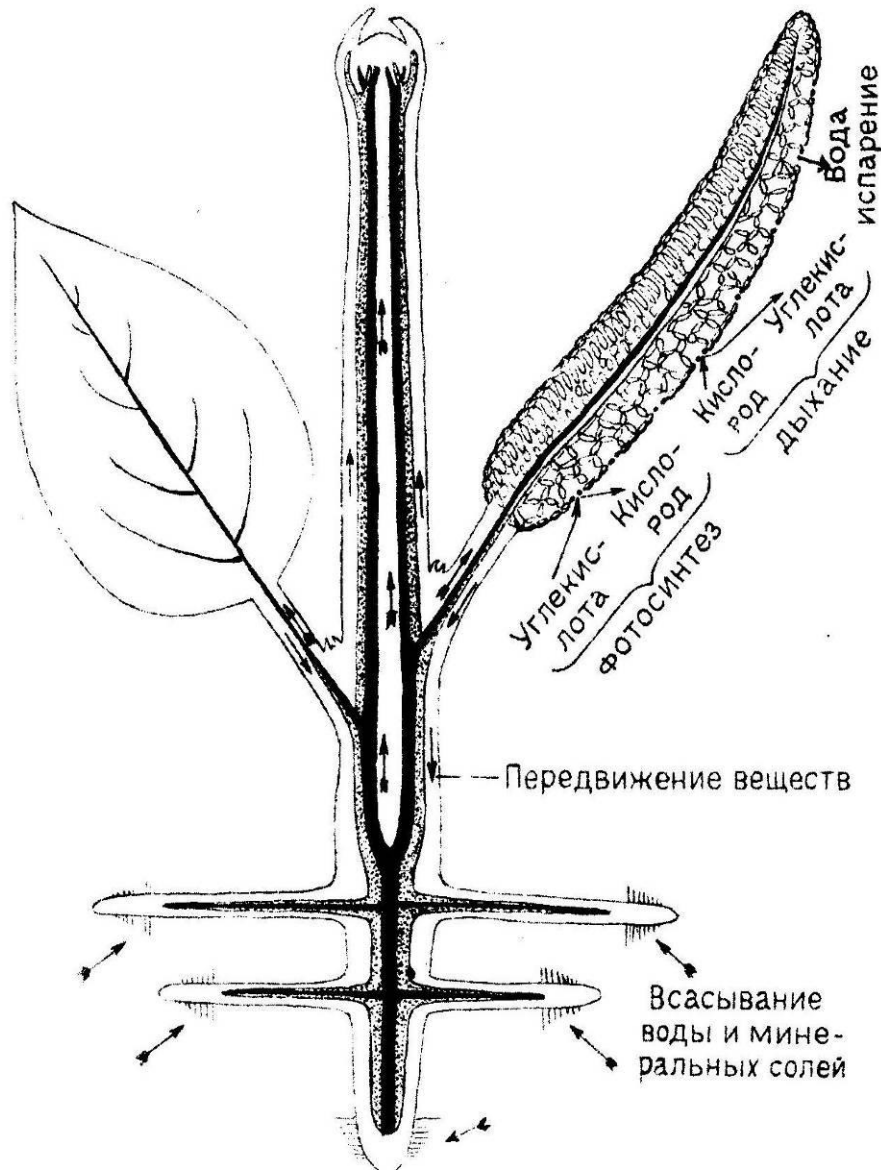


Морфология и анатомия стебля



Функции стебля.

1. Проводит от корней воду и минеральные соли, а от листьев – органические вещества ко всем органам.
2. Стебель обеспечивает механическую устойчивость и прочность надземной части растения.
3. Стебель обеспечивает ветвление, создавая большую ассимиляционную поверхность.
4. Может запасать питательные вещества.
5. Может участвовать в вегетативном размножении.

Типы стеблей по продолжительности жизни

- **Травянистый** (мягкий, зеленый) – живет один вегетационный период. Встречается у большинства наших трав и на однолетних побегах деревьев.

- **Древесный** (жесткий, одревесневший)- живет более одного года.

Кипарис мексиканский
– 10000 лет

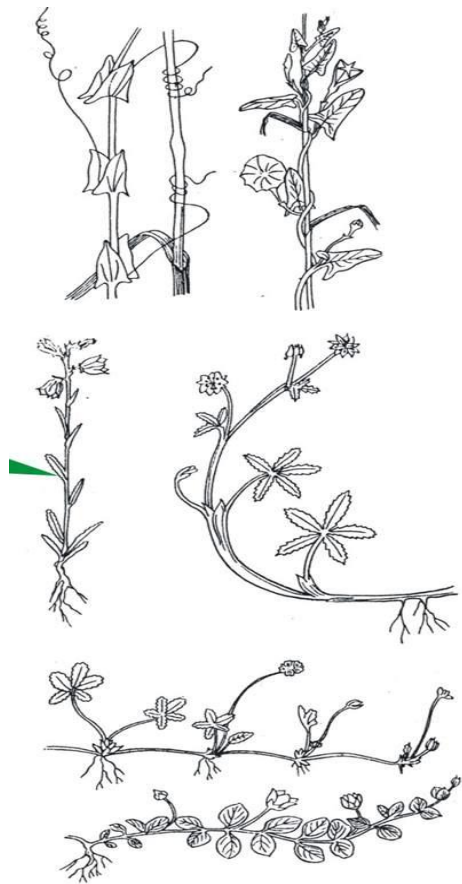
Секвойя – 5000 лет

Дуб, ель – 1200 лет

Шиповник – 400 лет

Яблоня – 200 лет

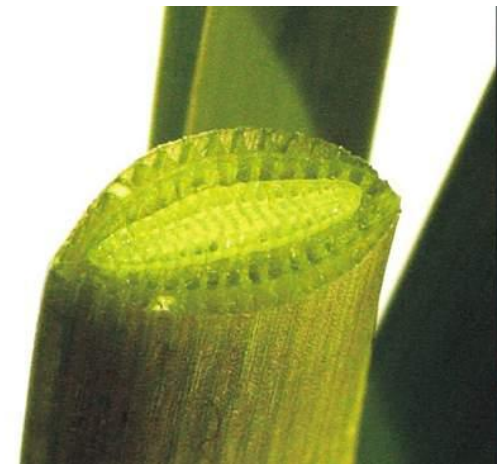
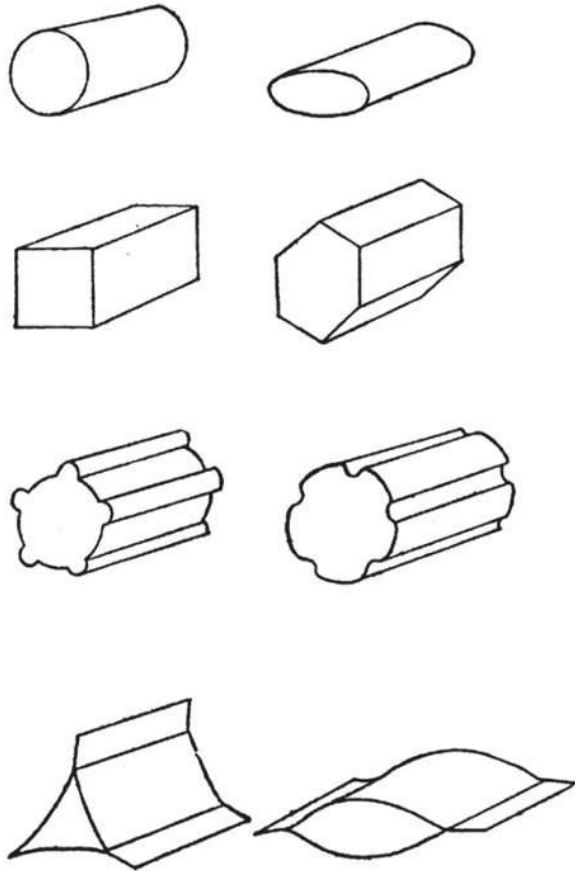
Типы стеблей по расположению: прямостоячий и приподнимающийся



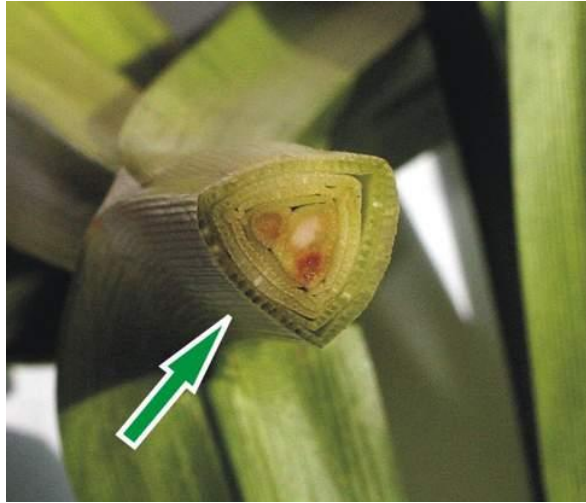
Лежачий, ползучий, цепляющийся, вьющийся



Типы стеблей по поперечному сечению: округлый и сплюснутый

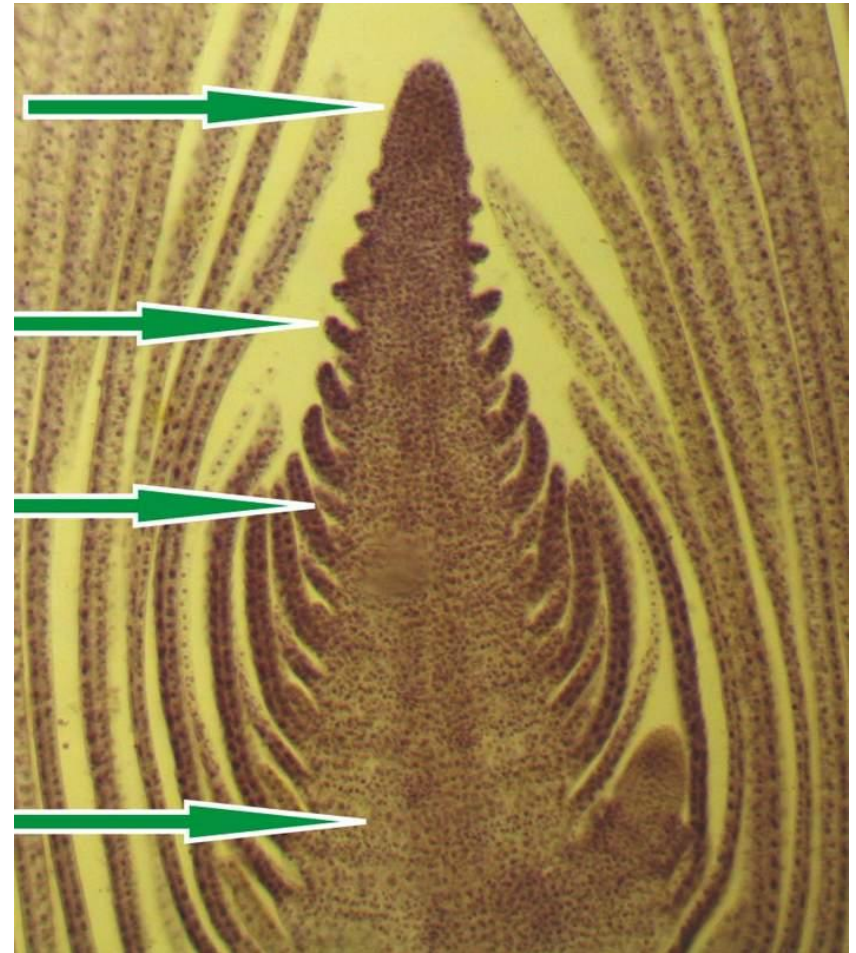


Типы стеблей по поперечному сечению: трехгранный, 4-хгранный, многогранный, ребристый

