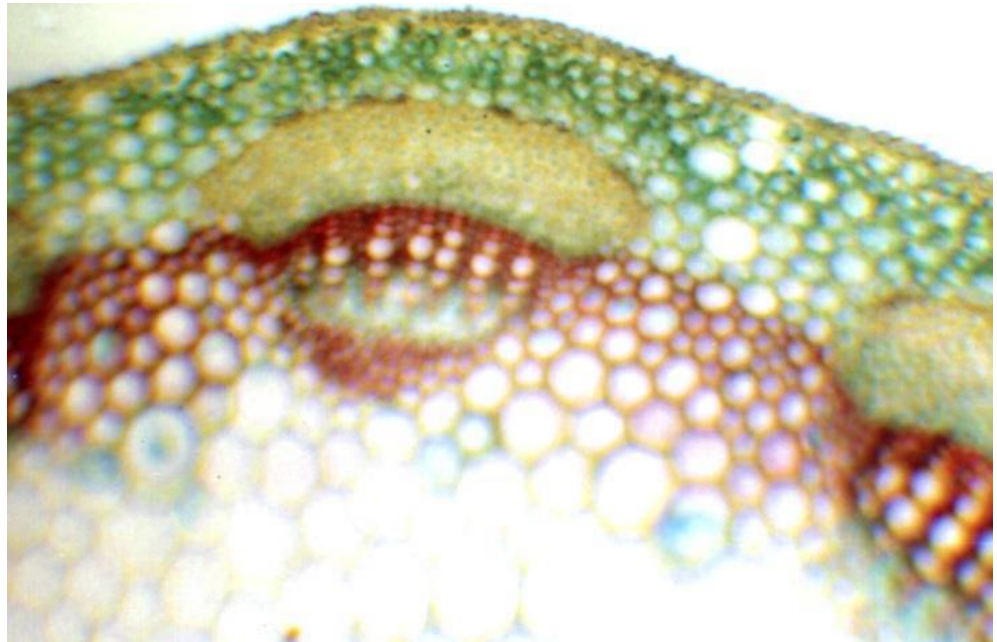


Модуль 5. **Анатомия**

Лекция № 2. **Анатомия стебля**



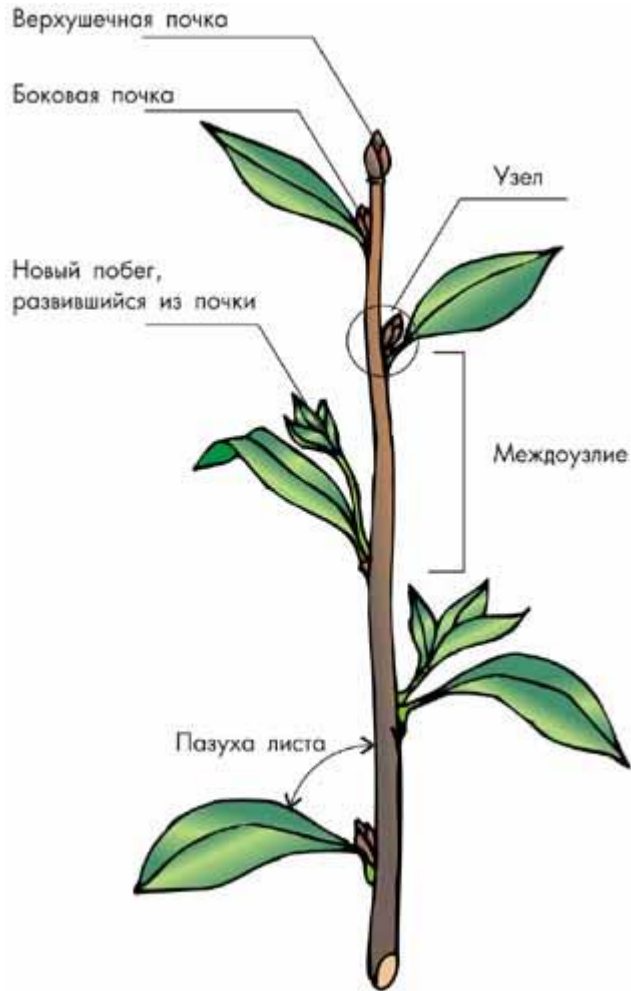
План:

1. Понятие об органах высших растений
2. Стебель: определение, функции
3. Первичное анатомическое строение стебля
4. Эволюция стелы
5. Рост стебля
6. Развитие анатомических структур стебля
7. Вторичное утолщение стебля. Типы вторичного утолщения
8. Отличительные особенности стебля однодольных
9. Строение стебля древесных растений

Орган -

- Это часть организма, имеющая определенное строение и выполняющая определенные функции.
- Расчленение тела растения на органы произошло в связи с выходом на сушу и переходом к наземному образу жизни
- Органы высших растений делят на **вегетативные** и **репродуктивные**.
- **Вегетативные** органы составляют тело растения и выполняют основные функции его жизнедеятельности. Могут служить для вегетативного размножения. Основными вегетативными органами растения являются **побег** и **корень**.
- **Репродуктивные** органы служат для полового размножения. У Покрытосеменных это **цветок** и его производные- **плод** и **семя**.

Побег



Структурные элементы побега:

1. **Стебель**

2. **Листья**

3. **Почки**

- Побег имеет **метамерное** строение, т.е. состоит из повторяющихся участков - **метамеров**
- Участок стебля, где отходит лист называется **узлом**
- Участок между двумя узлами – **междоузлие**
- Угол между стеблем и листом называется **пазухой листа**

Стебель

- **Стебель** – осевой вегетативный орган растения, обладающий радиальной симметрией и неограниченным верхушечным ростом

Функции:

- Осуществляет двустороннее передвижение веществ между корнями и листьями
- Поддерживает крону растения
- Способствует увеличению общей ассимиляционной поверхности растения благодаря ветвлению
- Молодые стебли участвуют в фотосинтезе
- Участвует в хранении запасных питательных веществ
- Может служить органом вегетативного размножения

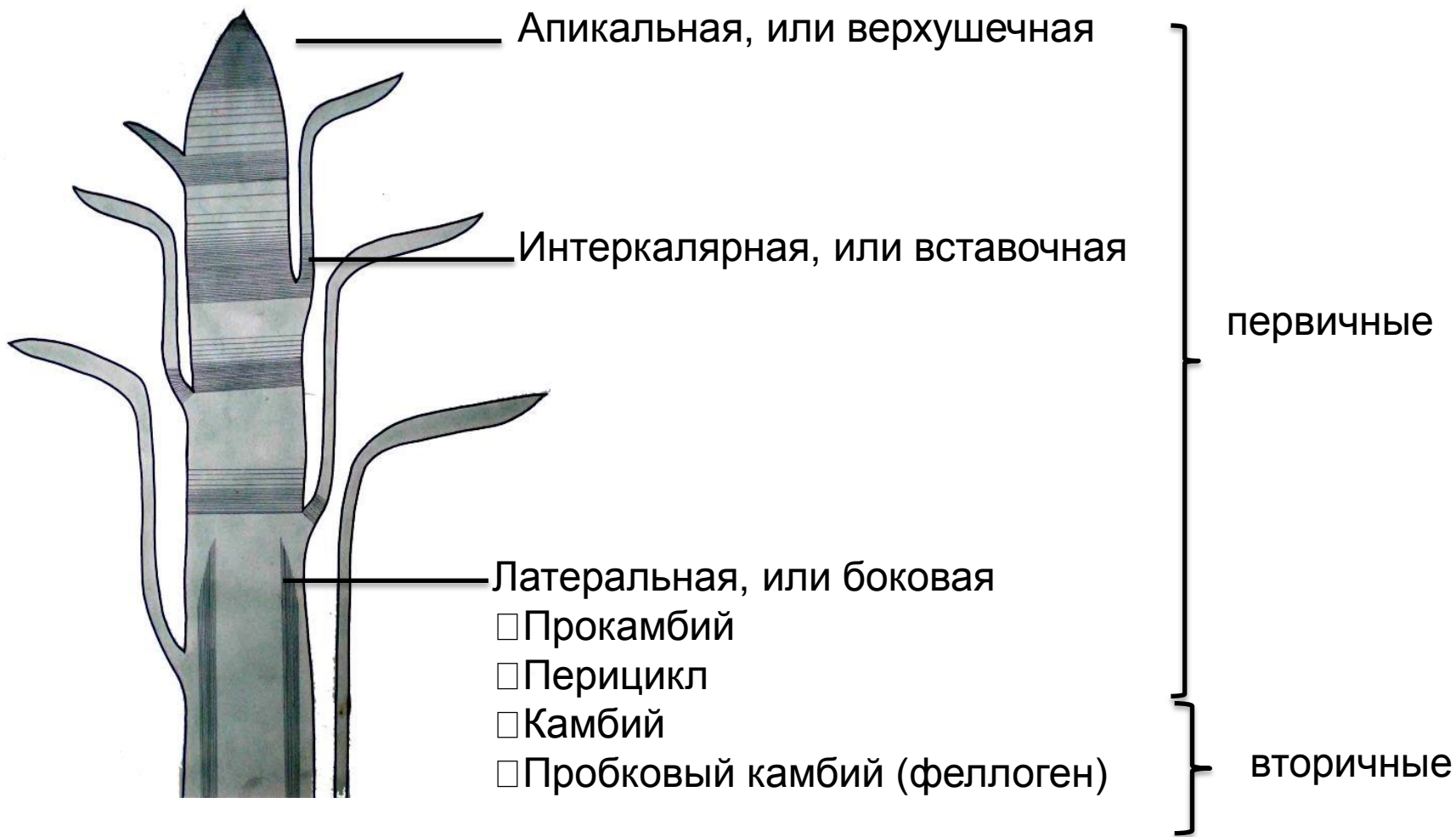
Наземные условия обитания, более разнообразные и контрастные, чем почвенные, обусловили более сложное и многообразное строение стебля по сравнению с корнем.

Анатомическое строение стебля характеризуется высокой специализацией тканей и их расположением в виде трех анатомо-топографических зон: **покровной, первичной коры и центрального цилиндра.**

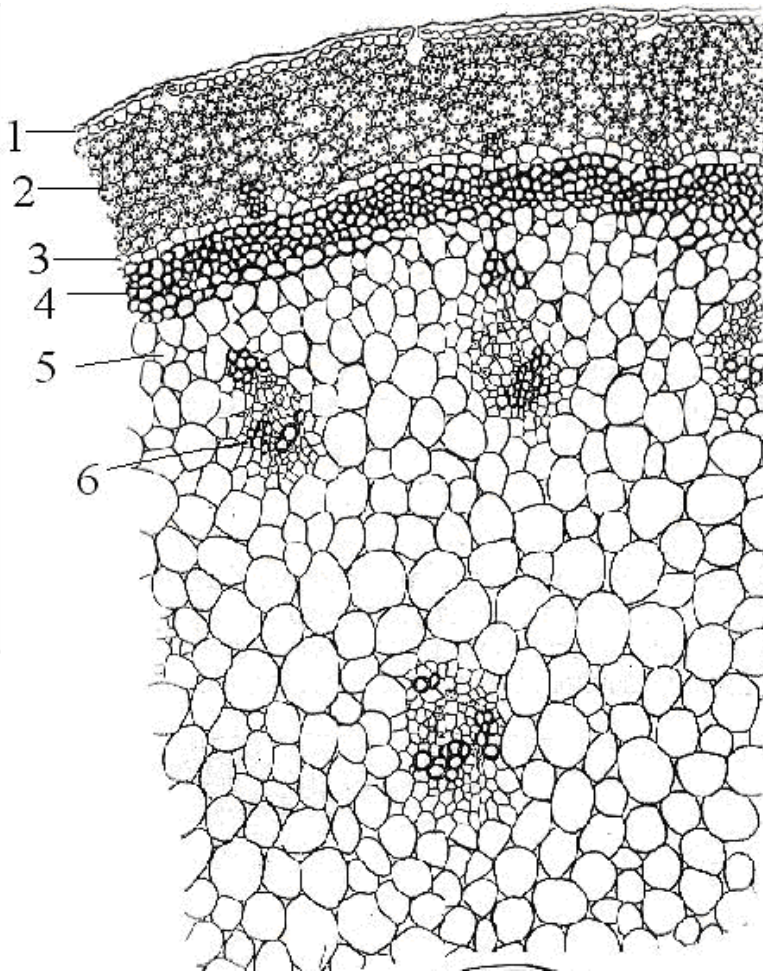
Первичное строение.

