

Ю. И. БУЛАНЫЙ

БОТАНИКА С ОСНОВАМИ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

Анатомия и морфология растений

Курс лекций

Учебное пособие для студентов

Саратов 2014

Саратовский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского

Буланый Ю. И.

Ботаника с основами фитоценологии: Курс лекций. Часть 1: Анатомия и морфология растений. – Саратов, 2014. – 88 с.

Учебное пособие написано в соответствии с программой курса " Ботаника с основами фитоценологии" для студентов, обучающихся по направлению бакалавриата "05100-Педагогическое образование" (профиль "Биология").

Саратовский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского

Лекция 1. Предмет и содержание ботаники. Царства живой природы. Растения, животные и грибы, их сходство и отличия. Уровни морфологической организации растений

Ботаника – комплекс взаимосвязанных самостоятельных наук, изучающих различные стороны жизнедеятельности растений.

Ботаника одна из старейших биологических наук. Растительный мир обеспечивает человека, прежде всего, пищей и лекарствами. В поисках съедобных, лекарственных растений древние люди знакомились с растениями, узнавали их свойства, изучали строение, развитие, размножение.

Ботанические знания возникли в результате практической потребности человека: познать мир растений. Постепенно знания накапливались, превращались в науку о растениях – ботанику.

Первыми людьми, которые посвятили себя ботанике, стали древние целители и народные знахари, считавшиеся колдунами. Прежде всего, им нужно было знать ядовитые растения и растения целебные для человека и животных, поэтому долгие годы ботаника оставалась частью медицины.

Основоположник ботаники, её отец – древнегреческий ученый Теофраст, сделавший одно из первых обобщений знаний о растениях.



Теофраст (Феофраст)
родился около 370 года до н.э.

Теофраст – разносторонний учёный, считающийся наряду с Аристотелем основателем ботаники и географии растений.

Автор свыше 200 трудов по естествознанию (физике, минералогии, физиологии и др.). Написал (около 300 до н.э.) две книги о растениях: "Историю растений" и "Причины растений", в которых даются основы классификации и физиологии растений, описано около 500 видов растений, и которые подвергались многим комментариям и часто переиздавались.

Несмотря на то, что Теофраст в своих "ботанических" трудах не придерживался никаких особенных методов, он внёс в изучение растений идеи, совершенно свободные от предрассудков того времени и предполагал, как истинный натуралист, что природа действует сообразно своим собственным предназначениям, а не с целью быть полезной человеку.

Он наметил со свойственной ему прозорливостью главные проблемы научной растительной физиологии. Чем отличаются растения от животных? Какие органы существуют у растений? В чём состоит деятельность корня, стебля, листьев, плодов? Почему растения заболевают? Какое влияние оказывают на растительный мир тепло и холод, влажность и сухость, почва и климат? Может ли растение возникать само собой (произвольно зародиться)? Может ли один вид растений переходить в другой? Вот вопросы, которые интересовали пылкий ум Теофраста; по большей части это те же вопросы, которые и теперь ещё интересуют натуралистов.

Современная ботаника сложна по своей структуре и содержанию. В настоящее время в ботанике можно выделить более 20 основных направлений (разделов), некоторые из них сформировались как самостоятельные науки.

Один из больших и важных разделов современной ботаники – **структурная ботаника**, или **морфология растений**.

В своё время Ч.Дарвин писал, что морфология – это "*душа естественной истории*". Крупнейший биолог нашего времени Э.Синнотт в книге "Морфогенез растений" (1963) выразился так: "*Мы все должны быть морфологами прежде, чем стать биологами какого-либо другого профиля*".

Морфология изучает внешнее и внутреннее строение организма. А без знаний структуры организма, строения его отдельных органов, тканей, клеток нельзя узнать их функции, закономерности развития и жизнедеятельности, нельзя познать историю развития органического мира на Земле.

Морфология растений зародилась как описательная наука. Открывались новые виды, им нужно было дать грамотное описание. Описательный период был очень важен в развитии ботаники. По выражению К.Линнея: "*Если не знаешь названий, то теряешь и познание вещей*".