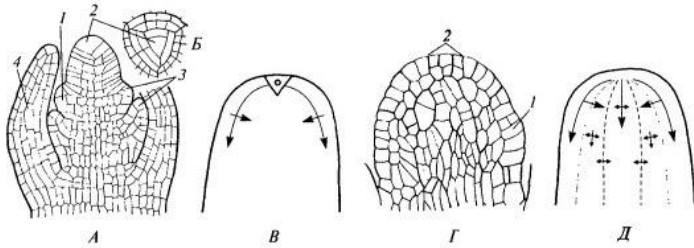


Формирование стебля

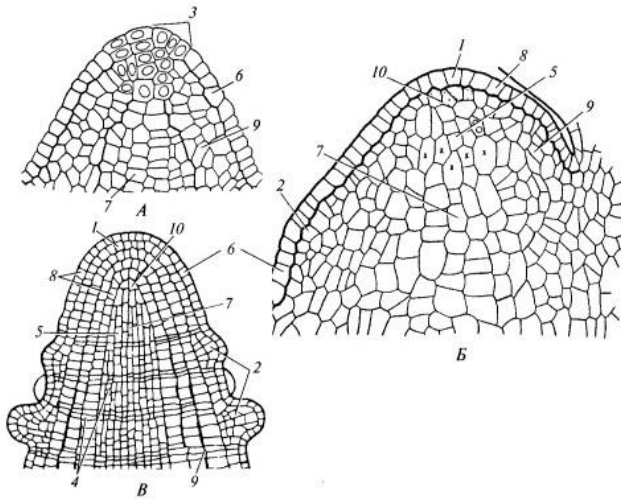
- Стебель формируется из первичной верхушечной меристемы конуса нарастания стебля по той же схеме, что и корень: а) **первичная покровная ткань**, б) **первичная кора** и в) **центральный осевой цилиндр**.
- **Первичная покровная ткань** стебля – эпидермис со всеми признаками, характерными для двудольных растений.



Апекс побега

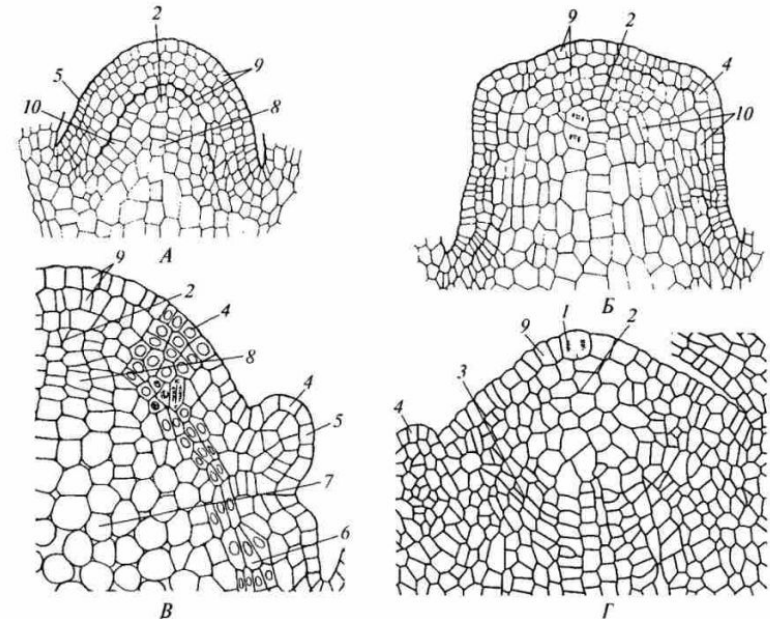


Строение апексов побегов хвоща (*Equisetum* sp.) (А—В) и плауна (*Lycopodium* sp.) (Г—Д). Продольный срез апекса (А, Г), внешний вид сверху (Б) и схемы направлений делений клеток (В, Д) (по Э.Страсбургеру и др., 1962; Б.Кауссманну, 1963): 1 — зачаток листа; 2 — инициаль/и; 3 — инициаль листового примордия; 4 — растущий лист



Строение апексов семенных растений. продольные срезы (по Э.Страсбургеру и др., 1962; Б.Кауссманну, 1963; И.П.Боролину, 1938):

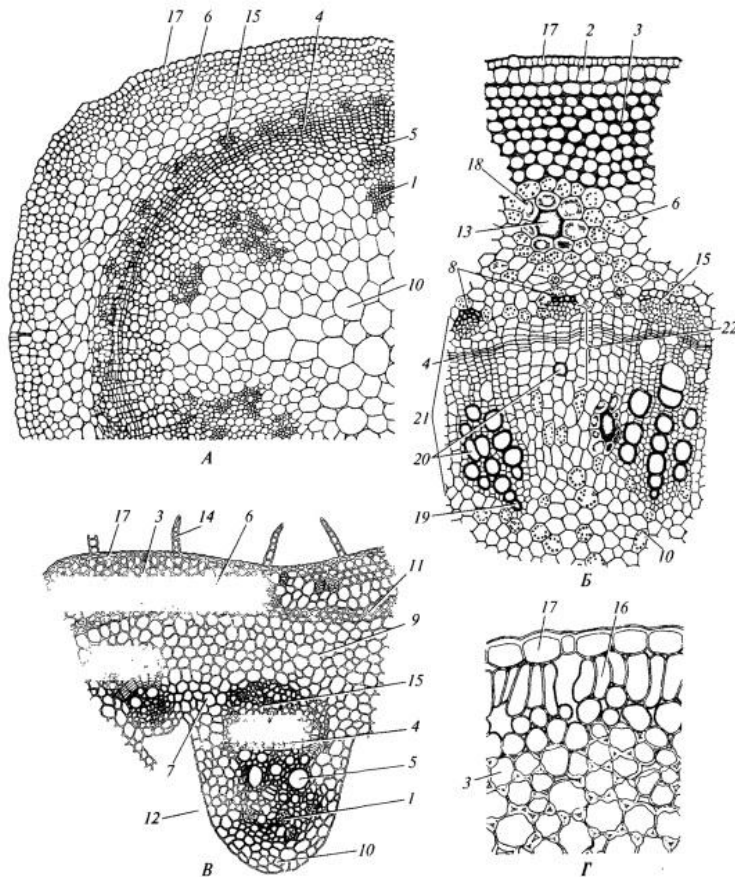
А — секвойя вечнозеленая (*Sequoia sempervirens*); Б — филлокладус трикомансовый (*Phyllocladus trichomanoides*); В — водяная сосенка (*Hippuris vulgaris*); 1 — апикальные клетки; 2 — зачаток листа; 3 — инициальные клетки; 4 — интеркалярная «меристема»; 5 — корпус; 6 — протодерма; 7 — стержневая меристема; 8 — туника; 9 — фланговая меристема; 10 — центральные материнские клетки



Продольные срезы апексов побегов зверобоя уральского (*Hypericum uralum*) (А, Б), льна многолетнего (*Linum perenne*) (В) и сосны всемоуговой (*Pinus strobus*) (Г) (по Б.Хуберу, 1961; К.Эзау, 1969; К. Эзау, 1980, с изменениями):

А — перед заложением листьев; Б, Г — после заложения листа/листьев, В — начальная стадия заложения листа; 1 — делящаяся инициальная клетка апикальной меристемы; 2 — корпус; 3 — камбиальная зона; 4 — листовое примордий; 5 — протодерма; 6 — прокамбий; 7 — сердцевина; 8 — стержневая меристема; 9 — туника; 10 — фланговая меристема

Строение первичной коры стебля



Строение стеблей ипомеи гибридной (*Ipomoea hybrida*) (А), бегонии серебристой (*Boehmeria argentea*) (Б), тыквы обыкновенной (*Cucurbita pepo*) (В) и периферии кортекса табака махорки (*Nicotiana rustica*) (Г) на поперечных срезах (по Л. И. Курсанову и М. И. Голенкину, 1937; Ф. Н. Крашенинникову, 1937; В. Ф. Раздорскому, 1949; Л. И. Лотовой и А. К. Тимонину, 1989):

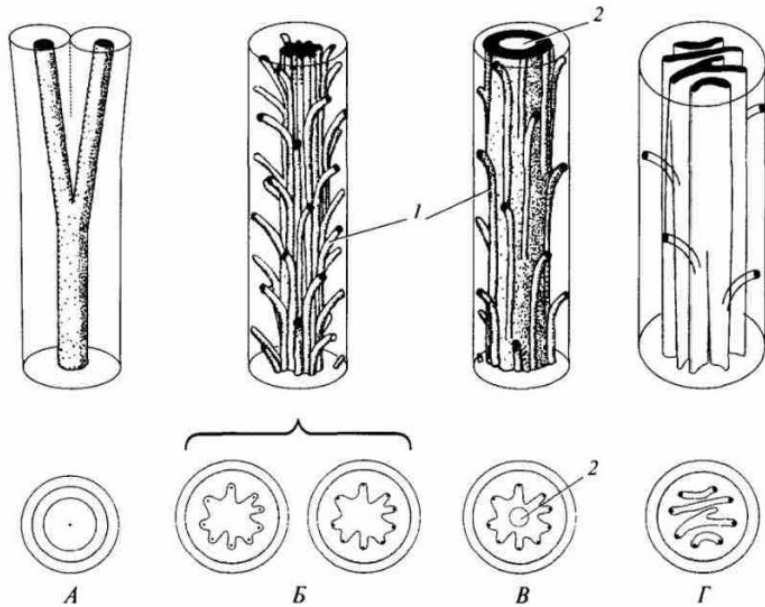
1 — внутренняя флоэма; 2 — гиподерма; 3 — колленхима; 4 — камбий; 5 — ксилема; 6 — кортикальная паренхима; 7 — (первичный) луч; 8 — протофлоэма; 9 — перициклическая паренхима; 10 — сердцевина; 11 — перициклическая склеренхима; 12 — сердцевинная полость; 13 — схизогенное вместилище; 14 — трихома; 15 — флоэма; 16 — хлоренхима; 17 — эпидерма; 18 — энителии; 19 — первичная ксилема; 20 — вторичная ксилема; 21 — первичный пучок; 22 — вторичный пучок

- Она всегда зеленая, т.е. содержит в клетках хлоропласты
- Число слоев клеток, составляющих ее варьирует от множества до одного.
- Могут входить следующие ткани:
- Хлоренхима, колленхима, паренхима, крахмалоносное влагалище и выделительные структуры.

