

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

Ю.М. Бачура, Н.М. Дайнеко

БОТАНИКА

Практическое руководство
для студентов специальности 1-75 01 01
«Лесное хозяйство»
часть 3
Побег

Гомель
ГГУ им. Ф. Скорины
2019

УДК 581.44
ББК 28.569.13
Б 32

Рецензенты:

кандидат биологических наук А.Е. Падутов;
кандидат биологических наук Н.И. Тимохина.

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом
учреждения образования «Гомельский государственный
университет имени Франциска Скорины»

Бачура Ю.М., Дайнеко Н.М.

Б 32 Ботаника (часть 3): практ. рук-во / Ю.М. Бачура,
Н.М. Дайнеко; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им.
Ф. Скорины. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2019. – 48 с.

Практическое руководство ставит своей целью оптимизировать учебно-познавательную деятельность студентов по усвоению материала о побеге, его составных частях и выполняемых ими функциях. Оно может быть использовано как на лабораторных занятиях по соответствующим темам курса «Ботаника», так и для самостоятельной подготовки.

Адресовано студентам биологического факультета специальности «Лесное хозяйство»; может быть использовано учащимися средних школ для углубленного изучения ботаники, студентами специальности «Биология».

УДК 581.44
ББК 28.569.13

© Бачура Ю.М., Дайнеко Н.М., 2019
© УО «Гомельский государственный
университет им. Ф. Скорины», 2019

Содержание

Введение	4
Понятие об органах растений	5
Тема 1 Побег, его части и симметрия	5
Тема 2 Морфология и анатомия стебля.	9
Тема 3 Почки, их расположение на стебле, строение и типы.....	23
Тема 4 Морфология и анатомия листа.	25
Тема 5 Метаморфозы листа и стебля.	35
Проверочные тесты	38
Литература	47

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

Введение

В практическом руководстве приводятся основные теоретические сведения, которые необходимы для самостоятельной подготовки студентов к лабораторным занятиям, в рамках которых изучается строение побега, его составные части и их функции. Использование предлагаемого руководства позволит аудиторным занятиям быть более эффективными и повысит качество усвоения студентами достаточно сложного учебного материала.

Изложение материала построено в соответствии с программой курса. Практическое руководство включает пять тематических блоков, по каждому из которых приведены теоретические сведения, сопровождающиеся графическим материалом и вопросы для самоконтроля. После изложения теоретического материала представлены тестовые задания, направленные на закрепление знаний.

При подготовке практического руководства также использована информация, изложенная в пособиях и учебниках белорусских и российских ученых: Г.А. Бавтуго, М.В. Ерёмина, И.И. Андреевой, Л.С. Родман, Г.П. Яковлева, В.А. Челомбитько, И.И. Лотовой, Н.П. Власовой, М.Д. Лисова, Т.А. Сауткиной, В.Д. Поликсеновой, В.Г. Хржановского, С.Ф. Пономаренко, Л.С. Пашкевич, Г.Я. Климчика [1-12]. На классические иллюстрации, использованные в руководстве, приведены ссылки.

Руководство адресовано студентам специальности 1-75 01 01 – «Лесное хозяйство», может быть использовано студентами специальности 1-31 01 01-02 – «Биология (научно-педагогическая деятельность)», быть полезным для учителей биологии, учащихся средних школ при углубленном изучении ботаники.

Понятие об органах растений

Орган – это часть организма, имеющая определенное строение и выполняющая определенные функции. Органы растений делят на две группы: вегетативные и генеративные. *Генеративные органы* (лат. *genero* – рождаю, произвожу) – органы, обеспечивающие половое размножение; у покрытосеменных растений к генеративным органам относят цветок, плод и семя. *Вегетативные органы* (лат. *vegetatio* – произрастание, рост) – органы, выполняющие основные функции питания и обмена веществ растения с внешней средой; представляют вегетативное тело растения.

Основные вегетативные органы растений – листостебельные побеги (стебель и лист; обеспечивают фотосинтез) и корни (обеспечивают водоснабжение и минеральное питание).

Важнейшие *характеристики структурной организации основных вегетативных органов*: *метамерность* (благодаря росту и формообразованию тело растения оказывается состоящим из однотипных участков, повторяющих друг друга – метамеров); *разветвленность*; *симметрия* (наблюдается в характере расположения боковых частей органа по отношению к оси; корень и стебель обычно располагаются вертикально, образуя единую ось, и являются поэтому осевыми органами, несущими на себе боковые придатки – листья, шипы, волоски и т. д.); *полярность* (каждый орган имеет два полюса – верхний, или верхушечный, – терминальный, апикальный и нижний – базальный).

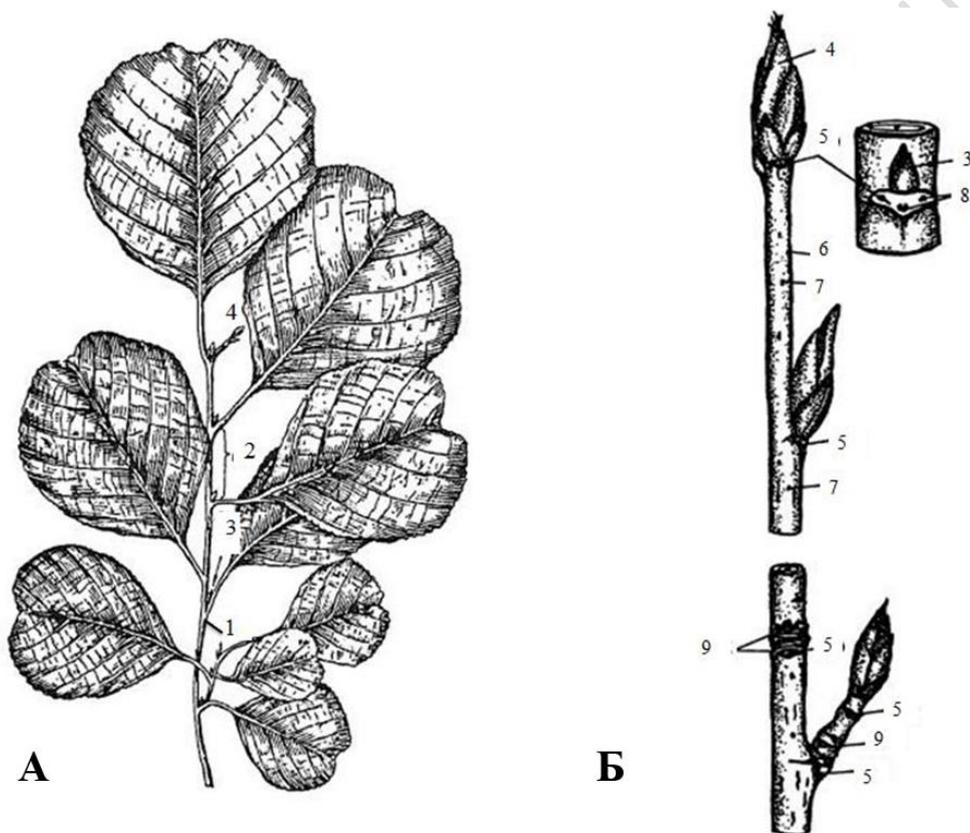
Различают аналогичные и гомологичные органы. *Аналогичные органы* выполняют сходные функции и морфологически подобны, но имеют разное происхождение (колючки как производные листьев или стебля). *Гомологичные органы* различаются морфологически и часто выполняют различные функции, но имеют одинаковое происхождение (например, видоизменения листа).

Тема 1 Побег, его части и симметрия

Побег – это основной осевой орган высшего растения. Побеги бывают *вегетативные* и *репродуктивные*.

Вегетативный побег состоит из стебля – оси побега – и отходящих от него листьев и почек. Репродуктивный побег несет органы размножения – спорангии, цветки.

Все части побега формируются из апикальной меристемы и обладают единой проводящей системой. Вегетативный побег выполняет функцию воздушного питания, в тоже время каждая его часть (стебель, листья, почки) структурно и функционально специализированны. Структурный элемент побега называется метамер (греч. *meta* – между и *meros* – часть, доля). Метамер включает узел, нижележащее междоузлие и почку, расположенную в узле (рисунок 1).



1 – узел, – междоузлие, 3 – пазушная почка, 4 – верхушечная почка, 5 – листовые рубцы, 6 – стебель, 7 – чечевички, 8 – пучки листового следа, 9 – укороченный побег

Рисунок 1 – Строение побегов ольхи (А) и тополя (Б) [5]

Узел – участок стебля с отходящим от него листом (или мутовкой листьев). Узел может быть открытым, если отходящий лист не охватывает его целиком, или закрытым, если лист или мутовка листьев своим основанием полностью окружает стебель. Участки между соседними узлами называются междоузлиями.

Главный побег растения, или побег первого порядка, закладывается при формировании зародыша. Вдоль побега, в узлах, располагаются боковые почки. Они прикреплены в пазухах листьев (угол между стеблем и листом) и называются также пазушными почками, лист в таком случае носит название кроющего. Из боковых почек образуются боковые побеги, происходит ветвление.

Побег с хорошо выраженными, крупными междуузлиями называют *удлиненным побегом* (у древесных растений называют ростовыми). Если междуузлия растут медленно, образуется *укороченный побег*, имеющий небольшую длину (тополь, береза, бук, платан, осина). У плодовых укороченные побеги называют «плодушками», только на них образуются цветки и плоды. У некоторых хвойных (сосна, лиственница) укороченные побеги несут пучки хвои. Укороченными побегами можно считать и стебли, развивающие розетки листьев (первоцветы, одуванчик, подорожник, морковь, свекла), а также розеточные побеги (агавы).

Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период, называют *годовыми побегами* или *годовыми приростами*. Границами годовых побегов разных лет являются почечные кольца.

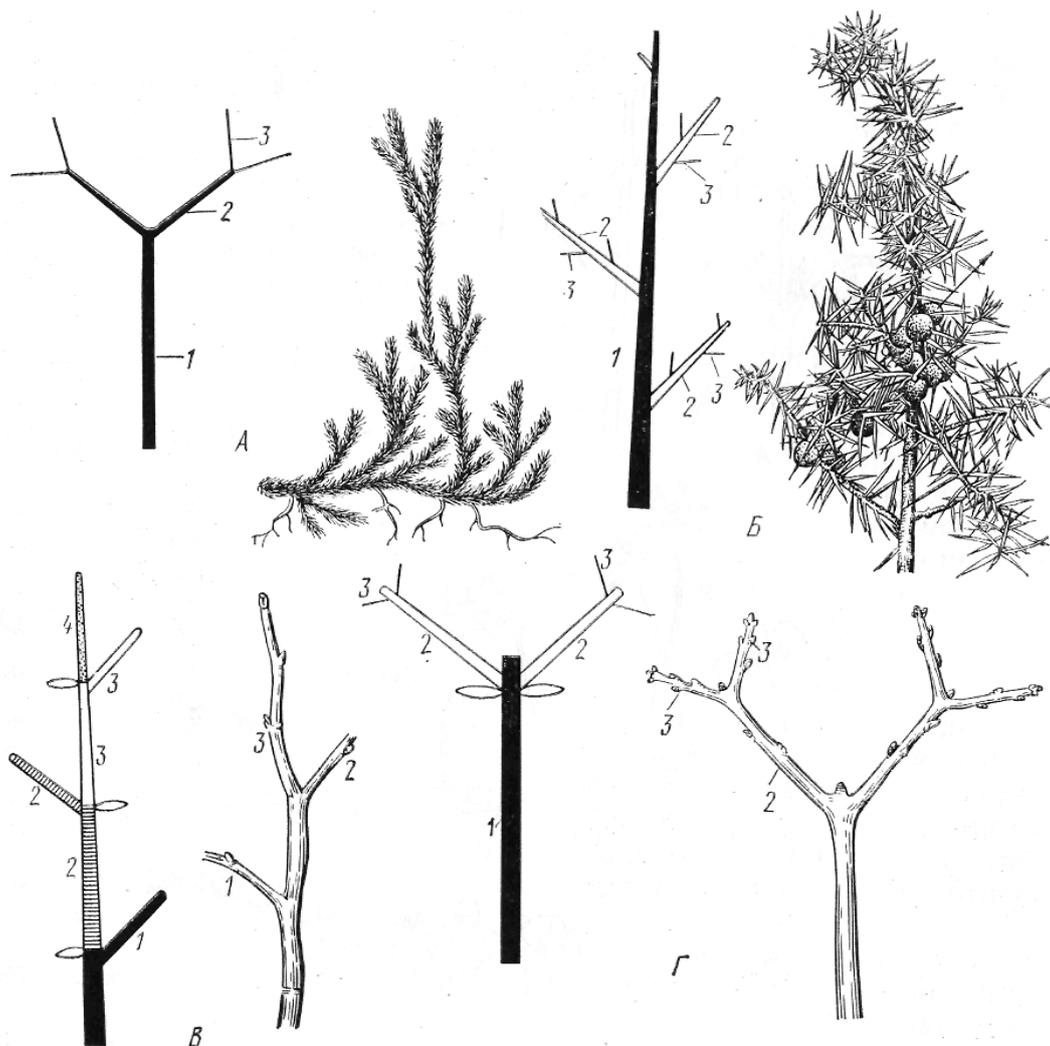
Ветвление побега формирует систему побегов. Благодаря ветвлению у древесных растений образуется крона, составленная из разновозрастных ветвей.

