаморфизированную почку – **качан**, которая образуется как продуктивная часть капусты огородной, а **также стебли стеблевых суккулентов**, например, кактусов. Эти видоизменения содержат запасные питательные вещества и воду.

#### **4. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СТЕБЛЕЙ**

Различия генотипов многочисленных видов высших растений, а также условий их произрастания обусловили значительное морфологическое разнообразие стеблей. Стебли различаются по комплексу признаков.

**По длине и толщине** выделяются стебли деревьев и древовидных лиан. Описаны отдельные экземпляры метасеквой высотой до 100 м при толщине около 10 м. У лиановидных ротанговых пальм стебли длиной до 300 м, опираясь на скелетные ветви крупных деревьев, выносят листья и верхушку побега в верхний ярус влажного тропического леса.

Невысокие стебли характерны для кустарничков (черника, клюква) и некоторых трав (земляника, фиалка) средней полосы, а также для растений-подушек. Слабо развиты стебли у розеткообразующих двулетников (редис, морковь) в первый год жизни.

Коротким стеблем со сближенными узлами отличаются осоки. При весеннем отрастании растений от этих узлов отходят листья, каждый из которых выходит на поверхность через листовое влагалище предыдущего листа. При этом формируется ложный стебель филлофитного типа, состоящий из листовых влагалищ смежных листьев, поэтому он не имеет выраженных стеблевых узлов. На более поздних этапах развития конус нарастания у таких растений дифференцируется с образованием соцветия, которое выносится на поверхность сквозь трубку сложенных листьев благодаря интеркалярному росту междоузлий.

У древесных растений побеги могут быть удлинненными и укороченными. Удлиненные, или ростовые, побеги обеспечивают захват пространства и увеличение объема кроны. Укороченные побеги чаще образуются внутри кроны и способствуют лучшему использованию рассеянного солнечного света. Кроме того, на них могут закладываться цветочные почки. У плодовых деревьев их называют плодушками.

Стебли отличаются между собой **у разных жизненных форм растений**. У трав образуется сравнительно тонкий травянистый стебель, у кустарников – ствол, у деревьев – ствол. Часть ствола, расположенная от корневой шейки до первых скелетных ветвей, называется штамбом.

**По форме роста** стебли могут быть:

- прямостоячими (пшеница, люпин, деревья);
- восходящими (ротанговая пальма);
- приподнимающимися (куриное просо);
- стелющимися (тыква);

- ползучими (клевер ползучий);
- цепляющимися (горох);
- вьющимися (хмель, фасоль).

**По форме поперечного сечения** стебли бывают:

- округлые (мятликовые, бобовые);
- трехгранные (осоки);
- четырехгранные (яснотковые, норичниковые);
- плоские (куриное просо);
- крылатые (чина лесная);
- бочонковидные (бутылочное дерево).

**По выполненности** выделяют стебли:

- выполненные, с развитой сердцевинкой (у деревьев, кустарников, многих трав);
- полые, где вместо сердцевинки формируется полость, или медуллярная лакуна (пшеница, дудник и др.).

Стебли, как правило, бывают олиственными, но встречаются и стрелки – безлистные цветоносные побеги (лук, одуванчик и др.).

## 5. ВЕТВЛЕНИЕ СТЕБЛЕЙ

Ветвление – это образование системы надземных побегов из боковых почек. Оно обеспечивает увеличение фотосинтезирующей поверхности растений и повышает надежность их онтогенеза.

Растения различаются по способности к ветвлению. Неветвящиеся стебли характерны для пальм, папайи, саговника, древовидных папоротников. Слабо ветвящийся стебель имеет кактус карнегия.

Наиболее древним способом ветвления считается дихотомический, известный у современных плауновидных, где из верхушечной почки образуется два равнозначных (изотомия) или неравнозначных (анизотомия) побега.

Для голосеменных характерно моноподиальное ветвление, при котором побег, образуемый из верхушечной почки, доминирует в системе побегов, обгоняя в росте боковые побеги. В этом случае формируется типичная пирамидальная крона дерева.

Цветковые растения отличаются симподиальным ветвлением. У них лучше развиваются побеги, образующиеся из боковых почек. Это обеспечивает вынос большего количества листьев на поверхность кроны и способствует повышению продуктивности растений.

