

**Стебель – вегетативный орган растения.
Анатомическое строение стебля.**

1. Побег и система побегов.
2. Почки, их строение и расположение на стебле.
3. Листорасположение. Листовая мозаика.
4. Типы ветвления побегов, их положение в пространстве.
5. Метаморфозы побега.
6. Стебель – осевая часть побега. Функции стебля
7. Теория строения конуса нарастания стебля.
8. Передвижение минеральных и органических веществ по стеблю.
9. Типы анатомического строения травянистого стебля однодольных и двудольных растений.
10. Типы анатомического строения древесного стебля.
11. Отличительные особенности в анатомическом строении стеблей хвойных растений.

Наряду с корнем побег – основной орган высшего растения. **Побегом** называют орган растения, обладающий способностью к неограниченному росту в длину и отрицательным геотропизмом.

Продолжительный рост связан с потенциальной возможностью клеток верхушечной меристемы, неограниченно долго делиться. Побег способен к росту до тех пор, пока сохраняется конус нарастания.

Главная внешняя черта, отличающая побег от корня – наличие листьев. Возникновение побега (т.е. листостебельности) – крупнейший ароморфоз в истории растительного мира на Земле. Благодаря плоской форме листьев резко возросла фотосинтезирующая поверхность; связанное с этим усиление транспирации способствовало развитию настоящих корней, как совершенных органов поглощения воды.

Вегетативный невидоизмененный побег состоит из стебля, листьев и почек. Это единый орган, образующийся из общего массива меристемы и обладающий единой проводящей системой.

Стебель – осевая часть побега. Листья – плоские боковые части (органы) побега, сидящие на стебле. Почки также обязательная часть побега.

Участок стебля, от которого отходит лист, называют узлом, а расстояние между узлами – междоузлием. Угол между листом и находящимся выше междоузлием называется пазухой листа. Здесь образуется пазушная почка. Побег состоит из повторяющихся участков – метамеров. Один метамер включает междоузлие, узел, лист и пазушную почку.

По интенсивности роста междоузлий, их длине побеги делят на укороченные и удлиненные. Первые характеризуются сближенными узлами, а вторые более или менее расставленными. Они встречаются как у древесных, так и у травянистых растений. Удлиненные еще называют

ростовыми; их основная функция – освоение жизненного пространства. А укороченные побеги могут нести на себе цветки или, как, например, у розеточных форм, формируют группу листьев, прижатую к почве. Поверхность почвы нагревается больше, чем воздух днем в условиях холодного климата и поэтому растения попадают в более благоприятные тепловые условия. На укороченных побегах у плодовых деревьев в основном образуются цветки, а затем, соответственно плоды.

Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период раз в год, называются годовалыми.

Почка – это зачаточный побег, состоящий из конуса нарастания побега, окруженного зачаточными листьями (листовыми примордиями).

Почка покрыта снаружи почечными чешуями, плотно прилегающими друг к другу, которые защищают ее от холода, излишнего тепла, испарения, от проникновения внутрь болезнетворных микробов. Под чешуйками находится укороченный стебель, заканчивающийся апексом (конусом нарастания). На стебле в определенном порядке расположены зачаточные листья.

У зимующих почек внешние чешуйки плотные, могут быть покрыты либо кутикулой, либо клейкими смолистыми веществами. Такие почки называются закрытыми. Характерны для многолетних древесных растений холодного и умеренного поясов, а также субтропических и тропических областей с сухим периодом. Осина, сирень, лещина

Летние почки в основном не имеют специальных кроющих чешуй и называются открытыми (голыми). Характерны для многолетних деревьев влажнотропических лесов, но встречаются и в умеренном поясе на незимующих побегах. Настурция

Почки обеспечивают длительное нарастание побега и его ветвление.

Почки бывают вегетативными, генеративными и вегетативно – генеративными.

Вегетативные состоят из зачаточного стебля с конусом нарастания; тесно расположенных на оси разновозрастных зачатков листьев, прикрывающих ось друг от друга (листовые бугорки); зачаточные пазушные почки (вторичные бугорки), располагающиеся непосредственно над каждым листовым зачатком. (из них развиваются вегетативные побеги).

Генеративные или цветочные на конусе нарастания имеют только зачатки цветка или соцветия, без зеленых листьев.

В вегетативно – генеративных (смешанных) почках заложены одновременно зачатки вегетативных и генеративных органов.

Вегетативные почки обычно бывают удлиненные: а цветочные – округлые.

В зависимости от местоположения на стебле различают верхушечные и боковые почки. Как только почечные чешуи отпадут, начинается интенсивный рост побега. За счет верхушечной почки осуществляется рост основного побега, а за счет боковых – ветвление побега. Верхушечные почки располагаются на верхушках побегов.