Ось первого порядка (стебель) у древесных растений называется *стволом*. У них основные разветвления кроны образуют скелетные оси разных порядков (ветвей и сучьев). От угла между стволом и скелетными ветвями зависит форма кроны. У кустарников ветвление чаще всего начинается от самой земли и ствол не выражен (жасмин, шиповник, сирень, смородина и др.).

Различают следующие четыре основных **типа ветвления**:

1 дихотомическое, или вильчатое, ветвление – наиболее древний способ ветвления. Верхушка побега вильчато раздваивается, образуя две одинаковые оси второго порядка, которые в свою очередь раздваиваются и т.д. Встречается у водорослей, мхов, плаунов, многих папоротников и у некоторых голосеменных (рисунок 2);

2 моноподиальное ветвление – от главной оси (моноподия) отходят боковые оси второго порядка, дающие оси третьего порядка и т. д. Главная ось, развивающаяся из зародыша семени, выпрямляется, ее верхушечная почка растет из года в год, иногда в течение всей жизни. Моноподиально ветвятся многие голосеменные (ель, сосна, пихта, кедр, кипарис), некоторые пальмы;



А – дихотомическое; Б – моноподиальное; В – симподиальное; Г – ложно-дихотомическое: 1, 2, 3, 4 – оси первого и последующего порядков

Рисунок 2 – Типы ветвления стебля [4]

3 **симподиальное** ветвление возникает на базе моноподиального, при этом боковая ветвь перерастает и сдвигает в сторону главную ветвь, принимает ее направление и внешний вид. Осевой орган растения формируется по принципу «перевершинивания». Встречается у подавляющего большинства покрытосеменных, как древесных (груша, липа, черемуха, береза, орешник и др.), так и травянистых (купена, медуница неясная и др.);

4 **ложнодихотомическое** ветвление является частным случаем симподиального. У деревьев и кустарников с супротивными листьями и почками часто после отмирания верхушки годичного побега вырастают два супротивных побега замещения. Они образуют

развилку над отмершей верхушкой, создавая впечатление дихотомического ветвления.

У большинства покрытосеменных моноподиальный и симподиальный типы ветвления комбинируются. Моноподиально ветвящиеся побеги обеспечивают рост, а симподиально ветвящиеся дают цветки и плоды (яблоня, картофель, баклажан и др.).

Кущение – образование скученной группы боковых побегов близ основания главной оси. Характерно в основном для злаков, но встречается и у других однодольных, а также у одревесневающих форм двудольных – кустарников и кустарничков. У основания главного побега образуется группа боковых побегов либо в подземной его части, либо на уровне почвы. Междоузлия главного побега до конца жизни остаются укороченными, а узлы, от которых отходят боковые побеги, называются зоной кущения.

Тема 2 Морфология и анатомия стебля

1 Морфология стебля

2 Анатомическое строение стебля травянистых растений

3 Структурная организация стебля древесных растений

1 Морфология стебля

Стебель – осевая часть побега, в которой выделяют узлы – места расположения листьев и находящиеся между ними междоузлия. Стебель опорную и проводящую функции, а иногда – запасную.

Несмотря на огромное разнообразие стеблей, их можно свести к следующим основным типам:

1 стебель *травянистый*. Характерен для большинства однолетних и многолетних травянистых растений. В типичном случае бывает надземным, зеленым, неодревесневшим или слабоодревесневшим, несет на себе листья и цветки;

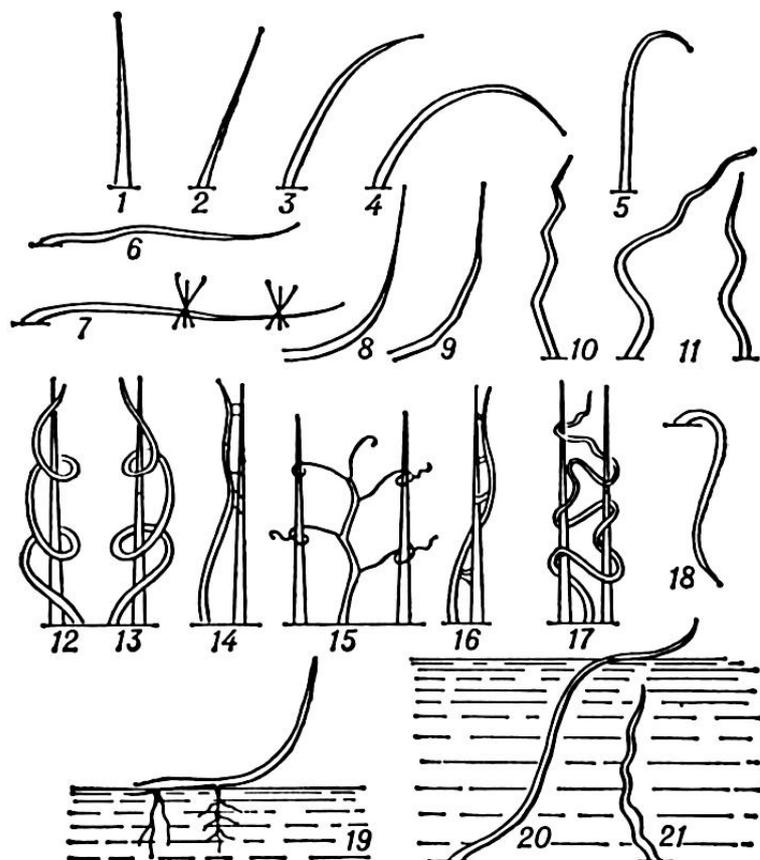
2 стебель *древесный* – ствол. Это видоизмененный в результате вторичного утолщения одревесневший стебель, как правило, ветвистый, а в нижней части чаще всего переходящий в стержневой корень. В первые годы жизни древесные растения также имеют типичный травянистый стебель;

3 *соломина* – однолетний или многолетний стебель, ветвистый, как правило, лишь в самом основании и большей частью (у взрослых

растений) с полыми междоузлиями. Соломина свойственна злакам.

По положению в пространстве различают стебли:

1 *прямой*, или *прямостоячий*, стебель (рисунок 3) занимает вертикальное положение, перпендикулярный к поверхности субстрата (стволы многих древесных пород);



- 1 – прямой, или прямостоячий; 2 – наклонный; 3 – изогнутый;
4 – дуговидный; 5 – поникающий; 6 – лежачий; 7 – ползучий,
укореняющийся в узлах; 8 – восходящий; 9 – коленчато-восходящий;
10 – изломанный; 11 – извилистый; 12 – вьющийся по направлению
часовой стрелки; 13 – вьющийся против направления часовой стрелки;
14 – цепляющийся; 15 – лазящий; 16 – вползающий;
17 – вплетающийся; 18 – свисающий; 19 – плавающий;
20 – всплывающий; 21 – погруженный в толщу воды

Рисунок 3 – Типы стеблей по положению в пространстве

2 *наклоненный* стебель располагается по отношению к субстрату под острым или тупым углом;

3 *изогнутый* стебель имеет плавный изгиб, но своей верхушкой не

касается поверхности субстрата (многие кустарники);

4 *лежачий, стелющийся, или распростертый*, – расположен параллельно поверхности почвы, т. е. прилегает к ней по всей своей длине (тыквенные);

5 *ползучий* – сходный с лежачим, но укореняющийся в узлах (земляника, клевер ползучий);

6 *восходящий*, или *приподнимающийся*, – с основанием, лежащим на поверхности субстрата, но с более или менее значительной частью стебля, приподнимающейся кверху (клевер луговой, яснотки);

7 *вьющийся* – обвивается в виде спирали вокруг опоры (вьюнок);

8 *цепляющийся* – прикрепляется к опоре с помощью прицепок или крючков (малина, хмель вьющийся);

9 *плавающий* стебель располагается на поверхности воды, но не укрепляется на дне водоема (ряски) и др.

По форме стебли бывают *цилиндрическими* (поперечное сечение имеет форму круга), *коническими* (на протяжении всей длины диаметр поперечного сечения постепенно убывает от основания к вершине); *округлыми* (в поперечнике округлые, но сечение его неодинаково по всей длине), *сплюснутыми* (сечение стебля имеет различные по форме диаметры), *угловатыми* (в поперечном сечении имеют форму, близкую к 3–8-угольнику или многоугольнику), *ребристыми* (имеют сильно развитые выступы – ребра), *бороздчатыми* (снабжены многочисленными продольными бороздками), *узловатыми* (их междоузлия более тонкие, чем узлы) и др. Стебель может иметь в поперечном срезе различные причудливые формы, и тогда он называется *неправильным*.

По характеру поверхности различают типы стебля: гладкий, шероховатый, блестящий, матовый, голый (лишенный опушения), опушенный, крылатый, колючий, шиповатый, клейкий, с воздушными корнями, с листовыми следами, с листовыми черешками и т. д.

Существуют и другие принципы классификации стеблей. Все морфологические признаки стебля являются важными диагностическими признаками, используются для определения различных видов растений.

2 Анатомическое строение стебля травянистых растений

Вся анатомическая структура стебля формируется за счет деятельности меристем и соответствует его функциям. В стебле

функционирует сложный комплекс образовательных тканей – верхушечные, боковые и вставочные, которые взаимосвязаны между собой: верхушечная меристема дает начало первичной боковой меристеме – прокамбию – и интеркалярной меристеме, самые наружные ее слои преобразуются в протодерму.

Из клеток протодермы формируется первичная покровная ткань – эпидермис. На уровне первых зачатков листьев способность клеток к делению в клетках периферической зоны и сердцевины постепенно затухает. Между этими зонами остается меристематическое кольцо, из которого формируется прокамбий (его клетки прозенхимные).

Из наружных клеток прокамбия образуются элементы первичной флоэмы (тонкостенны, недолговечны); из внутренних – элементы первичной ксилемы (узкие, сравнительно тонкостенные сосуды и трахеиды со спиральными или кольчатыми утолщениями).

У ряда растений клетки периферической части меристематического кольца могут не участвовать в образовании прокамбия и дают начало другой первичной образовательной меристеме – перициклу (позднее дифференцируется в паренхиму или склеренхиму). Участки стебля, расположенные внутри и снаружи от проводящих элементов, остаются паренхимными, составляя соответственно сердцевину и первичную кору стебля.

Заложение прокамбия и формирование им проводящих тканей стимулируется заложением листовых бугорков. Тяж прокамбия в листе и стебле общий, как и проводящий пучок, который формируется почти одновременно в листе и стебле. Часть общего проводящего пучка, идущая по стеблю, называется листовым следом. Таким образом, проводящая система стебля формируется в тесной связи с проводящей системой листа.

В соответствии с особенностями заложения прокамбия выделяют *несколько типов структур строения стебля:*

1 **непучковое** строение – прокамбиальные тяжи закладываются сплошным кольцом и формируют сплошные кольца флоэмы и ксилемы, между которыми сохраняется полоса прокамбия, позже дифференцирующаяся в камбий (у ряда хвойных и двудольных);

2 **пучковое** строение – прокамбиальные тяжи закладываются отдельными участками, формируя самостоятельные проводящие пучки, в которых между ксилемой и флоэмой сохраняется полоска прокамбия, позже дифференцирующаяся в пучковый камбий. Разделены пучки участками основной паренхимы – сердцевинными

лучами, из клеток которых формируется межпучковый камбий (у некоторых хвойных и двудольных);

3 **переходное** строение – вначале формируется пучковое строение стебля, затем между проводящими пучками закладывается межпучковый камбий, формирующий новые пучки между прежними и обуславливающий постепенное формирование сплошного цилиндра проводящих тканей (подсолнечник, топинамбур, бодяк и др.);

4 у папоротников и большинства однодольных проводящие пучки рассеяны в основной ткани, не подразделяющейся на первичную кору и сердцевину.

Несмотря на огромное разнообразие внутренней структуры при первичном росте, можно выделить общие черты строения: наличие покровной ткани – эпидермиса; системы проводящих тканей (центральный цилиндр), большого массива паренхимных (первичная кора, сердцевина, сердцевинные лучи) и механических тканей (колленхима, склеренхима). Анатомическое строение стебля характеризуется радиальной симметрией и высокой специализацией тканей. Ткани располагаются концентрическими кругами. В результате деятельности первичных в конусе нарастания формируется первичная структура стебля. Вторичное строение формируется позже за счет деятельности вторичной боковой меристемы – камбия.

У двудольных растений первичное строение наблюдается только в молодых органах, затем оно сменяется вторичным. У однодольных растений первичное строение сохраняется до конца жизни.

Рассмотрим **первичное строение стебля двудольных растений**. На поперечном срезе стебля различают три основные зоны – покровную ткань, первичную кору и центральный цилиндр.