У каштана конского, клена татарского и некоторых других растений побег, образуемый из верхушечной почки, рано отмирает, но хорошо развиваются побеги из супротивно расположенных боковых почек. Такое ветвление называется ложнодихотомическим.

### 5.1. Кущение

У многих трав, кустарничков и кустарников боковые побеги образуются из почек, расположенных на подземных частях стебля. Такое подземное ветвление называется кущением. Оно может быть *рыхлокустовым, плотнокустовым и корневищным*.

Рыхлокустовое кущение характерно для культурных полевых (пшеница, рожь и др.) и луговых (овсяница, тимофеевка и др.) злаков. У них в подземной части растений междоузлия не удлиняются, поэтому стеблевые узлы с почками и редуцированными листьями оказываются сближенными. Совокупность этих узлов в агрономии называют в единственном числе узлом кущения. Из почек узла кущения развивается несколько боковых побегов, которые отходят от центрального побега первого порядка под большим углом. В очередном подземном узле боковые побеги принимают почти вертикальное положение и выходят на поверхность на некотором расстоянии от побега первого порядка. Это приводит к образованию рыхлого куста, в котором побег первого и несколько побегов второго порядка хорошо развиты, практически не угнетают друг друга, формируют большую биомассу надземных органов и отличаются высокой зерновой продуктивностью. В благоприятных условиях с увеличением площади почвенного питания у рыхлокустовых злаков возможно образование побегов третьего порядка, которые значительно отстают в росте и обычно не переходят в генеративную фазу развития. Количество побегов, образуемых на одном растении, называется общей кустистостью, а число побегов с репродуктивными органами – продуктивной кустистостью.

У плотнокустовых злаков и осок боковые побеги второго порядка отходят от узла кущения под малым углом, почти параллельно оси главного побега. Это приводит к усилению конкуренции между побегами за свет, воду, элементы почвенного питания. Поэтому луговые злаки с плотнокустовым кущением, например луговик дернистый и белоус торчащий, отличаются низкой продуктивностью зеленой массы и склонностью к образованию кочек.

При корневищном кушении боковые побеги образуются из почек, расположенных на длинном гипогейном корневище. Такое кушение встречается у пырея ползучего, осоки волосистой, сныти огородной и других растений. Оно обеспечивает высокую эффективность вегетативного размножения.

## 6. ПОЧКА

Характерной особенностью побега является наличие на нем почек. Функционально почки бывают вегетативными, генеративными и вегетативно-генеративными.

*Вегетативная почка* представляет собой зачаточный побег. Она состоит из зачаточного стебля с меристематически активной верхушкой – конусом нарастания, примордиальных листьев и зачатков боковых пазушных почек.

Зачаточный стебель состоит из структурно и функционально взаимосвязанных инсерционных дисков, из верхней части которых развиваются стеблевые узлы, а из нижней – междоузлия. На инсерционных дисках располагаются примордиальные листья и их зачатки. Количество листьев, образуемых в почке, называется её ёмкостью. Ёмкость почки зависит от генетической природы растений и может модифицироваться эндогенными и экзогенными регуляторными факторами.

*Генеративная (цветочная) почка* состоит из зачатка соцветия без зелёных листьев либо из зачатка одиночного цветка. В последнем случае она называется бутонем.

*Вегетативно-генеративные почки* встречаются у бузины, сирени, копытня. Они имеют в своём составе несколько инсерционных дисков с зачаточными листьями, а также зачаток цветка или соцветия.

Наружные листья почки могут видоизменяться в кроющие чешуи, которые защищают меристематические части почки от перепадов температуры и пересыхания. Такие почки называются закрытыми. Они характерны для деревьев (береза, дуб, яблоня), кустарников (лещина, смородина) и некоторых многолетних трав (грушанка, копытень). Открытые почки не имеют защитных чешуй. Они встречаются у мятликовых, цитрусовых, некоторых двудольных травянистых многолетних (живучка ползучая и др.).

### 6.1. Расположение почек на побеге

Способ расположения почек на побеге является ценным диагностическим признаком, используемым в систематике растений. Расположение почек бывает верхушечным и боковым. Верхушечные почки образуются апикальными меристемами.