Строение центрального осевого цилиндра

- Наружный слой клеток дифференцируется в эпидерму. Клетки вытянутые вдоль стебля, а в парадермальной плоскости имеют форму правильных многоугольников.
- На периферии стебля начинают формироваться ткани кортекса. Субэпидермально закладывается хлоренхима. В виде сплошного слоя или продольными тяжами между гранями стебля.
- Для папоротников и плаунов субэпидермально закладывается склеренхима. У хвощей тяжи склеренхимы располагаются субэпидермально в ребрах стебля. У двудольных растений субэпидермально закладывается колленхима в виде сплошного слоя (пластинчатая) или в ребрах стебля (уголковая).
- У споровых растений внутренний слой кортекса дифференцируется в эндодерму с поясками Каспари. У семенных растений эндодерма ничем не отличается от паренхимных клеток, часто несёт крупные амилопласты (крахмалоносное влагалище). У однодольных растений кортекс не развивается.
- Внутри от кортекса остается массив меристем в виде полого цилиндра (семенные растения) и в дальнейшем именуется остаточной меристемой, либо в виде сплошного цилиндра (споровые растения), не имея специального названия.
- У споровых растений наружный слой дифференцируется в перецикл. Оставшиеся часть меристемы либо превращается в прокамбий целиком, либо в прокамбий превращается только периферическая часть, а центральная часть превращается в паренхиму сердцевины.
- Таким образом формируется либо протостела, либо сифоностела

Типы стел

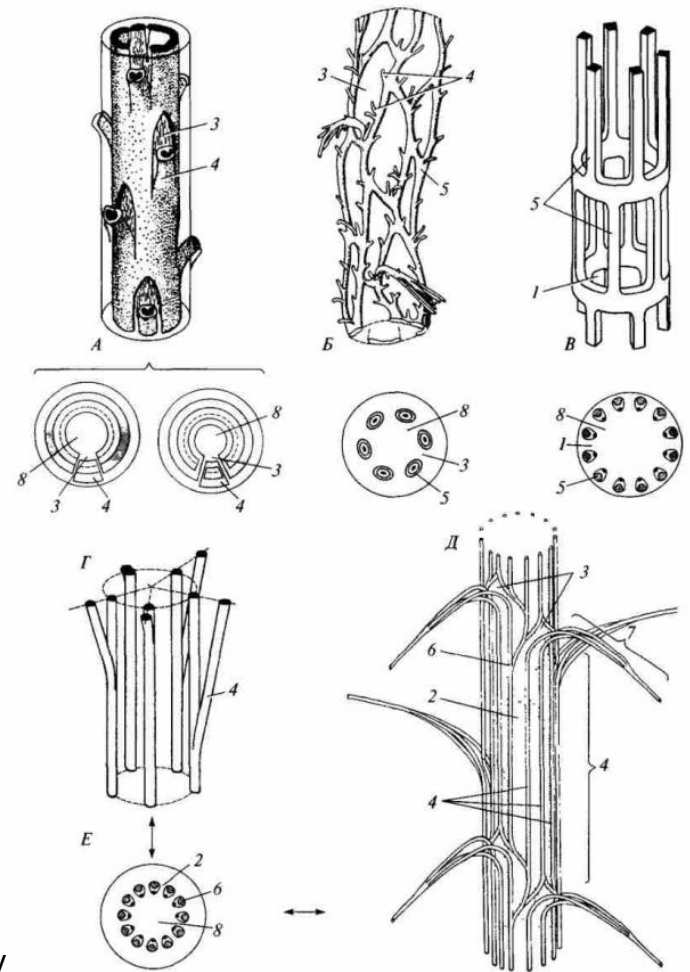


Типы протостелы (по Б. Кауссманну, 1963; ориг.):

A — гаплостела с центрархной протоксилемой; *B* — актиностела с мезархной (слева) и экзархной (справа) протоксилемой; *B* — медулированная актиностела с экзархной протоксилемой; *G* — плектостела с экзархной протоксилемой; 1 — листовые следы; 2 — сердцевина. Флоэма на срезах стелы показана серым цветом, протоксилема — черным, метаксилема — белым

A — перед заложением листьев; *B*, 1 — после заложения листа/листьев, *B* — начальная стадия заложения листа; 1 — делящаяся инициальная клетка апикальной меристемы; 2 — корпус; 3 — камбиевидная зона; 4 — листовые примордии; 5 — протодерма; 6 — прокамбий; 7 — сердцевина; 8 — стержневая меристема; 9 — туника; 10 — фланговая меристема

- Гаплостела имеет центрархную протоксилему и экзархную протофлоэму
- Актиностела имеет либо мезархную либо экзархную протоксилему и экзархную протофлоэму. Иногда прокамбий сердцевины превращается в склеренхиму или паренхиму (медулированная актиностела)
- Чем актиностела отличается от радиального пучка корня?
- Плектостела имеет экзархную протоксилему



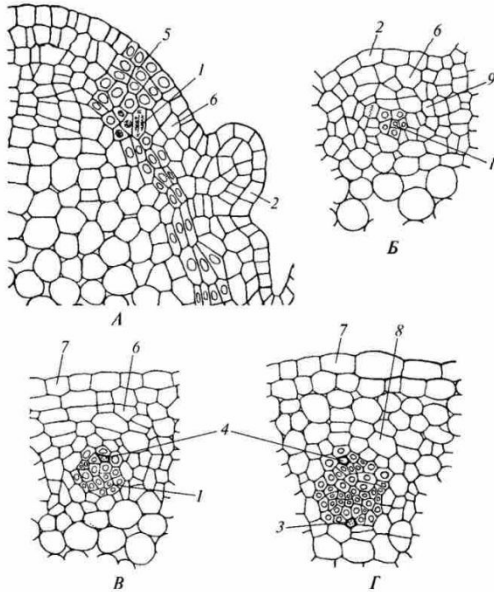
Типы симфлостелы (по Б. Кауссманну, 1963; А. К. Тимонину, 1988; ориг.):

A — эктофлойная (слева) и амфифлойная (= соленостела, справа) симфлостелы с мезархной протоксилемой; *B* — диктиостела с мезархной протоксилемой; *V* — артростела с эндархной протоксилемой; *G* — полистела с мезархной или эндархной протоксилемой; *D* — эвстела с эндархной протоксилемой, *E* — поли- или эвстела в сечении, с эндархной протоксилемой; 1 — лакуна; 2 — первичный луч; 3 — листовая лакуна; 4 — листовые следы; 5 — меристема; 6 — проводящий пучок стелы; 7 — проводящая система листовой оси; 8 — сердцевина; флоэма на срезах стелы показана серым, протоксилема — черными штрихами и точками, метаксилема — белым

Сифоностелы

- Эктофлойная сифоностела : трубка ксилемы (мезархная протоксилема) вложена в трубку флоэмы (экзархная протофлоэма) Ниже узлов стелы в радиальном направлении ответвляются от 2 до нескольких пучков листового следа, пересекающие кортекс и простирающиеся дальше в вайю. На своём протяжении они сливаются в «U» образный пучок. Выше места отхождения пучков листового следа образуется общая листовая лакуна. Листовая лакуна состоит из паренхимы кортекса и паренхимы сердцевины.
- Соленостела схожа с эктофлойной сифоностелой, но имеет больший набор тканей. Соленостела имеет наружный и внутренний перецикл, эндодерму и флоэму. Внутренняя протофлоэма эндархная, а наружная экзархная. Протоксилема мезархная. В области листовой лакуны наружная и внутренняя флоэмы, перецикл и эндодерма соединяются.
- Иногда одна соленостела вложена в другую соленостелу и таким образом формируется полициклическая соленостела (сейчас от 2 до 4 таких комплексов может присутствовать, а раньше встречались представители с 12 соленостелами вложенными друг в друга)
- Соленостеля развивается только в удлинённых стеблях, а в укороченных стеблях крупные листовые лакуны разных узлов перекрываются, вследствие чего проводящие ткани располагаются не в виде полых трубок а в виде анастомозирующих меристел между лакунами. Каждая меристела окружена перециклом и эндодермой. Под эндодермой располагается флоэма с экзархной протофлоэмой, а центре меристелы располагается ксилема. Протоксилема мезархная. Это всё диктиостела.
- Артростела. В области узла выглядит как эктофлойная сифоностела, от которой в радиальном направлении ответвляются одиночные пучки листовых следов к мутовке листьев. Выше места отхождения пучка от стелы лакуна не образуется. В междоузлии образуются очень крупные лакуны не связанные ни с какими следами. Они разделяются на параллельные меристелы не контактирующие друг с другом. Протофлоэма экзархная, протоксилема эндархная. Эндодерма формируется либо только из внутренней части кортекса (наружная эндодерма), либо из внешних клеток сердцевины и внутренней части кортекса, отделяя проводящую зону от других тканей. Иногда эндодерма формируется вокруг каждого пучка.
- Полистела. Тяжи меристел окружали сердцевину. Меристелы состояли из тяжа ксилемы с мезархной или эндархной протоксилемой и тяжа флоэмы. Проводящие пучки листовых следов ответвлялись радиально и проходили несколько междоузлий прежде чем попасть в лист.