Покровная ткань – *эпидермис*. Клетки эпидермиса стебля несколько вытянуты вдоль стебля и имеют относительно меньше устьиц. Эпидермис стебля может иметь дополнительные защитные образования – воск, кутикулу, волоски. Образуется эпидермис из наружного слоя верхушечной меристемы.

Первичная кора занимает в стебле периферическое положение. Снаружи она ограничена эпидермисом, изнутри – эндодермой. Первичная кора состоит из колленхимы и основной паренхимы.

Колленхима располагается поверхностно, подстилая эпидермис. В стебле двудольного растения встречаются все виды колленхимы – уголковая, пластинчатая, рыхлая.

Основная паренхима составляет внутренний круг первичной коры. Ее клетки имеют практически округлую форму на поперечном

сечении. Часто в паренхиме первичной коры, как и в колленхиме, имеются хлоропласты, что обуславливает зеленую окраску молодых стеблей. Для нее обычны клетки с кристаллами оксалата кальция, эфирными маслами и другими продуктами обмена; у двудольных и голосеменных растений встречаются млечники и смоляные ходы.

Внутренний слой первичной коры, окаймляющий центральный цилиндр, – *эндодерма*. Клетки её чуть крупнее основных клеток коры, слегка вытянуты в тангентальном направлении, часто содержат много крахмала (крахмалоносное влагалище).

Центральный цилиндр состоит из перицикла, проводящих тканей, сердцевины и сердцевинных лучей.

Перицикл – наружный слой центрального цилиндра, первичная образовательная ткань. В типичных случаях (стебли кирказона, гвоздики, тыквы) наружная часть перицикла дифференцируется – механическую ткань – склеренхиму, внутренняя – в основную паренхиму. В стебле ряда растений перицикл может отсутствовать.

Проводящие ткани располагаются за перициклом почти правильным кругом. У громадного большинства растений проводящие ткани слагаются в пучки, между которыми остаются радиальные участки основной паренхимы – сердцевинные лучи.

Сердцевидные лучи соединяют первичную кору и центральную часть стебля – сердцевину, их роль – проводящая. Клетки сердцевинного луча живые, паренхимные, слегка вытянутые в радиальном направлении.

Некоторые двудольные растения не обнаруживают пучкового строения – у них прокамбий закладывается сплошным кольцом. Соответственно проводящие ткани образуют почти непрерывный цилиндр (на поперечном разрезе – кольцо) с очень узкими сердцевинными лучами. Такое строение имеют стебли сурепки, табака, вероники, сливы, липы и многих других растений.

Сердцевина стебля – паренхимная ткань. Её центральная часть состоит из более крупных клеток, периферическая часть – из более мелких. У многих растений, особенно многолетних, центральная часть сердцевины отмирает и на ее месте образуется полость. Периферическая часть сердцевины преимущественно остается живой и выполняет запасующую функцию. Она называется *перимедуллярной зоной* (от греч. *peri* – вокруг, *medulla* – сердцевина), она иногда окрашивается под воздействием накапливающихся продуктов обмена.

Вторичные изменения стебля связаны с деятельностью вторичных образовательных тканей – *камбия* и, отчасти, *пробкового*

камбия (феллогена). У многих видов они начинаются уже у однолетних побегов и внешне заметны по изменению окраски побега (коричневая, за счет формирования перидермы).

Начинаются вторичные изменения с заложения камбия из остатков прокамбия (клетки камбия прозенхимны, длина их превышает ширину в десятки раз). Внутрь камбий образует вторичную ксилему, наружу – вторичную флоэму. *Дифференциация камбия* идет по одному из следующих типов:

1 из сплошного кольца прокамбия возникает *непрерывное кольцо камбия*, который откладывает сплошные слои проводящих тканей: флоэмы и ксилемы (липа, лен и др.);

2 в первичных пучках вначале *дифференцируется пучковый камбий*, затем между пучками *появляется межпучковый камбий*, постепенно сливающийся с пучковым. Образуется непрерывный камбиальный слой, который откладывает кольца флоэмы и ксилемы (подсолнечник, фасоль, гречиха, георгин и др.);

3 в первичных пучках *возникает пучковый и межпучковый камбий*. Пучковый камбий образует флоэму и ксилему, межпучковый – паренхимные клетки (кирказон, ломонос, виноград и др.);

4 *межпучковый камбий вообще не образуется*, проводящие пучки окружены основной паренхимой.

При любом типе строения первичная ксилема оттесняется к центру и ее остатки расположены на границе с сердцевинной; первичная флоэма – к периферии. Центральный цилиндр ограничен от первичной коры склеренхимой перциклического происхождения.

Первичная кора у травянистых растений изменяется мало. Она становится тоньше в результате растяжения стебля, но, как правило, сохраняется и функционирует. Снаружи стебель покрыт эпидермисом (рисунок 4), реже образуется перидерма.

Следовательно, в структуре стебля травянистого двудольного растения различают: видоизмененный центральный цилиндр (ткани из перицикла, остатки первичной и вторичная флоэма, камбий, остатки первичной и вторичная ксилема, сердцевина). Видоизмененный центральный цилиндр окружен первичной корой.

Стебли **однодольных растений** отличаются от стеблей двудольных иным расположением проводящих пучков и отсутствием камбия. Лист однодольного растения дает много листовых следов и поэтому в стебле однодольных имеется гораздо *больше проводящих пучков*, чем в стебле двудольных. На поперечном сечении они кажутся разбросанными без всякого видимого порядка (рисунок 5).

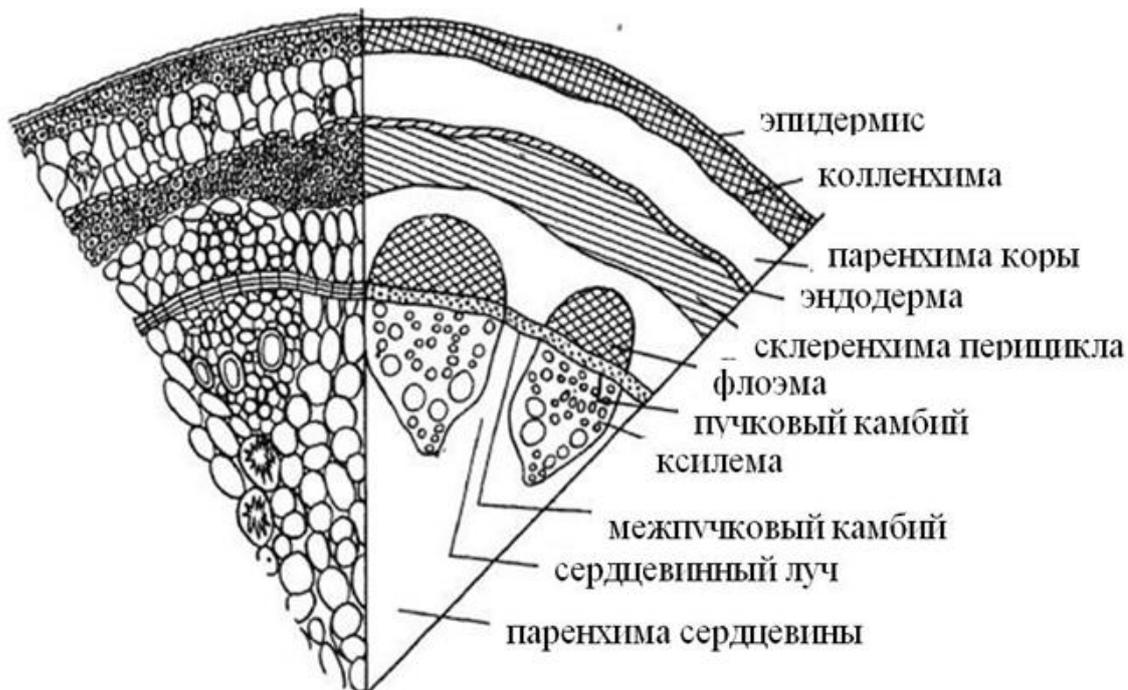


Рисунок 4 – Поперечный срез стебля кирказона [3]

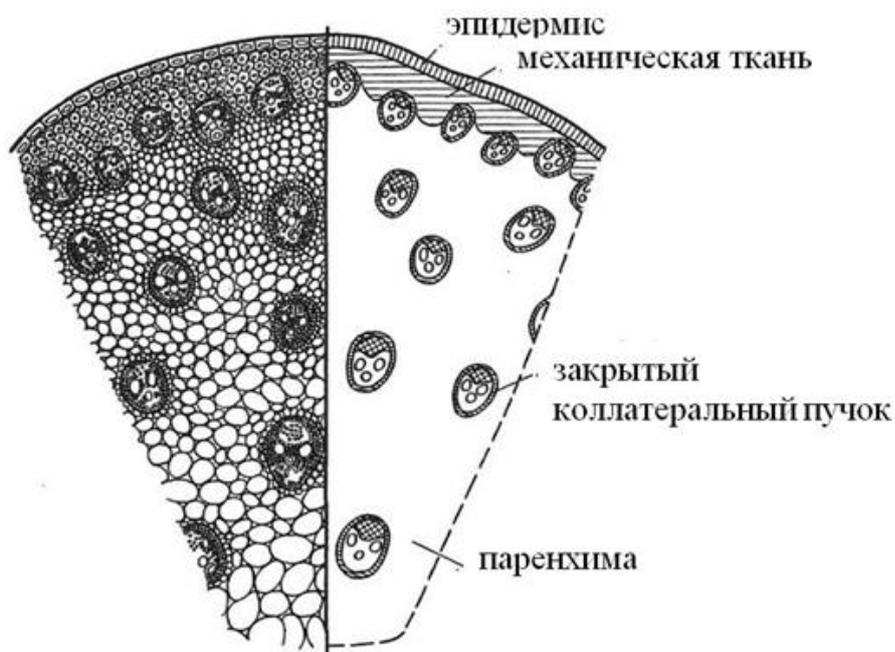


Рисунок 5 – Поперечный разрез стебля кукурузы [3]

На продольном разрезе видно, что листовый след доходит до центра стебля и затем, спускаясь по стеблю, постепенно отклоняется к его поверхности. Пройдя несколько междоузлий, листовый след сливается с другими пучками. Такой тип прохождения проводящих

пучков по стеблю называется пальмовым.

Вторая характерная особенность однодольных растений – *отсутствие камбия* в проводящих пучках. В связи с этим в стебле отсутствует вторичный рост. Утолщение стебля однодольных растений с возрастом обусловлено разрастанием клеток, увеличением их объема, но не количества.

Типичное для однодольных растений строение имеет стебель кукурузы. Снаружи он покрыт *эпидермисом* с хорошо развитой кутикулой. Под эпидермисом лежит узкое кольцо *склеренхимы*. Внутри от склеренхимы находится *основная паренхима*, клетки которой к центру становятся крупнее. В основной паренхиме располагаются *коллатеральные закрытые проводящие пучки*. Склеренхима образует обкладку вокруг проводящих тканей, сильнее выраженную на внешней и внутренней сторонах пучка. Участок ситовидных трубок имеет характерный вид благодаря наличию клеток-спутников.

В стеблях многих злаков паренхима междоузлий разрушается и образуется крупная центральная полость; тип стебля – соломина.

3 Структурная организация стебля древесных растений

Строение стебля древесных растений отличается от организации стебля травянистых растений. У древесных голосеменных и покрытосеменных растений работа камбия, а, следовательно, и утолщение стебля может продолжаться долгие годы. Центр древесного ствола занят древесиной, составляющей 80-90 % его объема. Первичные ткани – сердцевина и первичная ксилема – в многолетнем стволе уже практически неразличимы. На поверхности древесины находится камбиальная зона, а снаружи от него – вторичная кора. В состав вторичной коры входят вторичная флоэма (луб), остатки первичной флоэмы и первичной коры, а также перидерма, заменившая эпидермис. Позднее первичная кора становится совершенно неразличимой, а из наружных слоев вторичной коры образуется корка (рисунок 6).

Камбий откладывает новые слои древесины и луба с определенной периодичностью, зависящей от смены времен года. Наивысшей активностью камбий обладает весной, когда растут молодые побеги и разворачиваются листья. В этот период, элементы,

формируемые камбием, крупные, тонкостенные, с широкими просветами. Древесина, образующаяся в период наибольшей активности камбия, называется ранней (весенней).