Боковые почки подразделяются на пазушные и придаточные, или адвентивные. Боковые пазушные почки развиваются из зачаточных бугорков, формируемых образовательными тканями конуса нарастания, и располагаются в пазухе листа. Придаточные почки образуются из зачатков придаточных почек, которые порождаются образовательными тканями междоузлий в стрессовых ситуациях, например, при поломке или отмирании ветвей и стеблей, развитии заболеваний.

Расположение боковых пазушных почек бывает одиночным и групповым. Одиночные почки располагаются по спирально восходящей линии (парастихе) в пазухах листьев, поэтому способ их расположения соответствует расположению листьев на побеге. У большинства двудольных покрытосеменных оно бывает очередным многорядным, а у однодольных возможно двух- и трехрядное очередное расположение почек. В случае сближенного расположения на стебле двух смежных стеблевых узлов одиночные почки размещаются супротивно, двумя рядами, как у яснотковых и норичниковых.

Если в пазухе одного листа образуется несколько почек, их расположение называется групповым. Оно бывает сериальным, коллатеральным и мутовчатым. При сериальном – образуется вертикальный ряд почек в пазухе одного листа (кирказон), при коллатеральном – несколько почек в пазухе листа располагаются в одном ряду бок о бок (волчье лыко). При мутовчатом расположении несколько почек полностью или частично опоясывают стебель побега (слива). Разнообразные способы расположения почек на побеге обеспечивают рациональное использование светового потока при формировании кроны у растений.

## **7. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ**

Анатомическое строение стебля контролируется генотипом растений. Поэтому сходство анатомических конструкций стебля может учитываться в качестве критерия генетического родства между разными таксонами в систематике растений, генетике и селекции. Например, признаки анатомического строения стебля используются для идентификации видов и родов растений и для отбора высокопродуктивных гибридов и сортов.

Реализация генетической программы развития стебля в онтогенезе проходит под влиянием эндогенных и экзогенных средовых факторов. Среди эндогенных регуляторов весьма эффективны фитогормоны ауксины, цитокинины и абсцизовая кислота. Например, изменение их баланса в клетках приводит у пшеницы к возникновению различий в анатомическом строении стеблевых узлов, нижних и верхних междоузлий, к различиям в пределах одного междоузлия (таблица).

**Развитие анатомических признаков в разных частях стебля пшеницы однозернянки (*Triticum monococcum* L.)**

Междоузлие	Место среза	Диаметр стебля, мкм	Диаметр лакуны, мкм	Число ПП центрального цилиндра	Диаметр сосуда метаксилемы, мкм
EN 1	Верх	1183,3	0,0	19	20,7
	Середина	1875,4	1121,2	19	21,3
	Низ	1492,3	741,9	19	17,8
EN 2	Верх	2144,6	1301,8	27	26,4
	Середина	2359,9	1765,1	27	22,8
	Низ	1782,7	929,3	27	17,9
EN 3	Верх	2180,3	399,9	26	34,3
	Середина	2263,6	1668,8	26	27,4
	Низ	1849,3	1048,3	26	26,8

Примечания: EN1 – верхнее или подколосовое междоузлие; EN2 – второе сверху междоузлие, EN3 – третье сверху междоузлие; ПП – проводящий пучок.

Фитогормоны оказывают также влияние на возрастные изменения тканей. Так, в стеблях пшеницы по мере старения и созревания растений увеличивается толщина клеточных стенок мелкоклеточной паренхимы, расположенной рядом с клетками склеренхимы, усиливается отложение в них лигнина; возможны и другие изменения.

Экзогенные факторы среды, к которым относятся почвенные и климатические условия произрастания растений, также влияют на количественные показатели анатомических структур. Это обосновывает необходимость регулирования режима минерального питания и водообеспечения, применения регуляторов роста.

Анатомическое строение стебля цветковых растений зависит от их систематического положения и жизненной формы. В связи с этим различают строение стеблей травянистых двудольных и однодольных растений, а также деревянистых стеблей деревьев и кустарников.

### **7.1. Особенности строения стеблей травянистых двудольных**

Формирование анатомического строения стебля травянистых двудольных растений происходит в результате деятельности меристематических тканей конуса нарастания. Из клеток туники образуется эпидермис, из внешнего слоя основной меристемы – первичная кора, из периферической зоны и более глубоко расположенных клеток – центральный цилиндр, а в его составе из срединной меристемы образуются клетки сердцевины. При этом возникает **первичное анатомическое строение** стебля, которое характерно для самых молодых частей стебля, расположенных непосредственно под конусом нарастания.