Назовём лишь некоторые направления морфологических исследований в нашей стране и за рубежом:

– *изучение морфогенеза, или закономерностей формообразования* – выявляются потенциальные возможности роста растений, раскрываются пути управления развития растений;

– *изучение онтогенеза* – исследуются возрастные изменения растения, его отдельных органов и тканей. Это позволяет понять, как растение живёт начиная с момента своего возникновения в виде одной клетки – зиготы, и кончая полным отмиранием, которое очень непросто зафиксировать у многолетних растений. Ведь растительный организм тем и отличается от животного, что он в течение всей своей жизни растёт и образует новые органы и ткани, а более старые части отмирают и разрушаются;

– *изучение структурных единиц, "блоков"*, из которых в онтогенезе строится жизненная форма растения. К таким "блокам" можно отнести чётко отграниченные участки побегов и корневой систем;

– *изучение развития отдельных органов растений*: корня, побега, листа, соцветия, цветка, плода, семени, что даёт материал для теоретических обобщений и для разработки приёмов регуляции роста отдельных органов у сельскохозяйственных растений;

– *исследование строения и функционирования образовательных тканей – меристем*, от которых зависят все проявления роста и морфогенеза.

Другие разделы ботаники, или самостоятельные дисциплины:

– **систематика растений** изучает сходство, различие, родственные связи растений, их происхождение и объединение в группы в целях классификации;

– **анатомия растений** – учение о микроскопическом строении растений в связи с эволюцией и условиями среды;

– **цитология растений** – раздел ботаники, который занимается изучением клетки, её строения и жизненных функций;

– **гистология растений** – наука о растительных тканях;

– **эмбриология растений** изучает развитие и строение зародыша семени;

– **физиология растений** – раздел ботаники, занимающийся изучением жизненных процессов, которые происходят в живых растениях (рост, развитие, питание, дыхание и др.);

– **экология растений** – раздел ботаники, изучающий взаимоотношения растений и окружающей среды;

– **геоботаника** – раздел ботаники, изучающий строение, состав, развитие и распространение растительных сообществ в зависимости от факторов среды;

– **ботаническая география** изучает закономерности распространения растений по земному шару;

– **палеоботаника** занимается изучением вымерших ископаемых растений на основании отпечатков в осадочных породах и окаменевших растений.

Таковы отдельные направления современной ботаники, по которым ведутся исследования.

Говоря о роли учёных в развитии науки, следует вспомнить слова французского историка Марка Блока, который в "Апологии истории" писал, что история – это наука не только о прошлом, это в первую очередь наука о людях во времени. О людях! "История хочет увидеть людей, убеждённо заявлял он. – Кто этого не усвоил, тот, самое большее, может стать чернорабочим эрудиции. Настоящий же историк похож на сказочного людоеда. Где пахнет человечиною, там, он знает, есть добыча".

В связи с этим назовём имена некоторых ведущих ботаников, многие из которых создали свои научные школы.



Сукачѳв Владимир Николаевич
(1880–1967)



Армѳн Леѳнович Тахтаджян
(1910–2009)



Иван Григорьевич Серебряков
(1914–1969)

Сукачѳв В.Н. – советский ботаник, лесовед и географ, академик АН СССР, основоположник биогеоценологии, один из создателей учения о фитоценозе, его структуре, классификации, динамике, взаимосвязях со средой и его животным населением. Тесно связаны с исследованиями по фитоценологии работы Сукачѳва по дендрологии и луговедению, а также по палеоботанике и стратиграфии. Труды Сукачѳва по болотоведению, дендрологии, геоботанике,

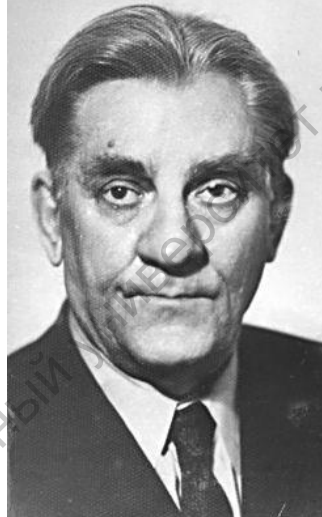
по систематике растений и экспериментальному изучению форм естественного отбора получили широкое применение на практике.

Тахтаджян А.Л. – российский (советский, армянский) ботаник, биолог-эволюционист; академик РАН, доктор биологических наук. Специалист в области систематики растений и теории эволюции, создатель новой филогенетической системы классификации высших растений и новой системы ботанико-географического районирования нашей планеты, получивших всемирное научное признание. Автор более двадцати монографий и более трёхсот научных статей, посвящённых систематике растений, происхождению цветковых растений, эволюционной морфологии растений, палеоботанике, флористическому районированию

Серебряков И.Г. – профессор, доктор биологических наук, крупнейший российский ботаник, разработчик ритмологической концепции, основоположник учения о жизненных формах. Труды И.Г.Серебрякова вывели отечественную ботанику на новый уровень понимания растений как компонента биосферы.