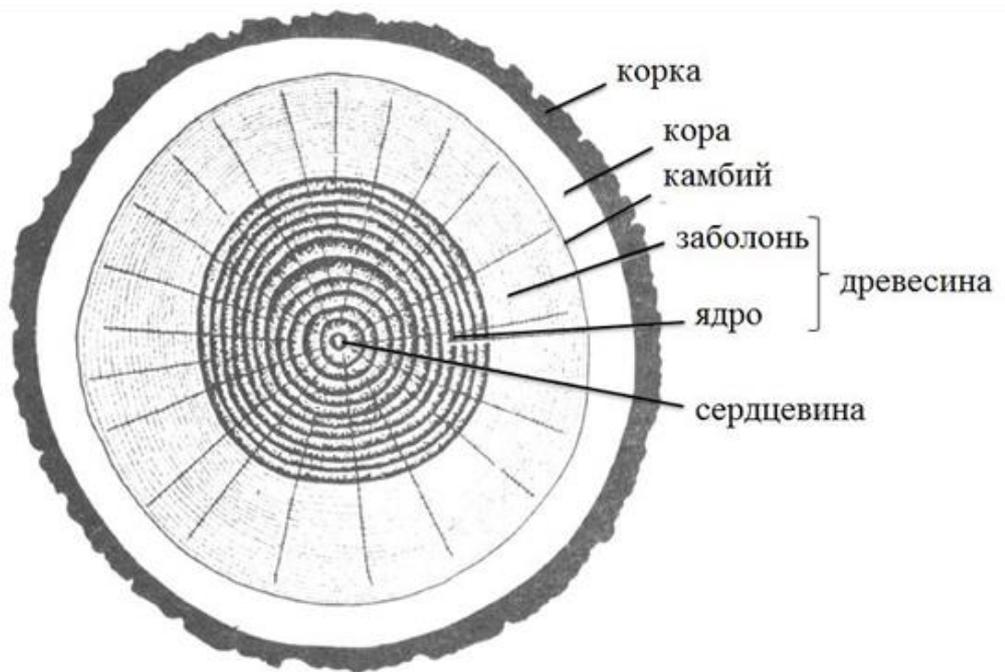


Рисунок 6 – Распил ствола дуба [4]

Во второй половине лета, когда листья окончательно формируются, деятельность камбия постепенно замедляется, элементы, которые он откладывает, – мелкие, с утолщенными оболочками, узкими просветами. Они входят в состав поздней (летней) древесины. Зимой деятельность камбия приостанавливается. Так каждый год происходит чередование весенних и летних элементов луба и древесины, которые в совокупности образуют **слой (кольцо) прироста**, или **годовое кольцо**. Чередование годовых колец хорошо видно в древесине, в коре эти кольца выражены слабо.

Ширина годовых колец зависит от многих причин. Одни виды (например, тополь) вообще образуют широкие годовые слои, другие (кизил) – узкие. Благоприятные климатические условия обуславливают заложение крупных колец.

Древесина и луб стеблей с длительным вторичным утолщением состоят в основном из клеток, отложенных веретеновидными инициалами камбия и вытянутых вдоль органа (сосуды, трахеиды, ситовидные трубки, волокна). Наибольшим числом живых клеток обладают молодые слои луба и древесины, именно по этим слоям

идет активный транспорт веществ. С возрастом живые элементы отмирают – луб обычно через год, древесина – медленнее.

Таким образом, в стволе древесного растения одновременно идут два процесса: отмирают и выключаются из массового транспорта стареющие проводящие элементы, а в проведение веществ включаются новые образующиеся ткани. Эти процессы протекают согласованно и обеспечиваются деятельностью камбиального слоя.

Большая часть ствола состоит из отмерших клеток, не участвующих в транспорте веществ, но имеющих огромное значение как опорный скелет, поддерживающий крону. Мертвые ткани коры защищают внутренние живые ткани.

Рассмотрим *строение стебля голосеменных растений* на примере хвойных. В стволовой части кора состоит из живой вторичной флоэмы и комплекса мертвых тканей – корки. Уже у однолетних стеблей в конце вегетационного периода кора включает вторичную и первичную флоэму, первичную кору и перидерму. До момента образования перидермы в коре в качестве покровной ткани имеется эпидермис, под которым у представителей некоторых родов сосновых расположены гиподерма и воздухоносная ткань. Формирование перидермы вызывает отмирание этих тканей. По мере образования повторных, более глубоко расположенных перидерм часть тканей, отсекаемых ими, отмирает и формирует ритидом (корку).

Эпидермис у сосновых однослойный. Клетки его у различных родов отличаются по форме, несколько вытянуты по оси органа, тонко- или толстостенные. Кутикула развита хорошо, устьиц нет. Спустя две-три недели после начала роста побега из клеток первичной коры дифференцируется феллоген и начинается образование *перидермы*.

Гиподерма располагается как в виде сплошного, так и в виде прерывистого кольца. В молодых ветвях гиподерма содержит хлоропласты и осуществляет фотосинтез.

Первичная кора многих хвойных содержит смолеместиллица. С возрастом некоторые клетки коровой паренхимы превращаются в склереиды (хорошо развиты у ели, сосны). В некоторых клетках паренхимы происходит отложение кристаллов оксалата кальция.

Флоэма образует кольцевой пояс между первичной корой и камбием. Первичная флоэма состоит из ситовидных клеток и паренхимных элементов; функционирует недолго. Вторичная флоэма состоит из ситовидных клеток, тяжевой (радиальной) и лучевой (горизонтальной) паренхимы. Другие элементы (слизевые клетки,

склереиды) являются видоизменением паренхимных клеток. Вся вторичная флоэма четко дифференцирована на проводящую и непроводящую зоны. Проводящая зона – это последний годичный слой, и лишь у некоторых видов она включает два годичных слоя. На стенках ситовидных клеток расположены многочисленные ситовидные поля. Важный признак ситовидных клеток хвойных – отсутствие клеток-спутниц, роль которых выполняют клетки Страсбургера, расположенные по краям флоэмных лучей и среди клеток тяжевой паренхимы.

Непроводящая флоэма у всех хвойных постепенно пополняется деформированными ситовидными трубками, потерявшими проводящие функции. В связи с этим уменьшается ширина годичного слоя флоэмы. Тяжевая паренхима несколько увеличивается в объеме в результате деления и разрастания клеток, часть из которых трансформируется в склереиды или слизевые идиобласты. Все эти процессы обуславливают формирование четких границ между годичными слоями в коре почти у всех видов хвойных.

Наиболее легко наблюдаемым возрастным изменением является формирование корки (ритидома). У многих хвойных годичные приросты корки регулярно отслаиваются. У сосен такие слои опадают чешуями (чешуйчатая корка).

В результате возрастных изменений в ствольной части кора приобретает следующий состав и топографию: начиная от камбия расположена проводящая флоэма, затем – непроводящая, граничащая с ритидомом, который состоит из участков отмершего луба и слоев последовательно образующихся перидерм.

Главным элементом *ксилемы (древесины)* голосеменных растений являются *трахеиды*. Трахеиды ранней древесины выполняют главным образом водопроводящую функцию; поздней – механическую (они более толстостенные, с узкими просветами). *Сердцевинные лучи* проходят радиально из древесины в кору. Древесинные сердцевинные лучи многорядные, гетерогенные.

В древесине хвойных имеются *смоляные каналы (ходы)*. Это относительно крупные межклеточные пространства, выстланные тонкостенными паренхимными клетками эпителия, которые секретируют в них живицу. При повреждении ствола живица вытекает, ее летучие соединения испаряются, а оставшиеся затвердевают и закрывают рану.

Строение стебля покрытосеменных растений несколько отличается от строения стебля голосеменных. Границу между

первичной корой и осевым цилиндром у двудольных древесных растений составляет *перицикл* со своими производными. Чаще всего это перициклические волокна, расположенные кольцом или отдельными группами. У некоторых древесных пород перициклические волокна отсутствуют.

В стеблях двудольных вторичные изменения наступают очень рано. У одно-трехлетних веток еще можно наблюдать структурные элементы первичного строения – остатки эпидермиса над перидермой, колленхиму, перициклические лубяные волокна. Эти образования первичной структуры впоследствии либо сплющиваются, либо входят в состав корки дерева. По мере увеличения массы вторичной флоэмы элементы первичной флоэмы сплющиваются и с течением времени исчезают в нарастающей массе вторичной флоэмы.

Древесина, как и первичная ксилема, выполняет водопроводящую, механическую и запасную функции. Наряду с члениками сосудов, трахеидами, волокнами либриформа и клетками лучей (лучевой, или радиальной паренхимы) в состав древесины входят клетки вертикальной (древесинной) паренхимы, а также волокнистые трахеиды, перегородчатые волокна и замещающие волокна.

Древесина лиственных растений (древесных двудольных) имеет сложный гистологический состав и разнообразное строение. Сосуды и трахеиды представлены всеми их типами, но чаще встречаются точечные и сетчатые.

По расположению сосудов в годичном кольце различают кольце-сосудистую и рассеянно-сосудистую древесину. В первом случае в ранней древесине располагается основная масса крупных сосудов, в поздней – они либо мелкие, либо отсутствуют (дуб, ясень, вяз); во втором – сосуды более-менее равномерно распределены по всему кольцу прироста (береза, тополь, клен). Между этими двумя типами древесины существуют различные переходные формы.

Древесинное волокно, или либриформ, характеризуется клетками небольших размеров (0,3-1,7 мм), с одревесневшими, малоупругими стенками. К либриформу относят и древесинные волокна с живым содержимым, содержащие запасные вещества (чаще крахмал, масло, реже гемицеллюлозы).

Паренхима древесины представлена клетками собственно древесинной паренхимы и клетками сердцевинных лучей. Паренхима располагается горизонтальными и вертикальными рядами. Первые образуют сердцевинные лучи, вторые – древесинную паренхиму. Стенки клеток древесинной паренхимы слабо утолщенные, пронизаны порами.

Сердцевинные лучи бывают первичными (берут начало от сердцевины и заканчиваются в первичной коре) и вторичными (начинаются от какого-либо годичного кольца древесины и продолжаются до камбиальной зоны). Луч называется гомогенным, если он состоит из одинаковых клеток, и гетерогенным, если его клетки разные по строению; узким, если слагается из одного-двух рядов клеток, и широким, если состоит из нескольких рядов клеток.

Выделительные ткани в древесине двудольных встречаются редко. У большинства вместилищами выделений служат паренхимные клетки, содержащие кристаллы оксалата кальция.

Таким образом, главная масса древесины состоит из мертвых клеток с утолщенными оболочками, среди которых располагаются живые элементы паренхимы, образующие систему, по которой передвигаются органические вещества. Летом эти вещества, синтезированные в зеленых органах растения, передвигаются вниз, а затем по сердцевинным лучам в живые клетки древесины, где запасаются. Весной вещества запаса, превращаясь в растворимые сахара, с током воды поднимаются по древесине вверх к растущим частям растения.

Самые старые кольца прироста расположены в центре ствола. С возрастом затрудняется перенос воды, кислорода, питательных веществ во внутренние части древесины, они теряют водопроводящую функцию. Постепенно происходит отмирание всех живых элементов древесины. В сосудах начинается *тилообразование* – в их полость врастают ближайшие паренхимные клетки, или тилы, внутри которых накапливаются смолы, эфирные масла, дубильные и другие вещества, которые сохраняют древесину от гниения.

В результате накопления в гистологических элементах различных веществ и их окисления древесина приобретает окраску, характерную для данной породы. Со временем число годичных колец, подвергающихся тилообразованию, возрастает, центр древесины – его наиболее старая часть – выделяется более темной окраской. Эта часть называется *ядром*, а древесные породы, древесина которых имеет его, – *ядровыми* (дуб, ясень, вяз). Молодую древесину, лежащую под камбием, называют *заболонью*. У некоторых пород ядро и заболонь имеют одинаковую окраску.

Таким образом, в строении древесины хвойных и древесных двудольных четко прослеживается специализация, вызванная их происхождением и эволюцией.

Отсутствие сосудов в стебле голосеменных растений считается

примитивным признаком и доказательством древнего происхождения этой группы растений. Вместе с тем древесина голосеменных имеет ряд особенностей, характеризующих ее высокую специализацию. Прежде всего, следует отметить дифференциацию трахеид на водопроводящие и механические элементы, сложный механизм функционирования окаймленных пор, гетерогенность лучей, смолозапасующую систему. Это является доказательством особого пути эволюции хвойных независимо от покрытосеменных.

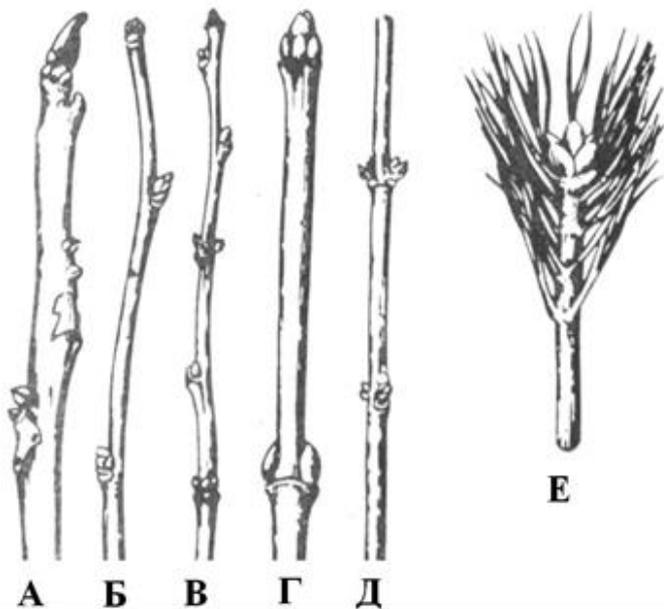
Древесина покрытосеменных растений имеет сложную и разнообразную структуру, каждый элемент древесины несет специфическую нагрузку, подчиняя ее в то же время общей водопроводящей функции. Доказано, что по стволам лиственных деревьев вода поднимается с большей скоростью, чем по стволам хвойных. Структурная эволюция древесины была, несомненно, одной из причин быстрого расцвета покрытосеменных и расселения их на обширных пространствах. Древесина покрытосеменных высоко специализирована, обладает водопроводящими элементами-сосудами. Важным эволюционным приспособлением было сочетание в одном клеточном элементе – трахеиде – способности проводить воду и механической прочности. Древесина, в которой наряду с сосудами имеется большое число волокон либриформа, естественно, приобретает высокую механическую прочность, что позволяет растению развивать высокий ствол, несущий обширную крону.

