

## Анатомическое строение стебля

1. Закономерности первичного строение стебля
2. Закономерности вторичного строение стебля травянистых растений
3. Закономерности вторичного строение стебля древесных растений
4. Анатомическое строение стебля сосны
5. Анатомическое строение стебля липы
6. Анатомическое строение однодольных растений
7. Стебель двудольного травянистого растения пучкового, переходного и непучкового типа
8. Стелярная теория.

**Стебель** – это ось побега, несущая листья и почки.

Основные **функции** – опорная, проводящая и связь между корнями и листьями; дополнительные: ассимиляция и запас веществ.

На ранних этапах развития побега складывается **первичная** анатомическая структура стебля, сохраняющаяся у однодольных в течение всей жизни. У двудольных и голосеменных формируется вторичное строение стебля.

### Закономерности первичного строения стебля

**Первичное строение стебля** образуется в результате деятельности первичной меристемы конуса нарастания – протодермы, прокамбия и основной меристемы.

На поперечном срезе стебля различают наружную часть – зону **первичной коры** или **кортекса** и внутреннюю – зону **центрального цилиндра** или **стелы**.

В состав кортекса могут входить разные ткани: хлоренхима, запасающая паренхима, выделительные, механические и др. Внутренний слой I-й коры представлен **эндодермой** или **крахмалоносным влагалищем**, т.к. в состав ее входят зерна крахмала. Снаружи кору покрывает **эпидерма**.

В его состав **центрального цилиндра** входят перицикл, проводящие ткани, сердцевинные лучи и сердцевина.

Наружный слой стелы – меристема **перицикла**, под ним располагаются **проводящие ткани**. **Серцевина** находится в центре стебля и представлена паренхимой. У многих растений она частично разрушается, образуя полый стебель. Серцевина сообщается с первичной корой **сердцевинными лучами** – радиально расположенными рядами паренхимной ткани. Наружная мелкоклеточная часть сердцевины, называется **перимедуллярной зоной**.

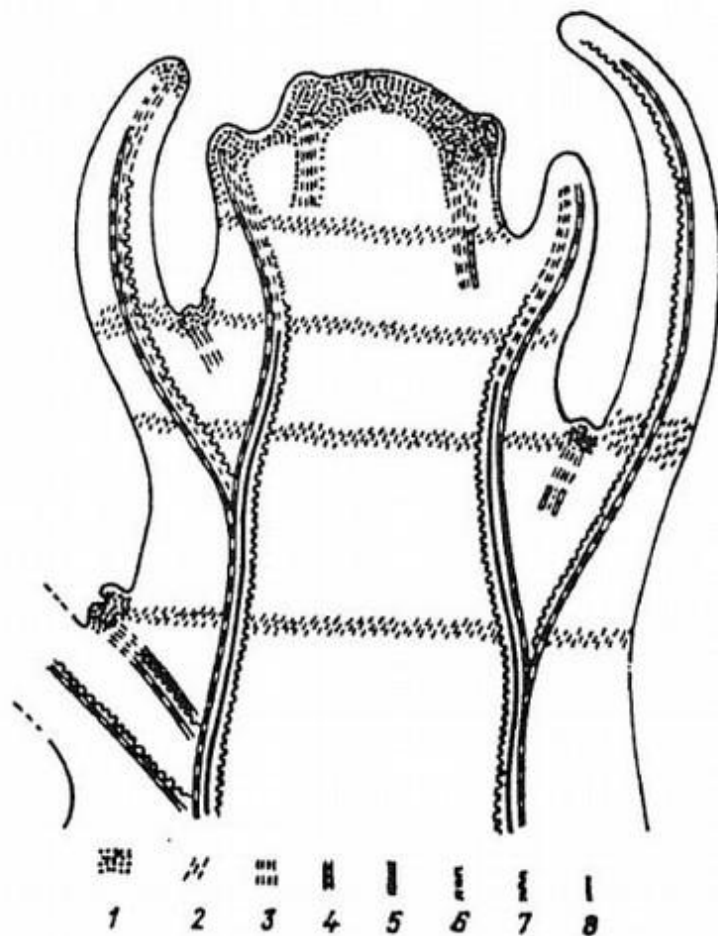


Схема распределения меристем в стебле:

1 — апикальная; 2 — интеркалярная; 3 — прокамбий; 4 — незрелые элементы флоэмы; 5 — зрелые элементы флоэмы; 6 — незрелые элементы ксилемы; 7 — зрелые элементы ксилемы; 8 — камбий

Стебель большинства **однодольных** растений имеет некоторые отличия: I-я кора и центральный цилиндр не выражены; многочисленные закрытые коллатеральные пучки диффузно распределены по всему поперечному сечению стебля; тип стелы – **атактостела**.

### **Закономерности вторичного строения стебля травянистых растений**

У двудольных растений рост стебля в толщину осуществляется благодаря прокамбию, а затем и камбию. **Прокамбий** образуется из **меристемы образовательного кольца** в результате слияния ее с прокамбиальными тяжами, идущими от листовых зачатков.

Прокамбиальные тяжи листа объединяясь между собой образуют т.н.

**синтетические листовые следы**. Кольцо разделяется на чередующиеся участки пучкового и межпучкового прокамбия.

Из прокамбия дифференцируется **камбий**, он образует производные, которые участвуют в формировании вторичных проводящих тканей. **Пучковый** камбий формирует коллатеральные и биколлатеральные пучки, а **межпучковый** – сердцевинные лучи.

Проводящие ткани могут располагаться отдельными пучками или сплошными слоями.

Из наружного слоя кольца может вычленяться **перицикл**, который образует паренхиму и склеренхиму

Тип стелы, у которой вокруг сердцевины располагаются открытые коллатеральные пучки или сплошные слои ксилемы и флоэмы, называют **эвстелой**.

Стела может быть пучковой, непучковой и переходного типа. Если между пучками имеются широкие сердцевинные лучи, то стела **пучковая** (кирказон, тыквенные); если узкие, малозаметные – то **непучковая** или **сплошная** (стебель липы); если же в лучах образуются дополнительные мелкие пучки, – то **переходная** (подсолнечник).

Первичная ксилема при этом частично разрушается и оттесняется к сердцевине, а I-я флоэма – к периферии.

## Закономерности вторичного строения стебля древесных растений

У **древесных** растений вторичные утолщения могут продолжаться многие годы. В итоге в стебле на поперечном срезе выделяют три зоны: **кору, древесину и сердцевину**. Граница коры и древесины проходит по камбию.

**Кора** молодых растений включает остатки эпидермы, перидерму, I-ю кору и флоэму (I-ю и II-ю флоэму – **луб**). У ряда растений с возрастом формируется **корка (ретидом)**. Луб дифференцируется на мягкий и твердый луб. **Мягкий луб** состоит из проводящих и паренхимных элементов, **твердый** – это совокупность механических элементов.

**Древесина** представлена II-й ксилемой. Она расположена внутрь от камбия и занимает большую часть стебля. Слой древесины, отложенный камбием за один вегетационный период, называется **годовым кольцом**. В годовом кольце выделяют два слоя **древесины: весеннюю** широкопросветную и тонкостенную и **летнюю** узкопросветную и толстостенную.

В радиальном направлении стебель пронизан **лубо-древесинными (сердцевинными) лучами**, осуществляющими связь между всеми зонами стебля.

## Анатомическое строение стебля голосеменных на примере сосны обыкновенной

Стебель сосны имеет ряд примитивных черт: древесина представлена только трахеидами, либриформ отсутствует, древесинная паренхима включает только клетки сердцевинных лучей и выстилающие клетки смоляных ходов.

Флоэма или луб включает ситовидные клетки без клеток спутниц, лубяные волокна отсутствуют.