*Эпидермис* является первичной покровной тканью. Среди его клеток имеются многочисленные замыкающие клетки устьиц, могут быть кроющие и железистые выросты – трихомы. Наружная оболочка клеток эпидермиса, как правило, покрыта слоем кутикулы. Эпидермис выполняет защитную функцию, а также участвует в регуляции транспирации и газообмена.

*Первичная кора* чаще состоит из трех частей. Непосредственно под эпидермисом небольшим слоем располагается механическая ткань колленхима, которая благодаря уголковым или пластинчатым утолщениям боковых клеточных стенок повышает упругость стебля. За колленхимой находится ассимиляционная паренхима. Её клетки содержат хлоропласты и участвуют в процессе фотосинтеза. По мере старения стебля хлоропласты могут разрушаться. Третьей частью первичной коры является эндодерма, клетки которой располагаются однослойно и могут запасать крахмал.

*Центральный цилиндр*, или стела, состоит из нескольких групп клеток.

Во-первых, на поверхности центрального цилиндра располагается перицикл. Его клетки могут дифференцироваться с образованием первичной склеренхимы. Причем склеренхима может располагаться либо сплошным кольцом (тыква, кирказон и др.), либо отдельными блоками над проводящими пучками (бобовые культуры, лен и др.). У некоторых растений перицикл сохраняется без преобразований, как у бальзамина.

Во-вторых, важным компонентом центрального цилиндра является комплекс проводящих тканей. Они образуются из прокамбия, который в свою очередь возникает из периферической зоны меристемы конуса нарастания. Если прокамбий закладывался отдельными обособленными тяжами, то из них образуются обособленные проводящие пучки, расположенные по кругу. Между пучками находятся паренхимные

клетки сердцевинных лучей. В этом случае первичное строение стебля называют пучковым. Оно характерно для астровых, бобовых, пасленовых, тыквенных и других семейств. Кроме того, прокамбий может закладываться сплошным кольцом, как у льновых и мареновых. В этом случае образуемые из него флоэма и ксилема располагаются сплошным кольцом, не формируя обособленных проводящих пучков. Такой тип строения называется непучковым.

В третьих, в центре центрального цилиндра располагается сердцевина. Её клетки выделяются большими размерами и рыхлым сложением. Сердцевина часто является местом отложения запасных питательных веществ. При наличии сердцевины стебель считается выполненным. Иногда сердцевина не развивается (сельдерейные и др.), тогда в центре стебля образуется полость, или медуллярная лакуна. Такой стебель называется полым.

На более поздних этапах развития в стебле травянистых двудольных растений, а также у деревьев и кустарников развиваются гистологические элементы *вторичного анатомического строения* (рис.1).

Вторичное строение формируется не вместо первичного, а в дополнение к нему. Это приводит к повышению функциональной активности растений и устойчивости к неблагоприятным условиям внешней среды, а в итоге – к повышению коэффициента размножения растений, биологическому прогрессу вида.

При переходе к вторичному строению в стебле трав появляется камбий. Сначала он возникает в составе проводящих пучков из клеток основной меристемы флоэмы. Такой камбий называется пучковым. Его клетки в результате деления порождают новые структурные элементы флоэмы и ксилемы, причем сосуды камбиального происхождения существенно превосходят по диаметру исходные, прокамбиальные. В результате размеры проводящих пучков и их пропускная способность значительно возрастают.

Наряду с пучковым камбием у растений разных семейств между пучками может образоваться межпучковый камбий. Тяжи пучкового и межпучкового камбия смыкаются и образуют сплошное камбиальное кольцо, которое обеспечивает прирост стебля в толщину. Из производных межпучкового камбия в стебле могут формироваться сердцевинные лучи, а также дополнительные проводящие пучки.