Тема 3 Почки, их расположение на стебле, строение и типы

Почка представляет собой зачаточный побег с укороченными междоузлиями.

Различают три основных **типа почкорасположения**: очередное (спиральное), супротивное и мутовчатое.

При **очередном** почкорасположении в каждом узле находится одна пазуха листа, имеющая одну или несколько почек (рисунок 4). Различают: *очередное одиночное* (в каждой пазухе листа находится одна почка – липа, яблоня), *очередное сериальное* (в каждой пазухе листа находится несколько почек, расположенных одна над другой – орех маньчжурский) и *очередное коллатеральное* почкорасположение (в каждой пазухе листа находится несколько почек, расположенных горизонтально одна рядом с другой – терн).



- А – очередное сериальное у ореха маньчжурского;
 Б – очередное одиночное у лещины, В – очередное коллатеральное у терна,
 Г – супротивное одиночное у клена остролистного,
 Д – супротивное сериальное и жимолости татарской,
 Е – мутовчатое у сосны обыкновенной

**Рисунок 7 –
 Расположение почек [6]**

Супротивным называется такое расположение почек, при котором в каждом узле находятся две листовые пазухи, расположенные одна против другой. По количеству почек в каждой пазухе листа различают *супротивное одиночное* (клен остролистный, каштан конский) и *супротивное сериальное* (жимолость татарская) почкорасположение.

При **мутовчатом** почкорасположении в каждом узле находятся три и более листовых пазухи, содержащие по одной почке (сосна).

По **составу** различают вегетативные, генеративные и смешанные (вегетативно-генеративные) почки.

Вегетативная почка состоит из зачаточного стебля с конусом нарастания и разновозрастных зачатков листьев, в пазухах которых уже могут быть заложены зачатки пазушных почек.

Генеративная почка содержит зачатки цветков или соцветий. Цветочная почка, несущая цветок, называется **бутоном**.

В *вегетативно-генеративных* почках заложен ряд вегетативных метамеров и зачаточный цветок или соцветие (копытень европейский, сирень, бузина).

Наружные листья или их части иногда, видоизменяясь, превращаются в почечные (кроющие) чешуи. По **наличию кроющих чешуй** различают закрытые и открытые почки.

Почки, имеющие кроющие чешуи, называются *закрытыми*. Они характерны для многолетних древесных растений холодного и умеренного поясов – дуб, береза, липа, вишня, лещина, ольха, бузина, ива и др., а также для субтропических и тропических областей с

сухим периодом. При разворачивании закрытых почек чешуи опадают, оставляя почечные кольца, по которым можно определить границы побегов разного года и возраст ветви. У многих растений почечные чешуи пропитаны густым клейким слизистым веществом (каштан конский, тополь, бальзамический).

Открытые, или *голые*, почки лишены чешуй. Открытые почки на верхушке имеют весной и летом растущие побеги многих деревьев и кустарников, а также побеги многих однолетних и многолетних трав.

По функциональному значению выделяют активные и спящие почки. *Активными* называются боковые почки, распускающиеся на следующий год после их закладки с образованием нового побега.

Спящие почки не распускаются ежегодно и остаются живыми в течение многих лет. Их переход в активное состояние начинается после удаления вышерасположенной части стебля.

В естественных условиях из спящих почек образуется корневая и пневая поросль после отмирания или рубки дерева, так происходит возобновление леса.

По происхождению спящие почки могут быть пазушными и придаточными. *Придаточные* почки могут формироваться на всех частях и органах растения – стеблях, листьях, корнях. Их биологическое значение заключается в обеспечении вегетативного размножения и возобновления растений.

Тема 4 Морфология и анатомия листа

1 Морфология листа

2 Анатомическое строение листа

Лист – боковой орган высших растений, характеризующийся ограниченным ростом, нарастающий интеркалярно (основанием).

Основные функции листа – фотосинтез, газообмен и транспирация; дополнительные – запасание веществ, защита, вегетативное размножение.

Возникновение и формирование листа. У большинства высших растений лист образовался в результате уплощения и срастания систем конечных боковых осей вегетативного тела первичных наземных растений. *Внутрипочечная фаза* развития листа начинается с заложения листа в виде бокового выступа побега – *листового бугорка*, из которого в дальнейшем развивается *зачаток (примордий)*

листа. Первое время зачаток листа увеличивается в длину за счет роста верхушки и в ширину за счет краевого роста. При этом вследствие более активного роста со спинной стороны он изгибается по направлению к апексу побега. Однако у семенных растений апикальный рост быстро прекращается. С момента разворачивания почки начинается *внепочечная фаза* развития листа, которая сопровождается у поверхностным ростом за счет многократного деления всех клеток зачатка листа и увеличения их размеров.

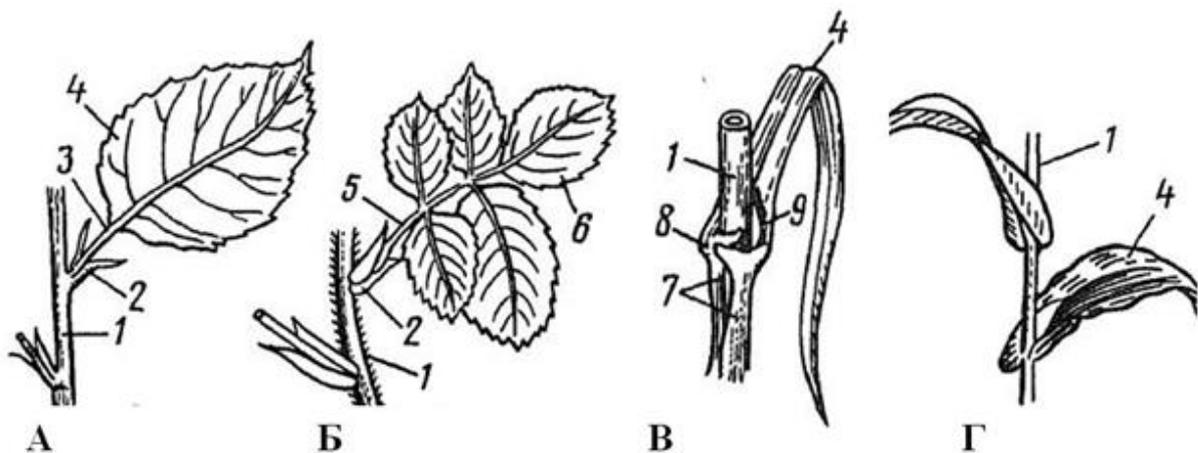
После прекращения роста всей поверхности происходит дифференциация клеток меристемы в постоянные ткани. Остается лишь интеркалярная меристема в основании листа. Она обеспечивает рост листа основанием еще некоторое время.

1 Морфология листа

Лист, как правило, имеют более или менее плоскую форму, что способствует созданию максимальной фотосинтезирующей поверхности. У него различают верхнюю и нижнюю стороны, ориентированные по отношению к верхушке побега. При отклонении от типичной симметрии плоская форма листа утрачивается. В таком случае различают листья: имеющие с двух сторон одинаковое морфологическое строение (эвкалипт, саксаул и др.); круглые в сечении (лук) либо уплощенные с боков (ирис, гладиолус); цилиндрические, с радиальной симметрией (очиток едкий).

Взрослый лист обычно включает: пластинку, черешок, основание и, часто, прилистники (рисунок 8). *Пластинка* – расширенная, плоская, наиболее важная часть листа, в которой осуществляется фотосинтез. Нижняя часть пластинки, прикрепляющаяся к стеблю, называется *основанием* листа. У двудольных растений между основанием и пластинкой обычно формируется *черешок* листа – узкая стеблевидная часть листа между пластинкой и основанием. Черешок выполняет опорную, проводящую функцию, служит амортизатором листовой пластинки при сильных порывах ветра, дожде. Листья с черешками называют *черешковыми*, без черешков – *сидячими*.

У большинства однодольных и некоторых двудольных (зонтичные) основание листа разрастается, охватывает узел целиком и образует трубку, называемую *влагалищем* листа. Влагалище защищает стебель, почки, сидящие в пазухе листа.



А – черешковый простой лист, Б – черешковый сложный лист, В – влагалищный лист, Г – сидячий лист: 1 – стебель, 2 – прилистники, 3 – черешок, 4 – листовая пластинка, 5 – рахис, 6 – листочек, 7 – влагалище, 8 – ушки, 9 – язычок

Рисунок 8 – Типы листьев [3]

Часто основание листа образует супротивные боковые выросты – *прилистники*. Прилистники бывают свободные или приросшие к черешку. Основная функция прилистников – защита развивающихся нежных листочков.

У семенных растений в связи с ранней утратой способности к апикальному нарастанию лист, достигнув определенных размеров, до конца своей жизни остается без изменений (ограниченность роста). Размеры листьев чаще колеблются в пределах 3-10 см, но могут достигать и нескольких десятков метров.

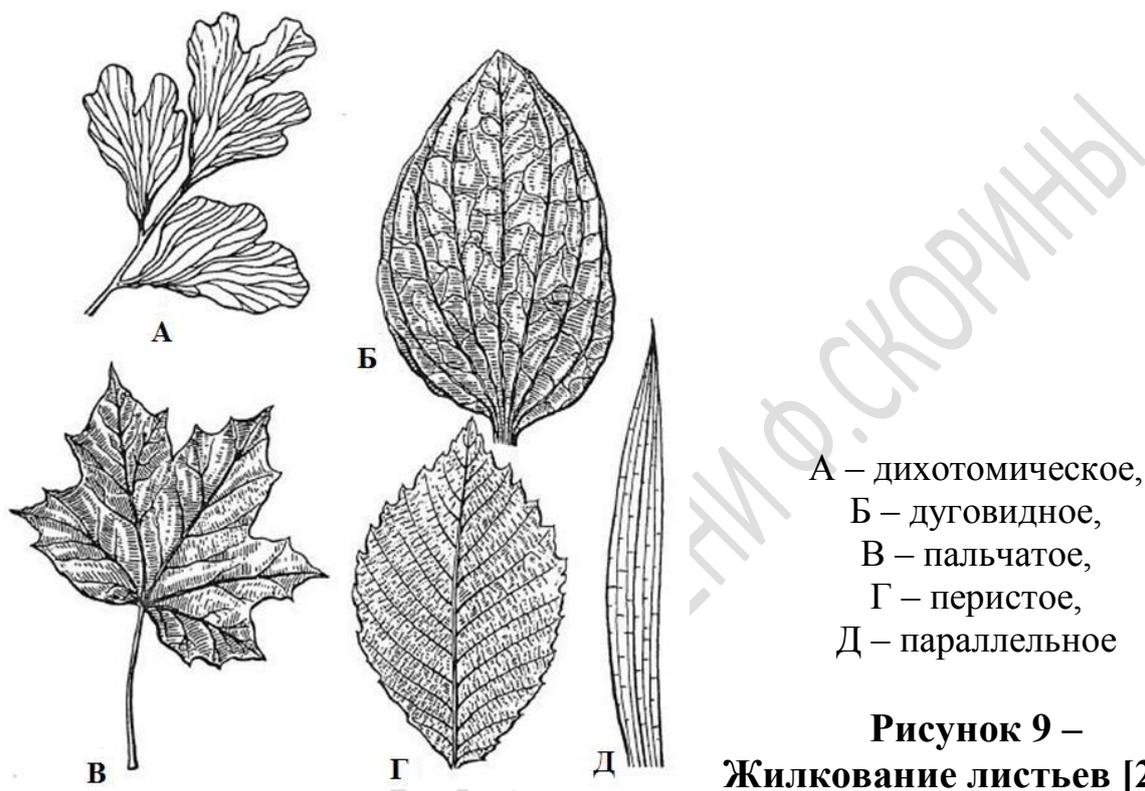
Достигнув определенных для каждого вида растений и условий обитания размеров, лист вступает в фазу активной жизнедеятельности. Постепенно начинаются изнашивание листа, потеря важнейших функций, старение и отмирание. Старые листья сбрасываются растением в процессе листопада. Листья могут опадать одновременно в определенный период года, как у листопадных деревьев, или постепенно по одному в течение длительного времени у вечнозеленых растений.

Листопад – выработанное в процессе эволюции приспособление к уменьшению в неблагоприятных условиях (зимнего или засушливого периода) поверхности наземных органов, что сокращает потерю влаги и предотвращает поломку ветвей под тяжестью снега.