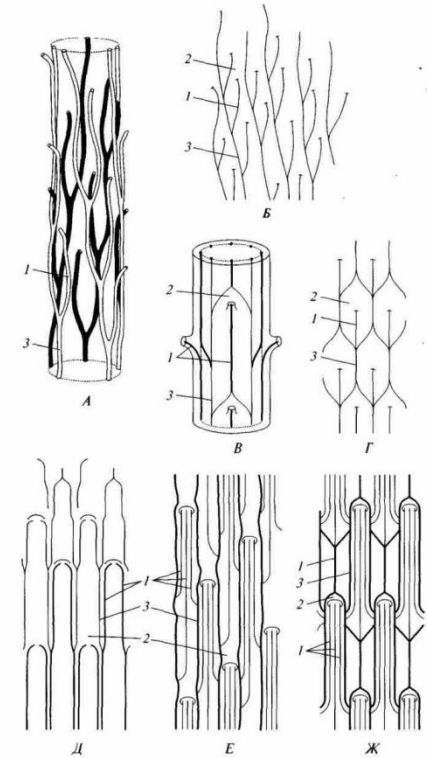
Эвстела



Дифференциация проваскулярного тяжа и первых проводящих элементов в эвстелическом стебле льна многолетнего (*Linum perenne*) на продольном (А) и поперечном (Б—Г) срезах (по К.Эсау, 1969):

1 — прокамбий проваскулярного тяжа; 2 — протодерма; 3 — протоксилема; 4 — протофлоэма; 5 — примордий листа; 6 — развивающийся кортекс; 7 — эпидерма; 8 — кортекс; 9 — остаточная меристема

- Эвстела. Пучки листовых следов идут в тангенциальном направлении и проходят определенное расстояние в стебле параллельно им, лишь затем отклоняются в лист. Участок стебля в области узла над местом отхождения листового следа — листовая лакуна. Паренхимный сектор между пучками — первичный луч. Пучки в основном коллатеральные с эндархной протоксилемой и экзархной протофлоэмой. Иногда биколлатеральные — внутренняя флоэма (внутренняя протофлоэма эндархная). В основном перецикла нет, так как вся остаточная меристема пошла на формирования прокамбия, но у древесных форм внутренняя зона остаточной меристемы превращается в перимедулярную зону, лишенную проводящих элементов и состоящую из более мелких, чем сердцевина, лигнифицированных клеток. Проваскулярный пучок закладывается в узле под листовым примордием и дальше прокамбий дифференцируется акропитально в лист и базипетально в стебель. В стебле тяж прокамбия удлиняется по ортостихе до ниже расположенного узла, где отклоняется в тангенциальном направлении и присоединяется к более старому листовому пучку соседнего листового следа. Ксилема дифференцируется в в узле и дальше развивается акропитально в лист и базипетально в стебель, а флоэма закладывается в нескольких местах и в каждом месте развивается акропитально и базипетально. Листовые следы бывают одно-, двух- или многопучковыми из нечетного числа пучков (3, 5, 7 редко больше). Средний пучок называют медианным (М), а остальные латеральные разных порядков по их удаленности от медианного



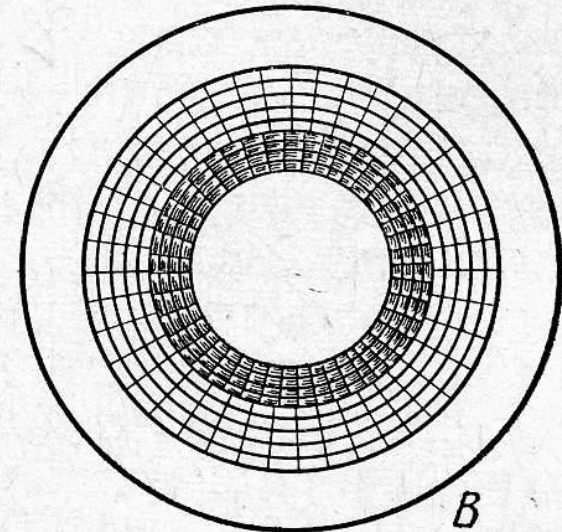
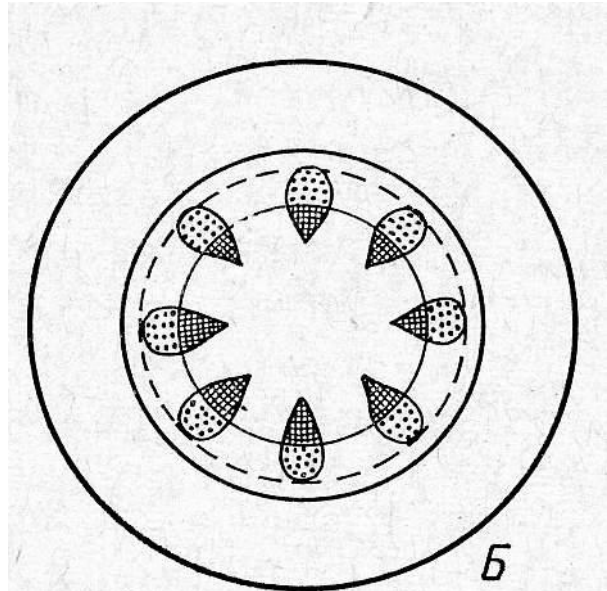
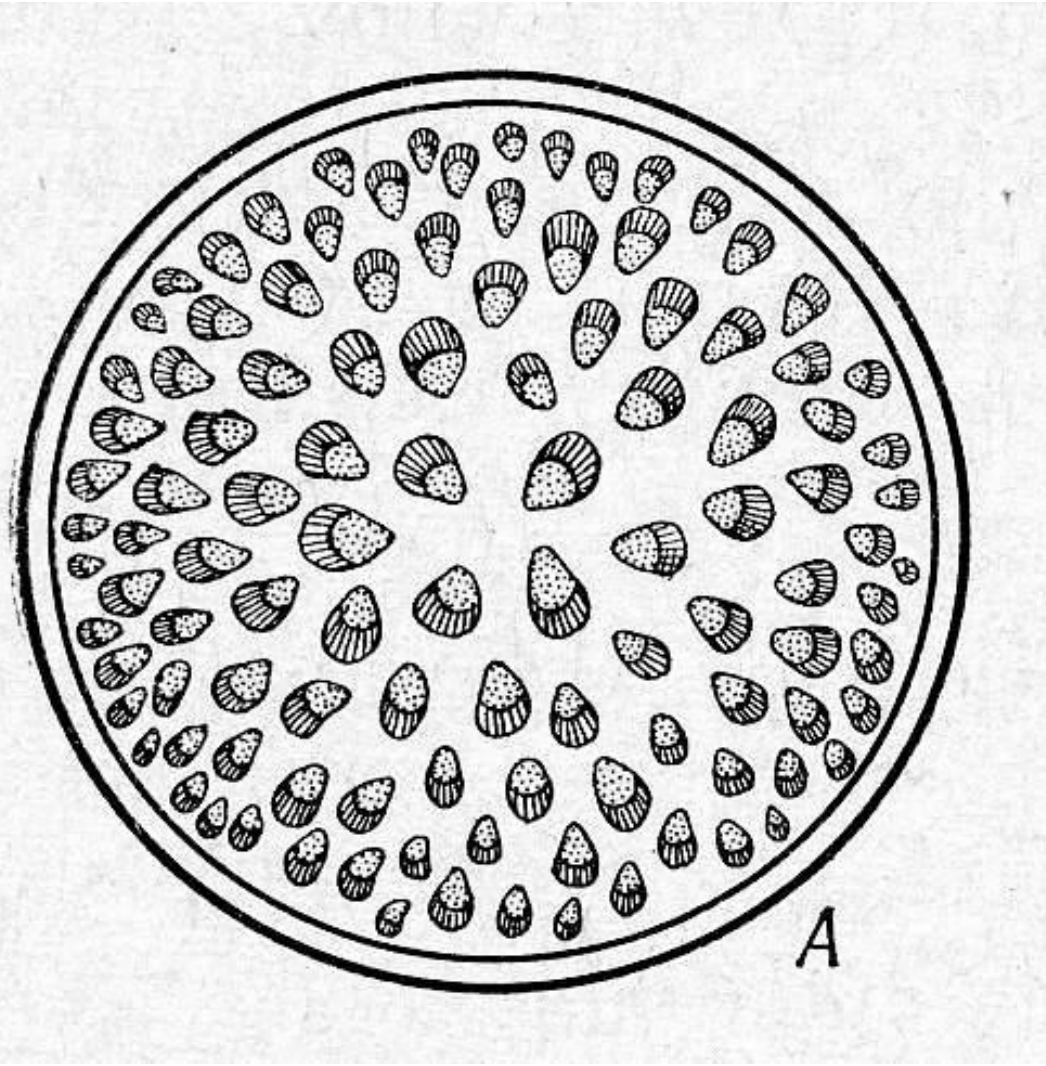
Васкулатура эвстелических стеблей (по В.Н.Любименко, 1923; А.Дж.Имсу и Л.Г.Мак-Даниэльсу, 1935; Б.Кауссманну, 1963; Г.фон Гуттенбергу, 1963):

А, Б — трехмерная реконструкция и диаграмма васкулатуры открытого типа, однопучковые листовые следы; В, Г — трехмерная реконструкция и диаграмма васкулатуры закрытого типа, однопучковые листовые следы; Д — диаграмма васкулатуры открытого типа, двухпучковые следы; Е, Ж — диаграмма васкулатуры открытого и закрытого типов, трехпучковые следы; 1 — пучок листового следа; 2 — листовая лакуна; 3 — пучок стебля