На верхушке стебля расположена первичная меристема (конус нарастания). На уровне зачаточных листьев закладывается прокамбий, формирующий первичную флоэму и ксилему. Наружу от прокамбия обособляется первичная кора, внутрь - сердцевина. Поверхностный слой клеток конуса нарастания дифференцируется в эпидерму. Так возникает первичное строение.

Формирование стебля. Расположение меристем в стебле

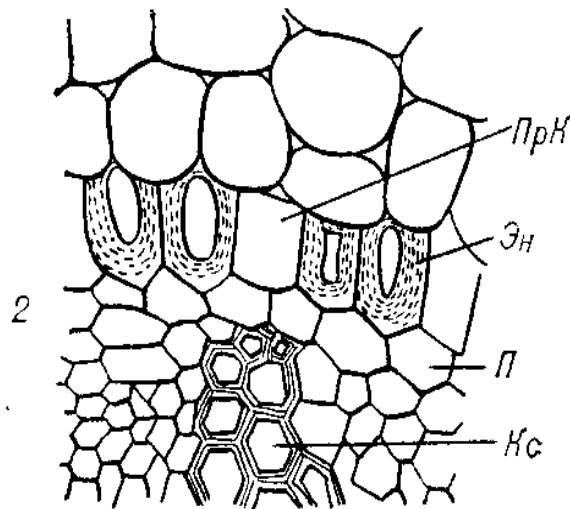
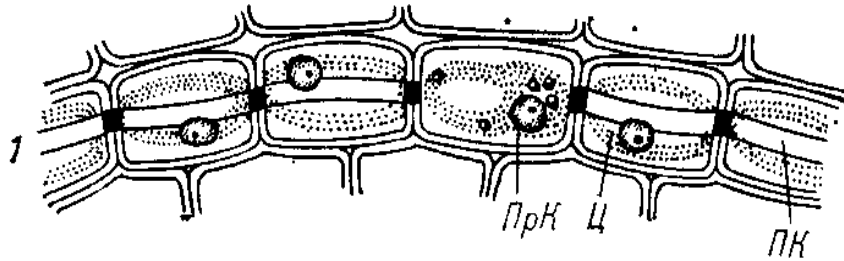


Первичное анатомическое строение стебля (на примере Двудольных)



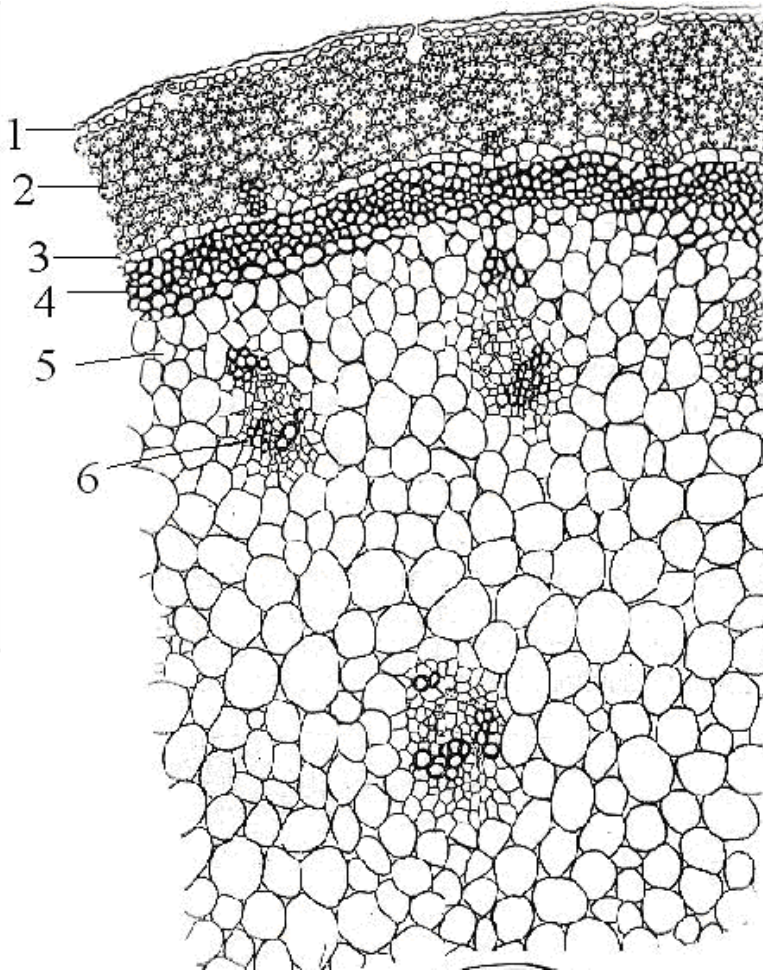
- это строение, сформировавшееся в результате деятельности первичных меристем
- Выделяют 3 зоны: **покровную ткань, первичную кору, центральный цилиндр**
- **Покровная ткань** (эпидерма) **(1)** – развивается из протодермы
- **Первичная кора** (развивается из основной меристемы). Включает:
 - **экзодерма** (механические ткани - колленхима,
 - **Мезодерма** (паренхима (запасающая и ассимиляционная) **(2)**). Может иметь воздухоносные полости и вместилища выделений
 - **Эндодерма (3)** – клетки имеют утолщения – пояски Каспари

эндодерма



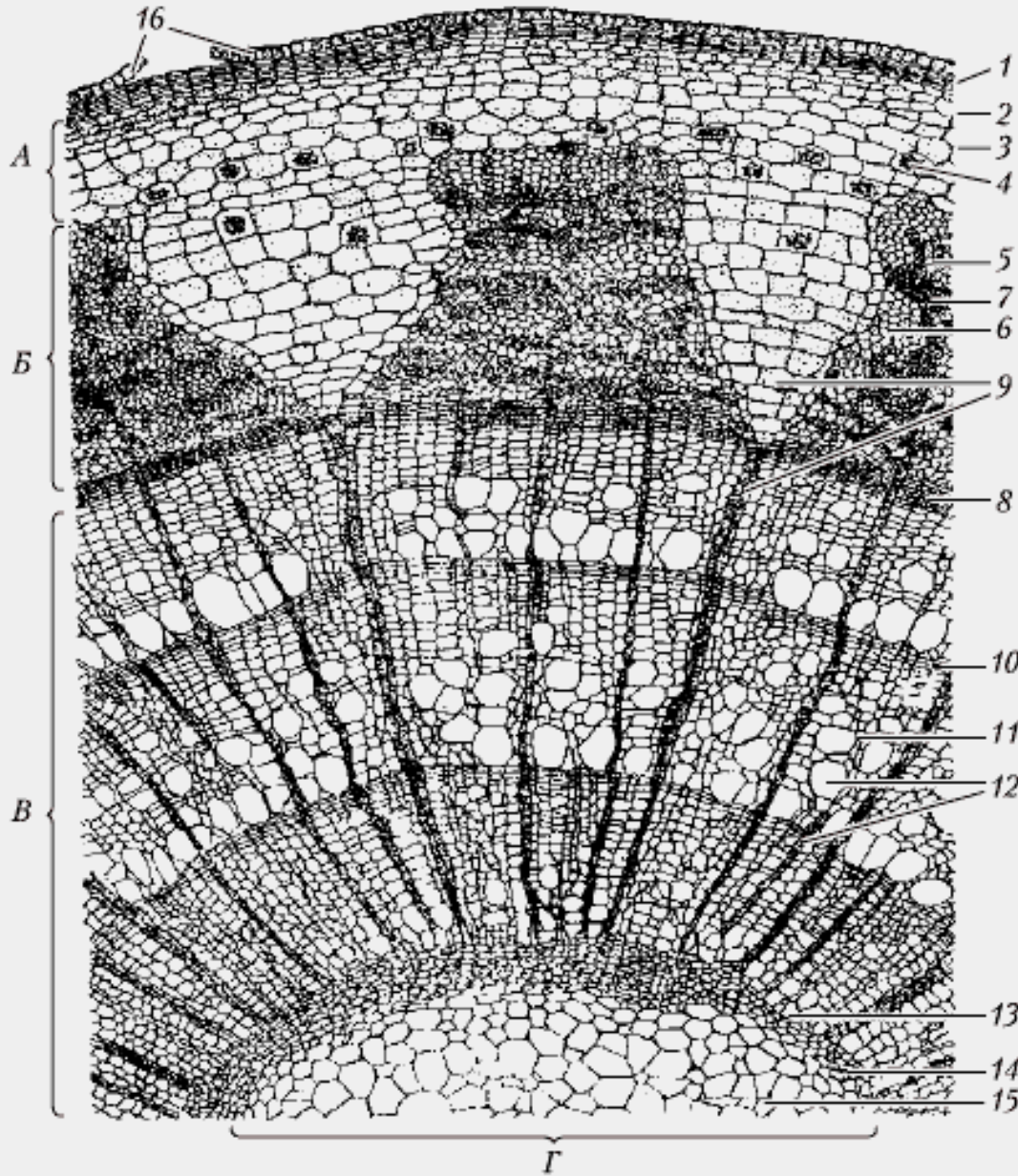
- Регулирует транспорт из первичной коры в центральный цилиндр (пояски Каспари непроницаемы для растворов. Транспорт может идти только через цитоплазму клеток)
- Для транспорта в эндодерме есть **пропускные клетки** (с тонкими клеточными стенками, без поясков Каспари)
- В клетках эндодермы откладывается крахмал, поэтому ее называют **крахмалоносное влагалище**
- Наиболее типичное строение эндодерма имеет в корневищах

Центральный цилиндр (стела)



- содержит проводящие ткани (пучки)(6). Флоэма располагается снаружи от ксилемы.
- Вокруг флоэмы может располагаться **перицикл**, состоящий из паренхимных клеток. Иногда наружный слой перицикла образует **склеренхиму (4)**. (перициклические волокна).
- Между пучками расположена паренхима (5).
- В центральной части стебля располагается **сердцевина**, образованная запасующей паренхимой. В ней часто встречаются клетки-идеобласты, содержащие таннины, слизь, кристаллы и др. в-ва.
- Иногда часть сердцевины разрушается и образуется полость.

Стебель трехлетнего побега липы на поперечном срезе:



А – первичная кора;

Б – вторичная кора;

В – древесина;

Г – сердцевина:

1 – перидерма;

2 – колленхима;

3 – хлоренхима;

4 – крахмалоносное влагалище;

5 – первичная флоэма;

6, 7 – вторичная флоэма (6 – мягкий луб, 7 – твердый луб);

8 – камбий;

9 – сердцевинный луч;

10–12 – годовой прирост древесины (10 – осенняя, 11 – летняя, 12 – весенняя);