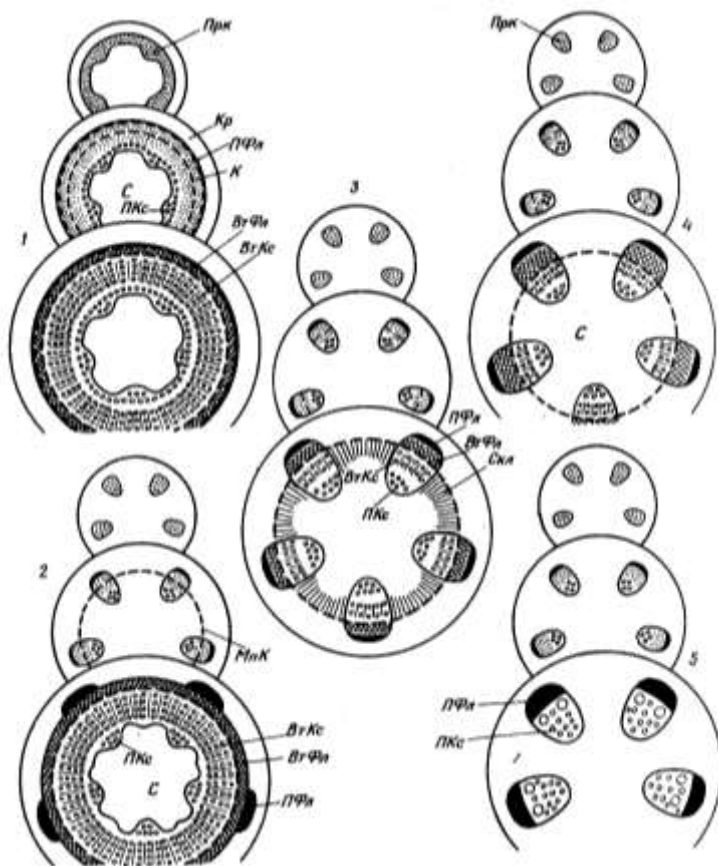


Рис. 1. Развитие прокамбия, камбия и проводящих тканей в стебле [2, стр. 240]:

1 – 5 – разные типы стеблей (по разрезам на трех уровнях), в т.ч.: 1 – непучковый, 2 – переходный, 3 и 4 – пучковый у двудольных, 5 – пучковый у однодольных; *ВтКс* – вторичная ксилема; *ВтФл* – вторичная флоэма; *К* – камбий; *Кр* – первичная кора; *МпК* – межпучковый камбий; *ПКс* – первичная ксилема; *Прк* – прокамбий; *ПФл* – первичная флоэма; *С* – сердцевина; *Скл* – склеренхима.

Разнообразие типов вторичного анатомического строения стебля травянистых двудольных связано со степенью развития перицикла и камбия.

Наиболее распространены следующие типы.

1. *Пучковый тип со слабо развитыми перициклом и камбием.* Встречается у древних семейств, например, у лютиковых. У них перицикл слабо развит и не преобразуется в склеренхиму. Имеется только пучковый камбий, а межпучковый – отсутствует;

2. *Пучковый тип со слабо развитым перициклом и хорошо развитым камбием.* Перицикл порождает первичную склеренхиму только над проводящими пучками (клевер, галега и др.). В центральном цилиндре образуется пучковый и межпучковый камбий. Из межпучкового камбия образуются сердцевинные лучи.

3. *Пучковый тип с хорошо развитыми перициклом и камбием* встречается у лиановидных растений, как, например, у кирказона и тыквы. Из клеток перицикла образуется мощный сплошной слой склеренхимы, внутренняя поверхность которой огибают хорошо выраженные обособленные проводящие пучки с развитым пучковым камбием. Между пучками находятся сердцевинные лучи, порождаемые межпучковым камбием.

4. *Переходный тип с хорошо развитыми перициклом и камбием* характерен для астровых и других семейств. В этом случае в стебле образуется склеренхима перициклического происхождения, имеются хорошо развитые проводящие пучки с пучковым камбием. Из клеток межпучкового камбия образуются дополнительные проводящие пучки, которые, постепенно увеличиваясь в размерах, соприкасаются с основными пучками. При этом в стебле формируются сплошные слои флоэмы и ксилемы, разделенные кольцом камбия;

5. *Непучковый тип с хорошо развитыми перициклом и камбием.* Он характерен для льна. Из клеток перицикла образуются крупные тяжи лубяных волокон склеренхимы. В отличие от предыдущих типов в периферической зоне конусе нарастания стебля формируются не обособленные тяжи, а одно кольцо прокамбия, из которого образуются сплошные слои флоэмы и ксилемы. При переходе к вторичному строению между первичными флоэмой и ксилемой появляется кольцо камбия, не дифференцированного на пучковый и межпучковый. Камбий порождает вторичную флоэму и ксилему, которые также располагаются в стебле сплошным слоем, не образуя обособленных пучков.