Татьяна Ивановна Серебрякова
(1922–1986)



Алексей Александрович Уранов
(1901–1974)



Андрей Георгиевич Еленевский
(1928–2010)

Серебрякова Т.И. – профессор, доктор биологических наук, выдающийся отечественный ботаник, морфолог, внёсший значительный вклад в становление отечественной школы биоморфологии растений, в развитие биоморфологического анализа таксонов, теоретической и эволюционной биоморфологии.

Уранов А.А. – советский геоботаник, фитоценолог, профессор. Создал учение о ценопопуляциях растений, которое даёт научную основу для охраны растений и сообществ, рациональных заготовок полезных видов. А.А. Уранов дополнил и детализировал периодизацию онтогенетических состояний растений, подробно разрабатывал вопрос жизненности особей в ценопопуляциях и теорию сопряженности ценопопуляций в фитоценозах, концепцию фитогенного поля и волнового развития ценопопуляций. Развивал теорию о фитогенном поле в фитоценозе.

Еленевский А.Г. – профессор, доктор биологических наук, выдающийся отечественный ботаник, систематик и флорист, внёсший значительный вклад в

изучение флоры Кавказа, ряда регионов России, в том числе Саратовской области. Автор более 200 публикаций, среди которых крупные монографии, учебники для школы и вузов, "Флоры" и "Определители".

Рассмотренные направления современной ботаники, известные её достижения убедительно свидетельствуют о том, что ботаника как наука о жизни растений и растительного покрова, изучающая разные уровни организации живого – от субклеточного до биосферного, – в целом не теряет своё значение в настоящее время и не может быть вытесненной, например, молекулярной биологией или биохимией как более молодыми науками. На каждом уровне организации живого существуют свои закономерности, не сводимые к закономерностям другого уровня. Ботаника всегда останется живой и плодоносящей ветвью биологии до тех пор, пока существует на Земле её объект – растительный мир. Первостепенной ролью растений в биосфере определяются ключевые позиции ботаники во всей системе биологических наук.

Современная система живой природы включает следующие царства:

I. Надцарство Прокариоты (Procaryota) – объединяет организмы, не имеющие оформленного клеточного ядра.

1. *Царство Архебактерии* – объединяет хемосинтетические метанообразующие анаэробные бактерии.
2. *Царство Бактерии* – группы анаэробных и аэробных гетеротрофных прокариот, реже автотрофных хемосинтетиков и бактерий, способных к фотосинтезу без выделения кислорода.
3. *Царство Оксифотобактерии* – автотрофные аэробные прокариоты, способные к фотосинтезу с выделением кислорода (цианобактерии и хлороксибактерии).

II. Надцарство Эукариоты (Eucaryota) – объединяет организмы с оформленным клеточным ядром.

1. *Царство Животные* – относятся гетеротрофы; питание преимущественно путём заглатывания твёрдой пищи, реже – путём адсорбции (всасывания жидкой пищи). Плотная клеточная оболочка отсутствует. Обычно диплоидные организмы.
2. *Царство Грибы* – гетеротрофы; пищу поглощают путём осмотического всасывания. Обычно имеется твёрдая нецеллюлозная клеточная оболочка. Гаплоидные или дикарионтические (двухядерные) организмы.
3. *Царство Растения* – автотрофы; питание осуществляется путём синтеза органических веществ из неорганических за счёт энергии солнечного света – фотосинтеза. Клетки покрыты плотной целлюлозной оболочкой. Характерно чередование поколений, чаще преобладают диплоидные организмы.

Отличия растений от животных и грибов

Организмы, относящиеся к царству Растения обладают рядом признаков, хорошо отличающих их от представителей царства Животные и царства Грибы.

1. Автотрофное питание (греч. *autos* – сам и *trophe* – пища) – самая важная особенность растений, т.е. способность синтезировать из неорганических веществ органические, которые растения используют в ходе своей жизнедеятельности. Питание растений происходит путем фотосинтеза (греч. *photos* – свет и *synthesis* – соединение) – процесса образования растворимых сахаров из углекислого газа и воды за счёт энергии солнечного света. Энергия солнечного света улавливается зелёным пигментом хлорофиллом, который располагается в хлоропластах на мембранах гран и придаёт им (а также и всему растению) зелёную окраску. В процессе фотосинтеза растения выделяют кислород.