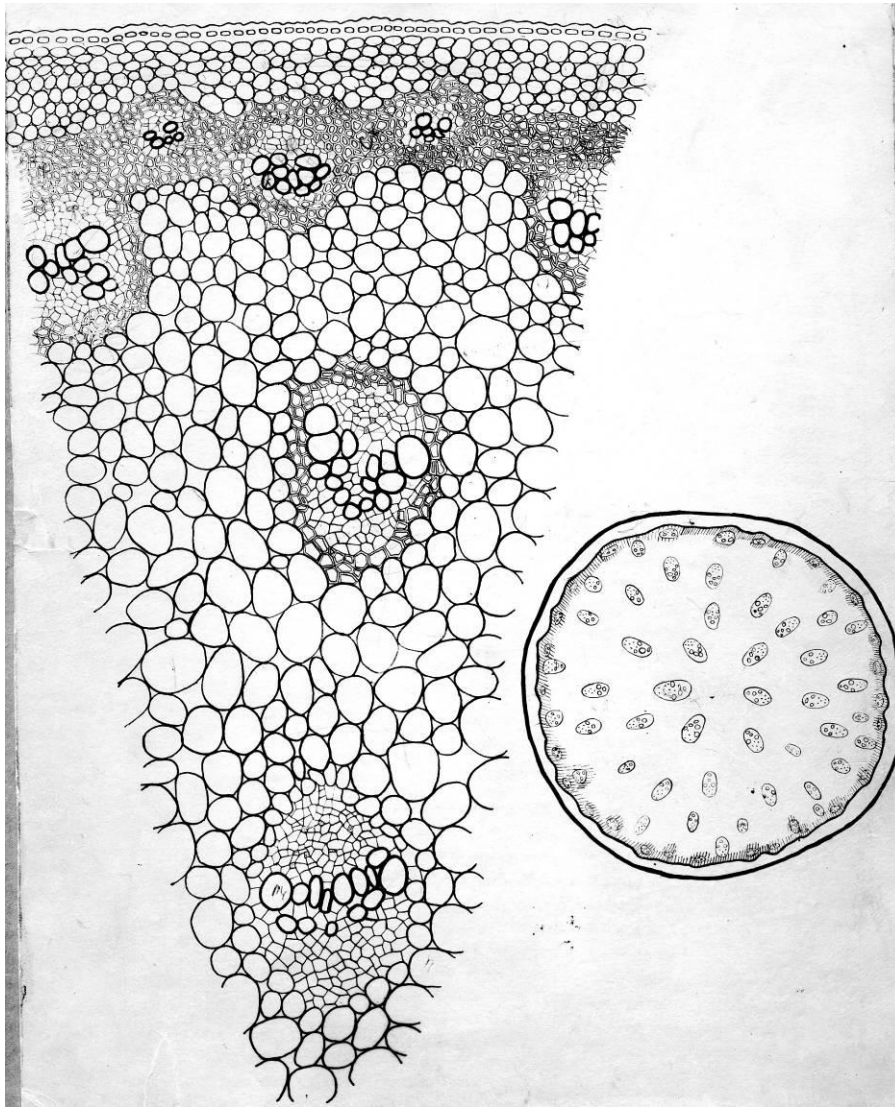
Диагностические признаки анатомии стеблей двудольных и однодольных растений

- **Однодольные**
 1. Проводящие ткани в виде коллатеральных проводящих пучков, расположенных на срезе диффузно.
 2. Проводящие пучки закрытого типа.
 3. Стебель по всей длине имеет только первичное строение.
- **Двудольные**
 1. Проводящие ткани расположены на срезе по кругу: пучками или кольцами.
 2. Проводящие пучки открытые.
 3. Стебель имеет первичное строение только под почкой, остальная часть имеет вторичное строение.

Схемы строения стеблей однодольных (А) и двудольных (Б,В) растений

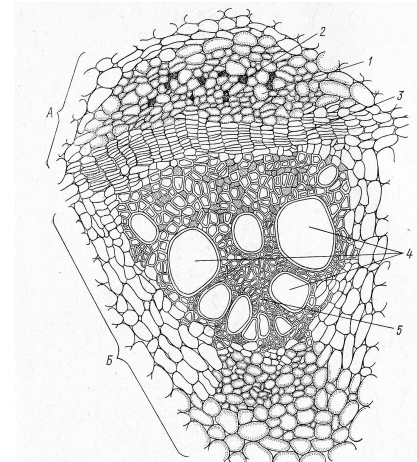
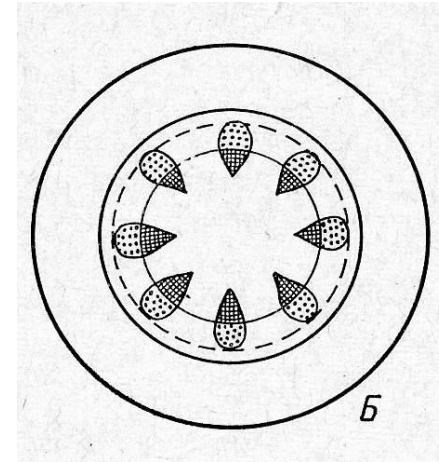
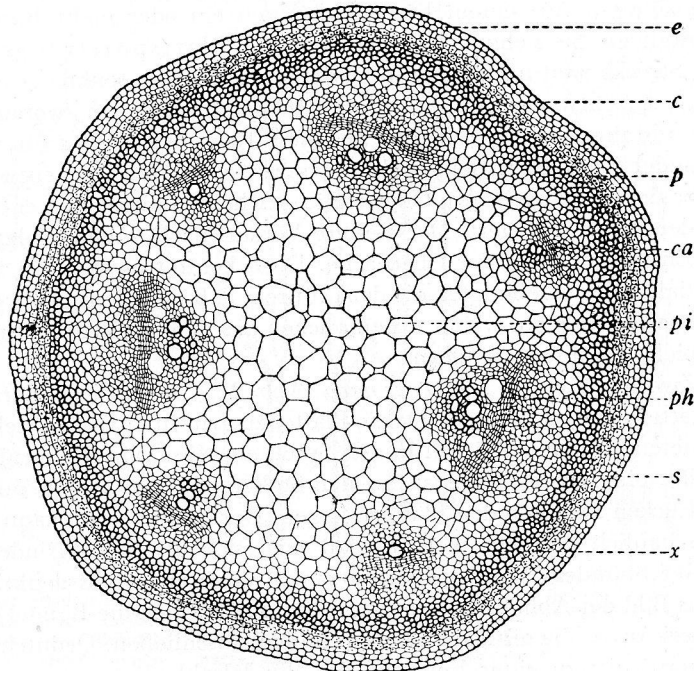


Анатомия стебля однодольного растения (первичное строение)

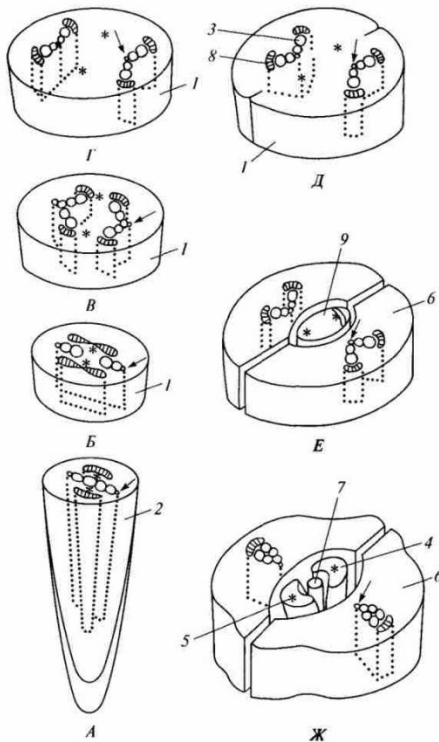


- **Эпидермис с кутикулой.**
- **Ткани первичной коры:** 3-5 слоев хлоренхимы, крахмалоносное влагалище (эндодерма).
- **Центральный осевой цилиндр:** перicyклическая склеренхима, закрытые проводящие пучки, основная паренхима цилиндра.

Анатомия стебля двудольных в первичном строении

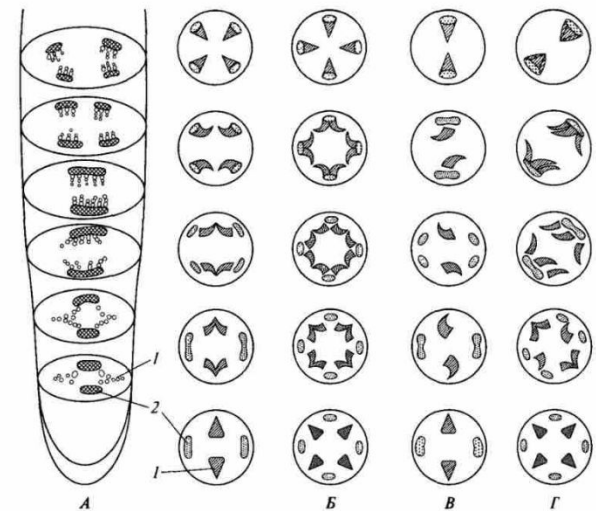


Связь стелы побега и корня



Преобразование васкулатуры побега в радиальный пучок корня (А—Ж) в hypocotyle свеклы (*Beta vulgaris*) (по К. Эсау, 1969):

1 — hypocotyle; 2 — корень; 3 — ксилема; 4 — лист; 5 — медианный пучок листа (листового следа); 6 — семядоля; 7 — стебель; 8 — флоэма; 9 — эпикотиль; стрелки указывают на протоксилему

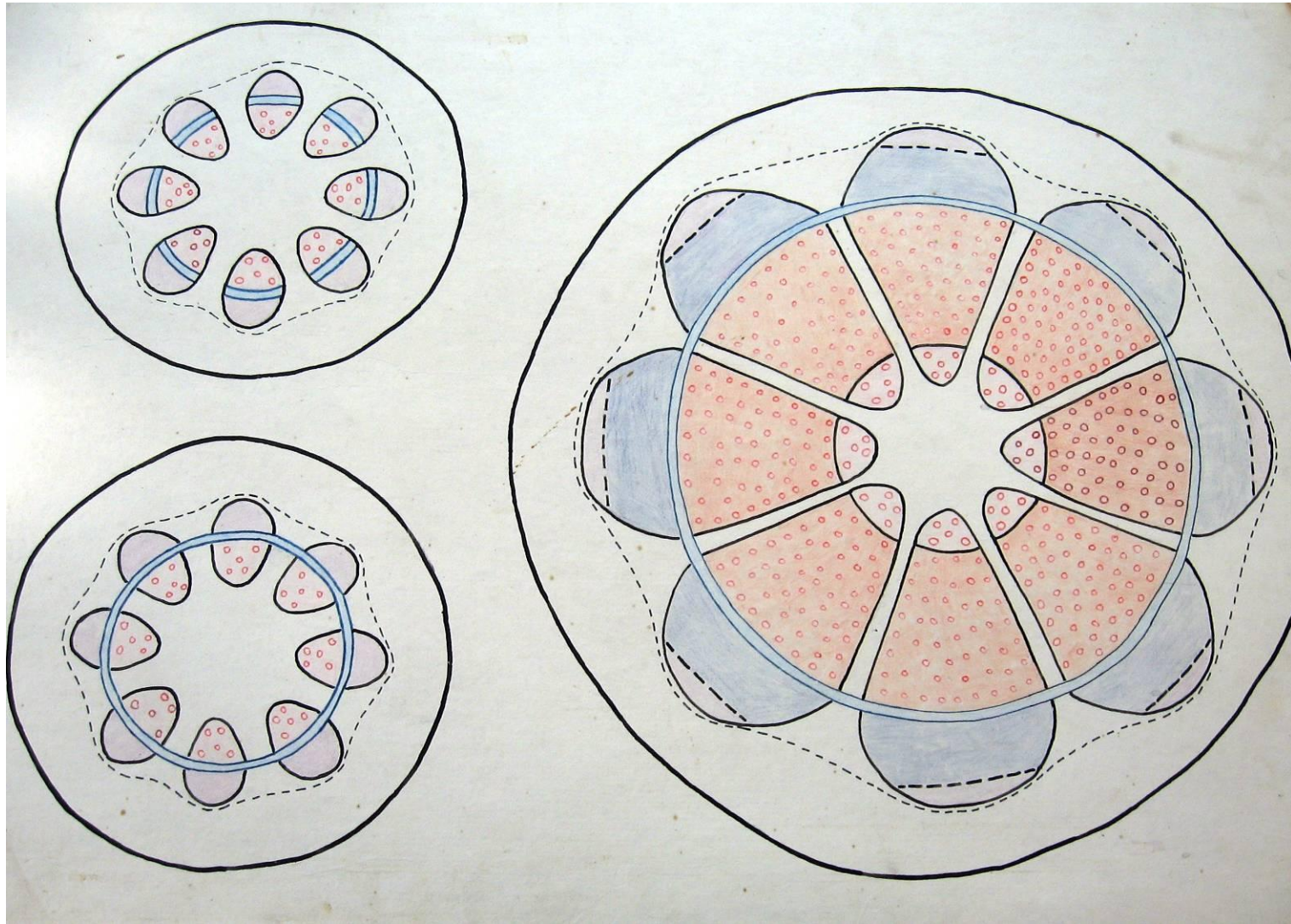


Типы преобразований васкулатуры стебля в радиальный проводящий пучок корня (по В. Ф. Раздорскому, 1949):