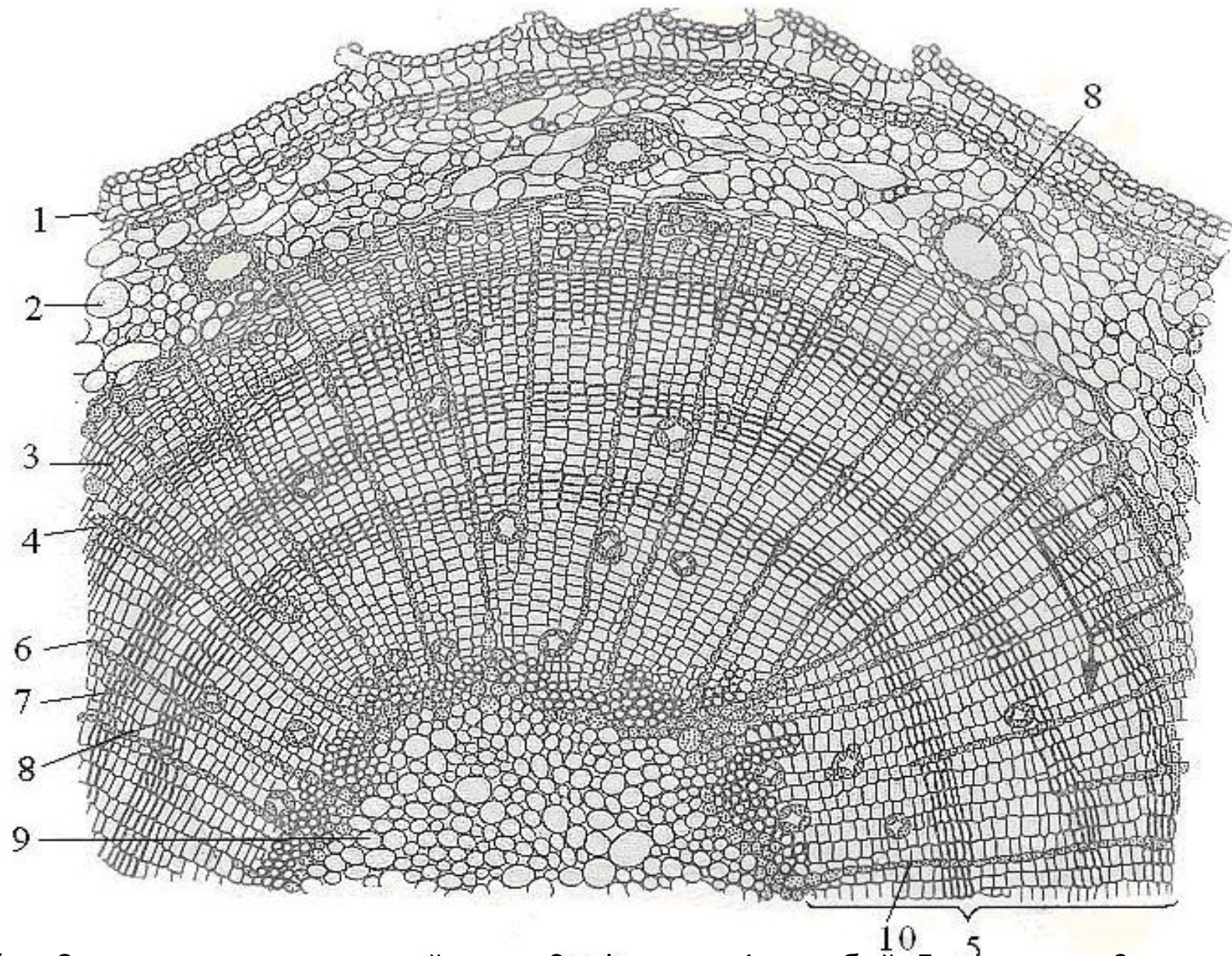
В центре стебля находится сердцевина. К периферии от нее концентрическими слоями располагаются годовичные кольца древесины (ксилемы).

В светлой (**весенней**) части каждого кольца закладываются **тонкостенные широкопросветные** трахеиды; в более темной (**летней**) – **толстостенные** трахеиды с узкой полостью, сжатые в радиальном направлении и **смоляные каналы**. Весенняя древесина выполняет проводящую функцию, а летняя – механическую и защитную.

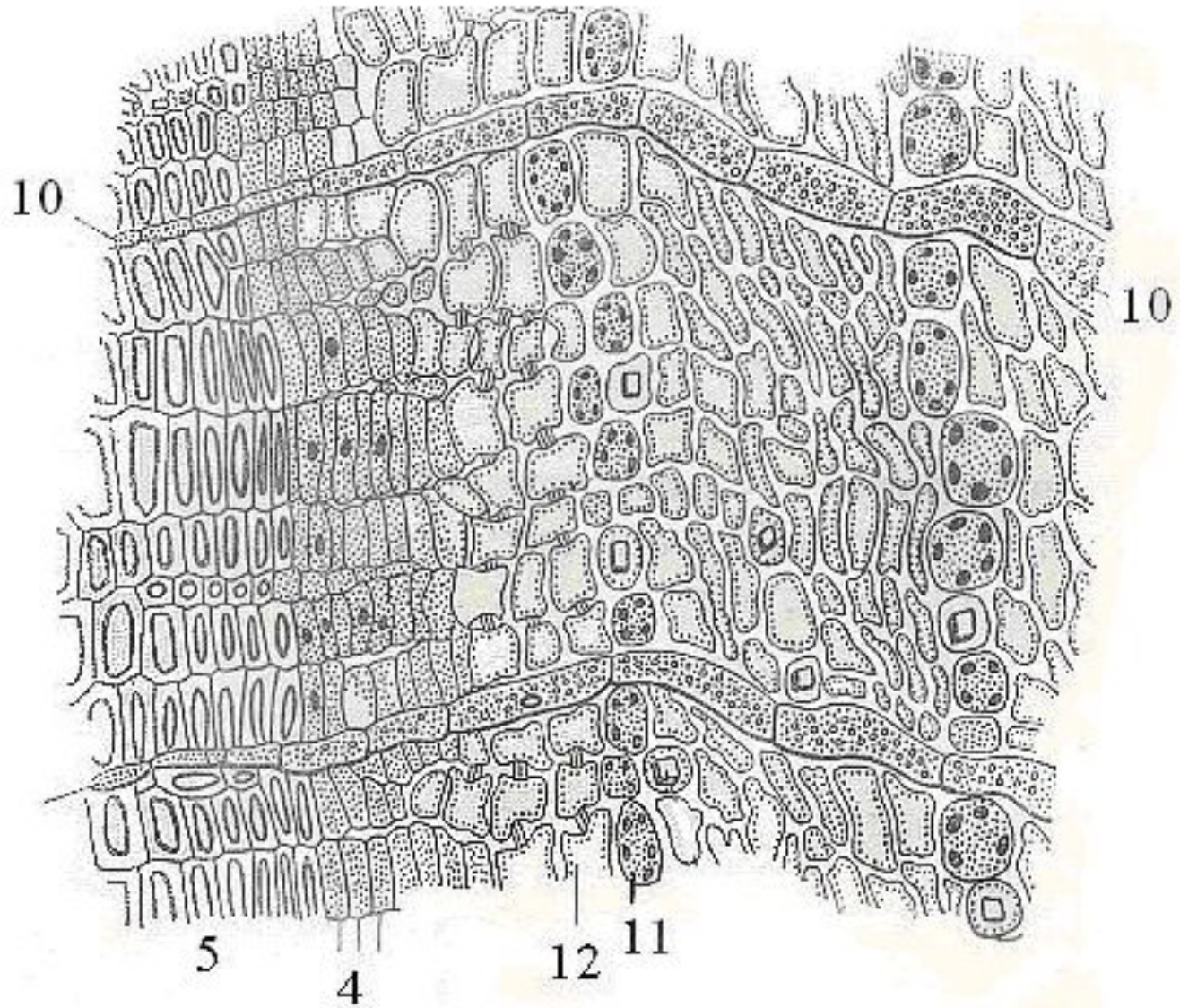
Снаружи от камбия располагается **вторичная кора**, состоящая из **I-ой коры** и **I-ой и II-ой флоэмы**. Ситовидные клетки, располагающиеся радиальными рядами. Между ними находятся более крупные клетки лубяной паренхимы с запасными веществами. Снаружи от флоэмы располагается паренхима первичной коры со смоляными ходами.