Боковые почки делят на пазушные и придаточные. Пазушные почки расположены в пазухе листа. Их них формируются боковые побеги, происходит ветвление.

Некоторые пазушные почки не развиваются весной в побег и остаются в состоянии покоя. Они, оставаясь живыми, могут не прорасти на протяжении нескольких лет. Такие почки называются спящими. Спящие почки прорастают, когда повреждается часть стебля (поломка, обрезка) и дают побеги. С деятельностью спящих почек также связана **каулифоллия**, т.е. образование цветоносных побегов на толстых ветвях и стволах, также связана с деятельностью спящих почек (шоколадное дерево).

Придаточные или адвентивные (от лат. «адвентивус» - пришлый), почки образуются не в пазухе листа, а на любой части растения: на корнях, на листьях, на междоузлиях стебля. Они обеспечивают вегетативное возобновление.

Место их формирования определяется исключительно внутренними стимуляторами роста. В свою очередь, накопление внутренних стимуляторов могут определять внешние причины. Например, в местах механических повреждения образуются раневые меристемы и на их основе придаюточные почки.

Если пазушные почки формируются экзогенно, то придаточные и спящие почки возникают обычно эндогенно из камбия, перицикла и т.д.

Развитие побега из почки можно наблюдать весной при распускании почек. Как только почечные чешуи отпадут, начинается интенсивный рост побега.

Расположение листьев на побеге тесно связано со строением узлов и местонахождением пазушных почек.

Листорасположением, или филлотаксисом, называют порядок расположения листьев на стебле, наиболее благоприятствующий выполнению их функций. Листья закрепляются на стеблевых узлах. От каждого узла побега может отходить один, два или несколько листьев.

При очередном (спиральном) листорасположении от узла отходит только один лист (дуб, береза, вишня, груша, злаки, зонтичные и т.д.).

При супротивном - от узла отходят два листа, расположенных один против другого, как у гвоздики, клена, сирени, губоцветных.

При мутовчатом листорасположении от узла отходят три и более листа, образуя кольцо по окружности узла (мутовку), например у олеандра, элодеи, подмаренника, вороньего глаза.

Если соседние междоузлия сильно укорочены, листья скученно располагаются в одном месте побега, образуя розетку. Известны растения с прикорневыми розетками (у подорожника, одуванчика листья расположены у самой земли в виде розетки), реже розетки располагаются на верхушке побега.

Листорасположение – наследственный признак. Иногда определенным типом листорасположения характеризуются целые семейства. В процессе роста побега листорасположение может меняться (эвкалипты).

Очень часто у растений листья имеют неодинаковую длину черешка, кроме того, черешки листьев могут изгибаться и в силу этого положение листовых пластинок также изменяется. При этом пластинки всех листьев в конечном итоге располагаются на стебле, не затеняя друг друга. Это явление получило название *листовой мозаики*. Более мелкие листья при этом заполняют просветы между крупными, способствуя, таким образом, большему доступу света.

Первый побег, вырастающий из зародышевой почечки семени – это **главный побег**. На конце этого побега развивается верхушечная или терминальная почка. За счет деятельности боковых или пазушных почек обеспечиваются ветвление побегов.

У разветвленного растения главный стебель называют осью первого порядка, боковые ветви – осями второго порядка, на них образуются оси третьего порядка и т.д. На деревьях может быть до 20 таких осей. У древесных растений в результате ветвления надземной части образуется **крона**.

Особенности ветвления побегов имеют большое значение, так как о них зависит прежде всего скорость и продолжительность роста наземных частей, расположение листьев в пространстве. А это влияет на обеспече

Система ветвления совершенствовалась в процессе исторического пути развития растений. В результате выработались следующие основные способы ветвления: дихотомическое, моноподиальное, симподиальное, ложнодихотомическое.

Дихотомическое ветвление наиболее древнее и менее совершенное. Сущность данного ветвления заключается в том, что только одна меристематическая клетка, находящаяся на верхушке оси побега, дает начало двум равноценным клеткам, из которых развиваются две равноценные оси, каждая из которых в свою очередь дает еще два побега и т.д. (встречается у плаунов).

Более часто у всех групп организмов встречается боковое ветвление, когда на главной оси возникают боковые выросты, дающие начало боковым осям. Существует два типа бокового ветвления: моноподиальное и симподиальное.

Моноподиальное - имеет место длительный неограниченный рост главной оси первого порядка – моноподия, которая непрерывно нарастает своей верхушкой. Кроме главной оси, отрастают и боковые, но моноподия всегда перерастает их, т.е. обладает большими внутренними потенциальными возможностями к росту. Данный тип ветвления встречается у голосеменных (сосна, ель, пихта) – их ствол является осью первого порядка.

Такая система ветвления более прогрессивна, по сравнению с дихотомическим ветвлением. Она представляет больше возможности для пространственной ориентации побегов, за счет большого числа боковых осей различных порядков ветвления.