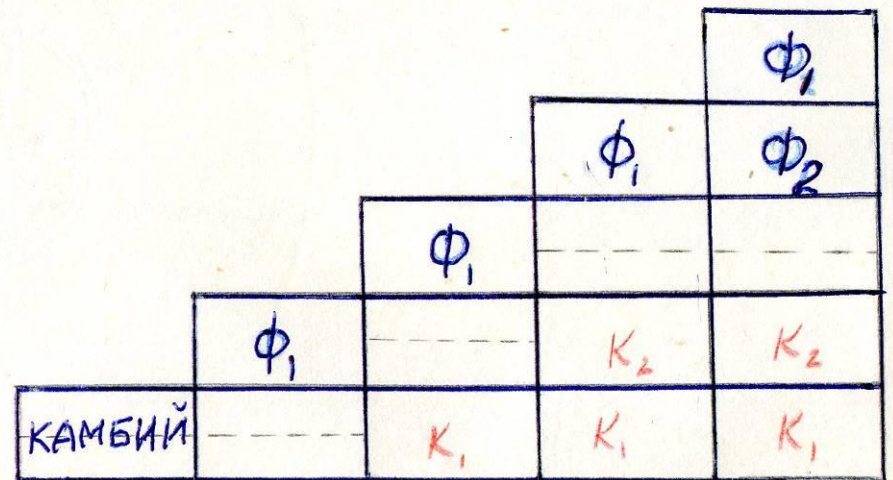
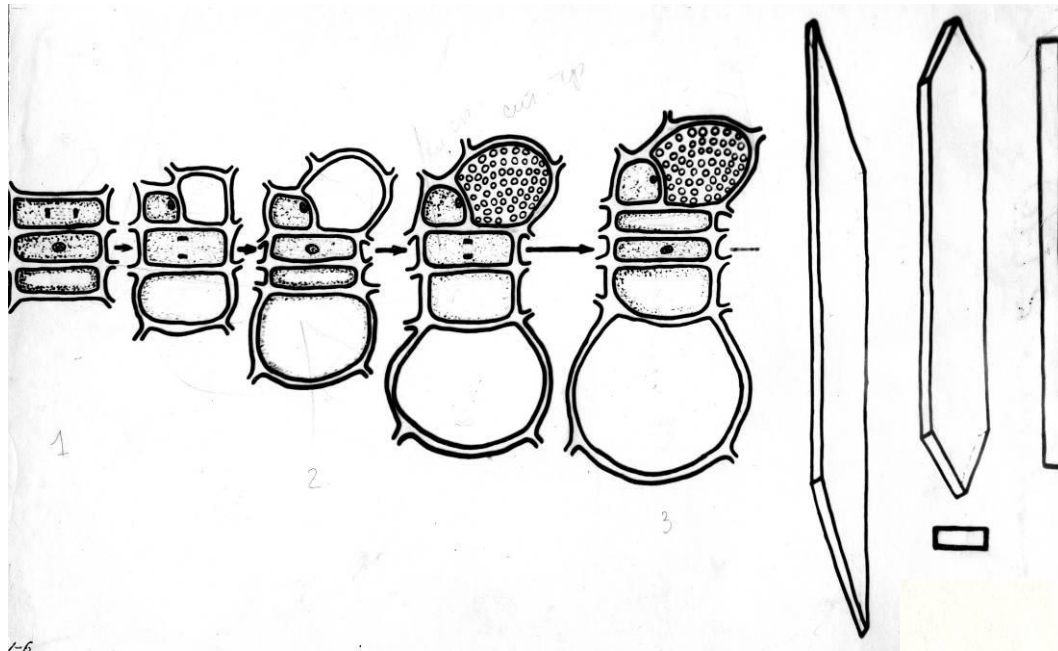
1 — ксилема; 2 — флоэма

- Эта связь осуществляется через hypocotyle. След семядоли формируется из прокампия «U» образной формы. Флоэма экзархная по краям тяжа, двумя изолированными тяжами. В перемычке находится ксилема с эндархной протоксилемой, которая быстро разрушается но сохраняется ниже в hypocotyle. При движении вниз пучки сближаются. Ниже метаксилемные участки двух пучков соединяются и базипетально занимают сердцевину. Возникает пластинка ксилемы с премыкающими двумя тяжами флоэмы. Протоксилемные участки оказываются на краях ксилемной пластинки. Бывают и другие переходы включающие пучки эпикотилья или латеральные пучки трехпучковых следов семядолей.

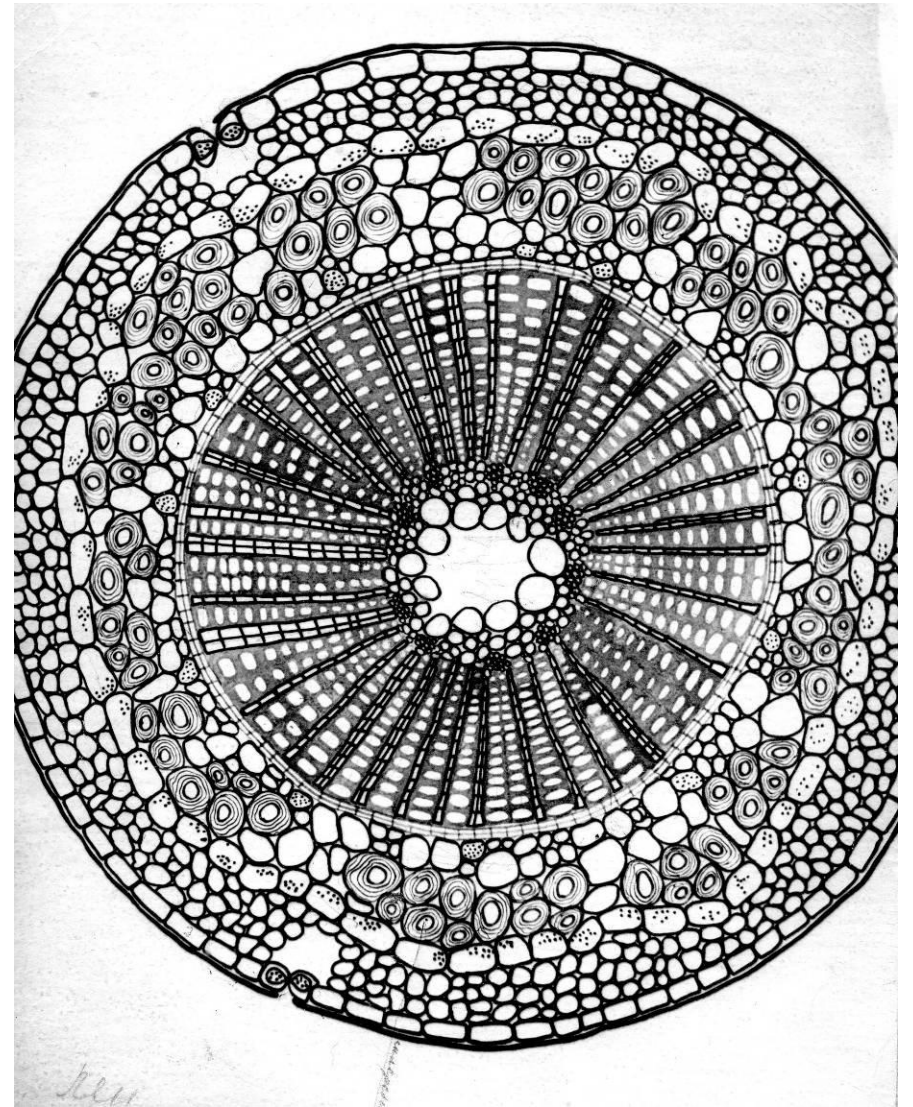
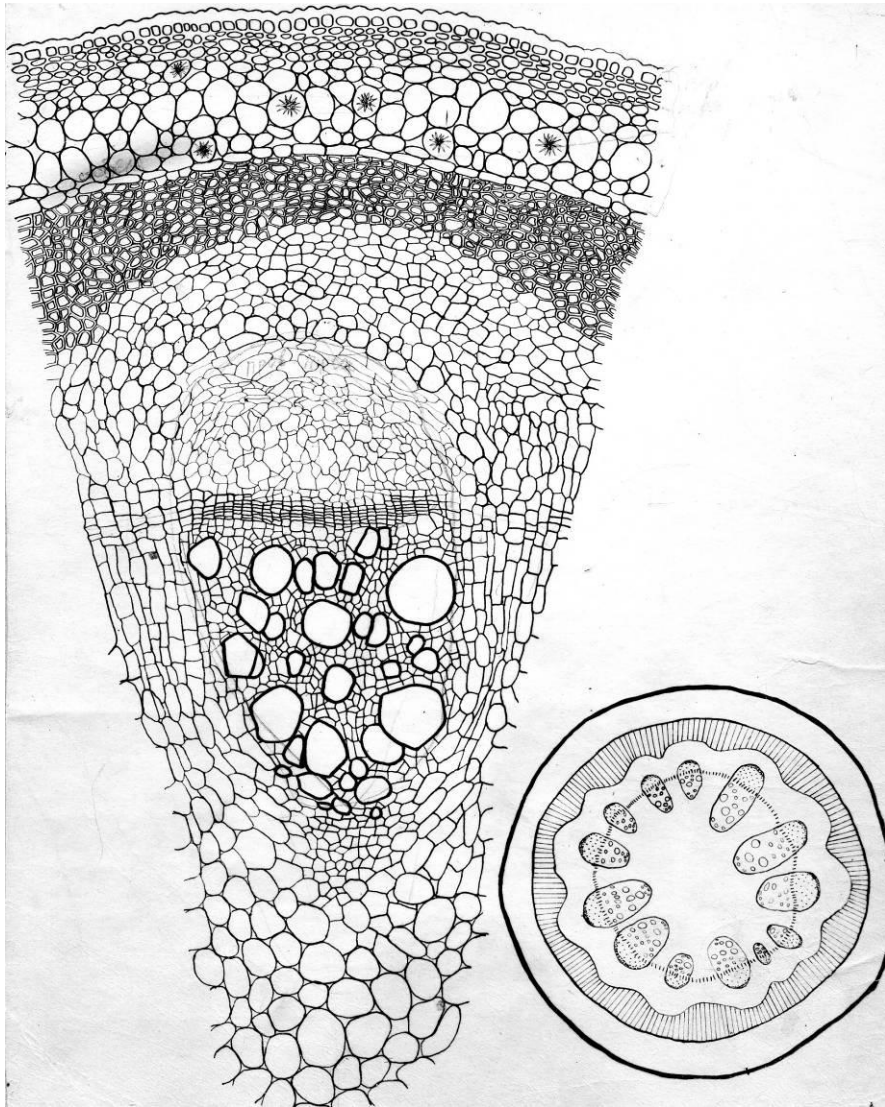
Формирование вторичного строения стебля.