Листья имеют «жилки». Этот термин применяют к проводящему пучку или группе сближенных пучков. Жилки выполняют

проводящие и механические функции. В зависимости от расположения жилок различают следующие **типы жилкования**:

1 *дихотимическое* жилкование – жилкование, при котором жилки в листе ветвятся дихотомически; встречается у папоротников, а среди голосеменных – у гинкго двулопастного (рисунок 9);



2 *параллельное* жилкование – жилкование, при котором все жилки проходят вдоль листовой пластинки и сходятся у ее верхушки, например, у линейных листьев злаков;

3 *дуговидное* жилкование – жилкование пластинки листа, при котором жилки (пучки) проходят дугой от основания к верхушке пластинки, например, у ландыша;

4 *перистое* жилкование – жилкование, при котором в листовой пластинке боковые жилки отходят от главной жилки по всей ее длине и также, в свою очередь, могут ветвиться;

5 *пальчатое* жилкование – жилкование, при котором несколько крупных боковых жилок лучеобразно отходят от основания главной жилки листовой пластинки, например, у клена платановидного.

6 *сетчатое* жилкование – жилкование, при котором боковые жилки многократно ветвятся, не доходя до края листовой пластинки, и образуют сетку без петель.

Листья растений разнообразны по форме, размерам, окраске, положению на побеге. Различают простые и сложные листья.

Лист называют **простым**, если он имеет одну листовую пластинку. Простые листья классифицируют по целому ряду признаков: по форме листовой пластинки, форме основания, верхушки, края листовой пластинки, по характеру жилкования.

Форма листовой пластинки определяется соотношением длины и ширины листа, расположением самой широкой части листа. **По форме листьев** бывают *округлые, эллиптические, продолговатые, ланцетные, обратноланцетные, ромбические, дельтовидные, сердцевидные, почковидные, стреловидные, копьевидные, яйцевидные, обратнояйцевидные* и т. д.

Форма основания, верхушки, края листовой пластинки – важные признаки в морфологической характеристике листа. Так, например, **край листовой пластинки** может быть *пильчатым, двоякопильчатым, зубчатым, городчатым, выемчатым* и *цельным*.

Расчленение листовой пластинки обуславливается неравномерностью в росте разных участков пластинки. Пластинка может быть цельной или расчлененной на лопасти, доли, сегменты, располагающиеся тройчато, пальчато или перисто (рисунок 10).

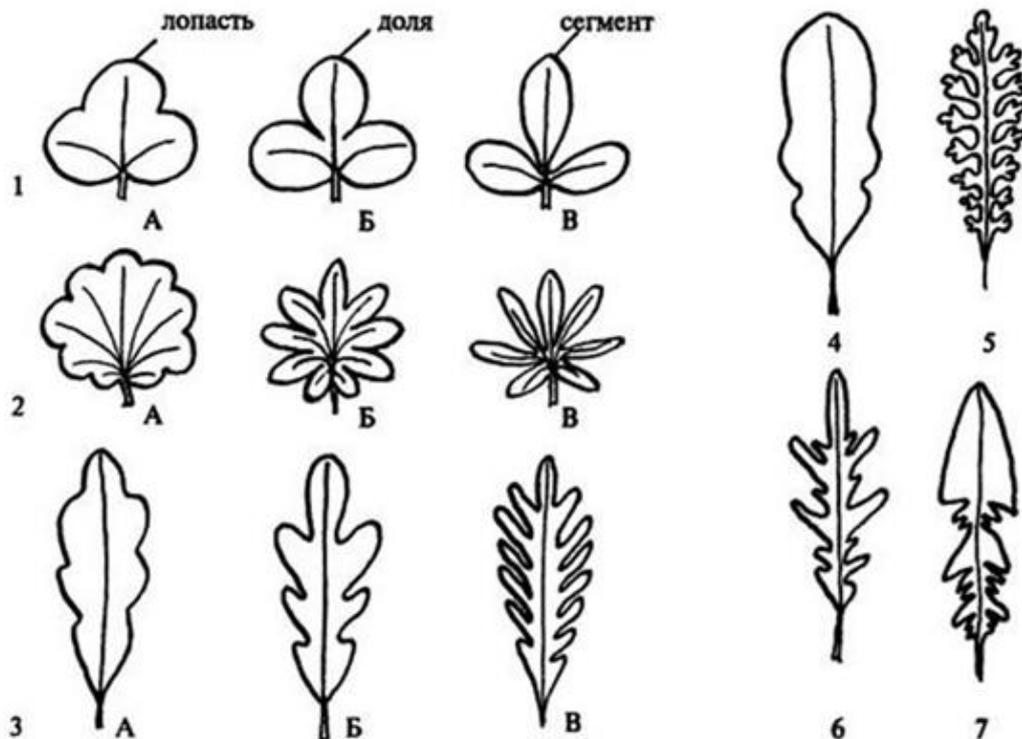
У **сложных** листьев на одном черешке с общим основанием (влагалищем, прилистниками) располагается несколько обособленных пластинок, иногда с собственными черешочками. Общую ось сложного листа, на которой расположены листовые пластинки-листочки, называют *рахисом*.

В зависимости от расположения листочков на рахисе группу сложных листьев подразделяют на тройчатосложные, пальчатосложные и перистосложные (рисунок 11).

Листочки *пальчатосложного* листа располагаются на верхушке рахиса, в одной плоскости (конский каштан).

Перистосложные листья бывают непарноперистые, когда верхушка рахиса заканчивается непарным (одним) листочком (рябина); парноперистые, когда на верхушке рахиса два листочка либо усика, шипика (сочевичник весенний).

Тройчатосложные листья имеют только три листочка (соя, клевер, земляника, кислица).



ряд 1: А – тройчато-лопастной, Б – тройчато-раздельный, В – тройчато-рассеченный; ряд 2: А – пальчато-лопастной, Б – пальчато-раздельный, В – пальчато-рассеченный; ряд 3: А – перисто-лопастной, Б – перисто-раздельный, В – перисто-рассеченный; 4 – лировидный, 5 – двуперисто-рассеченный, 6 – прерывчато-перисторассеченный, 7 – струговидный

Рисунок 10 – Расчлененные листовые пластинки [5]

<i>Тройчатый</i>	<i>Парно-перистый</i>	<i>Непарно-перистый</i>
<i>Пальчатый</i>		

Рисунок 11 – Классификация сложных листьев [3]

Типы листьев одного побега, различающиеся формой и местоположением на побеге **называют формациями листьев**. Различают три формации листьев – *низовую, срединную, верховую*. Формация низовых листьев представлена обычно недоразвитыми или видоизмененными листьями, специализированными по функции (чаще запасющей или защитной). Срединные листья – это листья, типичные для вида. Они составляют основную массу листьев, всегда зеленые, с хорошо развитыми хлоропластами. Верхушечные листья расположены в области соцветия и обычно служат кроющими листьями цветков или веточек соцветия. Примером растения, имеющего все формации листьев, служит ландыш.

У некоторых растений отмечена неодинаковая форма листьев срединной формации в пределах одного побега – **гетерофиллия** или **разнолистность**. Гетерофиллия связана с возрастными изменениями апекса или с влиянием внешних условий. Ее можно наблюдать у водных растений, побеги которых частично погружены в воду. Подводные листья этих растений узколанцетовидные или нитевидные, а надводные – цельные или лопастные (стрелолист обыкновенный).

Под **анизофиллией** понимают различие в форме, величине, структуре листьев, сидящих на одном и том же узле побега (при супротивном или мутовчатом расположении).

Закономерность расположения листьев на стебле **называют листорасположением**. Различают:

1 *очередное* листорасположение (*спиральное*) – листорасположение, при котором от каждого узла стебля отходит только один лист;

2 *супротивное* листорасположение – листорасположение, при котором от каждого узла стебля отходят два супротивно расположенных листа, например, у клена;

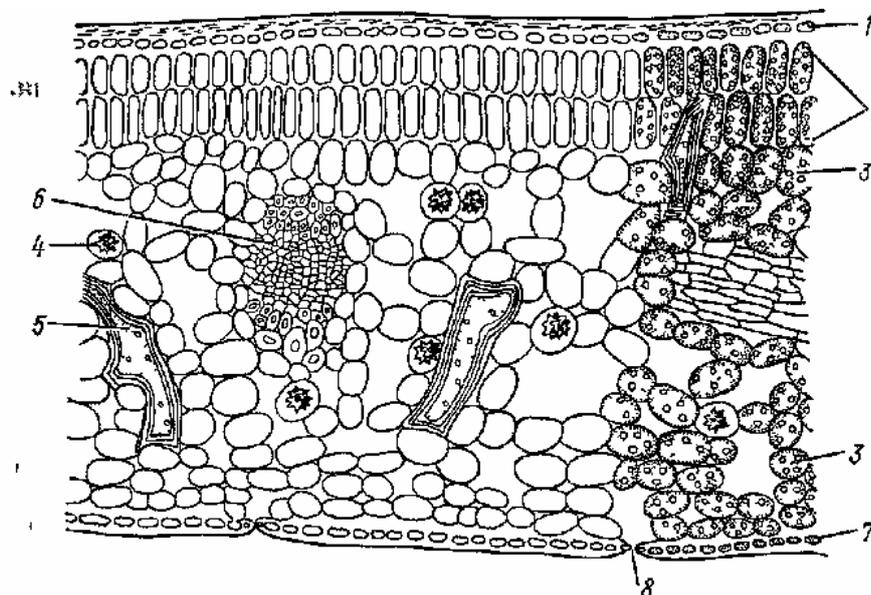
3 *мутовчатое* листорасположение – расположение листьев побега, при котором от каждого узла стебля отходят более двух листьев.

2 Анатомическое строение листа

Анатомическая структура листа определяется его важнейшей функцией – фотосинтезом. Поэтому основной тканью листа является паренхимный комплекс клеток, несущий хлоропласты – мезофилл.

Механические ткани совместно с живыми тургесцентными клетками мезофилла и эпидермиса образуют опорную систему листа.

Эпидермис покрывает лист с обеих сторон (рисунок 12). Защитную функцию эпидермиса заметно усиливают кутикулярный слой и трихомы. Кутикула, восковой налет лучше развиваются на верхней стороне листа, которая больше освещается и сильнее нагревается.



1 – верхний эпидермис; 2 – столбчатый мезофилл; 3 – губчатый мезофилл; 4 – клетка с друзой; 5 – склереида; 6 – проводящий пучок; 7 – нижний эпидермис; 8 – устьичный аппарат

Рисунок 12 – Поперечный разрез листа камелии [3]

У большинства листьев эпидермис однослойный, реже – многослойный. В нижнем эпидермисе больше устьиц, в верхнем их меньше или нет совсем. Устьица могут встречаться на обеих сторонах листа или только на одной его стороне. В клетках эпидермиса хлоропласты обычно отсутствуют. Исключение составляют некоторые суккуленты, эфемеры с тонкой листовой пластинкой.

У некоторых растений под эпидермисом образуется слой клеток, усиливающих прочность листа, защищают от излишнего испарения. Этот слой называется *гиподермой* или подкожицей.

Мезофилл (хлоренхима) листа состоит из клеток основной паренхимы, расположенными между верхним и нижним эпидермисом (исключая механические ткани и проводящие пучки). Клетки мезофилла живые, с тонкими оболочками, округлой или слегка

вытянутой формы, реже с небольшими выростами; содержит многочисленные хлоропласты.

У типичных листьев мезофилл неоднороден и дифференцирован на *столбчатую (палисадную)* и *губчатую* паренхиму.

Клетки столбчатой паренхимы плотно сомкнуты, имеют продолговатую форму и располагаются перпендикулярно к верхней стороне листа. Столбчатый мезофилл может быть одно- или двуслойным, многослойный. Его клетки содержат примерно 75% хлоропластов листа, которые размещаются вдоль оболочек и увеличивают активную поверхность поглощения света.

Губчатую паренхиму составляют относительно округлые клетки с большими межклетниками, которые занимают больший объем, чем сами клетки. Рыхлая структура мезофилла обуславливает большую общую площадь поверхности клеток, обращенной к межклетникам. Благодаря устьицам через крупные межклетники губчатого мезофилла идет газообмен.

Клетки губчатого мезофилла, граничащие с палисадной тканью, часто имеют обратноконусовидную форму и прилегают к столбчатой паренхиме широкой стороной. Это собирающие клетки, через которые вещества передаются в палисадную ткань и обратно.

Листья, у которых двусторонность нарушена, обладают однородным мезофиллом (ирисовые, лилейные, осоки, ряд злаков).

Мезофилл листа густо пронизан многочисленными **проводящими пучками**, или **жилками**, непосредственно связанными с проводящей системой стебля.

Проводящие пучки листьев закрытые, коллатеральные; ксилема повернута к морфологически верхней, а флоэма – к нижней стороне.