Но этот тип ветвления имеет и недостаток. А именно, при повреждении и гибели терминального побега его замена осуществляется с большим

трудом. Дерево, как бы долгое время болеет, перестраивая свою ростовую систему ветвления до тех пор, пока один из боковых побегов не возьмет на себя функцию главного. Вот почему у голосеменных деревьев никогда нельзя обламывать верхушку дерева.

Симподиальное в эволюции появилось значительно позднее и считается более совершенной системой ветвления. При этом типе ветвления, например, у груши, липы, кустарников один или несколько боковых побегов, образующихся на главном побеге, быстро обгоняют его рост. Верхушечная почка главного побега после периода интенсивного роста прекращает свою активность, а на смену ей выступает одна из ближайших соседних с ней пазушная почка. Иногда говорят боковое симподиальное по типу монохазия.

Если на смену отмершей верхушечной почке одновременно вырастают боковые ветви из двух пазушных супротивно расположенных почек, ветвление будет **ложнодихотомическим**. Иногда при супротивном листорасположении говорят – боковое симподиальное по типу дихазия.

Таким образом, происходит периодическая смена главных осей ветвления. Ветви могут направляться в любую сторону под нужным углом, т.е. крона дерева формируется с учетом максимально благоприятного использования факторов среды.

В зависимости от степени разветвленности системы побегов выделяют неветвящиеся (например, пальмы), слабоветвящиеся (некоторые однолетние травы) и сильно ветвящиеся растения (большинство растений, произрастающих в умеренном климате). Наиболее сильно ветвятся растения, образующие жизненные формы типа перекасти-поле и растения-подушки.

По направлению роста и некоторым особым ростовым характеристикам побеги могут быть прямостоячие, ползучие, вьющиеся, лазающие, цепляющиеся, приподнимающиеся, стелющиеся.

Прямостоячие – у этих побегов ярко выражено свойство отрицательного геотропизма, стебли устремлены вверх по отношению к почве (ортотропный рост), механические ткани стеблей позволяют поддерживать все надземные органы, обеспечивая вертикальное положение главного стебля. Такие стебли у большинства древесных и травянистых растений (береза, пастушья сумка, рожь),

Иногда главный побег первоначально растет плагиотропно, а затем меняет направление роста на ортотропное. В этом случае говорят о приподнимающемся побеге – нижняя часть стелется по земле, а верхняя часть растет прямо, например, плаун булавовидный.

Вьющиеся стебли обвиваются вокруг опоры. Растения, имеющие вьющиеся стебли, называются лианами. В стеблях лиан механическая ткань слабо развита, поэтому они обвивают другие рядом растущие растения, которые служат им опорой. Лианы бывают с травянистым стеблем (хмель, вьюнок) и с деревянистым (тропическое растение строфант).

Цепляющиеся побеги обвивают твердые опоры с помощью усиков (горох, душистый горошек, вика).

Лазящие побеги прикрепляются к какой-либо опоре при помощи придаточных корней – присосок (плющ, кампис).

Ползучие побеги стелются по земле. С помощью придаточных корней они укореняются в почве и прикрепляются к ней (земляника, лапчатка гусиная). Ползучие стебли земляники называют усами.

Стелющиеся, как и ползучие распространены по субстрату, но без укоренения в местах соприкосновения с почвой (клюква).

И стелющиеся и ползучие побеги сохраняют в течение всей жизни плагиотропный рост.

Метаморфозы побегов. Видоизменение побегов произошло в процессе длительной эволюции, как следствие приспособления к выполнению специальных функций. Например, корневища, клубни и луковицы – это не только запасующие побеги. Они часто выполняют функции вегетативного размножения.

Видоизмененные побеги могут быть подземными и надземными. Надземными побегами являются колючки, усики. Широко распространены видоизмененные подземные побеги – корневища, клубни, луковицы.

Корневище похоже на корень, но отличается от него по внутреннему анатомическому «стеблевидному» строению, кроме того, недоразвитыми листьями и отсутствием корневого чехлика. Корневище – это видоизмененный подземный многолетний побег с узлами, междоузлиями, чешуевидными листьями и почками, служащий для вегетативного размножения возобновления и запасания питательных веществ (пырей, хвощ, ландыш, лапчатка).

Столоны – тонкие удлинённые подземные побеги, но в отличие от корневища, недолговечные. Корневища живут до 15 – 20 лет, а столоны, как правило, всего один год. Столонам не свойственна функция запасания, они относятся к ростовым подземным побегам. Столоны, растущие горизонтально служат главным образом для вегетативного размножения (солодка голая).