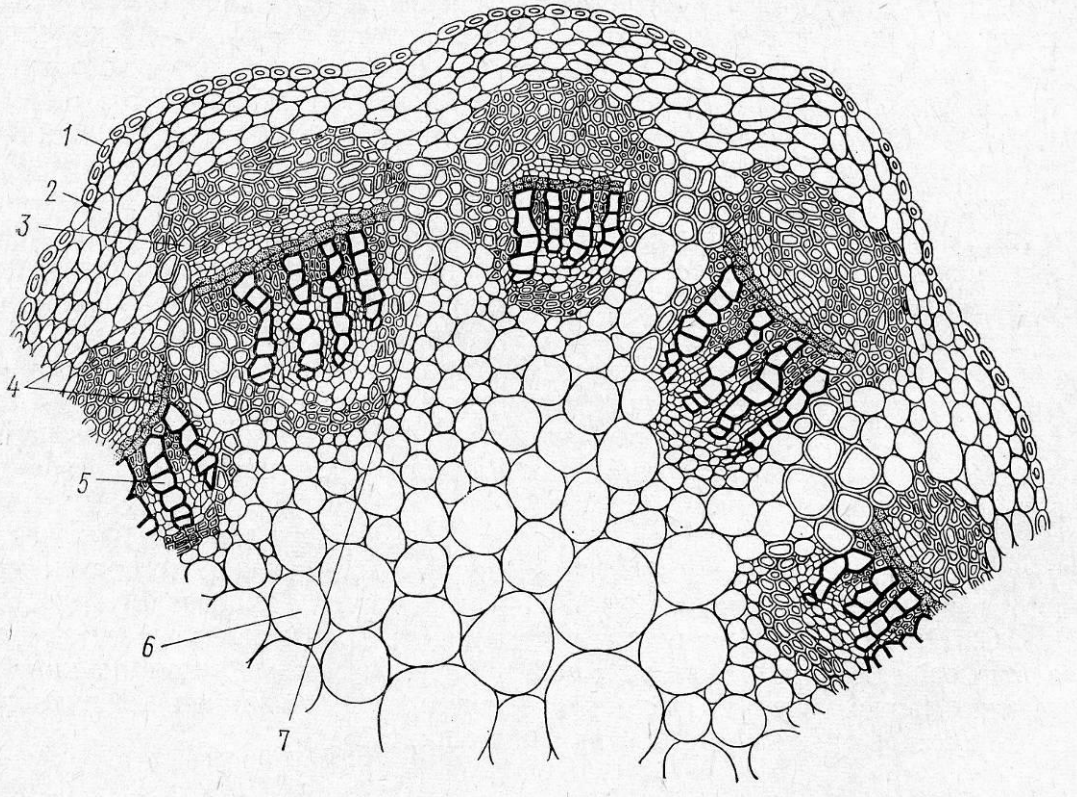
Работа камбия – вторичной меристемы, формирующей проводящие ткани.



Пучковый и непучковый типы вторичного строения травянистых стеблей двудольных.



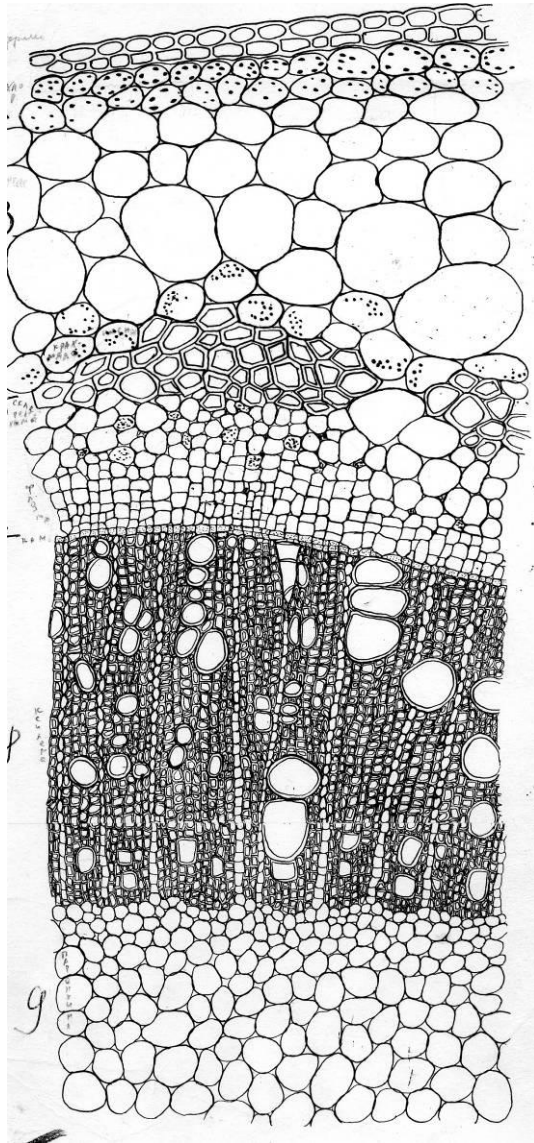
Строение травянистого стебля двудольного растения пучкового типа.



Ткани стебля.

1. *Эпидермис*
2. *Первичная кора из хлоренхимы и эндодермы*
3. *Центральный цилиндр с перциклической склеренхимой, разросшимися проводящими пучками, **сердцевиной и широкими сердцевинными лучами***

Строение травянистого стебля двудольного растения непучкового типа.



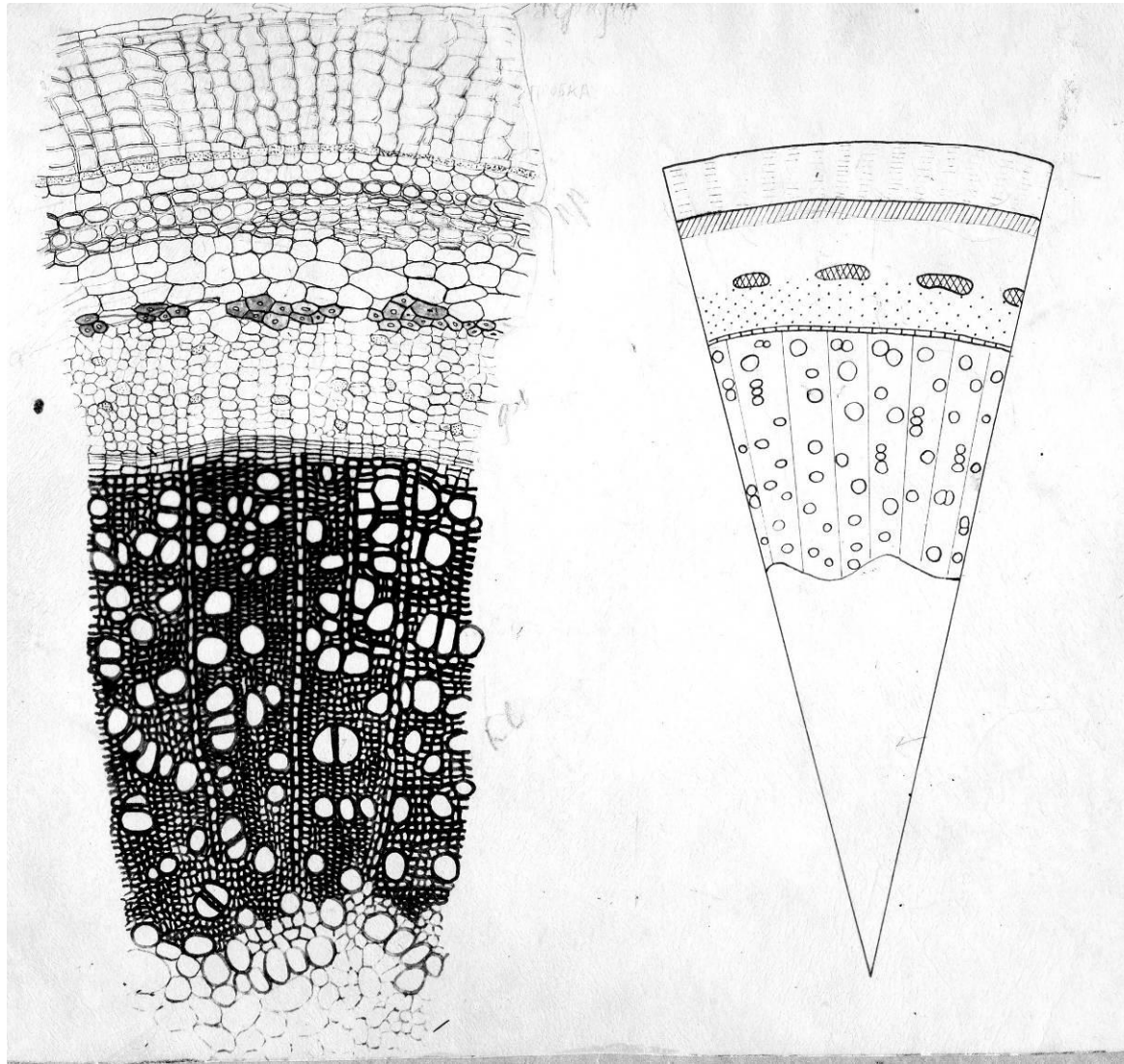
Ткани стебля

- *Эпидермис*
- *Первичная кора с колленхимой, хлоренхимой и эндодермой*
- **Центральный цилиндр** с перциклической склеренхимой, флоэмой вторичной, камбием, вторичной ксилемой, **сердцевинной** и **узкими сердцевинными лучами**.