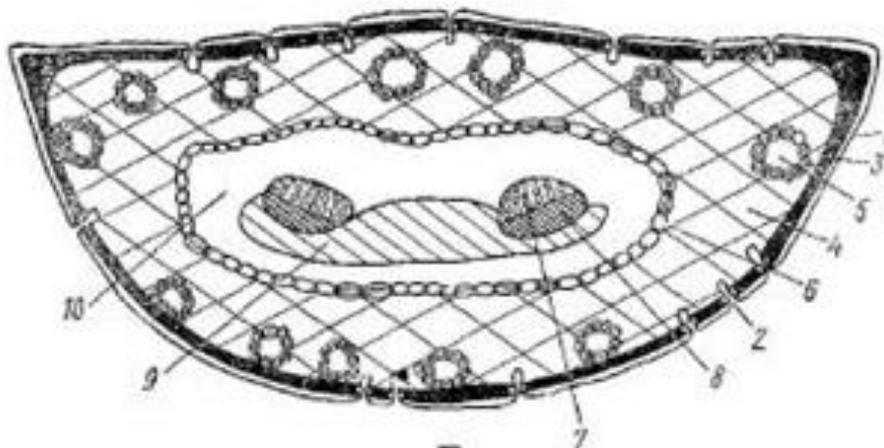
Проводящие ткани жилок не соприкасаются непосредственно с межклетниками мезофилла, они окружены паренхимой, содержащей мало хлоропластов.

Главной арматурой листа являются **склеренхимные волокна**, отдельные **склереиды** и тяжи **колленхимы**. Механические ткани противостоят растяжению, а клетки мезофилла (заполнитель конструкции) – раздавливанию.

Волокна чаще входят в состав крупных проводящих пучков, располагаясь или сверху и снизу, или вокруг пучка. Колленхима часто присутствует в крупных жилках или по краю листа под эпидермисом, предохраняя его от разрыва. Иногда она формируется напротив жилок первого и второго порядков. В листьях с сочным многослойным

мезофиллом, как у кувшинки, кубышки, чая, камелии, встречаются одиночные ветвистые склериды – опорные клетки.

Своеобразное строение имеют листья хвойных растений (хвоя). У хвои сосны защитный покров состоит из двух слоев: эпидермы и гиподермы (рисунок 13).



1 – эпидермис; 2 – устьичный аппарат; 3 – гиподерма; 4 – складчатая па-ренхима; 5 – смоляной ход; 6 – эндодерма; 7 – ксилема; 8 – флоэма; 9 – склеренхима; 10 – трансфузионная паренхима

Рисунок 13 – Схема строения листа сосны в поперечном разрезе [2]

Эпидерма покрыта толстым слоем кутикулы. Клетки ее в сечении почти квадратной формы, с толстыми стенками. В углублениях на уровне гиподермы на обеих сторонах листа расположены *устьичные аппараты*, под которыми имеется большая воздушная полость. У старых листьев стенки клеток эпидермы одревесневают. *Гиподерма* состоит из одного, а в углах – из двух-трех рядов клеток с менее утолщенными одревесневающими стенками. Она выполняет также водозапасающую и механическую функции. Под гиподермой находится *мезофилл*, состоящий из клеток, стенки которых образуют складки, заходящие в полость клетки (складчатая паренхима). Это значительно увеличивает площадь прилегающего к стенке слоя цитоплазмы с хлоропластами, а, следовательно, и фотосинтезирующую поверхность. Складчатую паренхиму пронизывают *смоляные ходы*.

В центральной части, отделенной от складчатой паренхимы *эндодермой*, расположены *два проводящих пучка коллатерального*

типа. Ксилемная часть обращена к плоской стороне хвои, флоэмная – к выпуклой.

Между проводящими пучками расположена *склеренхима*. Остальное пространство центральной части занято *трансфузионной тканью*, которая обеспечивает связь пучков с мезофиллом.

Главные факторы внешней среды, на которые растение отвечает структурными изменениями, – это свет и вода. В зависимости от условий освещения и водоснабжения в разной степени развиваются эпидермис, кутикула, палисадная ткань, варьирует количество механической ткани, степень одревеснения оболочек, плотность сетки проводящих пучков, количество устьиц и другие признаки.

У многих видов листья, выросшие при высокой освещенности – *световые листья*, мельче и толще *теневого*, сформировавшихся при меньшем количестве света. Увеличение толщины световых листьев связано главным образом с усиленным развитием столбчатой паренхимы. Проводящая система в них более протяженная, стенки клеток эпидермиса толще.

Своеобразная среда обитания накладывает заметный отпечаток на строение *листьев водных растений*. Эти листья очень тонкие, что связано с недостатком света в водной среде. Иногда подводные листья состоят всего из 2-3 слоев клеток, как, например, листья элодеи, рдеста и др. В подводных листьях не развивается палисадная ткань, что также связано с недостатком света. Хлоропласты имеются в поверхностном слое листа. Эпидермис не развит или развит слабо – покровные ткани в условиях водоема теряют биологическое значение. Механические ткани отсутствуют. Проводящие пучки очень примитивны и немногочисленны. Иногда проводящий пучок есть только в центре листа.

Плавающие листья водных растений имеют хорошо развитый эпидермис с кутикулой и большим количеством устьиц на верхней стороне листа. Под верхним эпидермисом находится многослойная палисадная ткань. У листьев некоторых растений, например кувшинки, большое количество каменных клеток.

Тема 5 Метаморфозы листа и стебля

Метаморфоз – наследственно закрепленное видоизменение органа, вызванное сменой функции. *Метаморфозы листа* различны.

Достаточно часто можно встретить преобразование листьев в **усики**, которые представляют собой нитевидные органы, чувствительные к прикосновению и приспособленные для лазания. Усики может преобразоваться весь лист или его часть (ломонос, настурция и др.) или верхняя часть рахиса и соответственно три-семь листочков (вика, чечевица и горох посевной).

У ряда растений листья превращаются в **колючки** – одревесневшие заостренные на концах метаморфозы листьев. Колючки уменьшают испаряющую поверхность надземной части растений и защищают стебли, стволы и молодые листья от поедания животными. Листья, полностью метаморфизированные в колючку, типичны для кактусов. Колючки некоторых листопадных растений образуются из прилистников (например, у робинии).

Реже встречаются у растений **филлодии** – уплощенные черешки листа в виде листовой пластинки, выполняющие функцию фотосинтеза. Филлодии характерны для многих видов акаций, обитающих в опустыненных саваннах Австралии.

Для некоторых растений характерны **ловчие аппараты** – видоизменения листьев, свойственные насекомоядным растениям, которые, являясь автотрофами, могут использовать богатую азотом и фосфором органическую пищу, переваривая животных. Строение ловчих аппаратов различно.

У росянки округлые листья собраны в прикорневую розетку и усажены волосками-щупальцами с красноватой железистой головкой. Головку волоска окружает прозрачная капелька густой липкой тягучей слизи. Мелкие мухи и муравьи, привлеченные блеском капелек, попадают на лист и прилипают. Волоски листа изгибаются и обволакивают жертву слизью, которая содержит пищеварительные ферменты.

У венериной мухоловки листовая пластинка превратилась в две округлые створки, снабженные зубцами. На поверхности листа имеются чувствительные волоски, при прикосновении к ним насекомого, створки листа захлопываются. Мелкие железки на внутренней поверхности створок содержат пищеварительные ферменты, способствующие перевариванию насекомого.

Для пузырчатки характерны ловчие пузырьки, имеющие ротовое отверстие, которое окружено волосками. Нижний край ротового отверстия утолщен, а верхний снабжен клапаном с железками, выделяющими вещество, которое привлекает насекомых. Клапан

открывается только внутрь, попавшие животные перевариваются и всасываются находящимися в пузырьках клетками.

У непентесов, лазящих растений тропиков, ловчие аппараты представлены кувшинчатыми листьями. У таких листьев верхняя часть черешка видоизменяется в тонкий длинный усик, обвивающий ветку дерева-хозяина. На конце усика висит кувшинчик для ловли насекомых (видоизмененная листовая пластинка). По краю кувшинчика выделяется сахаристая жидкость, привлекающая насекомых. Попав в ловушку, насекомое соскальзывает по гладкой внутренней стенке на дно, где находится переваривающая жидкость.

Растения с сочными листьями, специализированными для запасания воды относят к **листовым суккулентам** (очитки, молодило, каланхое, алоэ, юкки, агавы).

Не менее разнообразны и *метаморфозы стебля*.

Колючки стеблевого происхождения, как и колючки листового происхождения, выполняют главным образом защитную функцию. Они бывают простые (неветвящиеся) и сложные (ветвящиеся). В колючку может превращаться только верхушка стебля (дикая яблоня, дикая груша, терн, алыча, слива, абрикос) или боковой стебель полностью (грейпфрут, лимон, апельсин).

Усики стеблевого происхождения характерны для многих лазящих растений, у которых стебель не способен самостоятельно сохранять вертикальное положение. Усики бывают простыми неветвящимися (огурец, дыня, бривония, гладиолусы, момордики и др.) и сложными – образующими две-пять ветвей (тыква, арбуз, эхиноцистис и др.). Усики побегового происхождения можно видеть у разных видов винограда.

Для некоторых растений характерны **кладодии** – уплощенные стебли, долго растущие в длину (мюленбекия).

Встречаются виды с листовидными стеблями или целыми побегами – **филлокладии**. По краям филлокладий развиваются цветки, чего никогда не бывает на настоящих листьях (иглица).

Растения с сочными стеблями, специализированными для запасания воды являются **стеблевыми суккулентами** (кактусы).

Подвернуться *видоизменению* может и *побег* в целом.

У культурной капусты почка, не раскрываясь, увеличивается в размерах и превращается в суккулентный орган – **кочан**. Листья кочана содержат мало хлоропластов, поэтому почти бесцветны, мясисты, накапливают много воды и сахаров.

Достаточно широко распространены **корневища** – многолетние подземные, иногда полупогруженные побеги, являющиеся органами возобновления и вегетативного размножения, а также вместилищем запасных продуктов (пырей, ирис, брусника, черника).

Видоизмененный побег, стебель которого, включающий одно или несколько междоузлий, сильно разрастается и накапливает запасные вещества называют **клубнем**. Он часто служит для вегетативного размножения (картофель).

Подземный (реже надземный) побег, у которого уплощенный стебель (донце) с сильно укороченными междоузлиями несет мясистые, сочные чешуи, запасующие воду и питательные вещества (преимущественно углеводы) известен под названием **луковица**. Она служит и для вегетативного размножения (лилейные, луковые, ирисовые).

Клубнелуковица – подземный укороченный побег, внешне похожий на луковицу, но накапливающий запасные питательные вещества не в чешуях, а в разросшемся утолщенном мясистом стебле. Снаружи клубнелуковица покрыта сухими пленчатыми чешуями, играющими только защитную роль. Характерна для гладиолусов, безвременников, шафранов.

Плеть – видоизменение ползучего побега, выполняющего функцию захвата территории (расселения) и вегетативного размножения. Характерны для многих растений (живучка ползучая, ястребинка волосистая, лютик ползучий, клевер ползучий).

Усы – ползучие побеги, выполняющие только функцию вегетативного размножения. На них не развиваются листья, стебли их хрупкие, тонкие, с длинными междоузлиями (земляника, клубника).

Проверочные тесты

1 К вегетативным органам растений относят:

- а) цветок, плод, семя;
- б) корень, стебель, лист;
- в) корень, побег, цветок;
- г) плод, семя, стебель, лист.

2 Генеративными органами растений являются:

- а) корень, стебель, лист;
- б) корень, побег, цветок;

- в) плод, семя, стебель, лист;
- г) цветок, плод, семя.

3 Побег формируется из:

- а) интеркалярной меристемы;
- б) латеральной меристемы;
- в) апикальной меристемы;
- г) инициальной меристемы.

4 Метамер побега включает:

- а) узел, междоузлие и почку;
- б) стебель, лист и почку;
- в) ось, узел и междоузлие;
- г) ось стебля, лист и почку.

5 Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период, называют:

- а) годичными;
- б) укороченными;
- в) удлиненными;
- г) вегетативными.

6 Верхушечное ветвление побега или корня, при котором происходит раздвоение конуса нарастания, называют:

- а) симподиальное;
- б) дихотомическое;
- в) биколлатеральное;
- г) ложнодихотомическое.

7 Для каких растений характерно моноподиальное ветвление:

- а) дуб и береза;
- б) береза и ель;
- в) сосна и дуб;
- г) ель и сосна.

8 Укажите функции стебля:

- а) проводящая, симбиотическая и ассимиляционная;
- б) опорная, проводящая функции, запасаящая;
- в) запасаящая, ассимиляционная и образовательная;
- г) опорная, репродуктивная и симбиотическая.

9 Однолетний или многолетний стебель с полыми междоузлиями называется:

- а) ствол;
- б) сорус;
- в) соломина;
- г) стела.

10 Стебли по положению в пространстве бывают:

- а) прямой, лежачий, ползучий, цепляющийся, лазящий;
- б) моноподиальный, симподиальный, ложносимподиальный;
- в) моноподиальный, симподиальный, ложносимподиальный, дихотомический;
- г) прямостоячий, лежачий, ползучий, ходульный, лазящий.