Верхушечные почки столонов нередко разрастаются, утолщаются и превращаются в клубни (картофель). Довольно часто столоны у одних и тех же растений сочетаются с клубнями

Клубень – утолщенный подземный побег, обладающий функциями запасания и вегетативного размножения. В отличие от корневищ и столонов клубень обыкновенно не имеет даже зачаточных листьев, но в наличии пазушные почки (глазки) (картофель).

Клубни бывают надземными и подземными. Надземный клубень представляет собой утолщение главного (кольраби) или бокового (тропические орхидеи) побега и несет нормальные листья. Подземный клубень – утолщение корневой шейки (цикламен) или недолговечного побега – столона (картофель).

Луковица – укороченный подземный побег, стеблевая часть которого представлена плоским утолщением – донцем, на котором располагаются сверху толстые сочные мясистые листья, запасающие питательные вещества. Снизу формируется корневая система из придаточных корней.

В пазухах луковичных чешуй находятся почки, из которых формируются надземные побеги и новые луковицы. Наружные сухие чешуи защищают внутренние мясистые от высыхания и загнивания. Луковица обеспечивает сохранение влаги в течение сухого жаркого лета и содержит в себе запасные питательные вещества, необходимые для раннего зацветания в следующем году (лук, чеснок, лилии, тюльпан, нарцисс).

Клубнелуковицы внешне похожи на луковицы, но запасные питательные вещества откладываются в разросшейся стеблевой части (донце), а снаружи - сухие чешуи (гладиолус, шафран).

Надземными побегами являются *усики, колючки*.

Усики – видоизмененные надземные побеги, обеспечивают положение побега в пространстве (виноград).

Колючки – видоизмененные надземные побеги, выполняющие защитную функцию. Колючки могут быть образованы не только на основе стеблей, но и листьев. Признаком стеблевого происхождения колючек является их местоположение. Например, у жостера слабительного, у диких груши в колючки превращены укороченные, заостренные, одревесневшие концы побегов. У боярышника стеблевое происхождение доказывает их нахождение в пазухах листа.

Своеобразным метаморфозом побегов отличаются **суккуленты** – растения с толстыми, сочными водозапасающими надземными органами. Различают стеблевые и листовые суккуленты. Примером листовых суккулентов может служить алоэ. Типичные стеблевые суккуленты – представители семейства кактусовых. Водозапасающий стебель кактусов выполняет также и главную функцию фотосинтеза. Листовых пластинок, за некоторым исключением, у кактусов нет вообще.

Стебель представляет собой осевую часть побега. Он имеет радиальную симметрию и обладает способностью неограниченного верхушечного роста и отрицательным геотропизмом.

Основные функции стебля:

1. Проводящая функция. Передвижение веществ по стеблю во все органы растения.
2. Опорная (несущая) функция – обеспечивает положение тела растения в пространстве и выносит листья к свету.
3. Запасающая функция. В некоторых тканях стебля запасается крахмал, жир и другие органические вещества.
4. Через стебель осуществляется связь между корнями и листьями.
5. У некоторых растений стебель выполняет функцию фотосинтеза (хвощ, алоэ).
6. Стебель является органом вегетативного размножения.

Стебель чаще всего имеет цилиндрическую форму. Однако нередко в поперечном сечении он может быть угловатым, трех -, четырех – или многогранным, иногда даже совершенно плоским, сплюснутым (крылатым).

Трехгранные (осоки – *Carex*), четырехгранные (семейство яснотковые – *Lamiaceae*). Если сильно разрастаются два противоположных ребра, как у чины лесной – *Lathyrus sylvestris*, стебли называются крылатыми. У шерстяного дерева - *Cavanillesia arborea* из сухих тропических лесов Бразилии стебель (ствол) бочковидный.

Длина стеблей колеблется в больших пределах: от 280 - 300 м (лазящие стебли ротанговых пальм) до 1,5 мм (водяное растение вольфия).

Стебли бывают **полые** и **выполненные (сплошные)**. Встречаются безлистные стебли, заканчивающиеся цветком или соцветием. Они называются стрелкой, например у одуванчика, лука.

Стебли древесных и травянистых растений резко различаются по длительности жизни. Надземные побеги трав сезонного климата живут, как правило, один год. У древесных растений стебель существует много лет.

Главный стебель дерева, называют **стволом**, у кустарников отдельные стебли именуется **стволиками**.

Стебель, как и весь побег в целом, представляет собой «открытую систему роста», т.е. он длительное время нарастает, и на нем возникают новые органы (листья). В стебле имеется система меристем, поддерживающих нарастание стебля в длину и толщину.

В анатомическом строении стебля можно установить как различия, так и нечто общее.

Наиболее общим является строение апексов (конусов нарастания). Различия есть в анатомическом строении стебля однодольных и двудольных, а в анатомическом строении стебля двудольных существует разница между травянистыми и древесными формами.

Рассмотрим вначале общие для всех стеблей структуры конуса нарастания.

