

Лекція 3

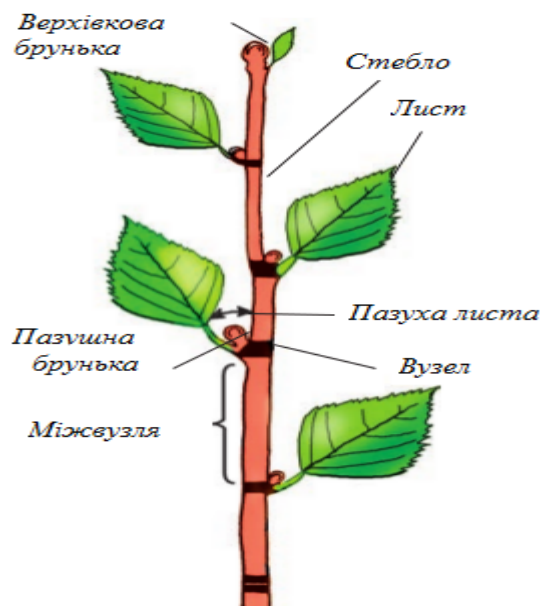
Тема: Пагін. Стебло.

Самостійне вивчення :

1. Поняття про пагін і його функції. Морфологія пагона.
2. Метамерія. Брунька. Типи бруньок за призначенням, будовою, розташуванням

План лекції:

3. Стебло. Макроскопічна будова.
4. Мікроскопічна будова стебла.
5. Первинна будова. Вторинна будова. Річні кільця, ядра деревина і заболонь.



1. Поняття про пагін і його функції. Морфологія пагона.

Це орган, який утворюється з верхівкової меристеми і розчленовується на ранньому етапі морфогенезу на спеціалізовані частини — стебло, листки, бруньки.

Основна функція його-фотосинтез. Частини пагона можуть бути органами розмноження, накопичення запасних продуктів, води.

Частини пагона. Ділянку стебла на рівні відходження листка називають *вузлом*, а ділянку стебла між двома вузлами — *міжвузлям*. Над вузлом у пазусі листка утворюється *пазушина брунька*. Якщо міжвузля видно чітко, пагін називають *подовженим*. Якщо вузли розташовані близько і міжвузля практично непомітні, то це *вкорочений пагін* (плодушка, розетка).

2. Метамерія. Брунька. Типи бруньок за призначенням, будовою, розташуванням.

Метамерія. Звичайно пагін має кілька вузлів і міжвузлів. Таке повторювання відрізків пагона, що мають однойменні органи, називають *метамерією*. Кожен метамер типового пагона складається із вузла з листком і пазушною брунькою і міжвузля, що розташоване нижче.

Брунька. Це зачатковий пагін. Він складається з меристематичної осі, що закінчується конусом наростання (*зачаткове стебло*), і листових примордіїв (*зачаткових листків*), тобто із серії зачаткових метамерів. Диференційовані листки, розташовані нижче, прикривають конус наростання і примордії. Так побудована *вегетативна брунька*. У *вегетативно-репродуктивній* бруньці конус наростання перетворився на зачаткову квітку або зачаткове суцвіття.

Репродуктивні (квіткові) бруньки складаються лише із зачаткової квітки або суцвіття і не мають зачатків фотосинтезуючих листків.

Часто зовнішні листки видозмінені на *брунькові лусочки*, які зі побігають висиханню бруньки. Такі бруньки називають *захищеними* (закритими) на відміну від *голих* (відкритих) бруньок, які не мають брунькових лусок (калина, орлянка). Однак треба пам'ятати, що в голих бруньках, як і в будь-яких ростучих, конус наростання і зачатки листків закриті більш дорослими фотосинтезуючими листками.

За розташуванням на пагоні розрізняють *верхівкові* і *бічні* бруньки. Бічні бруньки за походженням можуть бути пазушними і додатковими. *Пазушні* бруньки закладаються на конусі наростання екзогенно (зовнішньо) у пазухах листових примордіїв. Пазушні бруньки, з яких довгий час не утворюються пагони, називають *сплячими*. Пазушні бруньки розташовані або по одній (*поодинокі*), або по кілька (*групові*). *Додаткові* бруньки можуть виникати у будь-якій частині стебла ендогенно внаслідок діяльності меристеми. Іноді додаткові бруньки утворюються на листках і відразу ж утворюються маленькі пагони з додатковими коренями (бріофілюм) або цибулинки (цибуля). Такі додаткові бруньки напинають *вивідними*.