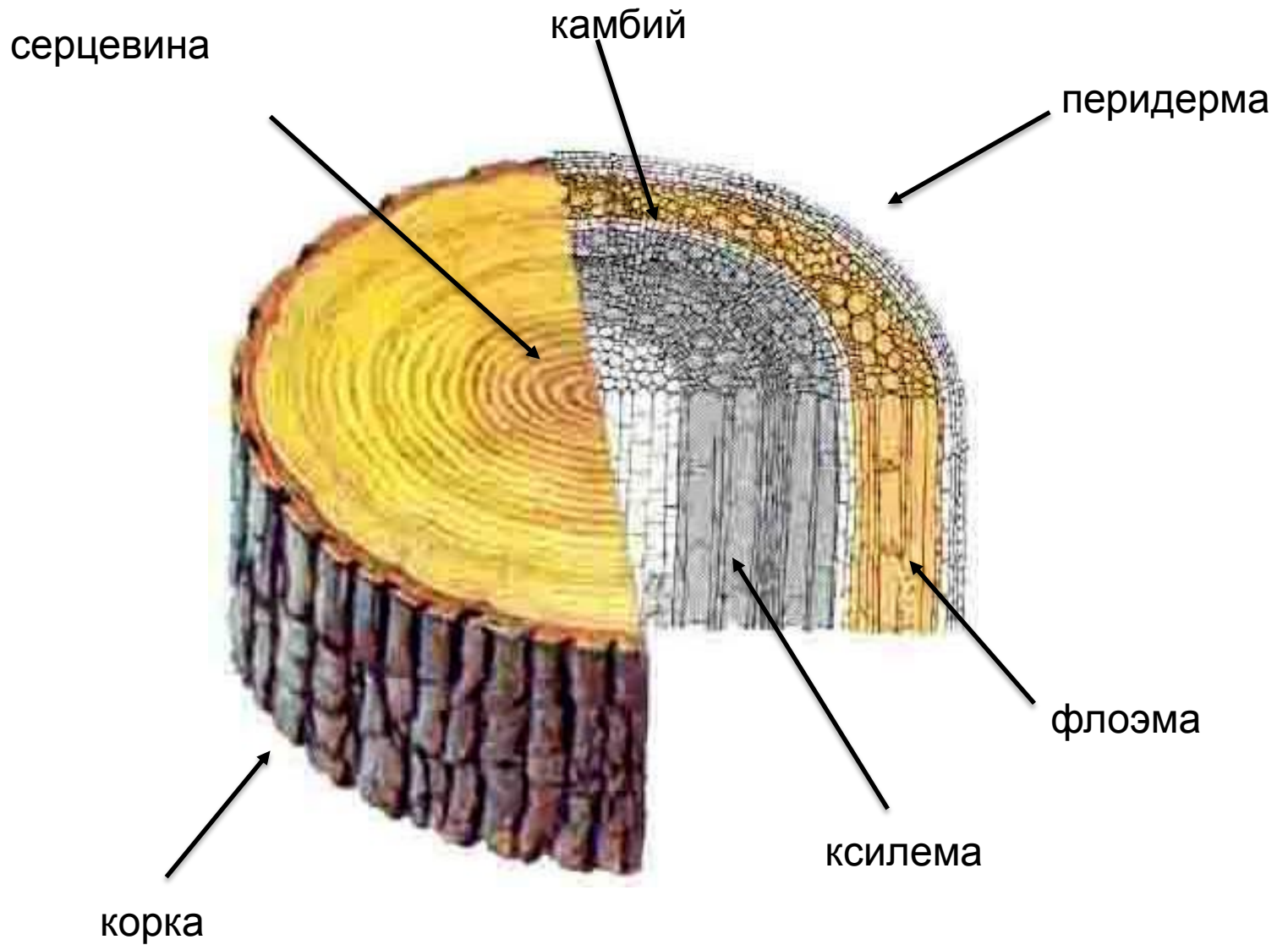
13 – первичная ксилема; 14 –

перимедуллярная зона; 15 –

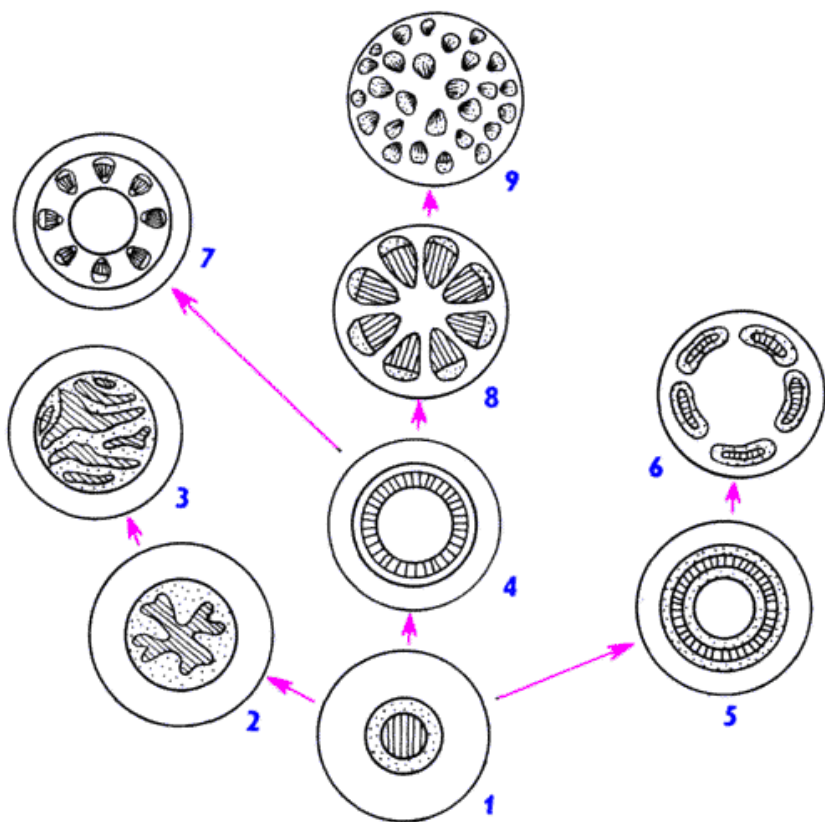
паренхима сердцевины; 16 –

остатки отмершей эпидермы

Общие закономерности строения стебля



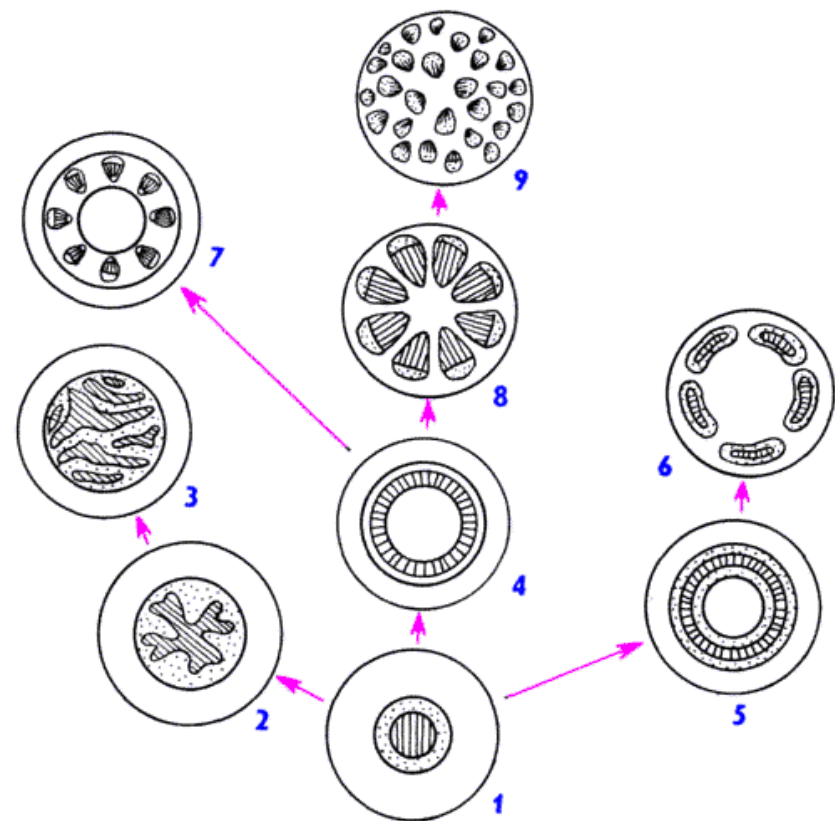
Эволюция стелы



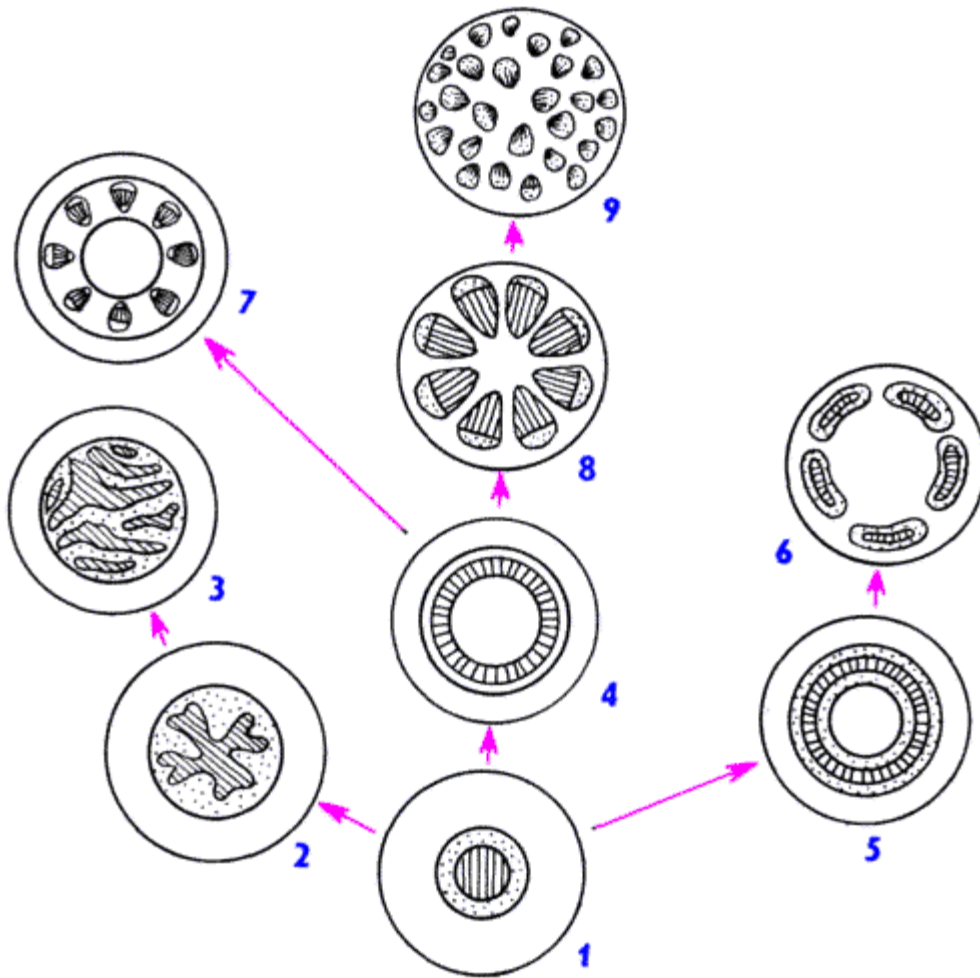
- Строение и распределение проводящих пучков в стеле неодинаковы у разных групп высших растений
- Типы строения и закономерности эволюции стелы описывает стелярная теория (Ван Тигем и Дулио 1886г.)
- **Протостель (1)** – сплошной тяж ксилемы, окруженный флоэмой, наиболее древний и примитивный тип стелы. Характерна для первых наземных растений

Эволюция стелы

- Эволюция **сифоностели** шла по пути расчленения ее на отдельные пучки.
- При разделении амфифлойной сифоностели на пучки возникла **диктиостель** с центроксилемными пучками, разделенными сердцевинными паренхимными лучами (6) (папоротники)
- Из эктофлойной сифоностели возникла **эустель** с открытыми коллатеральными пучками, образующими кольцо (травянистые двудольные)
- Эустель эволюционировала в **атактостель** (однодольные) из закрытых коллатеральных пучков. Пучки расположены разбросанно.



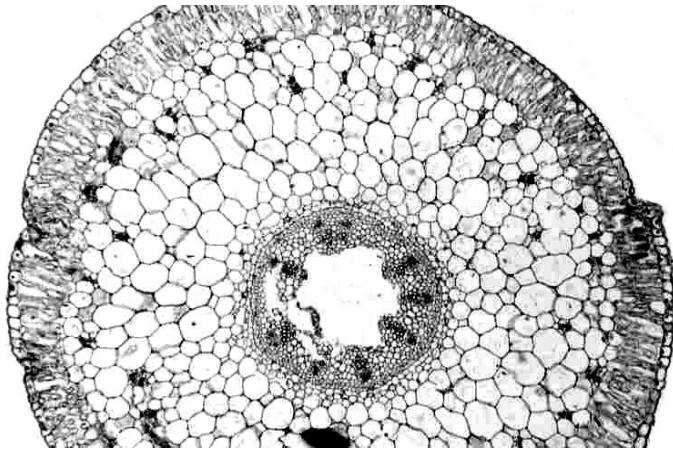
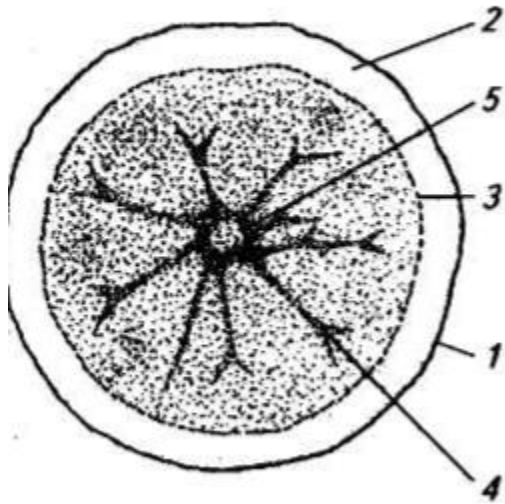
Эволюция стелы



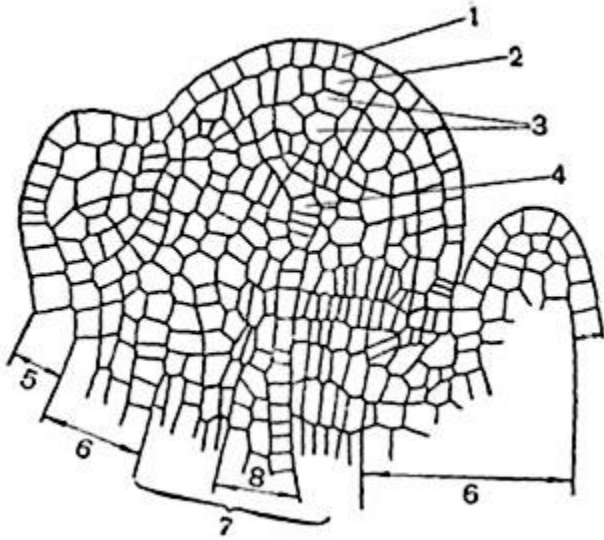
- 1 - протостела, или гаплостела (риниофиты , некоторые плауны и папоротники),
- 2 - актиностела (некоторые плауны и папоротники),
- 3 - плектостела (большинство плаунов),
- 4 -эктофлойная, 5 - амфифлойная сифоностела (многие папоротники),
- 6 - диктиостела (большинство папоротников),
- 7 - артростела (хвощи),
- 8 - эустела (большинство семенных растений),
- 9 - атактостела (характерна для однодольных).