Конус нарастания – апекс расположен на верхушке стебля и представляет собой выпуклое структурное образование в виде конуса. Конус нарастания – наиболее существенная часть почки, находится под защитой зачаточных листьев и почечных чешуй.

Апекс измеряется очень небольшими величинами: самый маленький конус нарастания у некоторых представителей двудольных имеет всего 90 мкм, самый большой у саговников - 3,5 мм в длину.

Это самая молодая часть стебля. По направлению к противоположному полюсу (базальному), структуры стебля будут все более старыми и, наконец, самые старые - у основания. Клетки апекса практически однородны, небольшие по величине, тонкостенные, с крупными ядрами.

Меристематическая активность конуса нарастания в разных частях его неодинакова. Существует несколько теории, объясняющих неодинаковый характер деятельности его разных зон.

Так, в 1868 году появилась «**теория гистогенов**», автор - ученый Ганштейн, в которой говорилось, что конус нарастания состоит из 3-х слоев: дерматогена, периллемы и плеромы.

Согласно данной теории: **дерматоген** – наружный слой, дающий начало эпидерме, **плерома** – центральный слой из которого формируются центральный цилиндр и сердцевина. К периферии от плеромы расположена **периллема**, из которой образуется первичная кора. В настоящее время эта теория утратила свое значение.

В 1920 году вышла в свет «**теория туники и корпуса**», сформированная немецким ботаником А.Шмидтом, согласно которой конус нарастания у покрытосеменных и части голосеменных состоит из 2 частей, обладающих различной меристематической активностью: туники (наружной) и корпуса (внутренней).

Туника (покров) формирует эпидерму (это формируют самые наружные клетки туники), а также внутренние ткани листа и первичную кору стебля (эту часть формируют глубже лежащие клетки).

Корпус (тело) формирует осевой цилиндр, главным компонентом которого является проводящая ткань.

В стебле различают **первичное** и **вторичное строение**. На начальных этапах развития побега складывается первичная анатомическая структура стебля, сохраняющаяся у однодольных в течение всей жизни. У двудольных и голосеменных растений в результате деятельности вторичных меристем довольно быстро из первичной структуры формируется вторичное строение стебля.

Первичное строение стебля.

В анатомической структуре молодого стебля можно выделить три основные части:

I. Покровную ткань.

II. Первичную кору.

III. Центральный осевой цилиндр (стелу), которые формируются по теории А.Шмидта за счет разрастания туники и корпуса.

I. Покровную тканью травянистого стебля является эпидерма. Это однослойная, живая ткань, клетки которой плотно сомкнуты между собой, вытянуты по длине стебля, наружная клеточная стенка значительно утолщена, покрыта кутикулой.

II. Первичная кора, представлена комплексом тканей, состоящим из живой механической ткани колленхимы, ассимиляционной паренхимы и крахмалоносной эндодермы.

Колленхима расположена сплошным кольцом или участками напротив проводящих пучков, часто в выступающих ребрышках стеблей травянистых растений (и тех древесных, у которых стебли еще не вступили в стадию

вторичного роста). У очень молодых стеблей колленхима может быть не выражена.

У большинства трав колленхима уголковая (у травянистых двудольных), но иногда (редко) – пластинчатая. (В стеблях травянистых двудольных – уголковая колленхима, у древесных – пластинчатая, но иногда, напр., у подсолнечника колленхима тоже пластинчатая). Клетки колленхимы живые, часто с хлоропластами.

Клетки *ассимиляционной паренхимы* (хлоренхима) живые, содержат хлоропласты.

Последовательность этих тканей бывает различной. Паренхима часто находится непосредственно под эпидермой. Колленхима может располагаться или глубже паренхимы или также непосредственно под эпидермой.

Самый внутренний слой первичной коры – *эндодерма*. Часто в эндодерме откладывается крахмал, поэтому ее называют крахмалоносное влагалище. Иногда в ней заметны кристаллы оксалата кальция. Клетки эндодермы отличаются размерами и слегка вытянутой формой от других клеток первичной коры.

У однодольных травянистых растений первичная кора выражена слабо, часто состоит только из хлорофиллоносной паренхимы.

Топографически первичная кора стебля гораздо уже центрального осевого цилиндра (ЦОЦ).

Граница между центральным осевым цилиндром и первичной корой в стеблях выражена гораздо менее четко, нежели в корнях, так как внутренний пограничный слой первичной коры – эндодерма – не имеет столь характерных признаков, как в корне.

III. Центральный осевой цилиндр представлен также комплексом тканей: перицикл, проводящие ткани и паренхима сердцевины. (Как же формируются эти элементы?)

На уровне первых листовых примордиев (зачатков листьев) формируется первичная боковая меристема - *прокамбий*. Его формированию предшествует деление клеток, производные которых удлинятся, приобретая характерную для элементов прокамбия прозенхимную форму.