Листкорозташування. Розрізняють три основних варіанти листкорозташування: *спіральне (чергове)* — на вузлі є лише один листок, на стеблі листки розташовані по спіралі; *супротивне* — на вузлі є два листки, розташовані один проти одного; *мутовчасте* — на вузлі розташовані три або більше листків.

Наростання. Пагін росте в довжину звичайно верхівкою внаслідок діяльності розташованої там верхівкової меристеми. Крім того, верхівкової меристеми. Крім того, пагони багатьох рослин суттєво подовжуються завдяки росту вставної меристеми.

Якщо пагін росте дуже довго за рахунок тієї самої верхівкової меристеми, то таке наростання називають *моноподіальним*. Однак у багатьох рослин верхівка меристеми функціонує певний час, звичайно протягом одного вегетаційного періоду. Тоді в наступний сезон ріст пагона триває за рахунок

найближчої бічної бруньки. Відбувається так зване *переверхівкування*. Таке наростання пагона називають *симподіальним*.

Здатність до заміщення відмерлих верхівкових бруньок бічними (симподіальне наростання) має велике біологічне значення. Це збільшує життєздатність рослин. Рослини, у яких бічні бруньки слабкорозвинені і не здатні заміщувати відмерлі верхівкові бруньки, під час пошкодження верхівки стебла гинуть (наприклад, деякі пальми). Тому в умовах із сухим (аридним) і холодним кліматом практично всі багаторічні рослини мають симподіальне наростання. Для вологих тропіків характерні рослини з моноподіальним наростанням.

Можливість симподіального наростання широко використовують у практиці.

На цьому явищі ґрунтуються прийоми обрізування плодівих і декоративних рослин. Воно лежить в основі відростання травостою під час покосу і випасання худоби.

Галуження. Галуження буває двох типів: верхівкове і бічне. При *верхівковому* (дихотомічному) галуженні конус наростання ділиться на дві або більше осей. Таке галуження характерне для нижчих рослин (деякі водорості) і лише для небагатьох вищих (плауноподібні, деякі папоротеподібні). При *бічному* галуженні нові осі утворюються нижче верхівки.

В результаті одного або кількох галужень утворюється система >сей. При бічному галуженні система осей може бути або *монопо-Пальною* — при моноподіальному наростанні, або *симподіальною* — при симподіальному наростанні.

Особливою формою галуження є кущіння, під час якого найбільш бічні розгалуження утворюються лише біля основи пагонів, звичайно з приземних і підземних бруньок. Цю ділянку пагона називають *зоною кущіння*. Кущіння характерне для кущів, багаторічних, а іноді й однорічних трав.

У деяких рослин бічні бруньки на осі першого порядку недорозвинені і не утворюють бічних розгалужень. Тоді рослини мають нерозгалужене стебло (більшість пальм, динне дерево, агава).

Напрямок росту. Пагони, що ростуть вертикально, можуть бути *прямостоячими, чіпкими, виткими*. Пагони, що лежать на землі, називають *сланкими*. Якщо сланкий пагін утворює додаткові корені, його називають *повзучим*. Пагони можуть змінювати напрямок росту, тоді їх називають *висхідними*.

3. Стебло. Макроскопічна будова.

Стебло - осьова частина пагона. Воно об'єднує всі частини пагона, містить бруньки та листки, забезпечує транспортування води, мінеральних і органічних речовин. У стеблі може відбуватися фотосинтез, запасання поживних речовин.

Стебло забезпечує зв'язок між листками і коренем, зумовлює утворення міцної асиміляційної поверхні листків і найкраще розташування їх щодо світла, є вмістищем запасних продуктів.

Форма поперечного зрізу стебла найчастіше циліндрична, але у трав'янистих рослин стебла бувають тригранні (осоки), чотиригранні (глуха кропива), крилаті (чина лісова), плоскі (рдесник). Довжина стебел коливається у великих межах: від 280—300 м (лазячі стебла ротангових пальм) до 1,5 мм (водяна рослина вольфія).

Надземні умови життя більш різноманітні і контрастні, ніж ґрунтові; це зумовило складнішу і різноманітну будову стебла порівняно з коренем.