Рост стебля

- Рост стебля в длину происходит за счет **апикальной** меристемы и **интеркалярных** меристем в основании междоузлий
- Рост стебля в толщину включает **первичное** и **вторичное** утолщение
- Первичный рост стебля в толщину идет вблизи конуса нарастания за счет деления и растяжения клеток первичной меристемы и первичных тканей, которые из нее возникают
- если первичное утолщение происходит в зоне **первичной коры**, то его называют **кортикальным** (cortex – кора) – подорожник, кактусы
- Если утолщение происходит в зоне **сердцевины**, то его называют **медулярным** (medulla – сердцевина) - картофель
- Вторичное утолщение происходит за счет деятельности камбия. Оно характерно для голосеменных и двудольных покрытосеменных



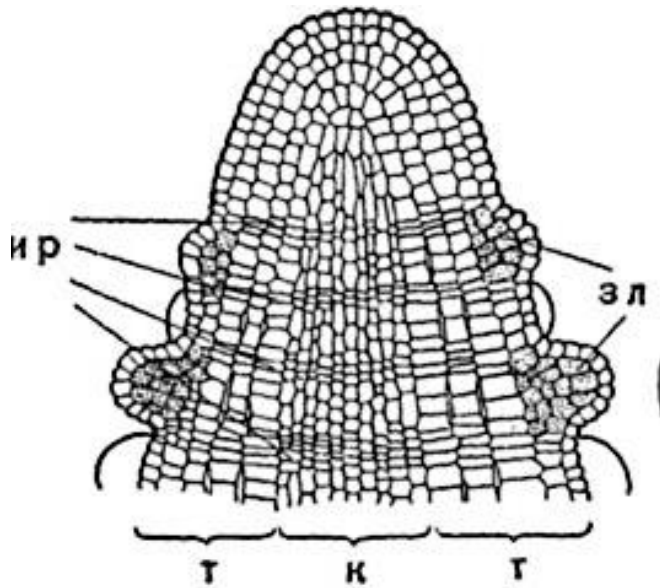
Развитие анатомических структур стебля



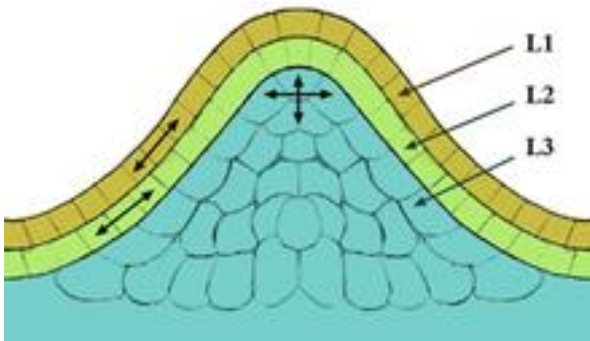
1 - инициальная клетка дерматогена, 2 - инициальная клетка периблемы, дифференцирующейся в первичную кору (6); 3 - одна из инициальных клеток плеромы, дифференцирующейся в осевой цилиндр, или стель (7);

- Первичное строение стебля формируется в результате дифференциации клеток верхушечной меристемы побега
- В 1868г. Немецкий ботаник **Ганштейн** выделил в конусе нарастания покрытосеменных 3 слоя клеток и назвал их гистогенами (*histos* - ткань , *genos* – род, происхождение):
 - **Дерматоген** – наружный, дает начало эпидерме
 - 1. **Периблема** – 1-5 слоев, дает начало первичной коре
 - 2. **Плерома** – многослойная, дает начало стеле
- Ганштейн показал, что каждый гистоген имеет свою инициальную клетку

Строение конуса нарастания по Будеру и Шмидту (1924г)



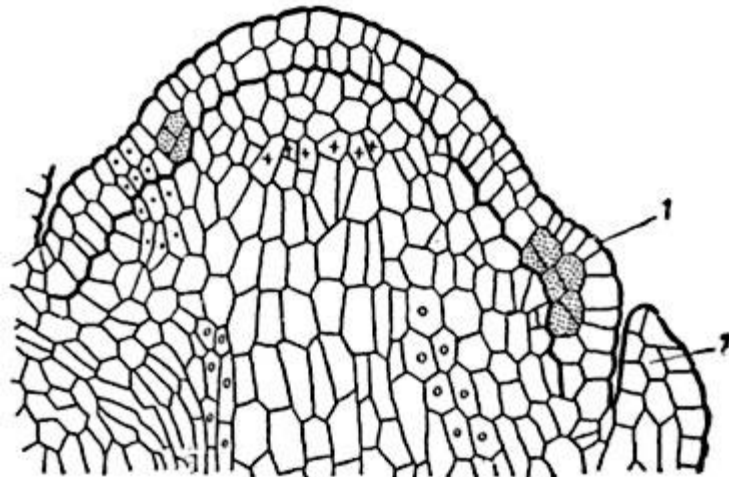
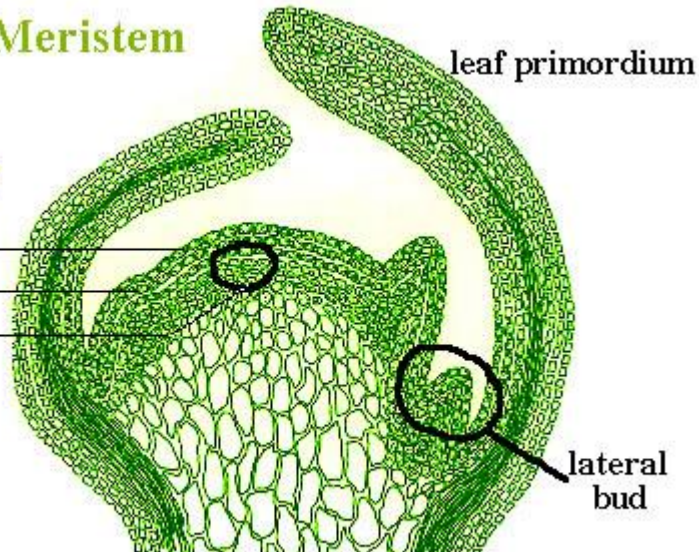
- Выделили две зоны:
- **Туника** – 1-2 слоя клеток, делятся антиклинально, обеспечивают увеличение поверхности апекса
- **Корпус** – внутренняя многослойная часть. Клетки делятся во всех направлениях



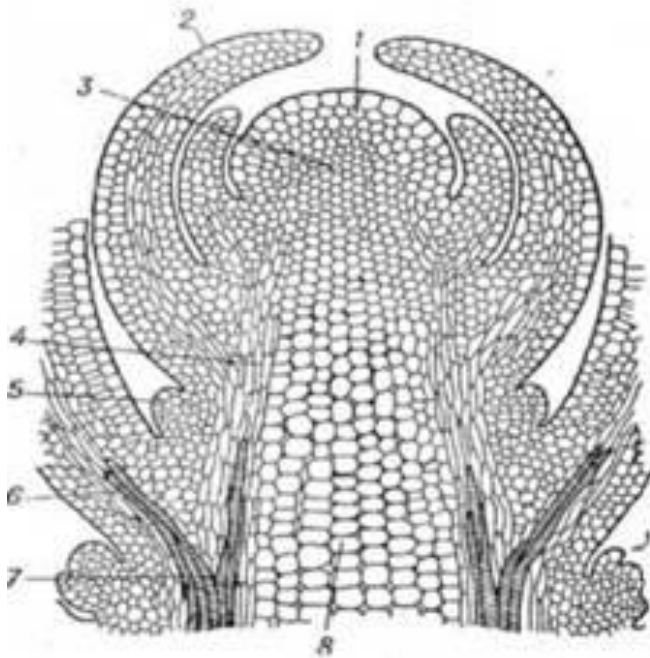
Shoot Meristem

Layer

I
II
III



- На уровне основания первых листовых примордиев начинают формироваться специальные меристемы:
 1. **протодерма**
 2. **основная меристема**
 3. **прокамбий**
- **Протодерма** формируется из наружного слоя клеток и дает начало эпидерме

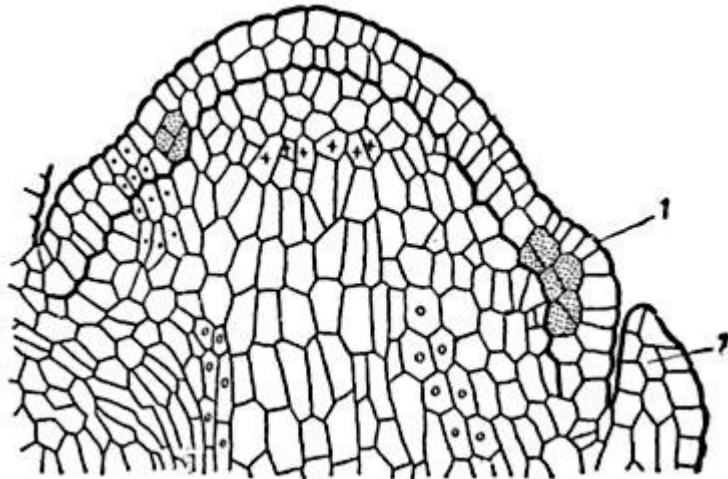
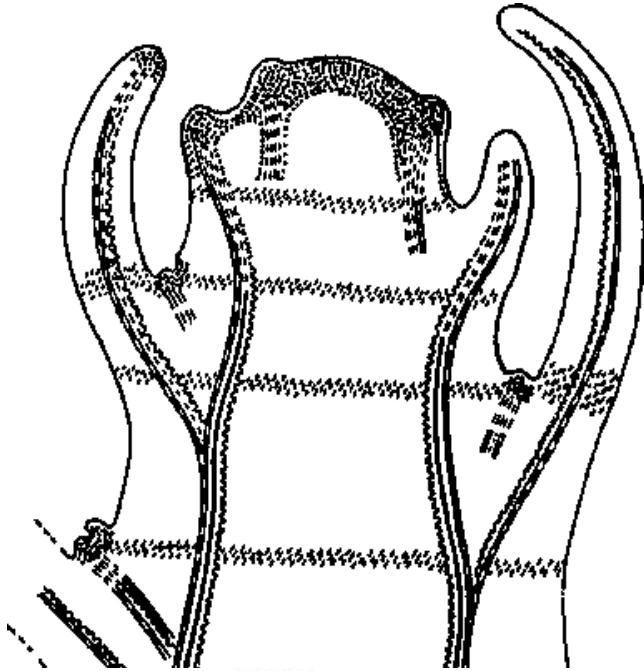


Апикальная меристема побега:

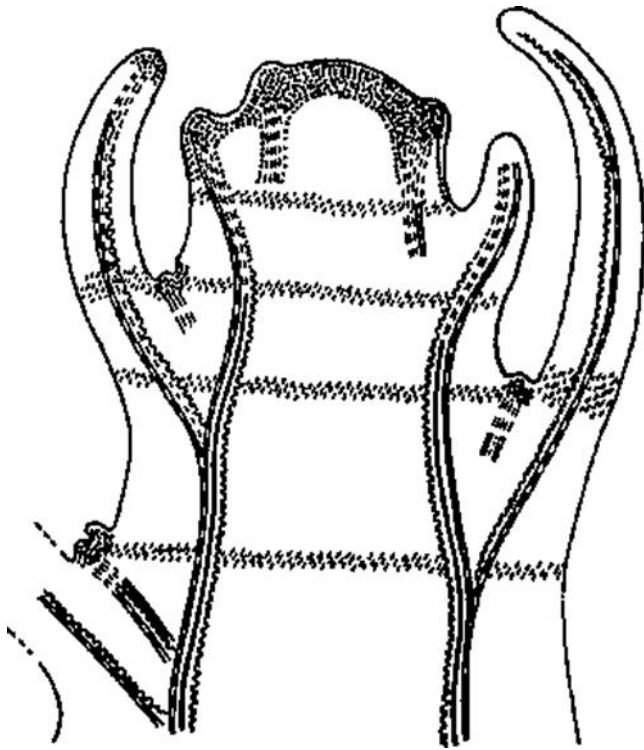
- 1 - конус нарастания;
- 2 - протодермы;
- 3 - основная меристема;
- 4 - прокамбий;
- 5 - зачаток почки;
- 6, 7 - проводящая ткань, 8 - сердцевина