2. Клеточная оболочка. В ходе фотосинтеза клетки растений накапливают растворимые сахара, избыток которых тормозит реакции фотосинтеза. От этих "излишков" растение избавляется, удаляя сахара за пределы протопласта. Здесь с помощью ферментов, находящихся на внешней поверхности плазмалеммы, растворимые сахара полимеризуются в нерастворимые полисахариды: клетчатку (целлюлозу); полуклетчатку (гемицеллюлозу); пектин. Таким путём снаружы от протопласта формируется жёсткая углеводная оболочка. Она придаёт клеткам растений определённую форму и прочность.

Жёсткие оболочки имеют также клетки грибов и прокариот, но у них другой химический состав: у грибов в клеточных оболочках содержится хитин, а у прокариот – муреин.

Клетки животных, как правило, не имеют оболочек, их плазмалеммы непосредственно контактируют с другими клетками или с внешней средой. Внутренний слой плазмалеммы клеток животных состоит из белков, а наружный представлен гликокаликсом – гидрофильным слоем, состоящим из полисахаридов, связанных с белками. Он играет роль соединительного слоя между плазмалеммами соседних клеток и аналогичен клеточной пластинке растений.

3. Способ поглощения пищи. Жёсткая целлюлозная клеточная оболочка не проницаема для твёрдых частиц, поэтому растения поглощают только жидкие и газообразные питательные вещества путём всасывания (адсорбции). Такой осмотрфный способ поглощения пищи, свойствен растениям, грибам и прокариотам, в отличие от поглощения твёрдой пищи путём заглатывания, характерного для большинства животных.

4. Ветвление. Растения и грибы поглощают питательные вещества всей поверхностью тела. Естественно, чем больше поверхность поглощения веществ, тем лучше питание. Увеличение площади питания достигается не только увеличением общих размеров тела, а, главным образом, сильным расчленением тела. Поэтому для растений и грибов характерно ветвление.

5. Образ жизни. Наличие жёсткой клеточной оболочки и постоянная доступность питательных веществ (вода, минеральные соли, углекислый газ) и солнечной энергии стали следствием формирования относительной неподвижности растений и грибов. Растения, особенно древесные, остаются на одном и том же месте сотни лет.

6. Полярность. Прикреплённый образ жизни усилили проявление полярности растений, т.е. различий между противоположными точками (полюсами)

организма, органа или отдельной клетки. Полярность проявляется как во внешнем строении, так и в физиологических функциях, например, в интенсивности синтеза, передвижения и накопления веществ.

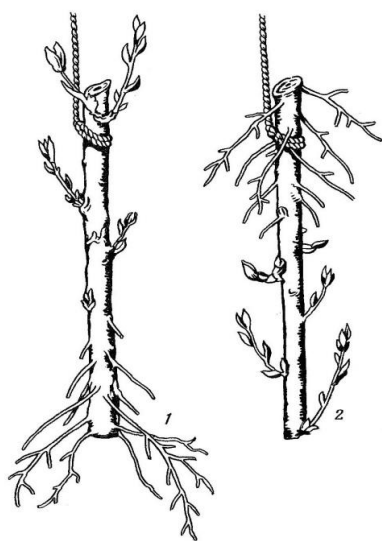


Рис. 1. Проявление полярности у черенков ивы:
1 – нормально ориентированный черенок; 2 – черенок, находившийся в перевёрнутом состоянии

Формы проявления полярности многообразны, но наиболее хорошо она выражена у высших наземных растений, приспособленных к жизни в воздушно-почвенной среде. Она проявляется в расчленении тела на побеги и корни, в различии между основанием и верхушкой отдельных органов, в строении и работе тканей и клеток, в разной способности к восстановлению утраченных частей (регенерации). Например, при укоренении отрезков побегов ив, тополей, традесканций и других растений корни всегда образуются на их нижних концах (рис. 1).

7. Открытый рост. Ещё одно следствие прикрепленного образа жизни растений – незавершённый открытый рост, т.е. способность расти в течение всей жизни. Русское слово растение, происходящее от глагола "расти", отражает эту характерную особенность. В отличие от животных

растения сохраняют способность к росту всю жизнь – от прорастания до смерти. Даже самые старые деревья с полусгнившими стволами каждую весну образуют хотя бы несколько молодых побегов.