4. Мікроскопічна будова стебла. Первинна будова. Вторинна будова. Річні кільця, ядра деревина і заболонь.

Первинна будова. На верхівці стебла розташована первинна меристема (*конус наростання*). На рівні зачаткових листків закладається прокамбій, який формує первинні флоему і ксилему. Зовні від прокамбію відокремлюється первинна кора всередину — *серцевина*. Поверхневий шар клітин конуса наростання диференціюється в епідерму. Так виникає первинна будова. За первинної будови тканини стебла, так само як і кореня, поділяють на два комплекси: первинну кору, вкриту епідермою, і центральний циліндр.

Первинна кора складається з таких тканин: *механічної*, розташованої під епідермою; *паренхіми*, значна частина клітин якої містить хлоропласти; *ендодерми* — внутрішнього шару первинної кори, клітини якого часто містять крохмальні зерна, і тоді його називають *крохмаленосною піхвою*.

Зовнішній шар *центрального циліндра* називають *перициклом*. Він складається з одного або кількох рядів паренхімних клітин, з яких можуть утворюватися вторинні меристеми — камбій і фелоген, додаткові корені, додаткові бруньки. Іноді перецикл поряд з паренхімою містить і склеренхіму (*перициклічні волокна*). Всередину від перециклу розташовані *провідні тканини*, які утворюються з прокамбію. У центрі розташована *серцевина*, що складається з великоклітинної тонкостінної паренхіми, в якій можуть відкладатися запасні продукти.

Структурні відмінності первинної будови стебла залежать від способів закладання прокамбію. У голонасінних і дводольних покритонасінних прокамбій закладається двома способами. При першому способі утворюються окремі тяжі прокамбію, розташовані по колу. Отже, провідні тканини за первинної будови також розташовуються окремими пучками по колу і розділені ділянками-паренхіми, які утворюють первинні *серцеподібні промені*. При другому способі прокамбій закладається циліндром, і тоді провідні тканини за первинної будови розташовуються також циліндром. У однодольних тяжі прокамбію, а також судинно-волокнисті пучки, що диференціюються в нього, розташовуються довільно по всій товщі центрального циліндра, включаючи серцевину.

Основні *ознаки відмінності* первинної будови кореня від первинної будови стебла такі: у корені ніколи не буває епідерми коленхіми, первинна кора займає більшу частину кореня; провідний пучок завжди радіального типу і

розташований у центрі центрального циліндра; у центральному циліндрі найчастіше не утворюється серцевина.

Вторинна будова. Як і у кореня, вторинна будова пов'язана з утворенням вторинної меристеми — камбію, тому спостерігається лише у голонасінних і дводольних покритонасінних. Камбій закладається у центральному циліндрі між первинною флоемою і первинною ксилемою. Він утворюється з прокамбію і паренхіми первинних Серцевинних променів. У відцентровому напрямку камбій диференціюється у *вторинну кору*, яка складається з вторинної флоеми, (вторинного лубу) з типовими для неї елементами — ситовидними трубками, супровідними клітинами, луб'яними волокнами, луб'яною паренхімою, а також з паренхіми серцевинних променів. У доцентровому напрямку камбій відкладає вторинну деревину, яка складається із судин, трахеїд, волокон деревини, паренхіми деревини, а також паренхіми серцевинних променів. Однак треба зазначити, що елементів вторинної деревини звичайно відкладається значно більше, ніж елементів вторинної кори. В результаті діяльності камбію стебло розростається у товщину. Під час переходу до вторинної будови первинна кора стебла продовжує функціонувати і відмирає не відразу, як у кореня. Таким чином, за вторинної будови стебло складається з епідерми, або корка, первинної і вторинної кори, камбію, вторинної і первинної деревини, серцевини.

Структурна різноманітність вторинної будови стебел зумовлена різноманітністю первинної структури, а також особливостями діяльності камбію. Дуже поширені такі типи вторинної будови стебла: непучковий, перехідний, пучковий.

За *непучкової будови* прокамбій закладається циліндром і відразу перетворюється на камбій. Отже, і за первинної, і за вторинної будови елементи флоеми і ксилеми розташовуються також суцільним циліндром. Цей тип будови характерний для деревних рослин (хвойних і листяних), а також деяких трав'янистих (підмаренник, іпомея, льон та ін.).