- **Основная меристема** – дает начало всем **паренхимным** тканям стебля
- Располагается в центральной части стебля и на периферии (под протодермой)
- Из центральной части (медианная меристема) формируется **сердцевина**
- Из периферической части – **первичная кора**
- Протодерму и основную меристему называют полумеристемами (клетки имеют большие размеры, вакуоли, обладают меньшей способностью к делению)



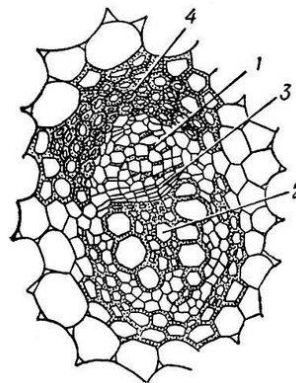
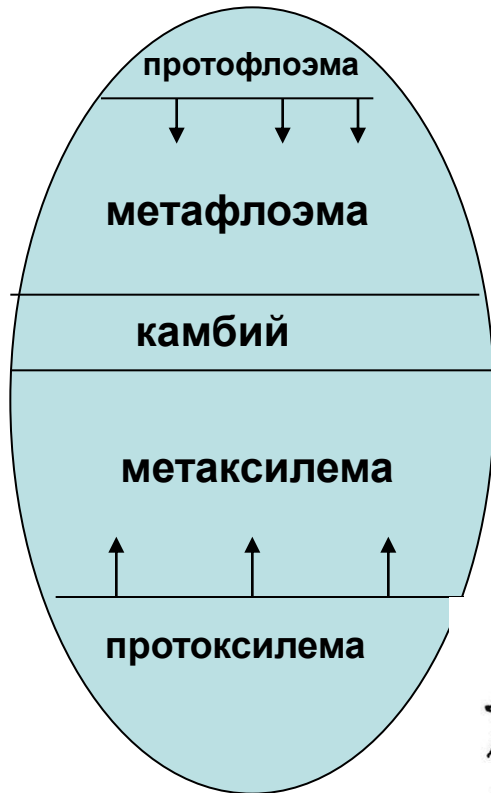


- Между центральной и периферической зонами основной меристемы сохраняется несколько рядов мелких активно делящихся клеток в форме цилиндра (эумеристема) – **инициальное** или **образовательное** кольцо
- Из него образуется прокамбий
- У семенных растений развитие стеблевого прокамбия инициируют зачатки листьев



- В основании каждого листового зачатка закладывается от 1 до 7 тяжей прокамбия
- каждый дает начало проводящему пучку
- Совокупность всех пучков, входящих из листа в стебель называют **листовым следом**

Формирования проводящего пучка из тяжа прокамбия



- Из тяжей прокамбия формируются коллатеральные или биколлатеральные проводящие пучки
- Флоэма закладывается раньше ксилемы в наружных частях тяжа, сначала **протофлоэма**, затем **метафлоэма**. Флоэма развивается **центростремительно**
- Ксилема закладывается во внутренних участках прокамбия и развивается **центробежно**

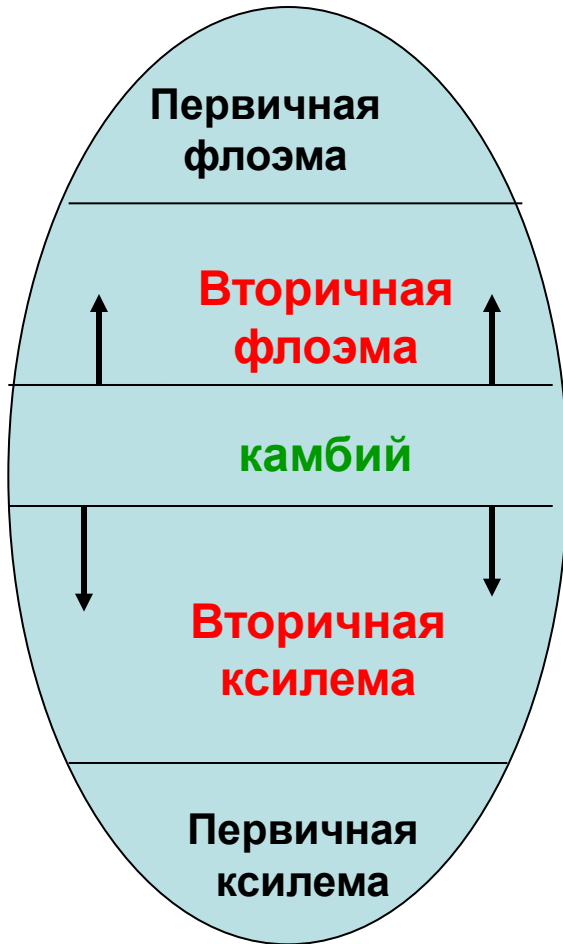
Вторичное строение.

Вторичное строение связано с возникновением вторичной меристемы - камбия, бывает только у голосеменных и двудольных покрытосеменных.

На поперечном срезе стебля камбий имеет вид кольца. Клетки камбия прозенхимные, расположены параллельно оси стебля. При образовании новых клеток они делятся тангентально. В связи с утолщением осевого органа кольцо камбия непрерывно удлиняется, за счет периодических радиальных делений клеток.

Кроме прозенхимных клеток в камбий входят паренхимные клетки – материнские клетки сердцевинных лучей.

Вторичное утолщение стебля



- Клетки камбия делятся периклиналино
- Клетки откладывающиеся наружу дифференцируются во **флоэму (вторичная флоэма)**
- Клетки, откладывающиеся вовнутрь дифференцируются во **вторичную ксилему**

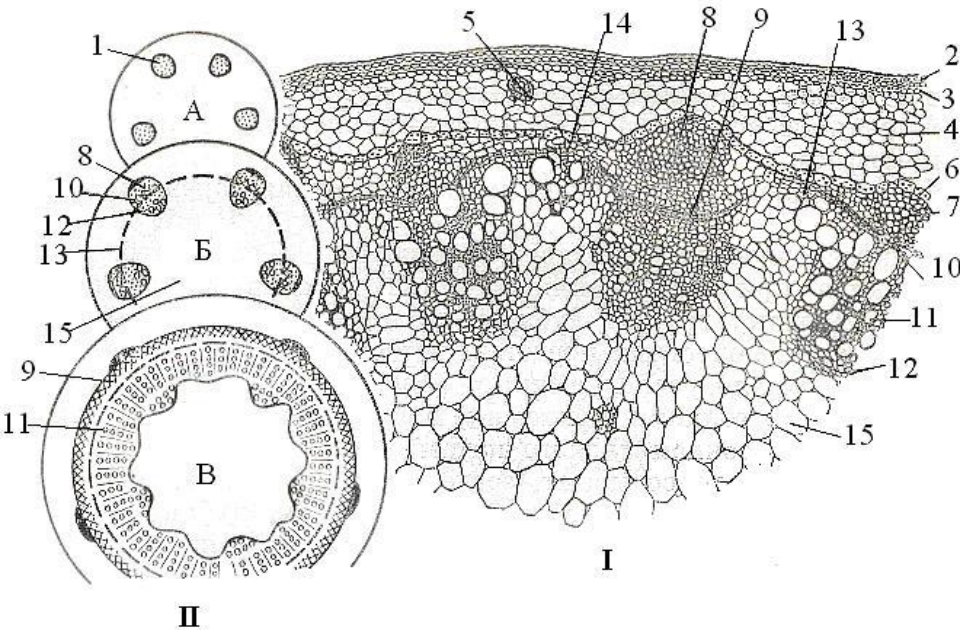
Типы вторичного утолщения стебля



Стебель липы

1. Камбий с самого начала образует непрерывное кольцо и откладывает сплошные слои вторичных проводящих тканей. Формируется непучковое вторичное строение строение

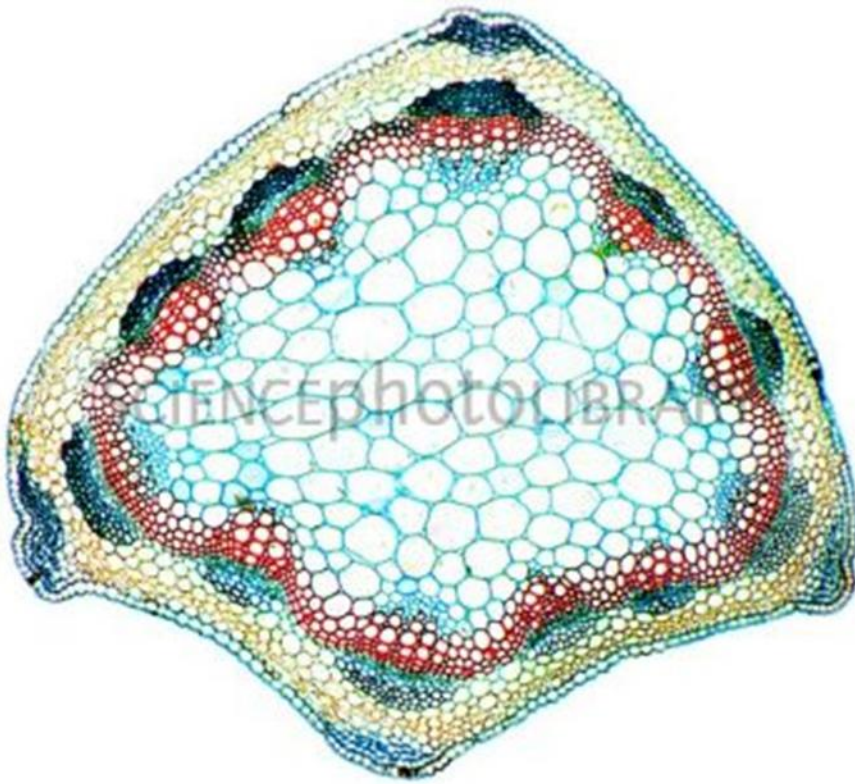
Типы вторичного утолщения стебля



Стебель петрушки

2. В тяжах прокамбия вначале возникает **пучковый камбий** (9). Затем возникает **межпучковый камбий** (14) и образуется сплошное камбиальное кольцо. Далее как в первом типе формируется **непучковое** строение

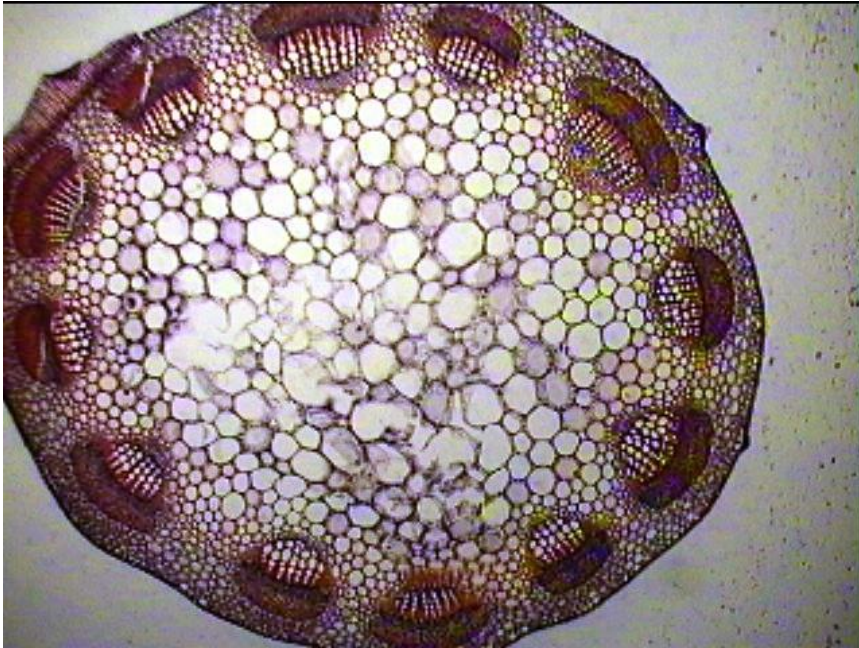
Типы вторичного утолщения стебля



- 3. Как во втором типе формируется камбиальное кольцо, но вторичные проводящие ткани откладываются только в пучках, а между пучками камбий образует механические элементы