Покрывает стебель **пробка** составленная из чередующихся слоев клеток с тонкими опробковевшими и толстыми одревесневшими стенками.

Луб и древесину пересекают однорядные **сердцевинные лучи**, по которым осуществляется транспорт веществ в горизонтальном направлении.



1 - пробка, 2 - паренхима первичной коры, 3 - флоэма, 4 - камбий, 5 - ксилема, 6 - весенние трахеиды, 7 - осенние трахеиды, 8 - смоляной ход, 9 - сердцевина, 10 - сердцевинный луч, 11 - лубяная паренхима, 12 - ситовидная клетка.



4 - камбий, 5 – ксилема, 10 - сердцевинный луч, 1  
1 - лубяная паренхима, 12 - ситовидная клетка.



## Стебель древесного цветкового растения непучкового типа (на примере липы)

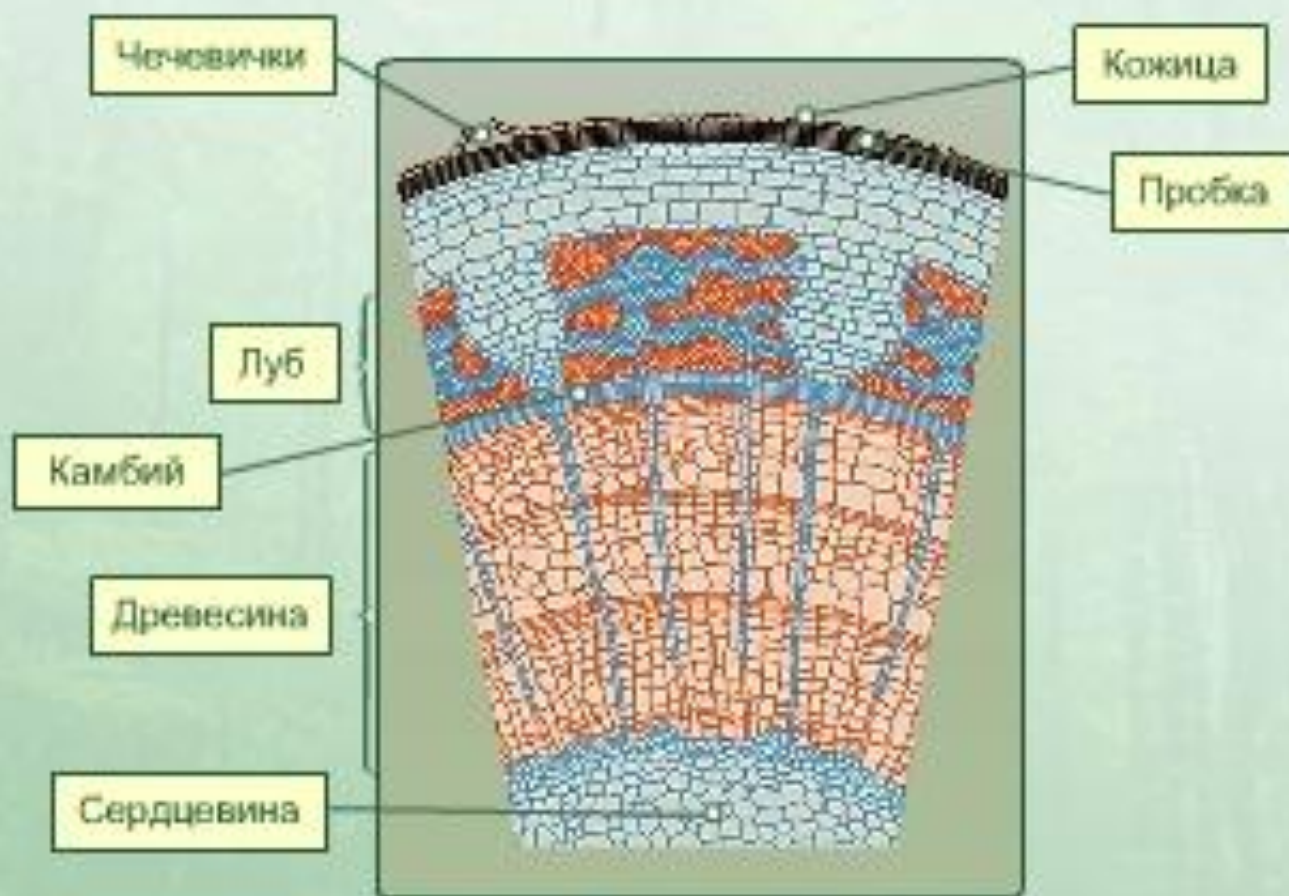
**Покровная ткань.** Пробка с остатками отмершей эпидермы покрывает стебель.

**Первичная кора.** К пробке примыкает слой механической ткани – пластинчатой **колленхимы**. Под ней находятся крупные клетки **паренхимы** первичной коры. Они имеют живое содержимое, а в некоторых есть друзы. Наиболее глубокий слой I-ой коры – **эндодерма**, выражен слабо.

**Вторичная кора.** Участки флоэмы, разделенные паренхимой сердцевинных лучей, составляют **вторичную кору**. Участки флоэмы имеют форму трапеций, расширяющихся в сторону камбия. Флоэма многослойна и представлена твердым и мягким лубом. Группы толстостенных клеток склеренхимы – **лубяные волокна** чередуются с тонкостенными – **ситовидными трубками** с сопровождающими клетками и **паренхимой**. Паренхима располагается рядами вокруг ситовидных трубок. К мягкому лубу относится также паренхима **сердцевинных лучей**.

**Камбий** – латеральная меристема, расположенная на границе луба и древесины. Клетки камбия образуют два типа инициалей: веретеновидные и лучевые, которые вместе с ним составляют т.н. **камбиальную зону**. Из **веретеновидных** инициалей образуются прозенхимные клетки (трахеиды, трахеи, ситовидные трубки, волокна др.), из **лучевых** – паренхима сердцевинных лучей. Древесина отодвигает слои камбия и коры к периферии. К осени деятельность камбия приостанавливается, а весной возобновляется.

# СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ



демонстрационный

показать все

подсказки

спрятать все

тестовый

**ветка липы 60'**

**пробка**



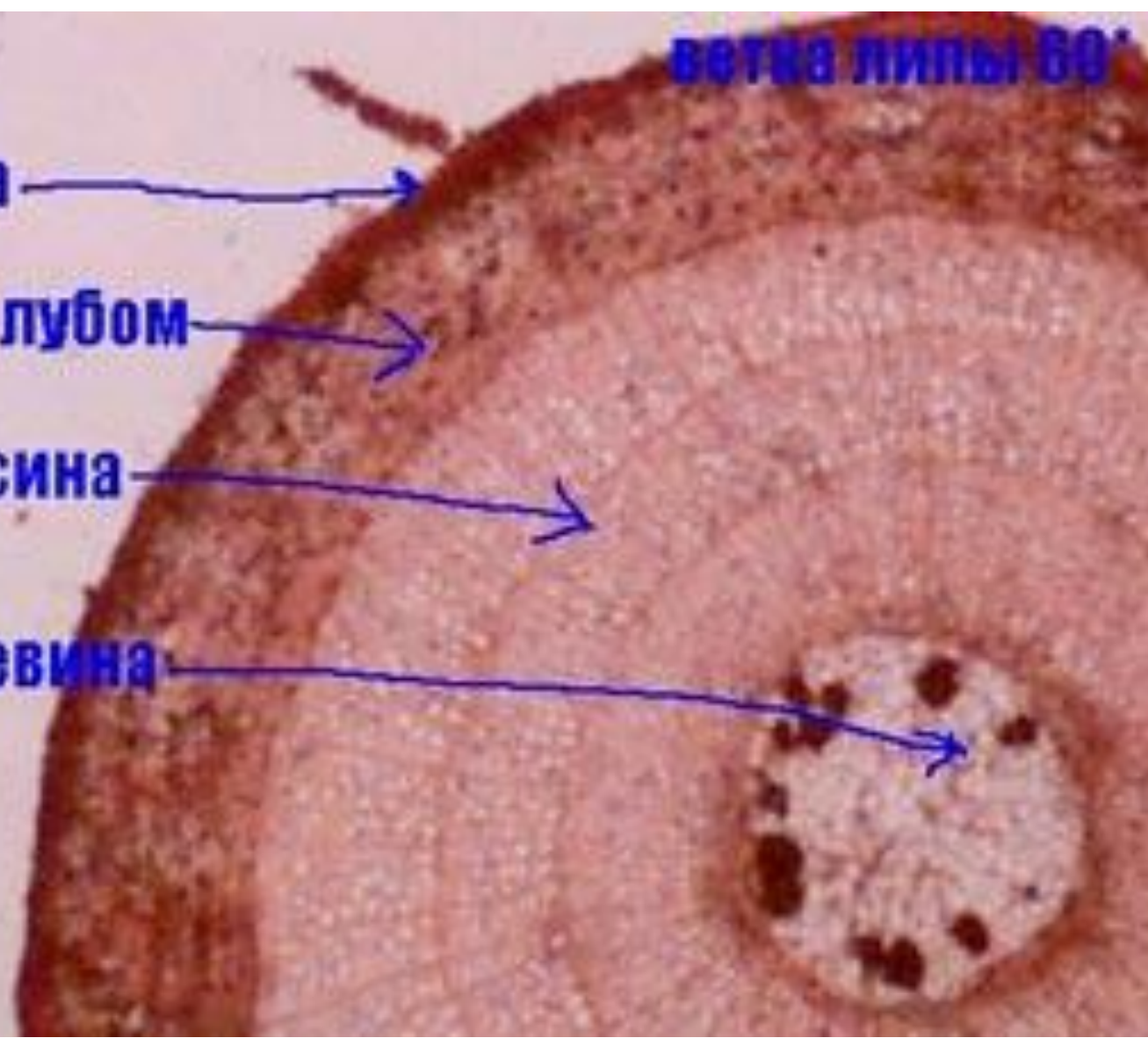
**кора с лубом**

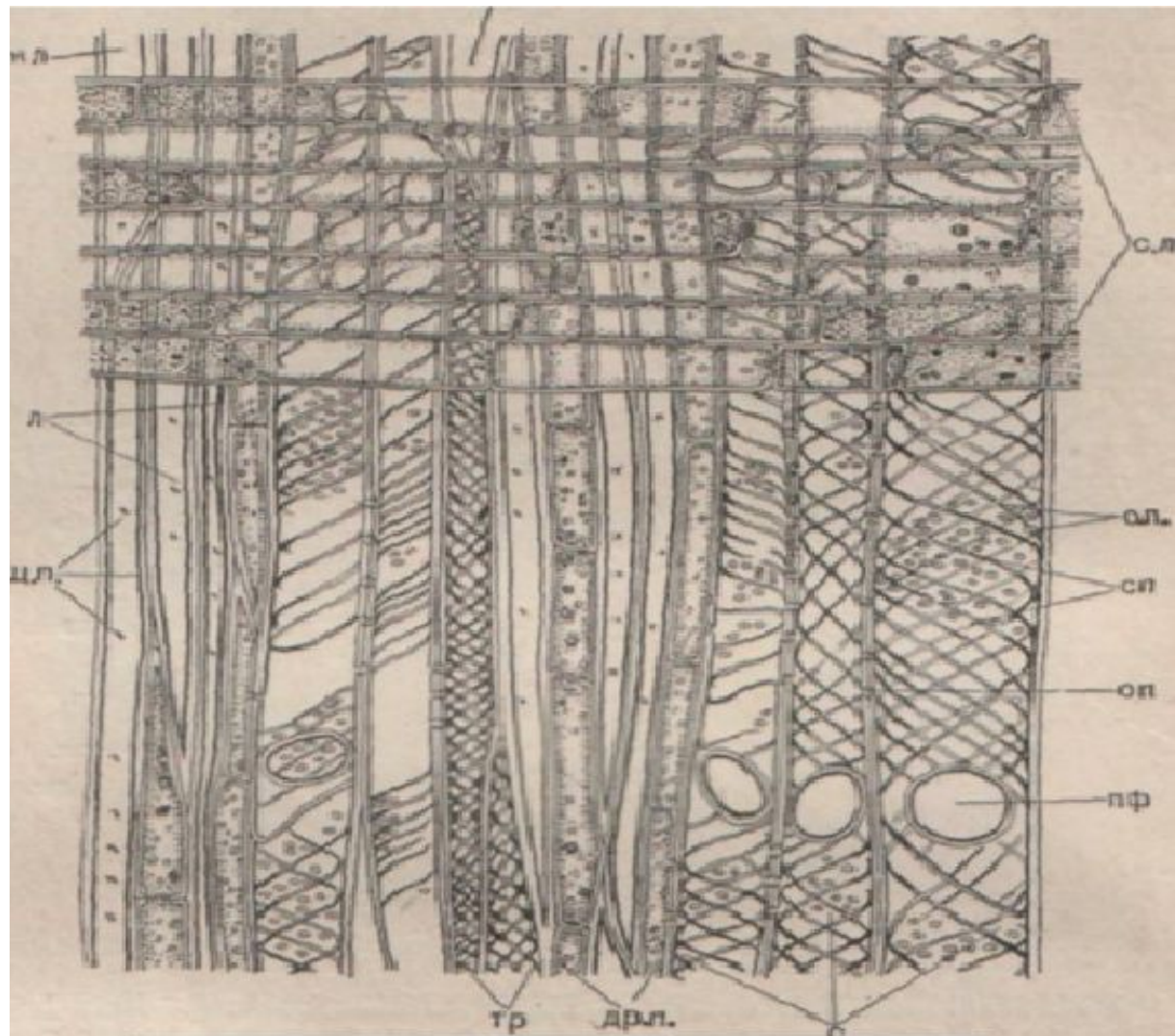


**древесина**

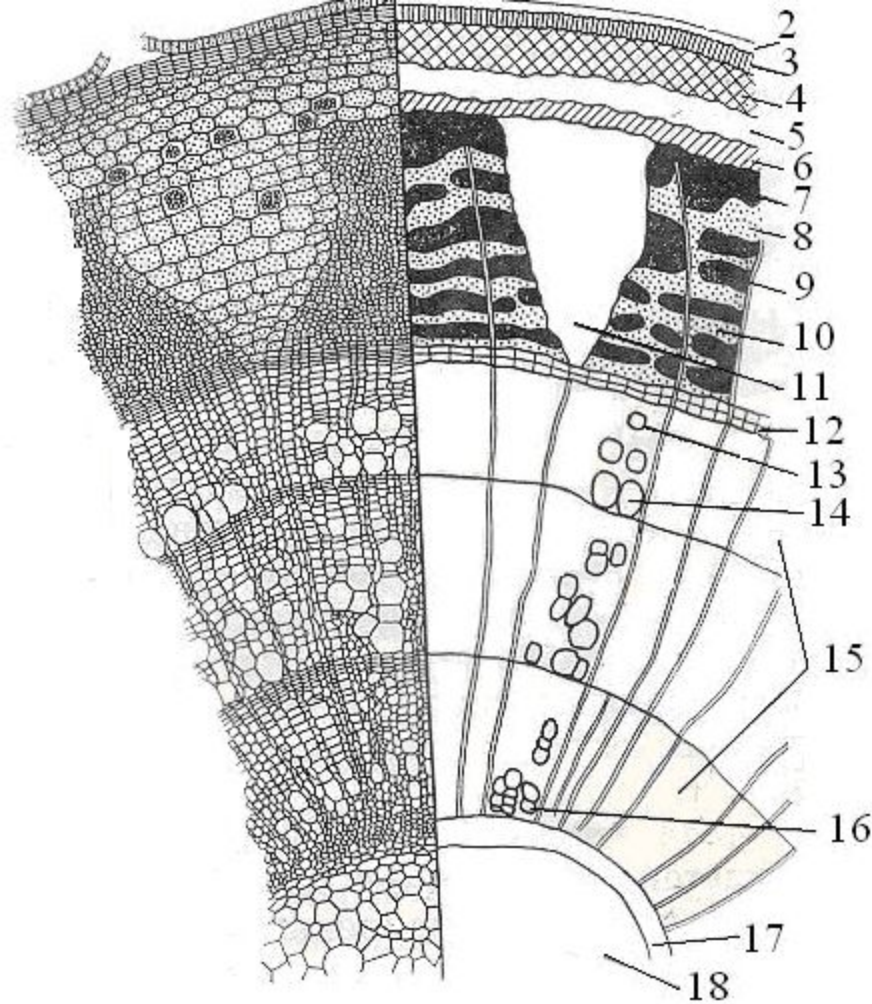


**сердцевина**





с — спирально-пористые сосуды; пф — перфорация сосуда; сп — спиральные утолщения стенок сосудов; о. л. — окаймленные поры; тр — трахеиды со спиральными утолщениями; л — либриформ; к. л. — крестовидная пора; щ. л. — щелевидная лора; др. л. — древесинная паренхима; с. л. — сердцевинный луч.



2 - остатки эпидермы, 3 - пробка, 4 - колленхима, 5 - паренхима коры, 6 - эндодерма (4-6 - первичная кора), 7 - перициклическая зона, 8 - первичная флоэма, 9 - твердый луб, 10 - мягкий луб (вторичная флоэма), 11 - сердцевинный луч (7-11 - вторичная кора), 12 - камбий, 13 - осенняя древесина, 14 - весенняя древесина (13-14 - годовое кольцо древесины), 15 - вторичная древесина, 16 - первичная древесина (15-16 - древесина), 17 - перимедуллярная зона, 18 - основная паренхима (17-18 - сердцевина, 7-18 - центральный цилиндр).

**Древесина.** Внутри от камбия располагается **древесина** или **ксилема**, которая составляет 9/10 объема ствола. Она представлена **годовыми кольцами** или **приростами** т.е. слоями древесины, образованной за один вегетационный период. Кольцо включает весеннюю и летнюю древесину. Внутренняя часть кольца содержит широкопросветные проводящие элементы и древесную паренхиму и составляет **раннюю** или **весеннюю древесину**, а наружная – образована толстостенными узкопросветными сосудами и трахеидами, а также механическими элементами и составляет **позднюю** или **летнюю древесину**. Различие между ранней и поздней древесиной хорошо заметны и позволяют определить возраст дерева. Иногда образуются **ложные** дополнительные кольца или происходит выпадение колец. Паренхима, непосредственно окружающая сосуды, называется **паратрахеальной**, и не связанная с ними – **апотрахеальной**.

На границе с сердцевинной располагается **первичная древесина**.