У сосни в центрі стебла розташована невелика ділянка тонкостінних паренхімних клітин — серцевина. До периферії від неї лежить деревина (ксилема), яка збільшує частину стебла.

Вона складається з трахеїд, які утворюють концентричні шари- річні кільця. Річне кільце утворюється внаслідок періодичності функціонування камбію, який навесні диференціюється в тонкостінні трахеїди з великою порожниною, що виконують провідну функцію, а влітку і навесні — в товстостінні трахеїди з малою порожниною, які виконують в основному механічну функцію. У деревині скрізь, але переважно в осінніх ділянках річних кілець, розташовані смоляні ходи. Масив трахеїд перетинає по радіусу серцевинні промені, які складаються з одного ряду живих паренхімних клітин. По них речовини рухаються у горизонтальному напрямку.

Таким чином, деревина сосни, як і інших хвойних, має досить однорідну і тому примітивну організацію: ні судин, ні волокон деревини не має, а

паренхіма деревини являє собою лише клітини серцевинних променів і епітеліальні клітини смоляних ходів.

Між деревиною і вторинною корою розташований камбій. Вторинна кора складається з вторинної і первинної флоеми і перициклічної зони. Ситовидні трубки не мають супровідних клітин. Між ними розташовані великі округлі клітини луб'яної паренхіми. Серцевинні промені і у флоеми складаються з одного ряду клітин, однак більших, ніж у ксилемі. Зовні від флоеми розташовані великі клітини паренхіми первинної кори, серед яких помітні більші смоляні ходи. Корок складається з шарів клітин з тонкими опробковілими стінками, які чергуються з шарами клітин з товстими здерев'янілими стінками.

Отже, можна відмітити дві важливі структурні особливості у хвойних: відсутність супровідних клітин у ситовидних трубках і наявність у первинній корі, як і в деревині, смоляних ходів.

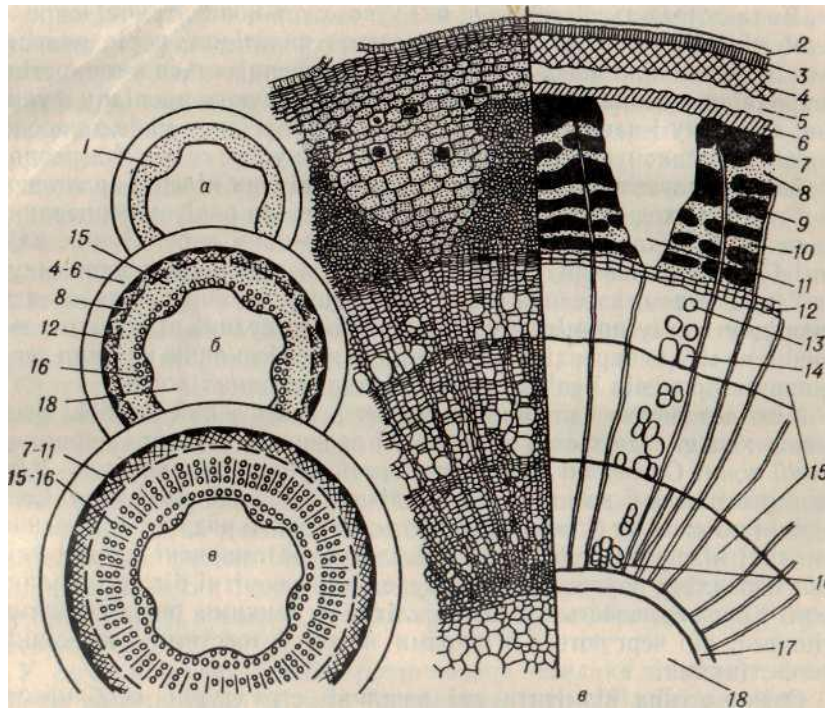
Стебло липи має типову для деревних дводольних рослин будову (рис. 74). У центрі розташована невелика ділянка серцевини, яка складається з тонкостінної паренхіми. Серцевина оточена товстим шаром деревини. На межі з серцевиною деревина утворює невеликі виступи — ділянки первинної деревини, які складаються в основному з кільчастих і спіральних судин. Вторинна деревина, як і у сосни, має річні кільця, весняні ділянки яких складаються із судин переважно великого діаметра, літньо-осінні — з судин малого діаметра з переважанням трахеїд і волокон деревини.