11 По составу различают почки:

- а) вегетативные и генеративные;
- б) вегетативные, генеративные и смешанные;
- в) закрытые и открытые;
- г) вегетативные, генеративные, смешанные, закрытые и открытые.

12 Граница годичного прироста побега, представленная сближенными рубцами от опавших почечных чешуй верхушечной почки, называется:

- а) почечная чешуя;
- б) почечный след;
- в) почечное кольцо;
- г) почечный рубец.

13 Коллатеральные почки расположены в пазухе листа:

- а) в один вертикальный ряд;
- б) в два параллельных (горизонтальных) ряда;
- в) по окружности;
- г) в один горизонтальный ряд.

14 Активные почки:

- а) не распускаются ежегодно и остаются живыми в течение многих лет;
- б) распускаются на следующий год после их закладки с образованием нового побега;
- в) могут формироваться на всех частях и органах растения;
- г) лишены почечных чешуй.

15 Прокамбий образует в стебле:

- а) первичную флоэму и ксилему;
- б) вторичную флоэму и ксилему;
- в) первичную и вторичную флоэму;
- г) первичную и вторичную ксилему.

16 У ряда растений клетки периферической части меристематического кольца могут не участвовать в образовании прокамбия и дают начало другой образовательной первичной меристеме:

- а) камбию;
- б) перициклу;
- в) феллогену;
- г) феллеме.

17 Какие типы строения стебля известны:

- а) пучковое и непучковое;
- б) пучковое, переходное и смешанное;
- в) пучковое, непучковое и смешанное;
- г) пучковое, непучковое и переходное.

18 При первичном строении в первичной коре стебля двудольных растений различают:

- а) склеренхиму и основную паренхиму;
- б) основную паренхиму и эндодерму;
- в) колленхиму и основную паренхиму;
- г) основную паренхиму и экзодерму.

19 Вторичное строение стебля двудольных растений связано с деятельностью:

- а) камбия;
- б) прокамбия;
- в) перицикла;
- г) перидермы.

20 Какие типы строения стебля характерны для однодольных растений:

- а) пучковое;
- б) пучковое и непучковое;
- в) непучковое;
- г) пучковое, непучковое и переходное.

21 Какие проводящие пучки типичны для стебля двудольных растений по критерию «наличие камбия»:

- а) закрытые;
- б) открытые;
- в) радиальные;
- г) концентрические.

22 Какие ткани откладывает камбий в стебле древесных растений:
а) к периферии – вторичную флоэму, внутрь – вторичную ксилему;
б) к периферии – первичную флоэму, внутрь – первичную ксилему;
в) к периферии – вторичную ксилему, внутрь – вторичную флоэму;
г) к периферии – первичную ксилему, внутрь – первичную флоэму.

23 Наивысшей активностью камбий обладает:

- а) летом;
- б) осенью;
- в) весной;
- г) зимой.

24 Кольцо прироста, или годовое кольцо – это:

- а) прирост древесины за один год жизни побега; весенняя часть прироста состоит в основном из либриформа, осенняя – из водопроводящих элементов;
- б) прирост древесины за один год жизни побега; весенняя часть прироста состоит в основном из проводящих элементов, осенняя – из луба;
- в) прирост древесины за один год жизни побега; весенняя часть прироста состоит в основном из луба, осенняя – из проводящих элементов;
- г) прирост древесины за один год жизни побега; весенняя часть прироста состоит в основном из водопроводящих элементов, осенняя – из либриформа.

25 Древесина голосеменных растений характеризуется отсутствием:

- а) трахеид;
- б) ситовидных клеток;
- в) паренхимы;
- г) сосудов.

26 Либриформ – это:

- а) лубяные волокна;
- б) флоэмные волокна;
- в) лизогенные волокна;
- г) древесинные волокна.

27 Молодая древесина, лежащая под камбием, называется:

- а) ядро;
- б) спелая;
- в) неспелая;
- г) заболонь.

28 Укажите морфологические части листа:

- а) листовая пластинка, колючки, прилистники;
- б) листовая пластинка, черешок, прилистники;

- в) черешок, основание и верхушку листа;
- г) листовая пластинка, черешок, жилкование.

29 Листья, основание которых разрастается и охватывает узел целиком, образуя трубку, называются:

- а) сидячими;
- б) трубчатыми;
- в) влагалищными;
- г) язычковыми.

30 Механизм листопада у двудольных древесных растений связан с:

- а) похолоданием;
- б) появлением у основания листа или основания черешка отдельного слоя из легко разъединяющихся клеток;
- в) сильными дождями;
- г) появлением у основания стебля отдельного слоя, который способствует опадению листьев.

31 Для каких растений характерно дуговидное жилкование листьев:

- а) кукуруза и груша;
- б) кукуруза и подорожник;
- в) подорожник и ландыш;
- г) ландыш и груша.

32 Жилкование листьев, при котором в листовой пластинке боковые жилки отходят от главной жилки по всей ее длине и также, в свою очередь, могут ветвиться, называется:

- а) сетчатое;
- б) пальчатое;
- в) параллельное;
- г) перистое.

33 Дихотимическое жилкование встречается у:

- а) хвощей;
- б) папоротников;
- в) голосеменных растений;
- г) мхов.

34 Рахис представляет собой:

- а) черешок простого листа;
- б) плод тропических растений;
- в) общую ось сложного листа;
- г) тонкий стебель у злаков.

35 Какие известны формации листьев:

- а) низовые, срединные, верховые;
- б) простые и сложные;
- в) сидячие, черешковые и влагалищные;
- г) очередные, супротивные и мутовчатые.

36 Во время внутрипочечной фазы для листа характерен рост:

- а) интеркалярный;
- б) вставочный;
- в) латеральный;
- г) апикальный.

37 Какая меристема обеспечивает рост листа после формирования в нем постоянных тканей:

- а) раневая;
- б) боковая;
- в) верхушечная;
- г) вставочная.

38 Какие ткани входят в состав листа двудольных растений:

- а) эпиблема, столбчатая и губчатая паренхима, ксилема, флоэма и колленхима;
- б) эпидермис, столбчатая и губчатая хлоренхима, ксилема, флоэма, склеренхима и колленхима;
- в) эпидермис, столбчатый и губчатый хлорофилл, ксилема, флоэма и склеренхима;
- г) эпиблема, столбчатый и губчатый мезофилл, ксилема, флоэма, склеренхима и колленхима.

39 Какие ткани входят в состав листа однодольных растений:

- а) эпидермис, хлоренхима, ксилема, флоэма и колленхима;
- б) эпидермис, мезофилл, ксилема, флоэма и склеренхима;
- в) эпиблема, столбчатая и губчатая паренхима, ксилема, флоэма и колленхима;
- г) эпиблема, столбчатый и губчатый мезофилл, ксилема, флоэма, склеренхима.

40 Связь проводящих пучков с мезофиллом в листьях хвойных растений обеспечивает:

- а) складчатая паренхима;

- б) гиподерма;
- в) трансфузионная ткань;
- г) воздушная полость.

41 У листьев водных растений:

- а) примитивные проводящие пучки, отсутствует проводящая и слабо развита механическая ткань;
- б) малочисленные проводящие пучки, отсутствует губчатая и слабо развита столбчатая хлоренхима;
- в) малочисленные проводящие пучки, отсутствует ассимиляционная ткань;
- г) примитивные проводящие пучки, отсутствует механическая и слабо развита покровная ткань.

42 Метаморфозами листа являются:

- а) усики, колючки, филлокладии и ловчие аппараты;
- б) усы, усики, плети и кладодии;
- в) усики, колючки, филлодии и ловчие аппараты;
- г) усы, плети, филлодии и филлокладии.

43 К метаморфозам побега относятся:

- а) кочан, клубень, луковица, усы и плети;
- б) усики, колючки, филлокладии и ловчие аппараты;
- в) луковица, клубнелуковица, клубень и колючки;
- г) кочан, клубень, клубнелуковица, колючки и плети.

44 Какие растения являются листовыми суккулентами:

- а) алоэ, очиток, агава;
- б) каланхоэ, кактус, алоэ;
- в) алоэ, капуста, кактус;
- г) капуста, фикус, каланхоэ.

45 Метаморфозом какой части растения является клубень картофеля:

- а) стебля;
- б) корня;
- в) побега;
- г) цветка.

46 Кочан представляет собой:

- а) видоизменение стебля с листьями;
- б) метаморфоз цветка;
- в) метаморфоз почки в суккулентный орган;
- г) видоизменение побега в суккулентный орган.

47 Филлодии – это:

- а) уплощенные стебли, долго растущие в длину;
- б) листовидные стебли;
- в) листовидные побеги;
- г) уплощенные черешки листа в виде листовой пластинки, выполняющие функцию фотосинтеза.

48 Ползучие побеги, выполняющие только функцию вегетативного размножения, называются:

- а) усики;
- б) усы;
- в) плети;
- г) столоны.

Ответы

№ вопроса	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Правильный ответ	б	г	в	а	а	б	г	б	в	а
№ вопроса	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Правильный ответ	б	в	г	б	а	б	г	в	а	в
№ вопроса	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Правильный ответ	б	а	в	г	г	г	г	б	в	б
№ вопроса	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Правильный ответ	в	г	б	в	а	г	г	б	б	в
№ вопроса	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
Правильный ответ	г	в	а	а	в	в	г	б		

Литература

1. Бавтуто, Г.А. Практикум по анатомии и морфологии растений: учеб. пособие / Г.А. Бавтуто, Л.М. Ерей. – Мн. : Новое знание, 2002. – С. 349 – 390.
2. Хржановский, В.Г. Ботаника / В.Г. Хржановский, С.Ф. Пономаренко. – М.: Колос, 1988. – 383 с.
3. Яковлев, Г.П. Ботаника: учеб. для фармац. институтов и фармац. фак мед. вузов / Г.П. Яковлев, В.А. Челомбитько; под ред. И. В. Грушвицкого. – М.: Высш. шк., 1990. – 367 с.
4. Андреева, И. И. Ботаника: учеб. пособие / И.И. Андреева, Л.С. Родман. – М.: КолосС, 2002. – 488 с.
5. Лотова, Л.И. Морфология и анатомия высших растений: учеб. пособие / Л.И. Лотова, под ред. А.П. Меликяна. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 528 с.
6. Власова, Н.П. Практикум по лесным травам: учеб. пособие / Н.П. Власова. М.: Агропромиздат, 1986. – 108 с.
7. Лісаў, М.Дз. Батаніка з асновамі экалогіі: вучэб. дапаможнік / М.Дз. Лісаў. – Мінск: Вышэйшая школа, 1998. – 338 с.
8. Сауткина Т.А., Морфология растений: учеб. пособие / Т.А. Сауткина, В.Д. Поликсенова. – Минск: БГУ, 2012. – 311 с.
9. Тканкі: метадычныя ўказанні да лаб-ных заняткаў / склад. Л.С. Пашкевіч, Г.Я. Клімчык. – Мінск: БДТУ, 1994.
10. Батаніка: вучэбна-метадычны дапаможнік для студэнтаў спец. 1-75 01 01 «Лясная гаспадарка» і 1-75 01 02 «Садовапаркавае будаўніцтва» / склад. Л.С. Пашкевіч, Дз.В. Шыман. – Мінск: БДТУ, 2006. – 132 с.
11. Анатомия и морфология растений: практ. пособие для студентов спец. 1 – 31 01 01-02 «Биология (научн.-пед. деят.)» / Н.М. Дайнеко [и др.]. – Гомель: УО «ГГУ им. Ф. Скорины», 2007. – 143 с.
12. Бавтуто, Г.А. Ботаника. Морфология и анатомия растений / Г. А. Бавтуто, М.В. Ерёмин. – Мінск: Вышэйшая школа, 1997. – 375 с.
13. Бачура, Ю.М. Ботаника. Анатомия вегетативных органов растений: практическое руководство / Ю.М. Бачура, Н.М. Дайнеко; Министерство образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Чернигов: Десна Полиграф, 2015. – 44 с.
14. Бачура, Ю.М. Ботаника. Морфология вегетативных органов растений: практическое руководство / Ю.М. Бачура, Н.М. Дайнеко; Министерство образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Чернигов: Десна Полиграф, 2015. – 40 с.

Производственно-практическое издание

Бачура Юлия Михайловна
Дайнеко Николай Михайлович

БОТАНИКА

Практическое руководство
для студентов специальности 1-75 01 01
«Лесное хозяйство»
часть 3
Побег

Технический редактор *О.Н. Ермоленко*

Подписано в печать 23.05.2019.

Формат 60×84 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times. Печать на ризографе.

Усл. печ. л. 3,0. Усл. краск.-отт. 3,0. Уч.-изд. л. 2,79.

Тираж 150 экз. Заказ № 0096.

Отпечатано ООО «Издательство «Десна Полиграф»

Свидетельство о внесении субъекта издательского дела в Государственный реестр издателей, изготовителей и распространителей издательской продукции.

Серия ДК № 4079 от 1 июня 2011 года
14035 г. Чернигов, ул. Станиславского, 40
Тел.: (0462)972-664