Рост многоклеточных растений обычно сосредоточен в точках роста (например, в почках, на кончиках корней), где всю жизнь сохраняются образовательные ткани (меристемы). Благодаря росту увеличиваются размеры и усложняется форма тела растения, образуется множество органов (листьев, побегов, корней, цветков, плодов). Всё это ведёт к увеличению наружной поверхности.

Рост – это также способ перемещения растений и захвата ими нового жизненного пространства. В отличие от животных, растения перемещаются с помощью растущих побегов и корней очень медленно и на сравнительно короткие расстояния. Оказавшись на новом месте, растения неспособны подобно животным вернуться назад.

8. Движения растений. Растениям свойственны медленные движения, вызываемые разными раздражителями, – тропизмы, настии, нутации. По своей природе они существенно отличаются от движений животных, обусловленных мышечными сокращениями, регулируемые нервной системой и сопровождаемые потреблением энергии.

Тропизмы (греч. *tropos* – поворот, направление) проявляются в изменении ориентации органов растений в ответ на одностороннее действие факторов внешней среды: света (фототропизм), влажности (гидротропизм), химических раздражителей (хемотропизм), сил гравитации (геотропизм) и т.п. Считается, что под влиянием этих факторов в тканях растений возникает электрофизиологиче-

ская поляризация, и появляющаяся разность потенциалов обуславливает перемещение в определённом направлении ауксина – гормона, активизирующего рост.

Тропизмы широко распространены в природе. Так, корни большинства растений растут по направлению к наиболее влажным почвенным горизонтам; листья растений, выращиваемых на подоконниках, всегда обращены к свету; раскрытые корзинки подсолнечника медленно поворачиваются вслед за солнцем (гелиотропизм).

Настии (греч. *nastos* – уплотнённый) – более быстрые движения, чем тропизмы, вызываемые диффузно действующими факторами: сменой температуры, изменением влажности, освещённости. Они свойственны дорзовентральным органам и определяются разными темпами роста их верхней и нижней сторон, а также тургорными явлениями.

С настиями связаны суточные ритмы открывания и закрывания цветков и соцветий. Так, корзинки цикория, открытые рано утром, обычно к 11–12 часам закрываются; цветки кувшинки открыты только днём. Это вызвано изменениями температуры и влажности в течение суток.

У широко распространённой в хвойных лесах кислицы тройчатые листья расположены в горизонтальной плоскости только на рассеянном свете, но если на них попадают солнечные лучи, они быстро складываются "зонтиком". У мимозы стыдливой даже при лёгком прикосновении складываются листочки и поникают черешочки перистосложных листьев.

Настии обеспечивают не только защиту органов, но и имеют и важное адаптивное значение. Открывание цветков табака вечером связано с их опылением ночными насекомыми. У насекомоядного растения росянки настические движения волосков листовой пластинки, на которой находится насекомое, способствуют добыванию азотистой пищи.

Нутации (лат. *nutatio* – колебание, качание) – круговые или колебательные движения органов растений. Круговые нутации происходят вследствие упорядоченных, идущих по кругу, местных ускорений роста клеток в зоне растяжения, стимулируемых гормонами. Нутации хорошо выражены у вьющихся побегов и усиков цепляющихся растений. У прекративших рост листьев и прилистников нутации происходят в результате последовательных изменений тургора в клетках листовых сочленений.

Понятно, что ни один из описанных типов медленных движений растений не имеет ничего общего с движениями животных. Все эти движения связаны с процессами роста и осмотическими явлениями. Обеспечивая оптимальную ориентацию органов, они способствуют наиболее эффективному использованию растениями факторов питания и осуществляют их защиту от неблагоприятных внешних воздействий.

9. Расселение. С прикрепленным образом жизни связаны и особенности расселения растений, создающие возможность расширения ареала вида. Для этого служат диаспоры (греч. *diaspóra* – рассеивание, разбрасывание) – части разной морфологической природы, естественным путём отделившиеся от растения.

Диаспоры могут быть вегетативными (клубни, корневища, луковицы, выводковые почки) и генеративными: споры, семена, плоды. Попадая в благоприятные условия, диаспоры дают начало новым растениям.

Растения расселяются в виде зачатков. Животные, в отличие от растений, расселяются по достижении определённого возраста.

10. Метамерия. Открытый, продолжительный рост приводит к новообразованию органов: распускаются молодые листья, отрастают молодые побеги и корни. Одновременно отмирают и опадают старые, отмершие части (засохшие листья, ветки, корни). Открытый рост ведёт к нарастанию одних частей над другими. Эта повторяемость однородных участков в вдоль продольной оси, называется метамерия (греч. *meta* – после, *meros* – доля, часть). Метамерия чётко выражена у побегов, которые состоят из члеников-метамеров. Каждый из них включает узел с листом (листьями), пазушную почку (или почки) и нижележащее междоузлие (рис. 2).