Навколо деревини розташований камбій, за яким лежать ділянки у вигляді трапецій, які складаються з шарів ситовидних трубок супровідними клітинами і луб'яної паренхіми, які чергуються з шарами луб'яних волокон. Ділянки флоеми, паренхіма променів серцевини і перициклічна зона разом становлять вторинну кору.

Зовні від вторинної кори починається первинна кора. До перициклічної зони примикає ендодерма, яка у деревних рослин виражена слабо і майже не відрізняється від паренхіми, що лежить за нею.

У деяких рослин (дуб, тис тощо) з віком у старій частині деревини накопичуються продукти метаболізму — дубильні речовини, смоли, камеді, солі, тому вона набуває темного забарвлення. Це так звана *ядрова деревина*. Світлий шар деревини, розташований ближче до кори, називають *заболонню*.

У стебла льону на поверхні розташовані великі клітини епідерми, вкриті кутикулою. За епідермою лежить невеликий шар дрібних клітин хлорофілонової паренхіми кори. Первинна кора закінчується хвилястим рядом великих клітин ендодерми. Всередину від ендодерми розташовані щільні групи товстостінних великих клітин, округлих або многограних. Це луб'яні волокна перициклічного походження, заради яких і вирощують лон. Далі до центра розташований тонкий шар флоеми, а за нею — камбій.



Стебло липи (поперечні розрізи на різних рівнях):

а — на рівні утворення прокамбію; *б* — на рівні утворення камбію; *в* — на рівні сформованої структури; 1 — прокамбій; 2 — залишки епідерми; 3 — корок; 4 — коленхіма; 5 — паренхіма кори; 6 — ендодерма (4—6 — первинна кора); 7 — перициклічна зона; 8 — первинна флоема; 9 — луб'яні волокна; 10 — ситовидні трубки;

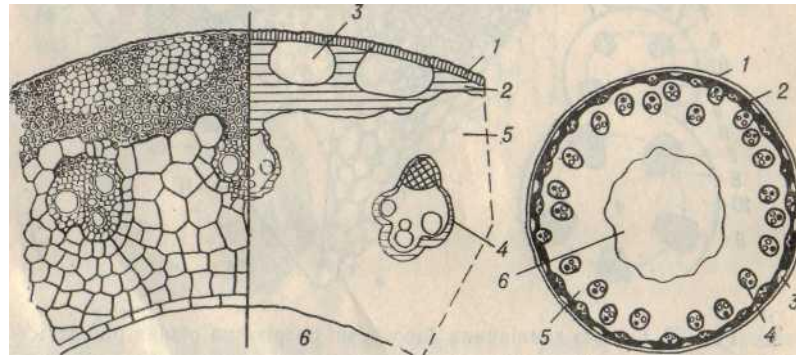
11 — серцевинний промінь (7—II — вторинна кора); 12 — камбій; 13 — осіння деревина; 14 — весняна деревина (13—14 — річне кільце деревини); 15 — вторинна деревина; 16 — первинна деревина (15—16 — деревина); II — перимедулярна зона; /« — основна паренхіма (17—18 — серцевина; 7—18 — центральний циліндр)

Вторинна ксилема складається з великих пористих судин, трахеїд і волокон деревини. На межі з серцевиною розташовані дрібні кільчасті і спіральні судини первинної ксилеми. Ксилему перетинають серцевинні промені з живих паренхімних клітин із здерев'янілими стінками. Серцевина складається з великоклітинної паренхіми, яка у центрі руйнується, утворюючи порожнину.

За *перехідної будови* прокамбій закладається окремими тяжами, первинна будова пучкова. Камбій утворюється з прокамбію і паренхіми первинних серцевинних променів. Пучковий камбій диференціюється в елементи вторинної флоєми і ксилеми. Міжпучковий камбій диференціюється так само, як і пучковий, в елементи флоєми і ксилеми та утворює нові пучки. Поступово ті й інші розростаються і можуть зливатися. В результаті діяльності міжпучкового камбію у старій частині стебла утворюється суцільний шар деревини і лубу. Таку будову мають трав'янисті рослини (соняшник, топінамбур, будяк та ін).