В нижних междоузлиях многих растений в древесинной части стебля оболочки клеток мелкоклеточной паренхимы, образованной межпучковым камбием, могут пропитываться лигнином и одревесневать. Это приводит к повышению прочности стебля.

## **7.2. Особенности строения стеблей однодольных**

В отличие от двудольных у травянистых однодольных на протяжении всей жизни сохраняется первичное анатомическое строение. Стебель покрыт эпидермисом, камбий отсутствует. Граница между корой и центральным цилиндром выражена слабо. Закрытые коллатеральные пучки, возникающие из прокамбия, хорошо развиты, имеют склеренхимную обкладку и, как правило, располагаются по спирали.

Для однодольных обычно характерен рост усиления. Апикальная меристема проростка по мере развития побега значительно увеличивается в объёме, что приводит к формированию более толстого стебля. Поэтому основание стебля часто имеет обратноконусовидную форму.

Разнообразие типов анатомического строения стеблей связано со степенью развития первичной коры и сердцевины. У растений средней полосы часто встречаются следующие варианты.

1. *Первичная кора и сердцевина хорошо развиты.* Так, у купены лекарственной под эпидермисом располагается кора, в состав которой входят колленхима, хлоренхима и эндодерма. Затем следует центральный цилиндр. Из его перицикла образуется мощный слой склеренхимы, который с одной стороны огибает проводящие пучки. Между пучками расположены клетки сердцевинных лучей. В центре стебля находится сердцевина.

2. *Первичная кора развита слабо, сердцевина отсутствует.* Такое строение характерно для пшеницы, ржи и других злаков подсемейства Мятликовые. У них кора сильно редуцирована и представлена обособленными тяжами хлоренхимы. Склеренхима перициклического происхождения огибает участки хлоренхимы и соприкасается с эпидермисом. Проводящие пучки двух типов. Между смежными тяжами хлоренхимы в междоузлиях проходят маленькие пучки, которые обеспечивают поступление воды к живым клеткам хлоренхимы и отток ассимилятов от неё. В паренхиме центрального цилиндра находятся более крупные пучки, которые являются листовыми следами. На месте сердцевины в междоузлиях образуется полость – медуллярная лакуна.

3. *Первичная кора отсутствует, хорошо развита сердцевина.* Например, у кукурузы и других растений подсемейства Просовые кора в стебле не развита. Поэтому непосредственно под эпидермисом располагается склеренхима перициклического строения. Затем следует паренхима центрального цилиндра с многочисленными проводящими пучками. В центре стебля находятся крупные клетки сердцевины.

### **7.3. Особенности строения стеблей древесных**

## и кустарниковых растений

Для стеблей древесных и кустарниковых растений характерен непучковый тип строения (рис. 2).

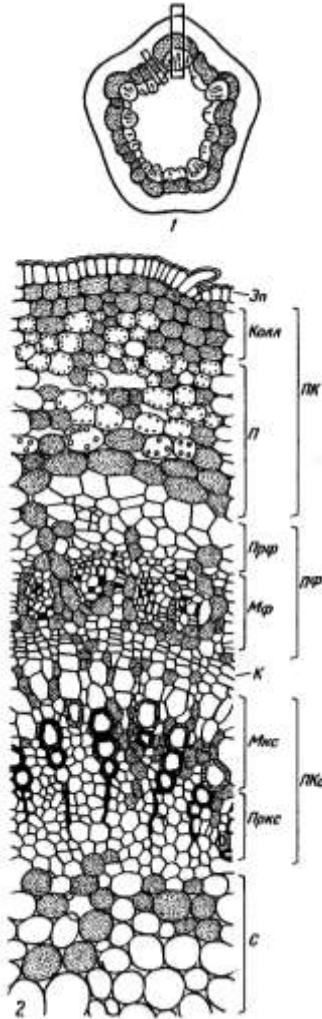


Рис. 2. Поперечный разрез молодого стебля сливы в начале появления камбия [2, стр.232]:

1 – общая схема; 2 – часть разреза при большом увеличении; *К* – камбий; *Колл* – колленхима; *Мкс* – метаксилема; *Мф* – метафлоэма; *П* – паренхима; *Пк* – первичная кора; *Пкс* – первичная ксилема; *Пркс* – протоксилема; *Прф* – протофлоэма; *Пф* – первичная флоэма; *С* – сердцевина; *Эп* – эпидермис.