- злаки

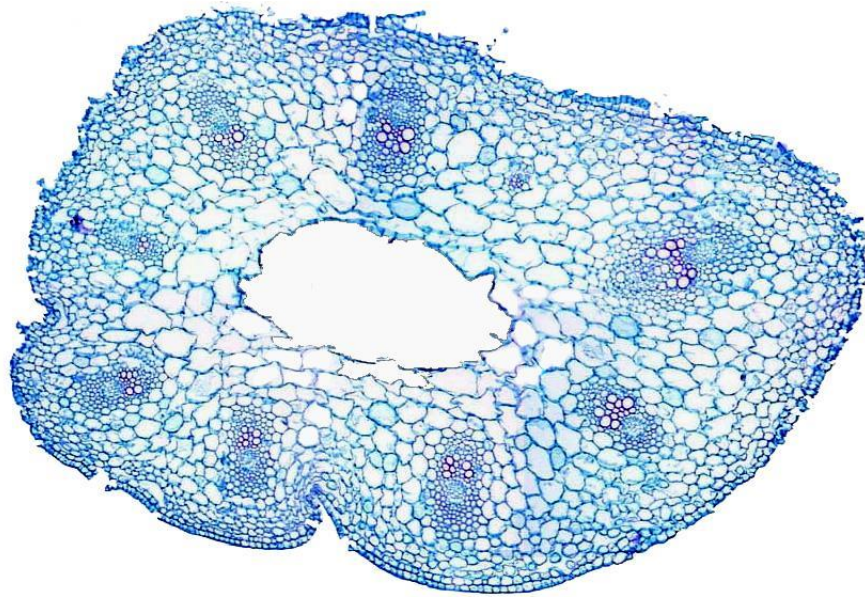
Типы вторичного утолщения стебля



Стебель клевера

- 4. межпучковый камбий возникает, но либо он функционирует неактивно, либо откладывает паренхимные клетки, сходные с сердцевинной. Сохраняется пучковое строение

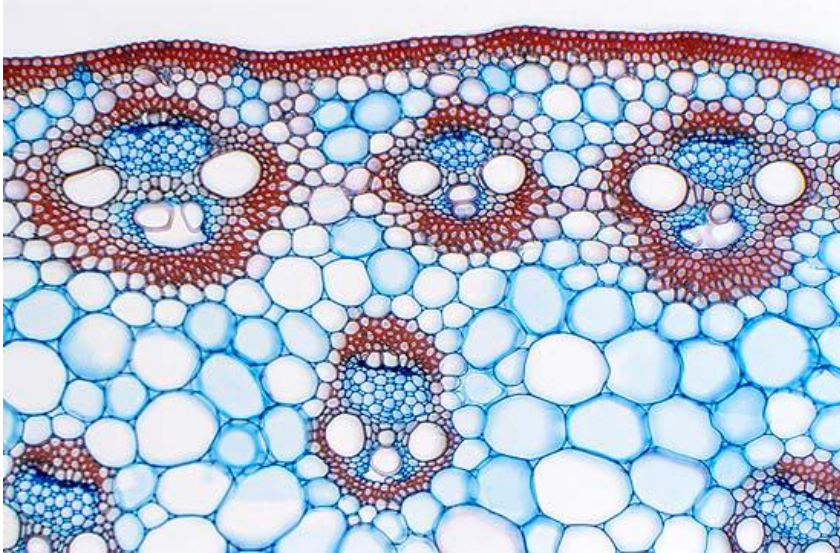
Типы вторичного утолщения стебля



Стебель лютика

- 5. Межпучковый камбий не возникает, пучковый функционирует неактивно. Сохраняется пучковое вторичное строение стебля

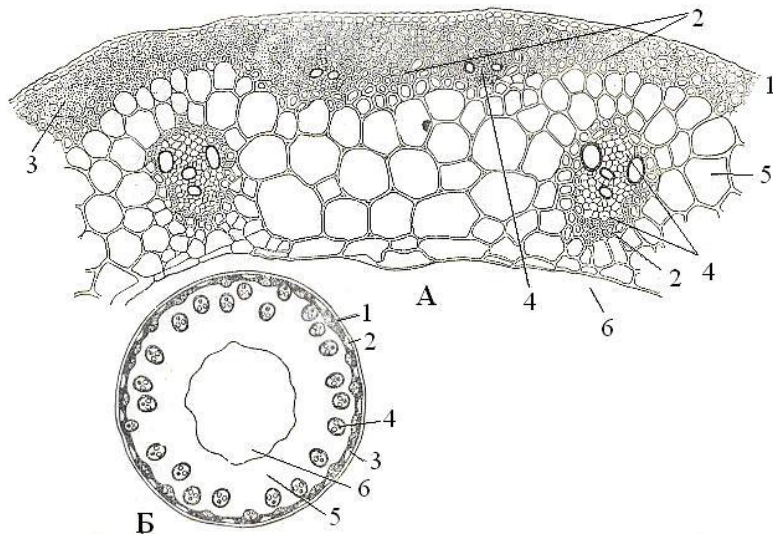
Особенности строения стебля однодольных



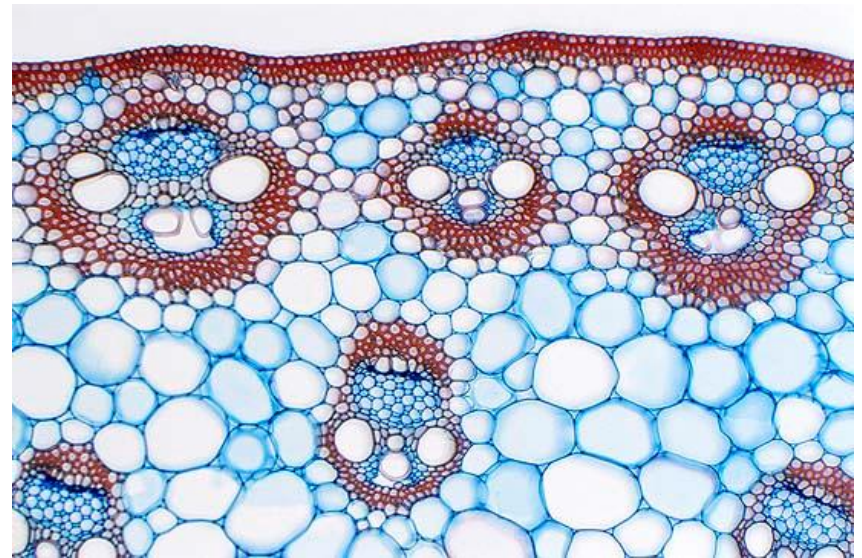
- Отсутствует вторичное утолщение
- Феллоген не образуется. Сохраняется первичная покровная ткань – **эпидерма**
- Анатомо-топографические зоны выделить сложно. Первичная кора развита слабо. В ней часто развивается склеренхима. Эндодерма не отличается от других клеток коры
- Стебель имеет выраженное пучковое строение. Проводящая система стебля формируется только за счет проводящей системы листьев. Все пучки стебля – листовые следы. На поперечном срезе пучки расположены беспорядочно (атактостела). Они всегда закрытые коллатеральные

Типы строения стебля Однодольных

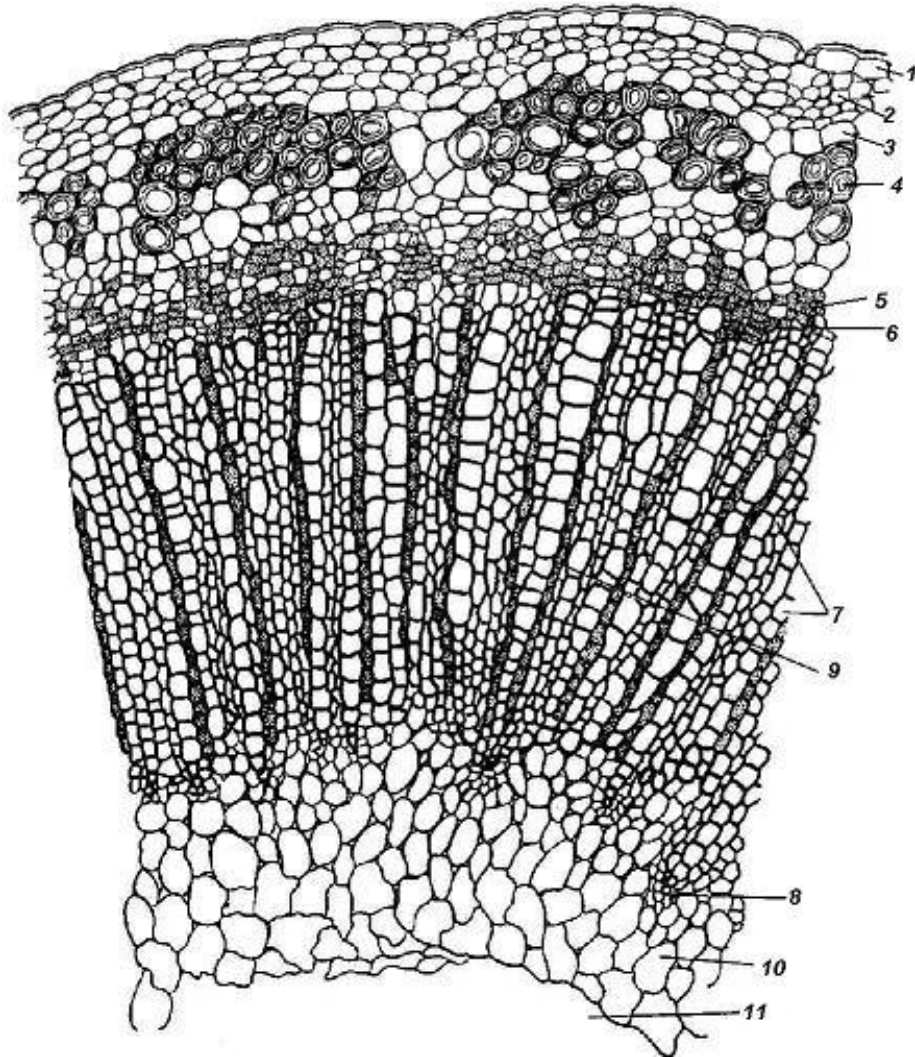
- С большой центральной полостью – соломина (большинство злаков)



- Без полости (кукуруза)



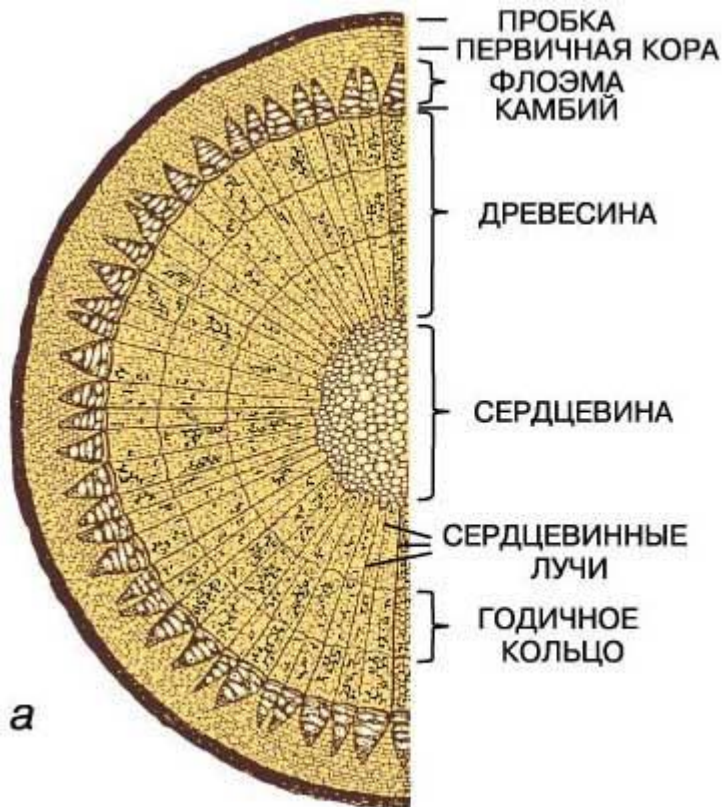
Стебель льна (непучковое строение)



- 1 – эпидерма
- 2 – паренхима первичной коры
- 3 – эндодерма
- 4 – первичные лубяные волокна
- 5 – флоэма
- 6 – камбий
- 7 – вторичная ксилема
- 8 – первичная ксилема
- 9 – сердцевинный луч
- 10 – паренхима сердцевины
- 11 – воздушная полость