У стебла соняшника зовні розташована епідерма з великими багатоклітинними волосками, під нею знаходиться механічна тканина — коленхіма, а під коленхімою — невеликий шар паренхіми первинної кори, який закінчується звивистим шаром ендодерми. У паренхімі є схізогенні смоляні ходи. Таким чином, первинна кора складається з коленхіми, основної паренхіми, ендодерми.

За *пучкової будови* первинна будова, як і у попередньому випадку, пучкова. Різниця полягає у діяльності камбію. Пучковий камбій перетворюється на елементи вторинних флоєми і ксилеми, міжпучковий — лише в паренхіму, яка утворює серцевинні промені. Отже, і за вторинної будови зберігається пучкове розташування провідних тканин. Таку будову можна спостерігати у деяких трав'янистих рослин (хвилівника, гарбуза, чистотілу та ін.).



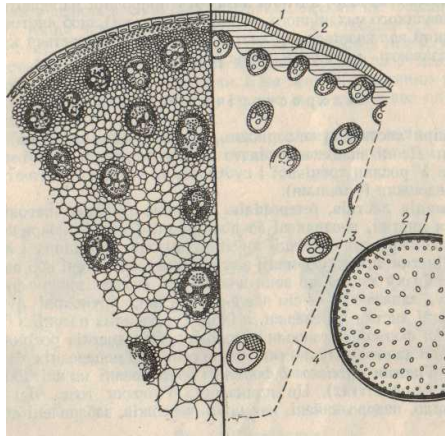
Стебло жита (поперечний розріз):

1 — епідерма; 2 — склеренхіма; 3 — хлоренхіма; 4 — закритий колатеральний пучок; 5 — основна паренхіма; 6 — порожнина

У стебла жита під епідермою розташований шар механічної Тканини, що переривається ділянками хлорофілоносної паренхіми. Над нею в епідермі можна помітити продихові апарати.

У старих ділянках стебла стінки клітин хлорофілоносної паренхіми дерев'яніють, як і стінки клітин епідерми. У механічній тканині, ближче до межі з основною паренхімою, розташовані невеликі провідні пучки. В основній паренхімі великі закриті колатеральні провідні пучки розташовані у шаховому порядку у два, рідше у три ряди. Первинна кора не виражена. У центрі стебла серцевина не зберігається. При збільшенні товщини стебла внаслідок росту клітин вона руйнується і утворюється порожнина, властива стеблам більшості злаків. Таке стебло називають *соломиною*.

Стебло кукурудзи не має порожнини. Воно виповнене основною паренхімою, по всій товщі пронизане провідними пучками. Під епідермою розташований тонкий шар механічної тканини. Первинна кора, як і у жита, не виражена. Провідні пучки закриті колатеральні. У флоємі немає луб'яної паренхіми, ситовидні трубки і супровідні клітини на поперечному зрізі мають вигляд сіточки. Ксилема містить 3—5 судин, з них 2 великі. Під судинами є порожнина. Ксилема наполовину оточує флоєму. Пучок вкритий шаром склеренхіми.



Стебло кукурудзи (поперечний розріз):
/ — епідерма; 2 — механічна тканина; 3 — закритий колатеральний пучок; 4 — основна паренхіма

Ядрова деревина (англ. heartwood), також ядро — назва фізіологічно неактивної зони, що розвивається у багатьох видів дерев в центрі перетину стовбура, зазвичай більш темного кольору, ніж зовнішня світліша частина — заболонь.

Заболонь (від *бóлонь* — «м'яка кора») - периферійна провідна частина деревини, світлішого кольору, ніж центральна ядрова.

Питання для контролю:

1. Що таке пагін? Що називають вузлом, міжвузлям, пазухою листка?
2. Що таке брунька? Яка її структура? Як класифікують бруньки за призначенням, захищеністю, розташуванням?
3. Які бувають варіанти листкорозташування?
4. Що таке стебло, які його функції?
5. Де і як формується первинна будова стебла?
6. З яких тканин складається первинна кора і центральний циліндр за первинної будови?
7. Чим подібні і чим відрізняються первинна будова стебла і кореня?
8. Як відбувається перехід стебла до вторинної будови? У яких рослин його спостерігають?
9. Які причини утворення річних кілець вторинної деревени? Що таке ядрова деревина і заболонь?
10. Які особливості структури флоєми і ксилеми у хвойних?