**Сердцевинные лучи.** Лучевая паренхима участвует в образовании многорядных **сердцевинных** или **лубо-древесинных лучей**, которые участвуют в радиальном транспорте веществ. Лучи, состоящие из одного типа клеток называют **гомоцеллюлярными**, а из разного – **гетероцеллюлярными**.

**Сердцевина.** В центре стебля расположена тонкостенная паренхимная ткань – **сердцевина**. Ближе к древесине находятся более мелкие клетки богатые крахмалом составляющие **перимедуллярную** зону. Функция сердцевины – запас и выделение веществ.

## ***Возрастные изменения древесины и коры***

С годами древесина дифференцируется на проводящую и непроводящую зоны. Наружная часть, примыкающая к камбию и осуществляющая транспорт воды, называется ***заболонной древесиной***, или ***заболонью***. Внутренняя непроводящая часть составляет ***ядровую древесину*** или ***ядро***. Здесь происходит отмирание тканей, трахеиды перекрываются торусом, а сосуды заполняются ***тиллами***. Накапливаются пигменты, смолы, танины, происходит сильное одревеснение. Эта часть древесины выполняет механическую и защитную функцию.

Утолщение стебля приводит к увеличению его окружности, в связи с этим кора разрастается т.е. ***дилатирует*** в тангентальном направлении. Дилатация бывает ***лучевой*** (липа), ***диффузной*** (береза) и ***диффузно-лучевой*** (большинство растений). На стволах и старых ветвях образуется корка или ритидом. Первичная кора исчезает, входя в состав отслаивающихся участков ритидома. На старых стволах кора включает только ***вторичную кору*** и ***ритидом***.

## Стебель двудольного травянистого растения пучкового типа (на примере кирказона)

В поперечном сечении стебель кирказона включает три зоны: **эпидерму**, **первичную кору** и **центральный цилиндр**.

Покрывает стебель эпидерма, состоящая из прямоугольных плотно сомкнутых клеток. Ниже находится **первичная кора**, состоящая из колленхимы, паренхимы и эндодермы. **Колленхима** с утолщенными стенками расположена непосредственно под эпидермой. Ниже нее находится слой крупноклеточной **паренхимы**. Пограничный слой кортекса состоит из более мелких клеток – это **эндодерма** или **крахмалоносное влагалище**.