В наиболее молодых участках однолетних побегов под верхушечной почкой стебли имеют первичное анатомическое строение. Поверхность стебля покрыта эпидермисом, под ним располагается первичная кора, состоящая из колленхимы, хлоренхимы и эндодермы. Затем следует центральный цилиндр, включающий перицикл, проводящие ткани и сердцевину. Мелкоклеточная первичная древесина, непосредственно примыкающая к сердцевине, образует перимедулярную зону ксилемы. Переход к вторичному строению связан с возникновением вторичных боковых образовательных тканей – камбия и феллогена (пробкового камбия). Камбий порождает вторичную кору и вторичную древесину, а феллоген – перидерму.

**Вторичная кора, или луб,** состоит из флоэмы и лубяных лучей паренхимы. Флоэма часто имеет вид трапеций, широкой стороной обращенных к древесине, что обусловлено ростом стебля в толщину и увеличением диаметра кольца камбия. В состав флоэмы входят *ситовидные трубки с клетками спутницами, лубяные волокна склеренхимы и флоэмная паренхима*. Элементы флоэмы вытянуты вдоль оси стебля и представляют собой вертикальную систему клеток луба.

Между участками флоэмы располагаются лубяные лучи паренхимы, которые имеют вид треугольников, обращенных верхушкой к камбию и непосредственно переходящих в сердцевинные лучи древесины. Они ориентированы радиально и образуют горизонтальную (радиальную) систему клеток вторичной коры. Лубяные волокна коры традиционно называют твердым лубом, а остальные клетки – мягким лубом.

**Древесина** состоит из ксилемы и сердцевинных лучей. Ксилема покрытосеменных образована проводящими (*сосуды и трахеиды*), механическими (*древесинные волокна склеренхимы*) и основными тканями (*древесинная паренхима*). Их клетки расположены вдоль оси ствола дерева и составляют вертикальную систему древесины.

*Клетки сердцевинных лучей* имеют паренхимную форму, они проходят от сердцевины до лубяных лучей и ориентированы горизонтально, т.е. радиально.

Дополнительно в составе древесины в небольшом количестве встречаются *волокнистые трахеиды, перегородчатые волокна и замещающие волокна*. Волокнистые трахеиды отличаются небольшим количеством пор, они повышают прочность стебля. Перегородчатые волокна имеют удлинненную форму, толстую наружную и тонкие внутренние стенки. Замещающие волокна представлены живыми веретеновидными клетками с толстыми оболочками, т.е. сочетают признаки механических и основных тканей.

В отличие от трав у деревьев и кустарников меристематическая активность камбия сохраняется на протяжении всей жизни. Однако интенсивность деления его клеток изменяется в зависимости от физиологического состояния растений, освещенности, температуры воздуха, влагообеспеченности и других факторов. Сезонные изменения условий роста являются причиной образования годичных колец древесины.

Годичные кольца хорошо различимы на поперечном срезе стебля. Они состоят из крупных клеток весенней древесины, средних – летней и мелких клеток осенней древесины. По числу годичных колец можно

судить о возрасте дерева, а по ширине – о погодных условиях формирования годичных приростов в толщину.

Образование камбием новых клеток древесины приводит к повышению внутритканевого давления в центростремительном направлении. В результате этого сосуды более старых годичных колец закупориваются тилами, сдавливаются и теряют способность проводить воду. Образуется непроводящая *ядровая древесина*, которая имеет более плотное сложение и более темную окраску. У дуба она темно-коричневая, у вишни – темно-вишневая, у тропических пород варьирует от светло-лимонной до черной. Годичные кольца, расположенные ближе к кольцу камбия, называют *заболонью*. Они имеют более светлую окраску и сохраняют проводящую функцию.