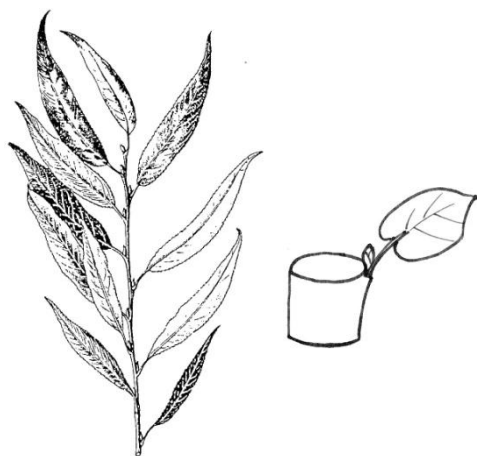


Рис. 2. Метамерность побегов

Метамерия растений иерархична и проявляется не только на уровне единичных побегов, но и их совокупностей – побеговых систем, например, ветвей в кронах деревьев, которые отходят от стволов друг за другом, сменяющих друг друга стволиков у кустарников, кустов у кустарничков и многолетних трав. Растение, таким образом, состоит из множества повторяющихся частей – блоков.

Метамерия свойственна и животным, у которых она обусловлена разными причинами и возникает разными способами. У ленточных червей, например, она способствует их адаптации к эндопаразитизму и увеличению эффективности размножения, т.к. каждый членик тела имеет половые органы. У высших животных она может быть связана с упорядочением внутренней организации, интенсификацией присущих им функций или совершенствованием механизмов движения, например, перистальтические движения кишечника способствуют волнообразным изгибам тела при ползании и плавании.

Вегетативное тело гриба, называемое грибницей или мицелием (греч. *mykes* – гриб), состоит из тонких ветвящихся многоклеточных или одноклеточных нитей. Клетки грибов чаще всего многоядерные; в клеточном мицелии перегородки между клетками (септы) закладываются в виде кольцевых диафрагм и развиваются центростремительно, оставляя в середине каждой септы сквозное отверстие – пору. У некоторых грибов гифы, переплетаясь, образуют плектенхиму (греч. *plektos* – сплетенный, *enchyma* – напоминающее, налитое) – ложную ткань, клетки которой, в отличие от клеток настоящих тканей, возникают вследствие деления гиф, как правило, только поперек направления их роста. Из плектенхимы состоят так называемые плодовые тела грибов, на которых развиваются органы, продуцирующие споры.

Наряду с этими специфическими особенностями грибы имеют признаки сходства и с животными, и с растениями.

С животными их объединяет прежде всего гетеротрофность, грибы играют огромную роль в разложении отмерших органических остатков. Как и у животных, один из продуктов обмена веществ у грибов – мочевины, а основное вещество запаса – гликоген, а не крахмал, как у растений.

Сходство с растениями состоит в наличии у грибов углеводной оболочки, однако её скелетные компоненты чаще всего представлены не целлюлозой, а хитином.

Вегетативное тело гриба, как и растение, неподвижно, только специализированные клетки – зооспоры и гаметы – движутся с помощью жгутиков. Грибы способны к неограниченному росту и ветвлению, что приводит к увеличению общей поверхности. Это очень важно, так как питание грибов, как и растений, происходит путем абсорбции веществ.

Уровни морфологической организации растений

По типам морфологической организации растения можно разделить на две большие группы – низшие и высшие. Низшие растения называют также водорослями. У них нет тканей, поэтому тело не расчленено на органы, а образовано одной клеткой, колонией клеток, или многоклеточным слоевищем – талломом (греч. *tallos* – отросток).

У высших растений образуются ткани, их тело расчленено на вегетативные органы – листостебельные побеги и корни (у мхов корней нет). Вегетативными (лат. *vegetare* – расти) называют органы, выполняющие функции питания и обмена веществ с внешней средой, т.е. обеспечивающие индивидуальную жизнь растения. Органы, служащие для размножения, включая вегетативное, называют репродуктивными (лат. *re* – возобновление, повторение и *produco* – создавать), а обеспечивающие половое размножение – генеративными (лат. *generare* – рождать, производить).