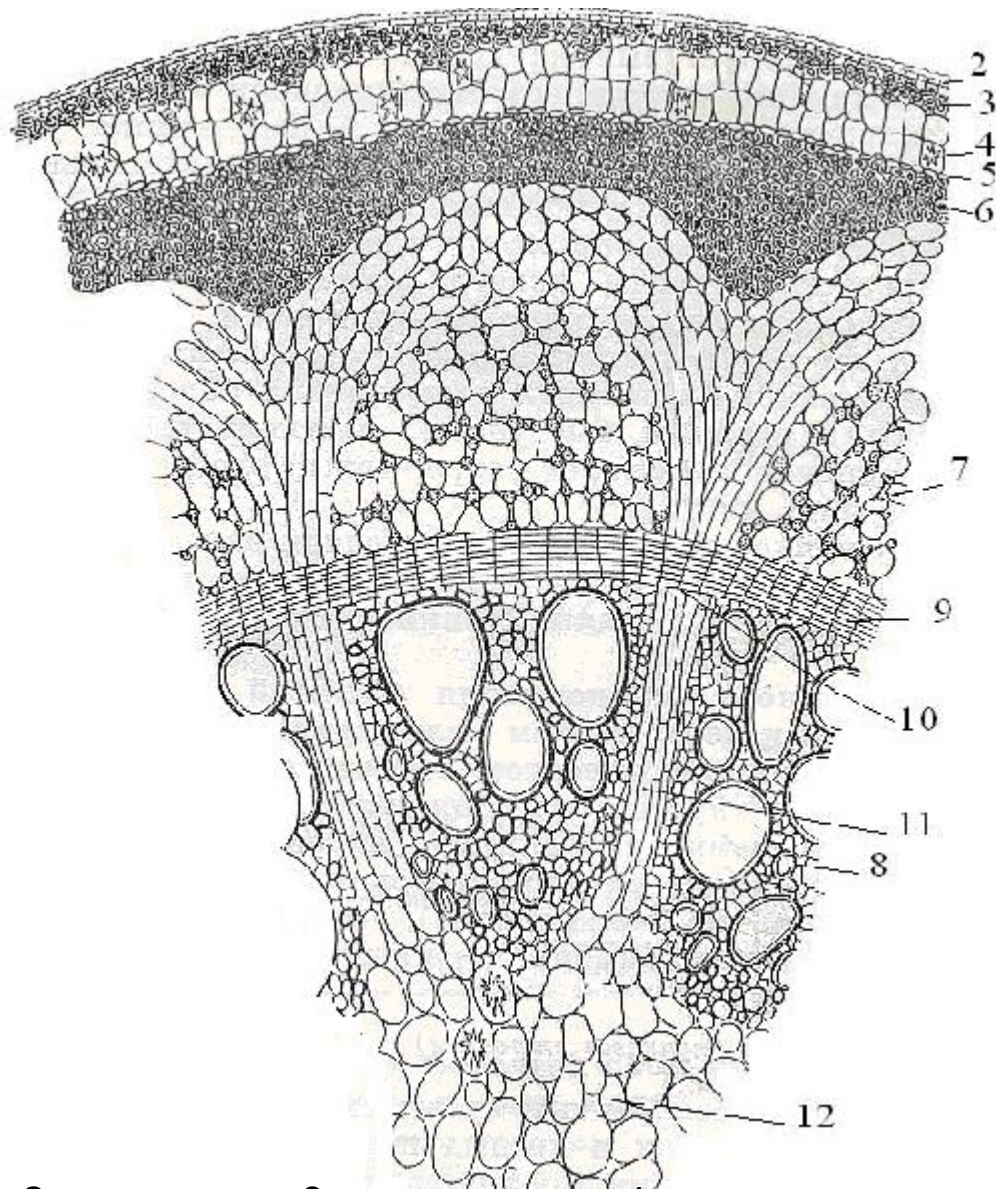
**Центральный цилиндр** начинается широким кольцом **перициклической склеренхимы** с многоугольными, толстостенными, плотно прилегающими друг к другу клетками. Под ним лежит крупноклеточная тонкостенная **паренхима**, также перициклического происхождения.

**Коллатеральные проводящие пучки** расположены в один ряд по кругу. Первичная ксилема расположена на границе с сердцевинной и состоит из трахеид. Вторичная ксилема примыкает к камбию, включает крупные сетчатопористые сосуды, древесинные волокна и паренхиму.

Пучки разделены первичными сердцевинными лучами.

В центре стебля расположена паренхима сердцевинной.





1 - прокамбий, 2 - эпидерма, 3 - колленхима, 4 - паренхима коры, 5 - эндодерма (3-5 - первичная кора), 6 - склеренхима перицикла, 7 - флоэма, 8 - ксилема, 9 - пучковый камбий (7-9 - открытый коллатеральный пучок), 10 - межпучковый камбий, 11 - сердцевинный луч, 12 - паренхима сердцевины (6-12 - центральный цилиндр).

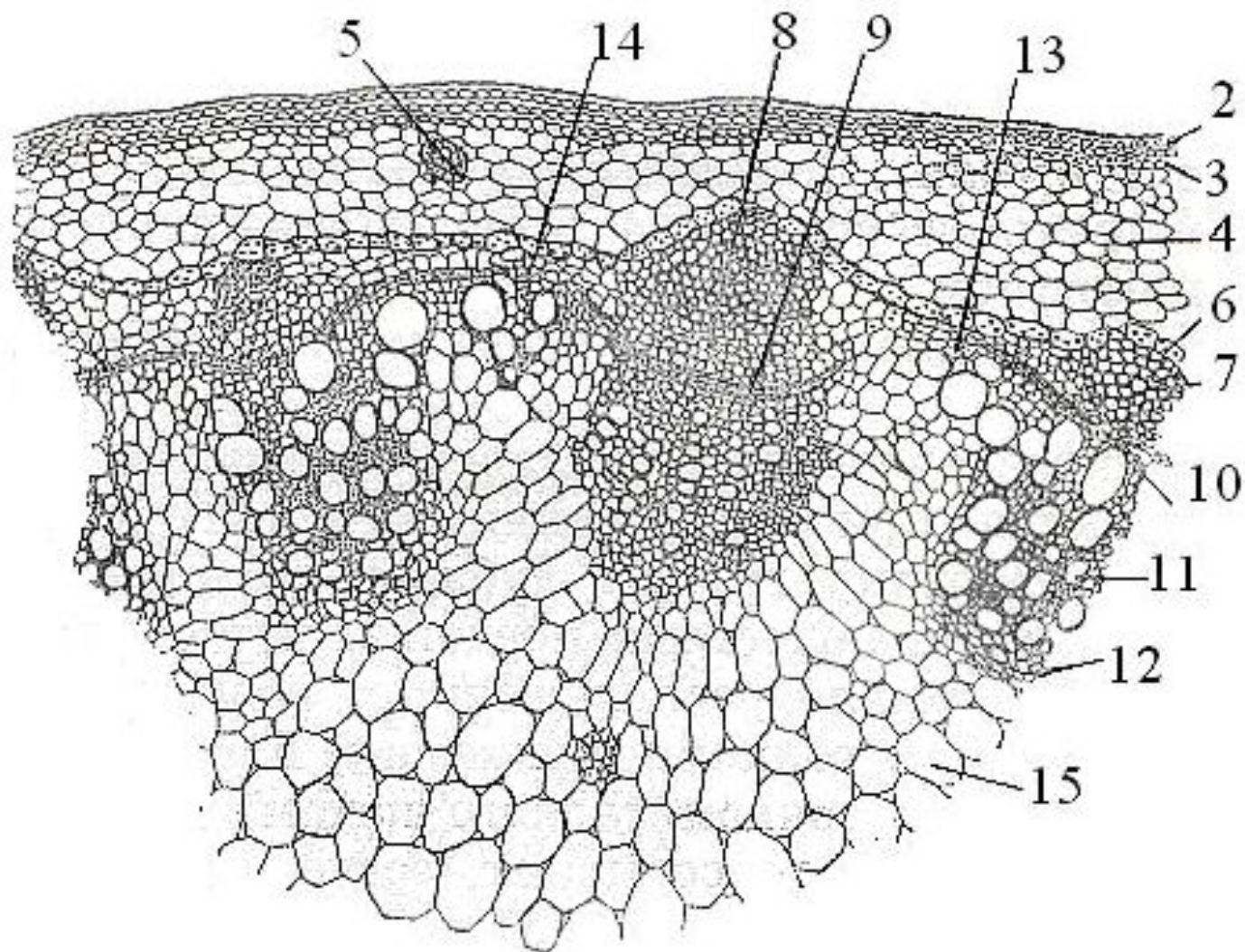
## Переходный тип строения стебля на примере подсолнечника

В паренхиме сердцевинных лучей межпучковый камбий образует новые коллатеральные пучки, которые располагаются между старыми. Постепенно новые и старые пучки разрастаются и сливаются. В итоге образуется сплошной слой ксилемы, снаружи к которой примыкает слой камбия, а за ним слой флоэмы .