Строение стебля древесных растений

- Поперечный срез стебля липы

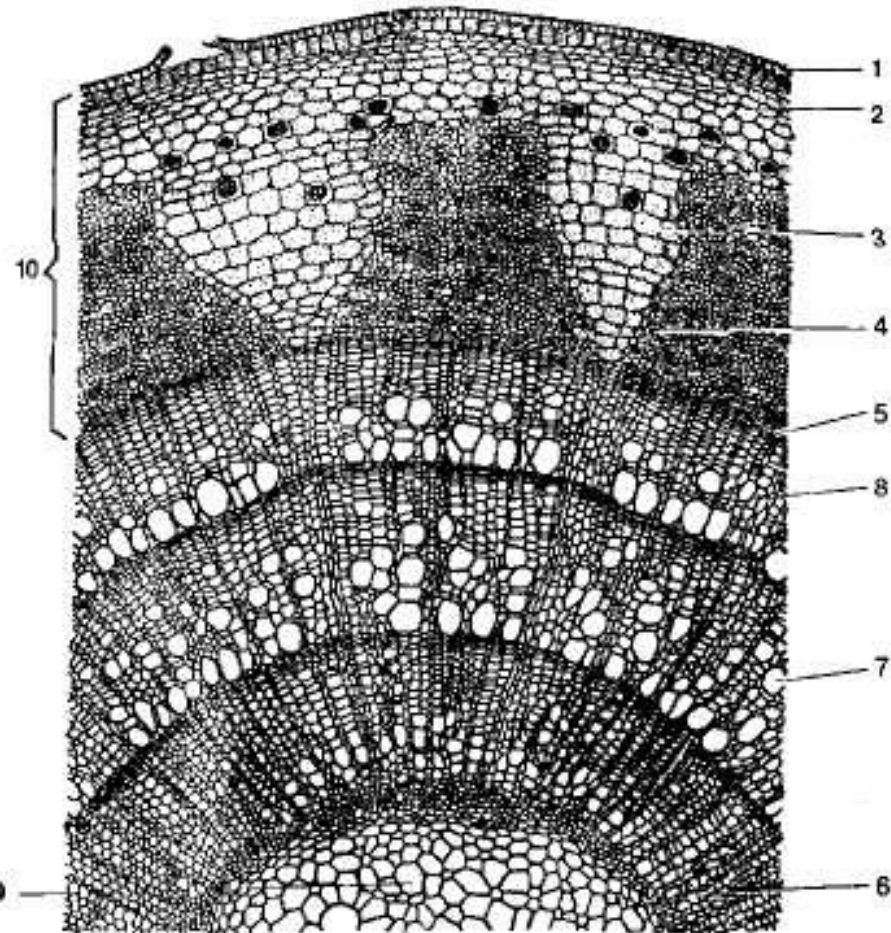


- Характерно длительное вторичное утолщение за счет камбия.

- Выделяют 3 анатомические зоны:

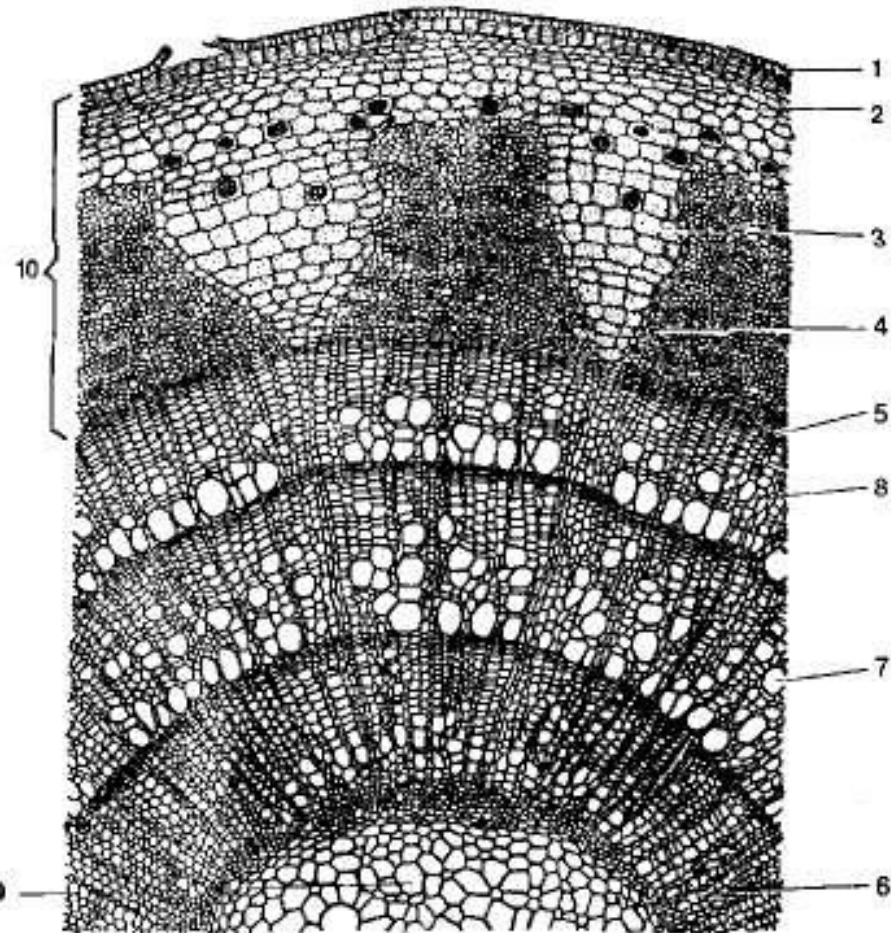
1. **Кора**
2. **Древесина**
3. **Сердцевина**

Строение стебля липы



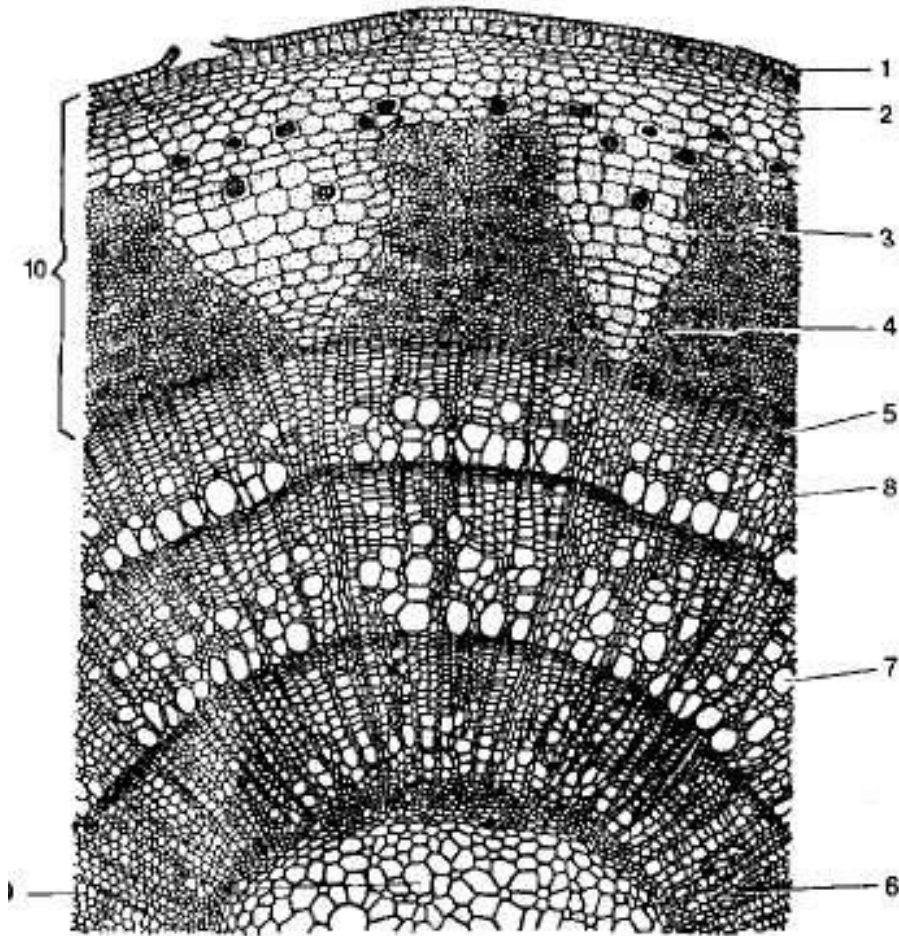
- **Кора** включает:
 1. **Покровную ткань** – перидерма или корка
 2. **Остатки первичной коры**
 3. **Флоэму (луб)**
 4. **Механические ткани**
- Граница между корой и древесиной проходит по **камбию**. Клетки камбия делятся и откладывают наружу вторичную флоэму, а внутрь – вторичную ксилему (древесину)
- Элементы флоэмы, образованные в результате работы камбия образуют вторичную или внутреннюю кору
- Границу между первичной и вторичной корой можно определить по сердцевинным лучам флоэмы (светлые перевернутые треугольники)

Флоэма



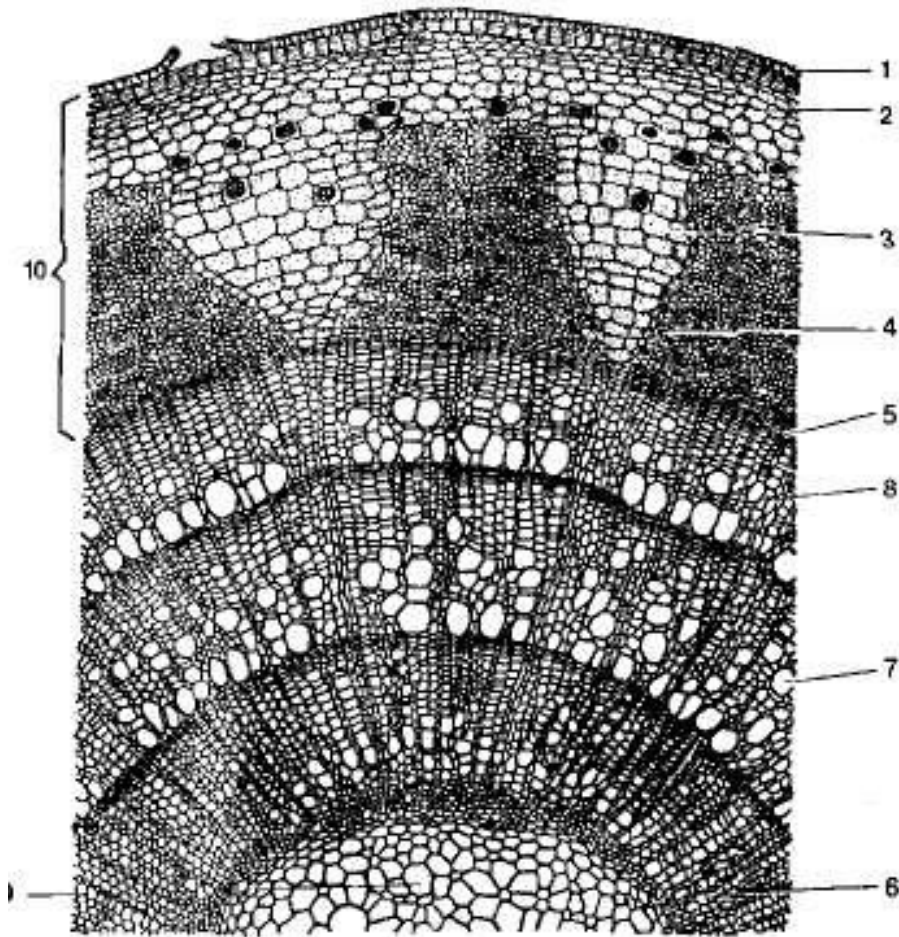
- Участки вторичной флоэмы имеют форму трапеций.
- Флоэма неоднородна. В ней выделяют **мягкий** и **твердый луб**
- **Мягкий луб** – живые элементы (ситовидные трубки, паренхимные клетки)
- **Твердый луб** – мертвые механические элементы (лубяные волокна)
- Во вторичной флоэме транспорт веществ осуществляется только по самой молодой части, прилегающей к камбию (не более 1мм)
- Сердцевинные лучи флоэмы продолжают в ксилеме в виде узких полос, достигающих до сердцевины. К осени в них откладываются крахмал и масло.