Высшие растения в основном наземные, хотя среди них есть виды, живущие в пресных водоёмах и даже в морях.

Современные высшие растения обычно делят на отделы: Моховидные, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные, Голосеменные и Покрытосеменные, или Цветковые.

Среди высших растений различают бессосудистые, не имеющие проводящих тканей (Моховидные), и сосудистые с развитыми проводящими тканями (все остальные). Делят высшие растения также на споровые (размножаются спорами – Моховидные, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные) и семенные (размножаются семенами – Голо- и Покрытосеменные).

Лекция 2. Основные этапы развития цитологии. Клеточная теория. Строение растительной клетки

Клетка – элементарная живая система, прошедшая длительную эволюцию и являющаяся основой строения, развития и жизнедеятельности всех организмов.

Изучение клетки возможно только с помощью микроскопа, поэтому открытие и изучение клетки началось с 1590 г., когда голландские оптики братья Янсен изобрели микроскоп.

Основные этапы развития цитологии:

1665 г. – английский естествоиспытатель Роберт Гук, изучая строение пробки, впервые описал структурные единицы, из которых состоит эта ткань, и назвал их клетками. Он считал, что клетки пустые, а живое вещество – это клеточные стенки.

1700 г. – голландский натуралист Антонио Ван Левенгук впервые описал животные клетки, бактерий и простейших.

1791 г. – итальянский учёный Андреа Компаретти открыл зелёные пластиды в растительных клетках, но термин "хлоропласты" ввёл в 19 веке немецкий ботаник Эдуард Страсбургер.

1831 г. – английский учёный Роберт Броун впервые описал ядро в растительных клетках.

1838 г. – немецкие ботаник Матиас Шлейден и зоолог Теодор Шванн создали клеточную теорию.

1840 г. – чешский биолог Ян Пуркине предложил термин "протоплазма" для обозначения клеточного содержимого, убедившись в том, что именно оно, а не клеточная стенка, представляет собой живое вещество. Позднее он ввёл термин "цитоплазма".

1854 г. – немецкий ученый Х.Крюгер открыл лейкопласты. Однако его работы не привлекли внимания ботаников, но А.Ф.В.Шимпер в 1880 г. опубликовал свои результаты исследований по тому же вопросу, указав на всеобщее распространение лейкопластов в растительных клетках.

1855 г. – немецкий биолог Рудольф Вихров впервые выдвигает два прогрессивных для своего времени предположения: 1) клетки образуются из других клеток путём деления; 2) ядро – центром жизнедеятельности клетки.

1866 г. – немецкий ученый Эрнст Геккель доказал, что хранение и передачу наследственных признаков осуществляет ядро.

1874 г. – русский ботаник И.Д. Чистяков открыл митоз у растительных клеток.

1878 г. – немецкий гистолог Вальтер Флемминг впервые описал митотическое деление животных клеток, а в 1882 г. открыл мейоз у животных клеток.

1898 г. – русский ботаник В.И. Беляев впервые описал мейоз.

1894 г. – немецкий анатом и гистолог Рихард Альтман впервые описал внутриклеточные органоиды "биопластиды". Позднее в 1897 г. немецкий патологоанатом Карл Бенда предложил для их обозначения термин "митохондрии".

1898 г. – итальянский гистолог Камилло Гольджи впервые описал "внутриклеточный сетчатый аппарат", который позднее был назван его именем.

Клеточная теория

На протяжении XVII и XVIII веков постепенно накапливались знания о клетке, и к концу 30-х годов XIX века клетка признается основным структурным элементом всего живого. Она рассматривается как образование, имеющее

ядро, сложное содержимое и оболочку, которая, по тем представлениям, и определяла все свойства и функции клетки. Однако к тому времени ничего не было известно о возникновении самой клетки, и первым, кто выдвинул эту проблему, как одну из важнейших в учении о клетке, был ботаник Маттиас Шлейден. В 1838 г. он разрабатывает гипотезу "цитогенезиса", согласно которой новые клетки возникают внутри старых путём распада ядра и конденсации слизистого вещества вокруг ядрышек. Такой способ образования клеток Шлейден считал всеобщим законом. Несмотря на то, что эти представления были неверными, они сыграли огромную роль в развитии учения о клетке, т.к. впервые подвели базу под проблему гомологичности клеток. Ещё до опубликования своих трудов Шлейден излагает их основную идею своему другу зоологу Теодору Шванну, которого эта беседа натолкнула на мысль провести подобные исследования над животными клетками. В результате в 1839 г. Шванн издаёт труд "Микроскопические исследования о соответствии в строении и росте животных и растений", который вместе с работой Шлейдена "Данные о развитии растений" лёг в основу клеточной теории.