## Сплошной тип строения стебля на примере льна

Особенность внутреннего строения стебля льна – это мощно развитый твердый луб, пучками расположенный по периферии. Он имеет большое значение при использовании льна в качестве прядильной культуры.

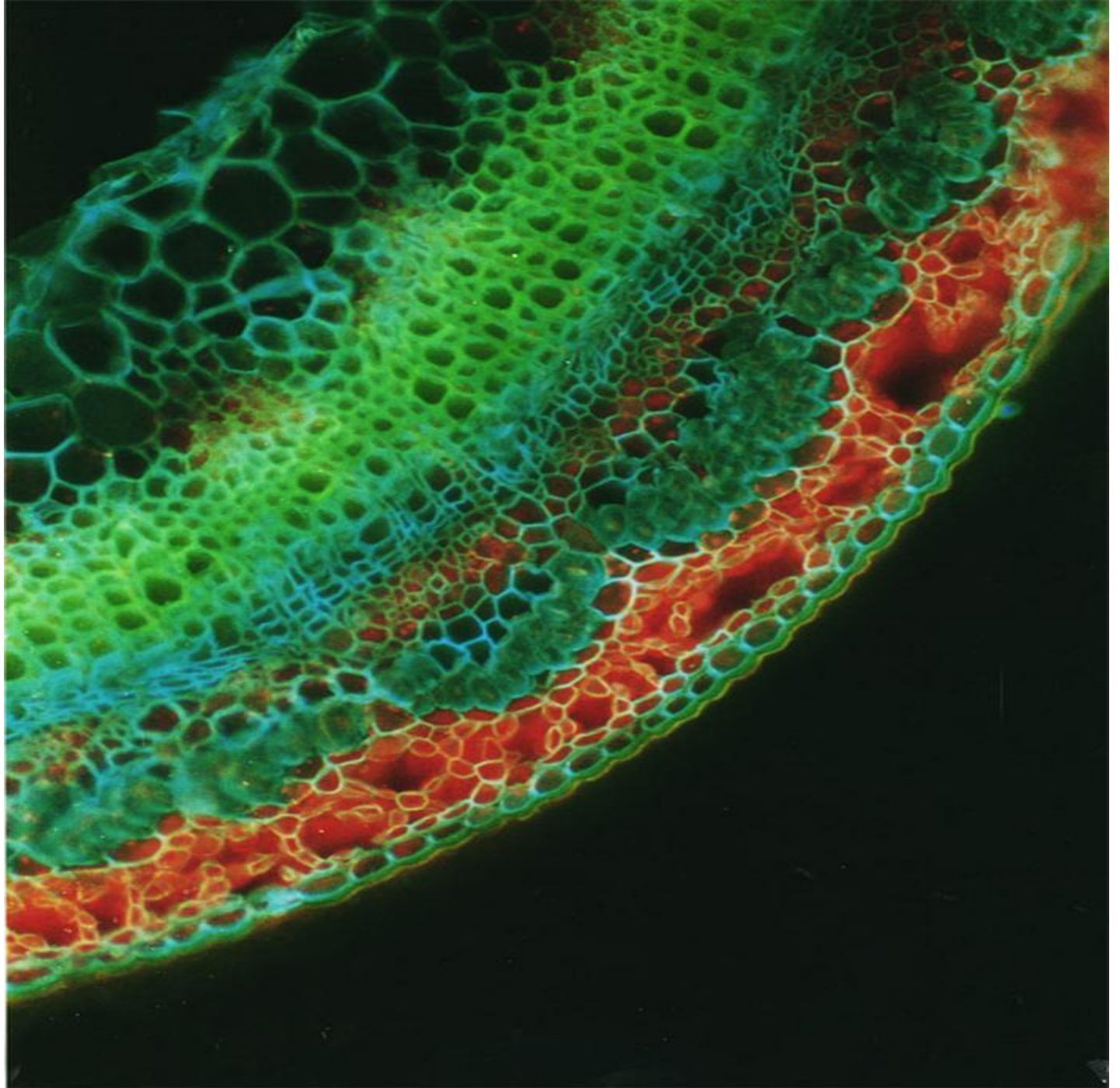
Непрерывное расположение камбия обуславливает сплошное расположение луба и древесины.



Переходный тип строения стебля подсолнечника

2 - эпидерма, 3 - колленхима, 4 - паренхима коры, 5 - смоляной ход, 6 - эндодерма (3-6 - первичная кора), 7 - склеренхима, 8 - первичная флоэма, 9 - вторичная флоэма, 10 - пучковый камбий, 11 - вторичная ксилема, 12 - первичная ксилема,

13 - межпучковый камбий, 14 - пучок из межпучкового камбия, 15 - паренхима сердцевины (7-15 - центральный цилиндр)



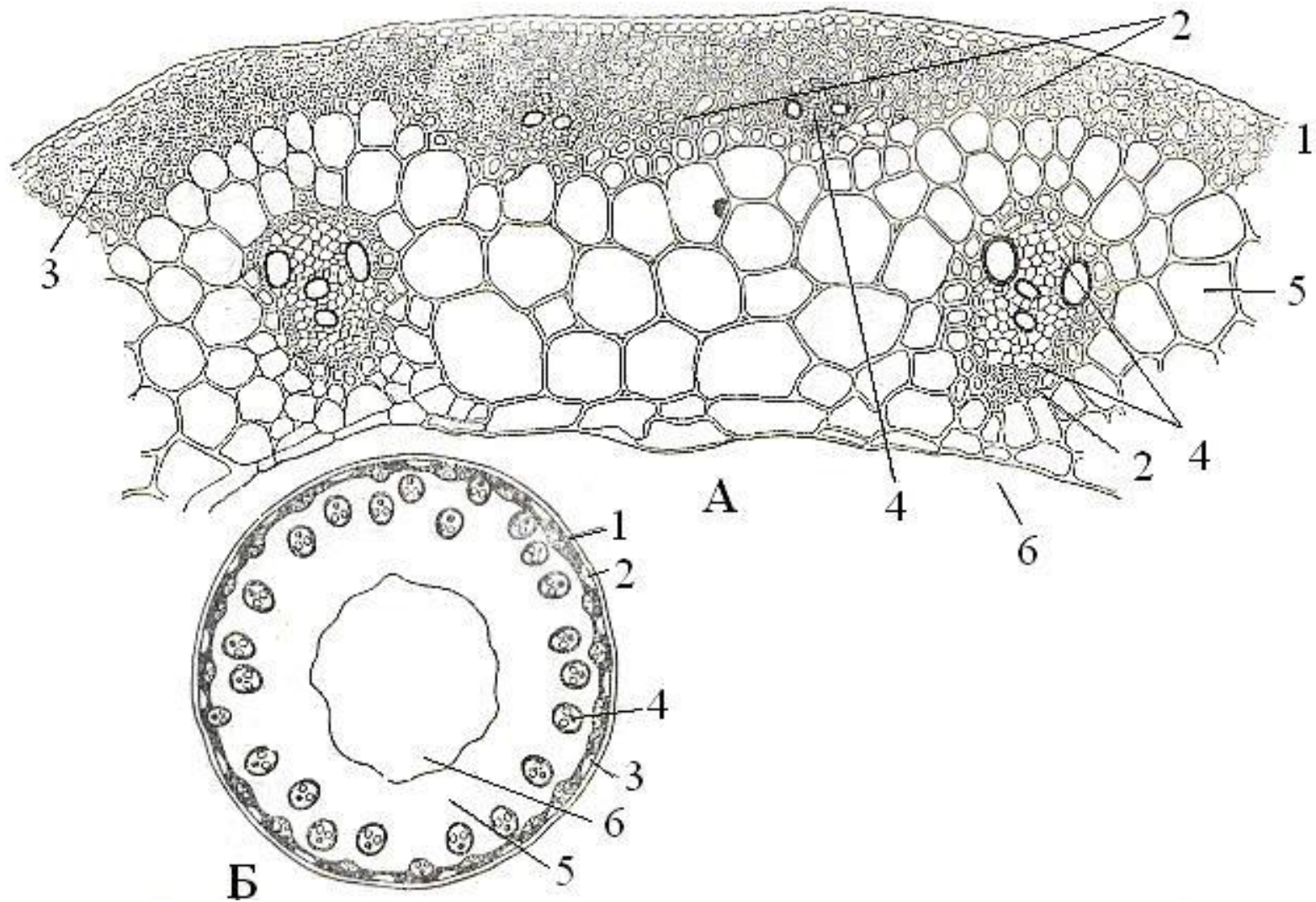
## **Первичное строение стебля однодольных растений на примере ржи**