Появление пробкового камбия обеспечивает формирование перидермы на поверхности стеблей деревьев и кустарников. При этом эпидермис отмирает. Многократное заложение повторных перидерм в поверхностных слоях коры приводит к образованию и утолщению корки. Поверхностные, старые, слои корки со временем разрушаются и осыпаются. Корка характерна для стволов старых деревьев и их скелетных ветвей.

#### **7.4. Особенности анатомического строения клубней картофеля**

Видоизмененные побеги имеют специфические особенности анатомического строения. В частности клубень картофеля является органом вегетативного размножения с хорошо развитой запасающей паренхимой.

На поверхности клубня находится *перидерма*, которая, по мере созревания клубня, замещает эпидермис. Увеличение линейных размеров клубня достигается благодаря деятельности клеток *камбия*. Наружу от камбия, под перидермой располагается *кора*, состоящая из *наружной флоэмы* и *запасающей паренхимы*. Внутри клубня камбием откладываются клетки *вторичной ксилемы* и *внутренней флоэмы*, между которыми располагаются клетки запасающей паренхимы. В центре клубня находится сердцевина, лучи которой проходят до глазков – почек, расположенных на поверхности клубня. Клетки паренхимы запасают крахмал. Размеры и форма клубней, строение и окраска пробки и мякоти, содержание крахмала и белка в значительной мере зависят от сортовых особенностей картофеля.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возникновение побега, а также соподчиненной системы побегов в составе целостного растения, явилось крупным морфофизиологическим приспособлением в эволюции растений. Побег – это комплексный орган, обеспечивающий протекание совокупности процессов жизнедеятельности, способствующих биологическому прогрессу видов.

Морфологическое, гистолого-анатомическое и функциональное разнообразие побегов генетически детерминировано и связано с разнообразием путей эволюции растений в разных природно-климатических зонах Земли. Параметры побегов и их составных частей могут изменяться методами селекции и приемами агротехники в соответствии с запросами производства.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бавтутто, Г. А. Атлас по анатомии растений: учеб. пособие для вузов/ Г.А. Бавтутто, В.М. Еремин, М.П. Жигар. Минск: Ураджай, 2001. С.145 – 174.
2. Ботаника. Морфология и анатомия растений: учеб. пособие для студентов пед. ин-тов по биол. и хим. спец. / А.Е. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский [и др.] 2-е изд., перераб. М.: Просвещение, 1988. 480 с.
3. Жуковск и й, П. М. Ботаника / П. М. Жуковский. Изд. 5-е. М.: Колос, 1982. 623 с.
4. Лазаревич, С. В. Эволюция анатомического строения стебля пшеницы / С.В. Лазаревич. Минск: БИТ «Хата», 1999. 296 с.
5. Раздорский, В. Ф. Анатомия растений/ В.Ф. Раздорский. М.: Советская наука, 1949. С. 255 – 365.
6. Рейвн, П. Современная ботаника: в 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн; пер. с англ. Т.2. М.: Мир, 1990. С. 43 – 98.
7. Серебрякова, Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков / Т.И. Серебрякова. М.: Наука, 1971. 359 с.
8. Суворов, В. В. Ботаника с основами геоботаники / В.В. Суворов, И. Н. Воронова. Л.: Колос, 1979. 560 с.
9. Хржановск и й, В. Г. Курс общей ботаники / В. Г. Хржановский. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк., 1982. Ч.1. 384 с.
10. Эсау, К. Анатомия растений: перевод с 2-го англ. изд. / К. Эсау; под ред. и с предисловием проф. Л.В. Кудряшова. М.: Мир, 1969. С. 310 – 366.

## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие .....	3
1. Морфологические части побега .....	3
2. Функции стебля .....	4
3. Видоизменения побегов .....	4
4. Морфологическое разнообразие стеблей .....	8
5. Ветвление стеблей .....	9
5.1. Кущение .....	10
6. Почка .....	11
6.1. Расположение почек на побеге .....	12
7. Анатомическое строение стебля .....	12
7.1. Особенности строения стеблей травянистых двудольных .....	14
7.2. Особенности строения стеблей однодольных .....	18
7.3. Особенности строения стеблей древесных и кустарниковых растений ..	19
7.4. Особенности анатомического строения клубней картофеля .....	21
Заключение .....	22
Литература .....	22