Камбий

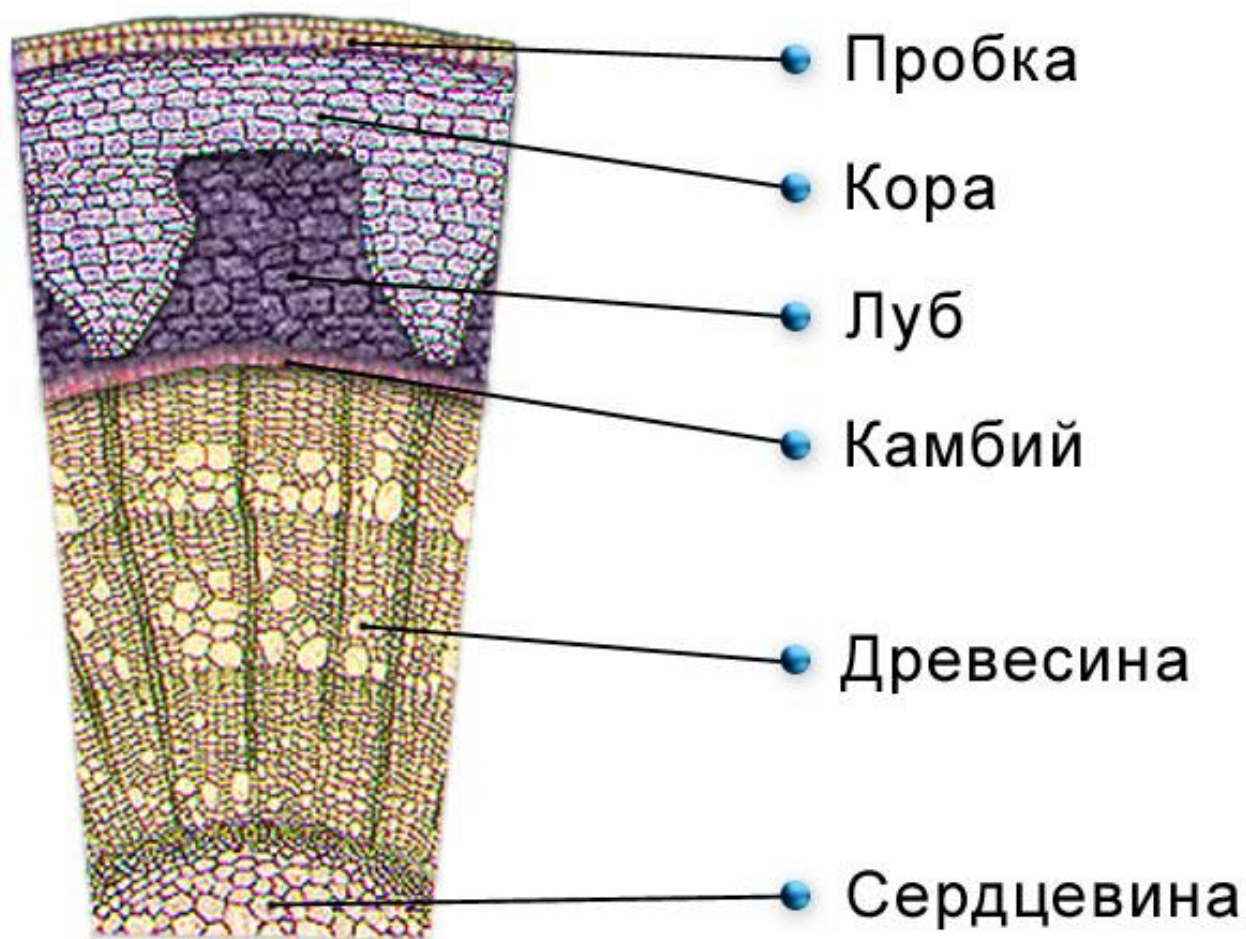


- Камбий состоит из нескольких рядов узких 4-гранных призматических клеток.
- Клетки делятся периклинально, образуя правильные радиальные ряды клеток. Наружу откладываются элементы флоэмы, а внутрь – элементы ксилемы

Древесина

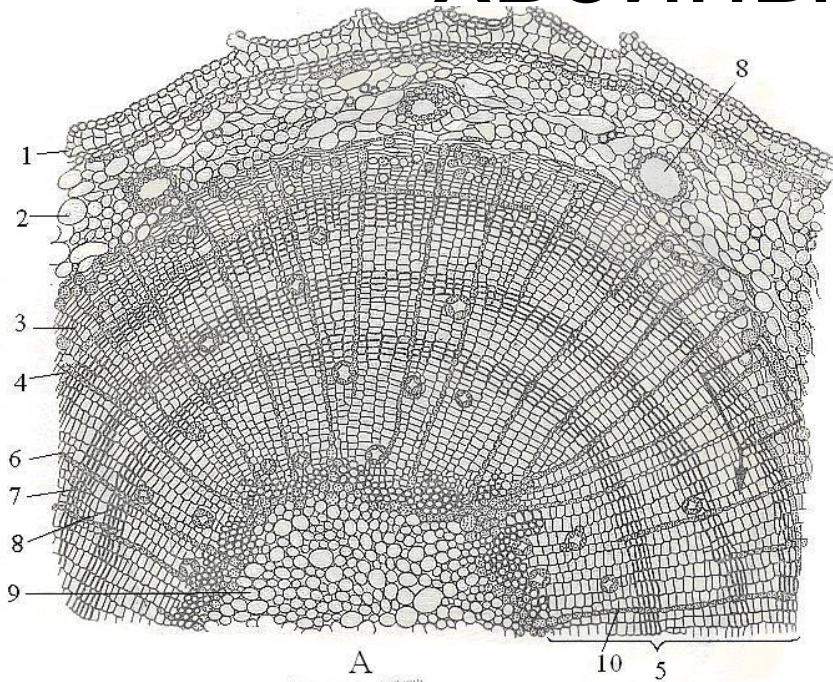


- **Древесина** образована **ксилемой (90% объема ствола)**.
- В ней видны **годовые кольца**. Они образуются в результате периодичности работы камбия (весной – активно делится откладывает крупные сосуды – светлая зона, осенью - откладывает узкие сосуды и механические элементы – темная зона)
- Древесина у двудольных может быть
- **рассеянно-сосудистой** -сосуды распределены равномерно по годовичному кольцу (яблоня, груша, береза, тополь, клен)
- **кольцесосудистой** – широкопросветные сосуды образуют кольцо в весенней древесине (дуб, вяз, ясень, каштан)
- Ширина годовичных колец зависит от условий среды
- **Сердцевина** – образована запасавшей паренхимой

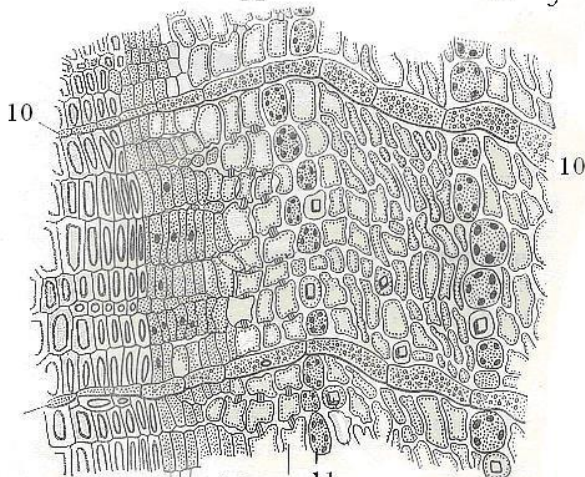


Поперечный срез древесного стебля

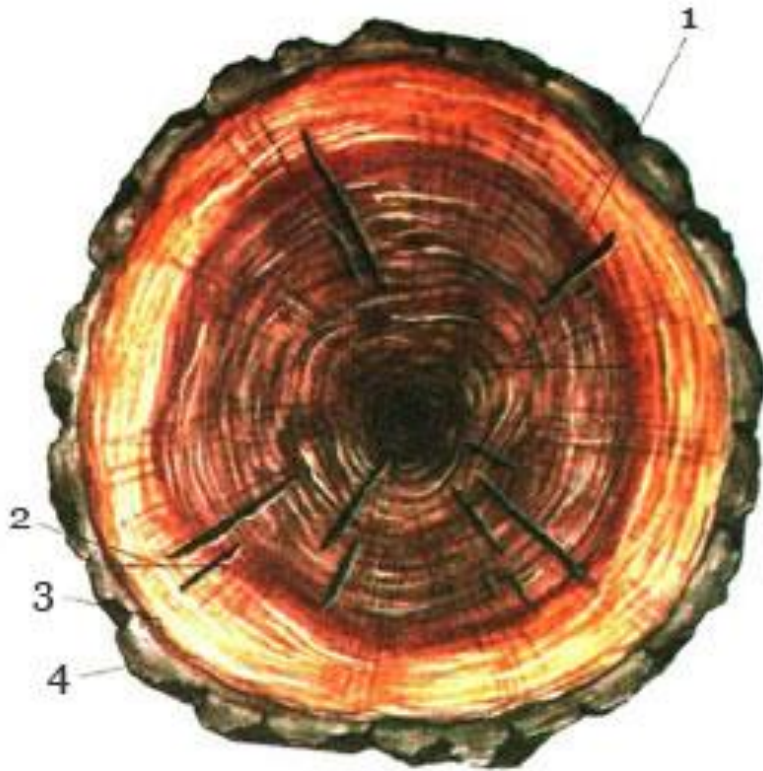
Особенности строения стебля хвойных (сосна)



- Наличие смоляных ходов
- Ксилема состоит только из трахеид. Сосуды, древесинные волокна отсутствуют.
- Паренхима развита слабо
- Флоэма: состоит из ситовидных клеток. Клетки-спутницы отсутствуют



Возрастные изменения в стеблях древесных растений



- Стволы большинства древесных растений со временем покрываются коркой (4)
- У яблони – на 6-8 году жизни
- У липы на 10-12
- У дуба и сосны в 25-35 лет
- У пихты в 50 лет
- У платана, эвкалипта корка не образуется

Возрастные изменения в древесине

Ядровая древесина и заболонь



- отмирание всех живых элементов и накопление консервирующих веществ
- Более старые слои ксилемы (в центре) перестают функционировать
- У покрытосеменных сосуды закупориваются выростами клеток древесинной паренхимы – **тилами** (внедряются через поры)
- В тилах накапливаются дубильные вещества, смолы, камеди (препятствуют загниванию и росту грибов)
- У хвойных поры трахеид закрываются торусом. Трахеиды заполняются живицей (р-р смол в эфирных маслах)
- Консервирующие вещества часто окрашены, поэтому центральная часть ствола отличается по окраске и твердости, называется **ядром**
- Более светлая, молодая функционирующая часть древесины - **заболонь**

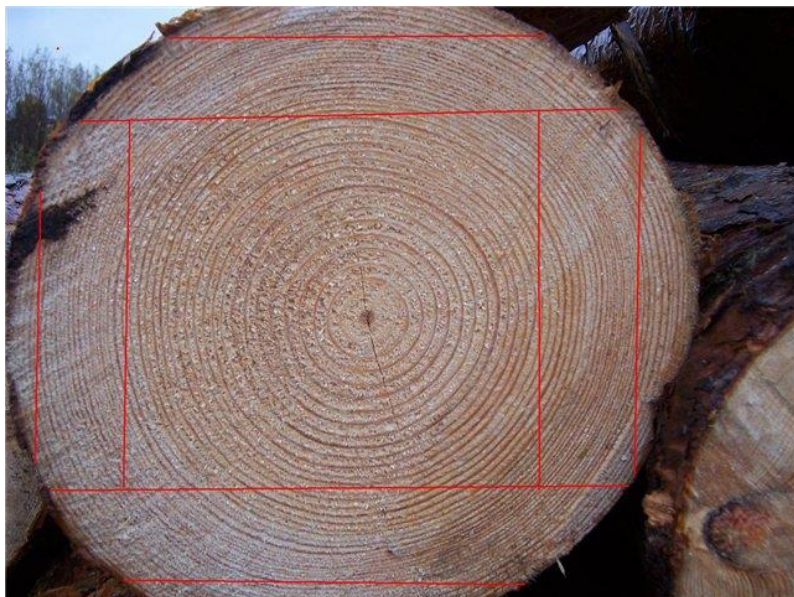


Ядровая древесина начинает формироваться:

- У дуба в 9-10 лет
- У сосны в 25-30 лет

Ядровая древесина имеет различную окраску:

- Коричневая – у дуба
- Желтая – у барбариса
- Оранжевая у ольхи
- Красная – у цезальпинии
- Темно-красная у тисса и вишни
- Черная - у эбенового дерева



- У некоторых деревьев (липа, бук, ель, пихта) ядро не образуется
- Внутри от заболони располагается спелая древесина (не отличается по окраске, но более сухая). Такие породы называют спелодревесными