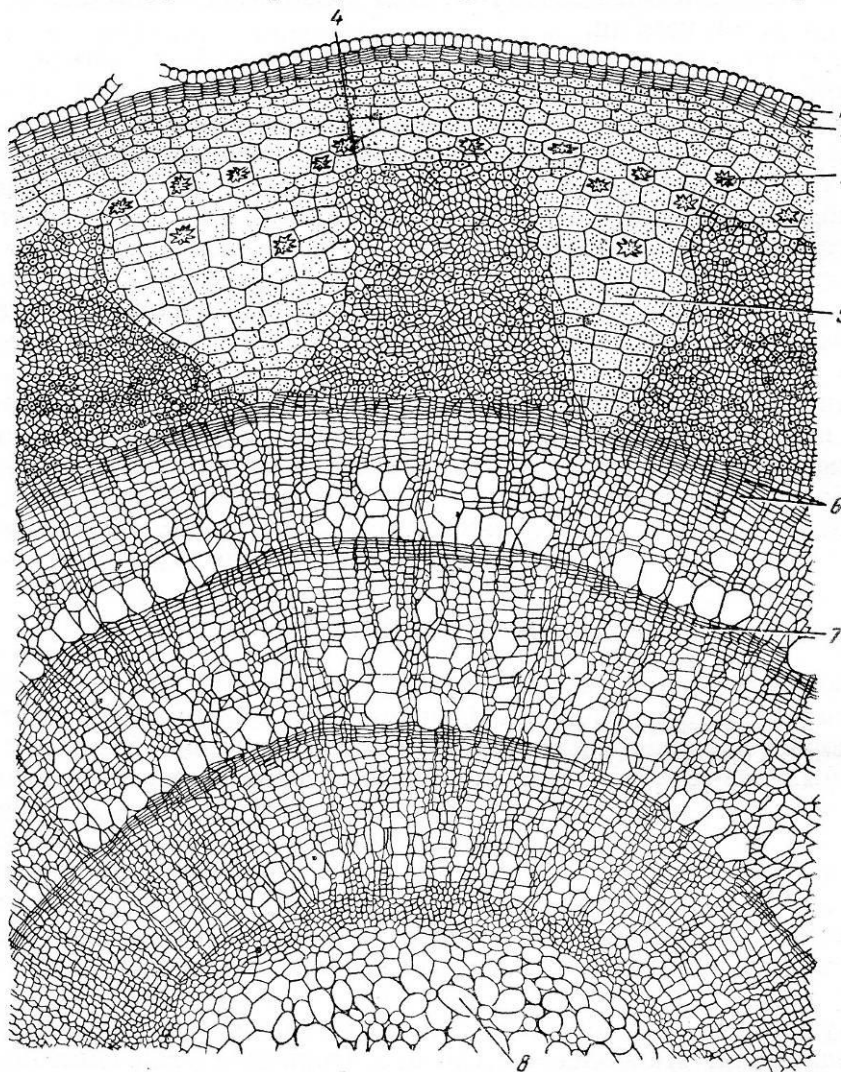
Особенности строения стебля древесных растений.

- 1. Стебли многолетние, камбий работает в течение всей жизни растения.
- 2. Стебель имеет большой диаметр, т.к. камбий работает длительно.
- 3. Первичная кора после 3-5 лет сбрасывается.
- 4. Покровная ткань – перидерма или после 10 лет – корка.
- 5. Вторичная ксилема (древесина) по объему во много раз превосходит вторичную флоэму (вторичный луб = вторичную кору).
- 6. В древесине хорошо различимы годовые кольца – приросты вторичной ксилемы за один год.

Строение стебля древесного растения в 1-й год жизни



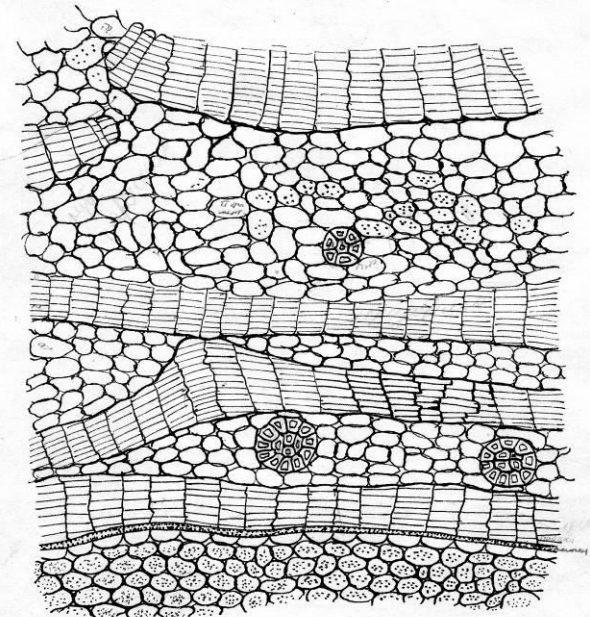
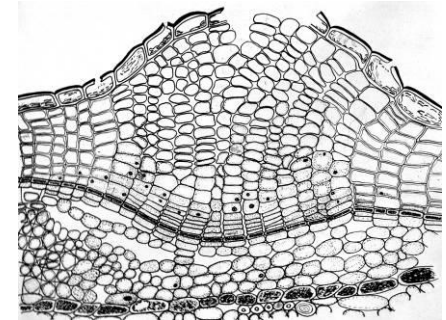
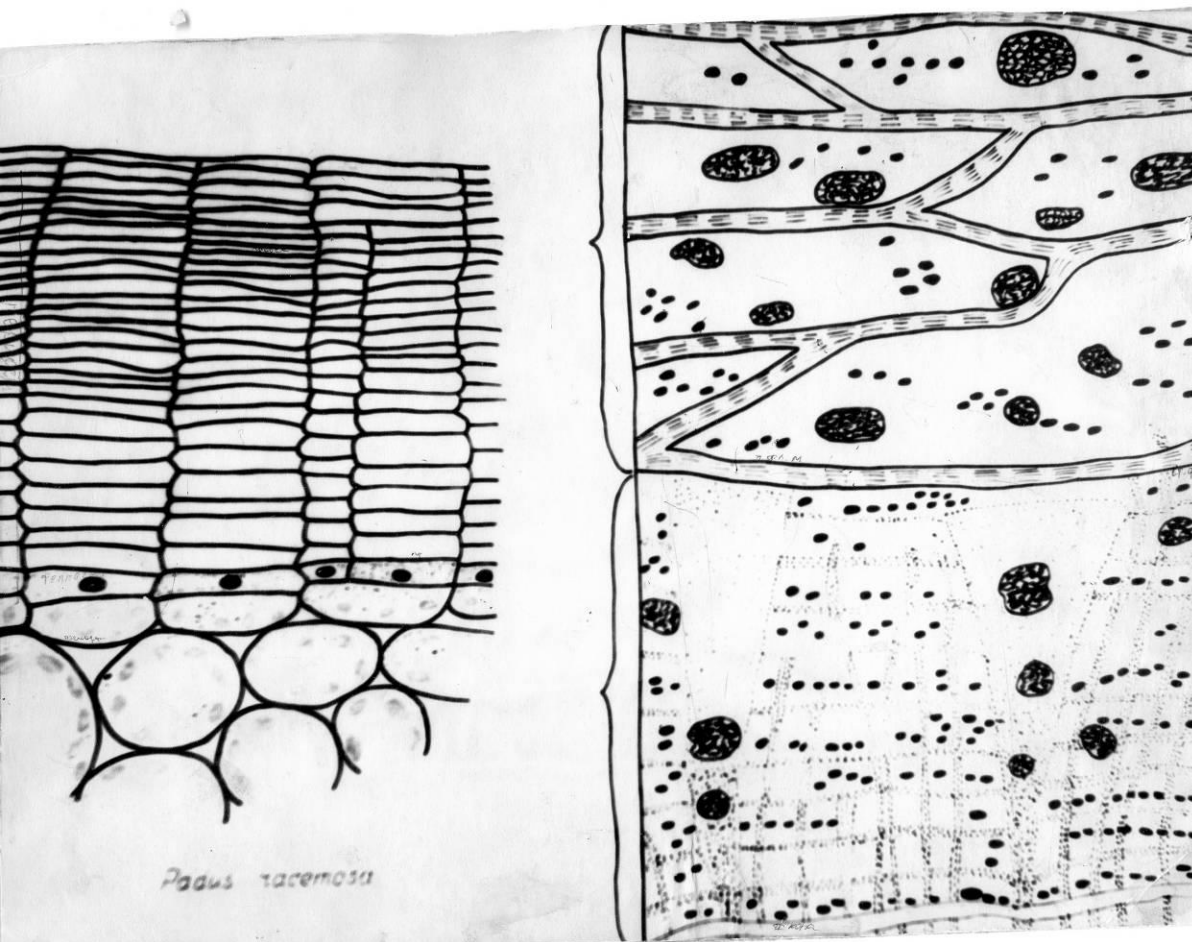
Строение стебля древесного на 3-ем году жизни



Ткани стебля.

1. Перидерма
2. Первичная кора
3. Разросшийся центральный цилиндр, состоящий из вторичной флоэмы с широкими сердцевинными лучами (вторичной корой), камбия, вторичной ксилемы с 3 годичными кольцами и узкими сердцевинными лучами и **сердцевины**.

Строение покровных тканей стебля древесного растения



Корка разных растений



Строение многолетнего древесного стебля

Ткани стебля

1. Кора
2. Вторичная флоэма =
вторичный луб =
вторичная кора
3. Камбий
4. Вторичная ксилема –
древесина с
годичными кольцами
5. **Сердцевина**
6. Узкие сердцевинные
лучи



Строение годичного кольца

Годичное кольцо – это прирост древесины (ксилемы) за один вегетационный период. Оно состоит из весенней крупноклеточной и тонкостенной ксилемы и мелкоклеточной летней.