Некоторые клетки, не участвующие в формировании прокамбия, дают начало другой первичной меристеме – *перициклу*, клетки которого обычно дифференцируются в элементы постоянных тканей – паренхиму или склеренхиму. Иногда, из-за слабого развития хлоренхимы, склеренхима в некоторых местах прилегает непосредственно к эпидерме.

Следовательно перицикл формирует ткани первичной коры, и в конце своего существования часто полностью дифференцируется в склеренхиму (перициклическая склеренхима). Прокамбий образует ЦОЦ.

Перицикл чаще всего наблюдается в стеблях травянистых двудольных (у однодольных он в виде склеренхимы), у древесных растений он обычно отсутствует.

Первичные проводящие ткани образуются из прокамбия. Первичная флоэма начинает формироваться раньше ксилемы.

Самые наружные клетки прокамбия преобразуются в тонкостенные элементы *первичной флоэмы*. Дальнейшее развитие флоэмы происходит в центростремительном направлении (экзархное развитие).

Первичная ксилема закладывается во внутренних участках и развивается центробежно (эндархное развитие). Т.е. ксилема и флоэма формируются навстречу друг другу.

У однодольных весь прокамбий полностью расходуется на формирование первичных проводящих тканей, и первичная структура стебля сохраняется в течение всей жизни.

Поэтому сформировавшиеся сосудисто-волокнистые пучки у них всегда **закрытые**. Эти пучки часто окружены мертвыми клетками склеренхимы, которая защищает проводящие пучки (у однодольных **пучковый тип** строения).

Многочисленные пучки у однодольных в основном равномерно распределены по всей толще стелы. Их размеры увеличиваются от периферии к центру. Хорошо выраженной сердцевины у большинства однодольных нет, хотя может быть развита центральная воздушная полость, например, у стеблей злаков – соломина (исключение – кукуруза). Стела однодольных называется атактостела.

У двудольных в отличие от однодольных часть клеток прокамбия сохраняется и преобразуется в клетки камбия, за счет которых позже будет обеспечиваться вторичный рост стебля в толщину.

У двудольных может быть два основных типа анатомического строения стебля: пучковый и беспучковый (слитный).

Когда тяжи прокамбия закладываются так близко, что фактически образуют сплошное кольцо, то у него формируются сплошные кольца первичной ксилемы и флоэмы. Причем флоэма располагается по направлению к периферии стебля, а ксилема – к центру.

В результате возникает **беспучковый** тип строения. Беспучковый тип редко встречается у травянистых. Типичный представитель такого типа строения стебля из травянистых - Лен обыкновенный – *Linum usitatissimum*.

Если закладывающиеся прокамбиальные тяжи у двудольных не сближаются и между ними образуется паренхима сердцевинных лучей (участки паренхимных клеток между проводящих пучков), формируются изолированные проводящие пучки, которые располагаются по кругу.

Причем флоэма располагается к периферии, а ксилема к центру. Такой тип строения стебля называется **пучковый**. Таков строение имеют травянистые растения: Кирказон – *Aristolochia siphon*, тыква обыкновенная - *Cucurbita pepo* и др.

Стела такого типа (пучки по кругу) называется эустела.

Внутри от проводящих тканей располагается основная паренхима, называемая **сердцевинной**, а ее участки между проводящими пучками – сердцевинными лучами

Периферическая часть сердцевины называется перимедуллярной зоной. В клетках сердцевины часто откладываются питательные вещества в виде зерен крахмала, или в ней рассеяны идиобласты с танинами, кристаллами, слизью и т.д. Величина клеток сердцевины увеличивается от периферии к центру. С возрастом у некоторых растений клетки сердцевины отмирают, и в центре стебля образуется полость, заполненная воздухом.

Таким образом, характерными чертами анатомического строения стебля однодольных травянистых растений являются:

- 1) в течение всей жизни сохраняется первичное строение;
- 2) колленхима отсутствует;
- 3) первичная кора выражена слабо и часто состоит только из хлорофиллоносной паренхимы;
- 4) сосудисто-волокнистые пучки закрытого типа и расположены беспорядочно в ЦОЦ;
- 5) сердцевина отсутствует.

Характерными чертами анатомического строения стебля двудольных травянистых растений являются:

- 1) первичная кора хорошо развита и состоит из комплекса тканей (в том числе и колленхимы);
- 2) сосудисто-волокнистые пучки открытые и расположены по кругу;
- 3) хорошо выражена сердцевина;
- 4) возникновение вторичного строения после первичного.

Вторичное утолщение стебля у двудольных.

Для двудольных характерны вторичные изменения анатомической структуры стебля. Вторичные изменения обусловлены, в основном, деятельностью камбия, отчасти – феллогеном.