Однодольные растения являются преимущественно травянистыми растениями.

Стебель злаков соломина с хорошо выраженными междоузлиями, вздутыми узлами и центральной полостью. У основания примордиев закладываются в большом количестве прокамбиальные тяжи. Зайдя в стебель они не сливаются между собой, образуя т.н. **индивидуальные листовые следы**. Крупные пучки заходят в стебель на большую глубину, а мелкие – на меньшую: поэтому на поперечном срезе более крупные пучки располагаются в центре, а мелкие – по периферии. Крупные пучки проходят по междоузлию, затем отклоняются к периферии и в узлах соединяются с другими пучками анастомозами.

В стебле нет четкого деления на первичную кору и центральный цилиндр. Лучей нет. Кора состоит из островков хлоренхимы, располагающейся под устьицами, и чередующейся с участками склеренхимы.

Проводящие пучки **закрытые коллатеральные**. Краевые клетки пучка дифференцируются в склеренхимную обкладку. Между пучками находится паренхима, которая может склерифицироваться. На поперечном срезе стебля пучки располагаются диффузно т.е. беспорядочно, тип стелы – **атактомстела**. При росте стебля в длину клетки сердцевинки разрываются, образуя полость.



Поперечный срез стебля ржи: 1 - эпидерма, 2 - склеренхима, 3 - хлоренхима, 4 - закрытый коллатеральный пучок, 5 - основная паренхима, 6 - полость.

**Стелярная теория** – это учение о строении и эволюции стел стебля у различных отделов высших растений.

В процессе эволюции стелы происходило разделение цельного осевого тяжа проводящей системы на отдельные тяжи и увеличение паренхимы в проводящих тканях и в сердцевине.

Эволюция стелы включает три направления: протостела, сифоностела и полистелия.

**Протостела** имеет три модификации: гаплостела, актиностела и плектостела. **Гаплостела** представляет собой округлый тяж ксилемы, который кольцом окружен флоэмой; **актиностела** – лопастная ксилема, окруженная флоэмой и **плектостела** – ксилема раздроблена на отдельные тяжи вокруг нее находится флоэма. Встречается у микрофилльных растений (плауновидных).

**Сифоностела** – характеризуется развитием сердцевины и листовых прорывов (**лакун**), заполненных паренхимой. Выделяют три модификации сифоностелы: **эктофлойная сифоностела** – характеризуется расположением флоэмы снаружи от ксилемы (ужовник, гроздовник); **амфифлойная сифоностела** – отличается наличием не только наружной, но и внутренней флоэмы (адиантум, масилия) и **диктиостела** – состоит из концентрических амфикрибральных пучков (меристел), расположенных по кругу (щитовник, кочедыжник).

**Полистелия** хар-ся появлением множества стел, и постепенной редукцией осевой проводящей системы.

Выделяют эвстелу, атактостелу, артростелу. **Эвстела** – открытые коллатеральные и биколлатеральные пучки располагаются вокруг сердцевины. X-на для голосеменных и двудольных покрытосеменных.

**Атактостела** – осевая проводящая системы стебля полностью редуцирована, листовые проводящие коллатеральные пучки зайдя в стебель располагаются диффузно и становятся проводящей системой стебля. X-на для однодольных.

**Артростела** – закрытые коллатеральные пучки располагаются по кругу, но в узлах каждый из них расщепляется на 3. Хар-на для хвощей.



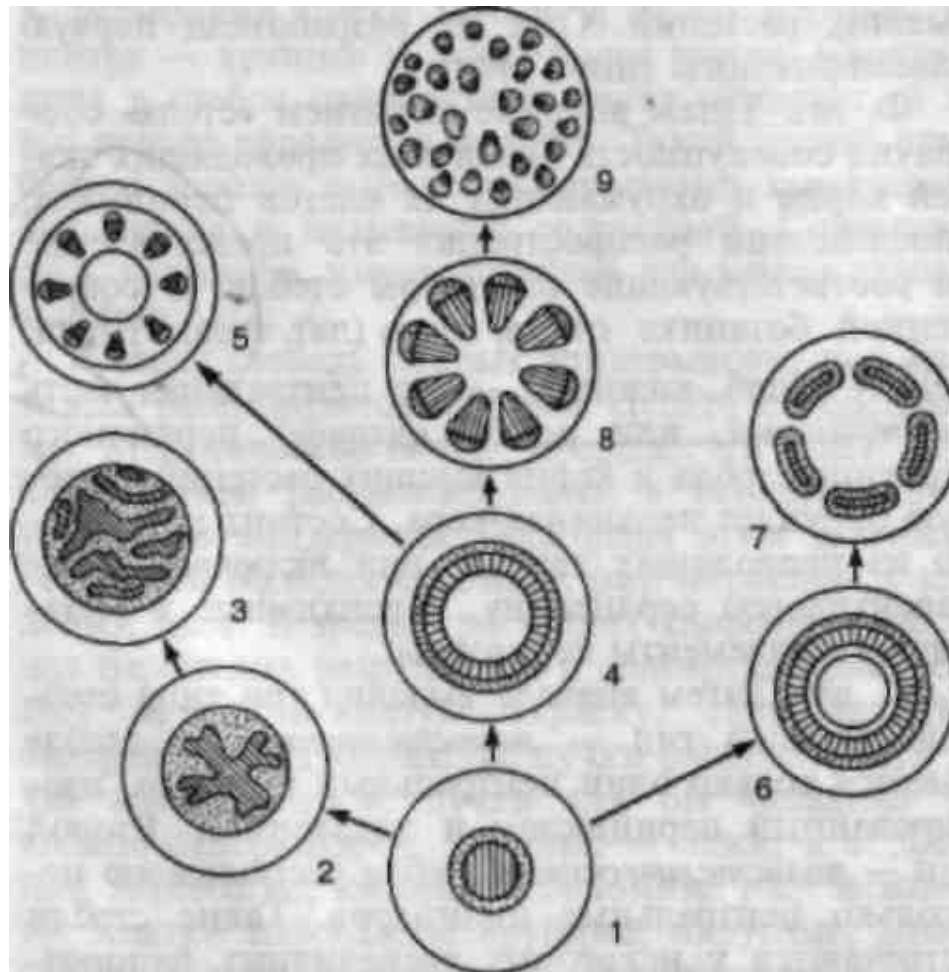


Схема эволюции стелы:

1 — протостела; 2 — актанистсла; 3 — илектостела; 4 — эктофлойная сифностела; 5 — артростела; 6 — амфифлойная сифностела; 7 — диктиостела; 8 — эвстела; 9 — атактостела