Камбий возникает из остатков прокамбия, и его развитие идет по одному из следующих типов:

- I.** С самого начала камбий возникает, как непрерывный слой (кольцо) в сплошном прокамбии и затем откладывает сплошные слои вторичных проводящих тканей. Т.е. формируется **беспучковая** структура.
- II.** В прокамбиальных пучках сначала возникает пучковый камбий. Затем между разобщенными прослойками пучкового камбия появляются перемычки межпучкового камбия, после чего образовавшийся непрерывный камбиальный слой откладывает сплошные слои вторичных тканей (т.е. также возникает **беспучковая** структура).
- III.** В обособленных прокамбиальных пучках таким же образом возникает пучковый, а затем и межпучковый камбий. Но в

данном случае межпучковый камбий образует тонкостенную паренхиму (неотличимую от паренхимы сердцевины и коры) и вторичные проводящие ткани имеют **вид пучков**. Или же межпучковый камбий образует механические элементы, составляющие в совокупности с пучками проводящих тканей трубчатую скелетную конструкцию.

- IV.** Межпучковый камбий вообще не образуется, и проводящие пучки остаются включенными в однородную паренхиму.

Наряду с рассмотренными типами существуют промежуточные, между которыми трудно установить четкие границы.

Появление того или иного типа развития камбия зависит от многих причин. Многолетние, длительно утолщающиеся стебли деревьев и кустарников чаще всего развиваются по I и II типу. Недолговечные же стебли (травянистые) с ограниченным утолщением чаще сохраняют пучковое строение (III и IV). Пучковое строение характерно для лиан.

I и II типы формирования камбия эволюционно более древние, а III и IV более продвинутые. Существует предположение, что травянистые стебли возникли в результате прогрессирующего снижения камбиальной активности.

У древесных двудольных, а также хвойных вторичные утолщения могут продолжаться многие годы. Так гигантская секвойя образует ствол толщиной более 10 метров. Длительным утолщением обладают также подземные побеги многолетних трав (двудольные).

Расположение камбия и отложение вторичных тканей отличается разнообразием, однако наиболее распространен тип, который характерен для древесных растений.

Топографически в стебле древесных можно выделить **покровные ткани, кору, древесину, сердцевину**. Граница коры и древесины проходит по **камбию**.

Анатомические особенности стеблей (древесных) рассмотрим на примере липы.

Покровные ткани. Эпидерма молодых стеблей на втором году жизни полностью отмирает и слущивается, заменяясь вторичной покровной тканью – перидермой. Наружным слоем перидермы является пробка (защитная функция). На третий год у большинства древесных растений на поверхности стебля начинает формироваться **корка**.

Кора. Сразу за покровной тканью располагаются остатки первичной коры, в которой у большинства древесных находится пластинчатая колленхима.

Затем проходит обособленный слой ассимиляционной паренхимы. Далее в глубину располагается слабо выраженный слой эндодермы или крахмалоносного влагалища.

За эндодермой находится группа крупных клеток с мощными стенками. Это клетки перициклической склеренхимы.

Во внутренней части коры можно увидеть остатки первичной флоэмы, а внутрь от нее до границы с камбием располагается **вторичная флоэма** (луб), составляющая зону вторичной коры.

Вторичная флоэма представлена мягким лубом, который составляют лубяная паренхима и ситовидные трубки с клетками-спутницами и твердым лубом – совокупность механических элементов (лубяные волокна) вторичной флоэмы.

Во вторичной флоэме многолетних стеблей функцию проведения осуществляет самая внутренняя ее часть (ситовидные трубки), где-то не более 1 мм в толщину. Остальные части вторичной флоэмы функционируют как запасающие (лубяная паренхима) и механические (лубяные волокна).

Между вторичной корой и древесиной располагается **камбий**. Он представлен несколькими слоями живых, активно делящихся в течение всей жизни растения, клеток - камбиальная зона.

Камбий состоит из тонкостенных клеток, вытянутых вдоль оси стебля и заостренных на концах. Плоские широкие стороны каждой клетки обращены внутрь (к ксилеме) и наружу (к флоэме). Остальными стенками клетка смыкается с соседними клетками камбия.

Деление клетки происходит тангентально, т.е. параллельно плоским сторонам.

После каждого деления одна из образовавшихся дочерних клеток сохраняет способность к неограниченному повторному делению, т.е. функционирует, как инициальная клетка.

Другая дочерняя клетка может разделить еще 1-2 раза, но именно эти клетки превращаются в элементы ксилемы и флоэмы. Если они расположены внутрь от инициальной клетки, то превращаются в ксилему, а если наружу – во флоэму.

При делении камбий (который располагается сплошным кольцом), начинает откладывать элементы вторичной ксилемы и вторичной флоэмы по окружности. В отличие от травянистых стеблей, стебель древесных имеет кольцевое расположение проводящих тканей.

К периферии стебля формируется вторичная флоэма, а к центру по всей окружности камбий откладывает вторичную ксилему. Причем клеток ксилемы он откладывает значительно больше, чем клеток флоэмы, отсюда слой ксилемы у древесных растений значительно шире, чем слой флоэмы.

У всех древесных двудольных в стебле вторичные структуры почти не оставляют следа от первичных. Так при формировании вторичной флоэмы, первичная оттесняется ею к периферии и сплющивается (явление **облитерации**), в дальнейшем она сливается с растущими вторичными тканями (Φ_2) и становится малозаметна.

За камбием располагается вторичная **ксилема** (древесина). Ею занята основная масса стебля растения.

В древесине многолетних стеблей имеются **годовые кольца**. Это следствие сезонного ритма работы камбия. Хорошо выраженное у большинства деревьев, произрастающих в условиях сезонной смены климатического режима с периодами низких температур и засухи.

Весной, в условиях более благоприятного питания и водоснабжения (когда в растении возникает активное сокодвижение), камбий в ксилеме формирует широкопросветные и тонкостенные элементы древесины – весенняя древесина.

Осенью, когда эти процессы замирают, возникают узкопросветные и толстостенные элементы ксилемы (осенняя древесина). Таким образом, образуется годовое кольцо.

В весенней древесине преобладают сосуды или трахеиды, механические элементы: древесные волокна (либриформ) немногочисленны или отсутствуют.

Молодую, физиологически активную древесину, лежащую под камбием, называют **заболонью**. Заболонные породы это те, у которых не образуется ядро, а хорошо развита заболонь.

Самые старые участки древесины расположены ближе к центру. В такой древесине образуются тилы. **Тила** – это вырост живой клетки, внедрившийся в полость прилежащего сосуда через пору. Тилы закупоривают сосуды и прекращают передвижение по ним веществ. Часто стенки тилл сильно утолщаются, а внутри их накапливаются смолистые и дубильные вещества, препятствующие деятельности грибов, разрушающих древесину.

Эта часть древесины называется **ядром** или **ядровой древесиной**. Она имеет более темный цвет по сравнению с окраской заболони. Существует целый ряд ядровых пород деревьев (ясень, дуб, грецкий орех, каштан и др.).

Вторичная ксилема оттесняет первичную ксилему к центру и остатки ее располагаются на границе с сердцевинной.

Сердцевина стебля расположена в центре стебля. Она бывает рыхлой (как у бузины) или очень плотной (как у березы). Сердцевина состоит в основном из живых клеток основной паренхимы.

Часто в центральной части сердцевинной находятся более крупные клетки, которые бывают мертвыми. Периферическая часть ее, примыкающая к первичной ксилеме состоит из мелких живых клеток и называется **перимедулярной зоной** сердцевинной. Клетки этой зоны обычно богаты крахмалом.

У некоторых деревьев сердцевина рыхлая, отмирая образует в стволе воздухоносную полость – дупло. **Сердцевинные лучи** в древесном стебле располагаются в радиальном направлении. Различают первичные и вторичные сердцевинные лучи.

Первичные сердцевинные лучи находятся между пучками первичной флоэмы и первичной ксилемы, всегда доходят до сердцевинной. Эти лучи начинают формироваться в конусе нарастания, а позднее благодаря камбию.

Наличие в кольцевом строении древесных пород первичных сердцевинных лучей среди элементов ксилемы и флоэмы доказывает происхождение кольцевого строение от пучкового (II тип).

Вторичные сердцевинные лучи до середины не доходят: образуются только из камбия и располагаются среди элементов вторичной ксилемы и вторичной флоэмы.

Несколько необычно устроены многолетние **стебли** многих **древесных лиан**. У них прерывистое камбиальное кольцо, так что сосудистые элементы прерваны участками паренхимной ткани значительно ширины. Это придает стеблям гибкость.

Существуют растения, относящиеся к порядку Пальмы, семейству Пальмы, которые относятся к классу однодольных, но стебель с виду очень толстый. Так вот, значительная толщина стебля достигается за счет своеобразного первичного роста, а также благодаря делению и растяжению паренхимы и волокон, окружающих проводящие пучки.

Отличительные особенности стеблей хвойных растений.

Анатомическое строение стеблей хвойных растений такое же, как и у древесных покрытосеменных. Но в строении хвойных есть свои специфические черты.

Первичная кора состоит из однородной паренхимы и не дифференцирована на отдельные ткани.

В лубе вместо ситовидных трубок присутствуют ситовидные клетки, поэтому клетки-спутницы отсутствуют, а **в древесине** имеются только трахеиды с большим числом окаймленных пор.

В коре и древесине имеются схизогенные вместилища – **смоляные ходы**, но когда ходы не образуются, то смола накапливается в крупных клетках коровой паренхимы или в сердцевинных лучах (кипарис).