Основные идеи клеточной теории Шлейдена–Шванна:

1. Всё живое состоит из клеток, имеющих одинаковое строение.
2. Клетка является основной структурной и функциональной единицей живых организмов.
3. В основе развития клеток лежит общий принцип, они образуются из первичного неклеточного вещества.
4. Свойства организма являются суммой свойств отдельных клеток.

В концепции Шлейдена и Шванна имелся целый ряд ошибочных положений. Неверным было представление о главном и второстепенном в клетке (главное – оболочка, второстепенное – содержимое клетки и ядро), о свободном новообразовании клеток, и, наконец, об организме, как своеобразном "государстве" независимых клеток. Несмотря на перечисленные недостатки, клеточная теория стала величайшим обобщением в биологии. Она показала морфологическую основу единства всей живой природы, создала базу для укрепления эволюционной идеи.

Представления о клетке изменялись и уточнялись по мере совершенствования методов исследования и накопления новых данных о её строении и функциях. Со временем недостатки и неточности клеточной теории Шлейдена–Шванна были устранены, но её главная идея осталась неизменной.

Современная клеточная теория включает следующие положения:

1. Клетка – структурная и функциональная единица всего живого. Все живые организмы на Земле (за исключением вирусов) состоят из клеток. Клетки сходны по строению, химическому составу, обмену веществ и основным проявлениям жизнедеятельности.
2. Жизнь организма обусловлена взаимодействием его клеток. В сложных многоклеточных организмах клетки дифференцируются, специализируются по выполнению определенных функций. Клетки объединяются в ткани и органы,

функционально связанные в системы, находящиеся под контролем межклеточных, гуморальных и нервных форм регуляции.

3. Клетка – элементарная единица развития живого. Все живые организмы развиваются из одной или группы клеток. Каждая новая клетка образуется в результате деления материнской клетки.

Строение растительной клетки

Растительная клетка, как и клетки всех живых существ, обладающих клеточной организацией, располагают сравнительно небольшим числом органоидов, каждый из которых выполняет определённую функцию. В клетках всех эукариотов, независимо от их места на эволюционной лестнице, наблюдается сходство строения органоидов и постоянство их набора. Это свидетельствует о глубокой общности процессов жизнедеятельности на клеточном уровне.

Но сходство между клетками различных организмов не абсолютно. Встречается большое число типов клеток.

Известный американский анатом растений Фрей-Вислинг (1976) писал: "Филогенетические пути растений и животных разошлись так далеко, что при исследовании их функций не только гистологию, но и цитологию следует подразделять на цитологию растений и цитологию животных".

Велико разнообразие клеток и в мире растений. Это разнообразие достигается двумя путями: 1) наличием в некоторых клетках специфических структур. Так, только в ситовидных клетках содержится флоэмный белок (Ф-белок), центриоль встречается лишь у водорослей; 2) одни и те же органоиды, общие для всех растительных клеток, встречаясь в различных комбинациях, в разном количественном соотношении, ответственны за структурное своеобразие клеток, создающееся в процессе дифференциации.

Именно варьирование количественного соотношения и структуры органоидов является причиной того разнообразия клеток, которое мы наблюдаем в каждом многоклеточном организме.

Здесь мы приходим к выводу, что клетки как таковой, клетки вообще не существует. Но есть клетки, входящие в состав определённых тканей.

Поскольку мы говорим о наличии общих черт организации растительной клетки, то можно составить общую схему строения растительной клетки (рис. 3, 4).

Протопласт (греч. *protos* – первый, *plastos* – оформленный) – живое содержимое клетки.

Цитоплазма (греч. *kitos* – клетка) – внеядерная часть протопласта клетки, ограниченная клеточной мембраной.

Гиалоплазма (греч. *hialos* – стекло) – полужидкая, гелеобразная среда, в которую погружены органоиды и которая обеспечивает их взаимодействие.

Формы и размеры растительных клеток. Форма клетки обусловлена её положением в теле растения и выполняемой функцией. Плотнo сомкнутые клетки обычно имеют форму многогранников, определяемую главным образом их взаимным давлением. У цветковых растений есть округлые, многогранные,

плоские, звездчатые клетки, клетки в виде волокон с разнообразными переходами между ними.



Рис. 3. Общая схема строения растительной клетки

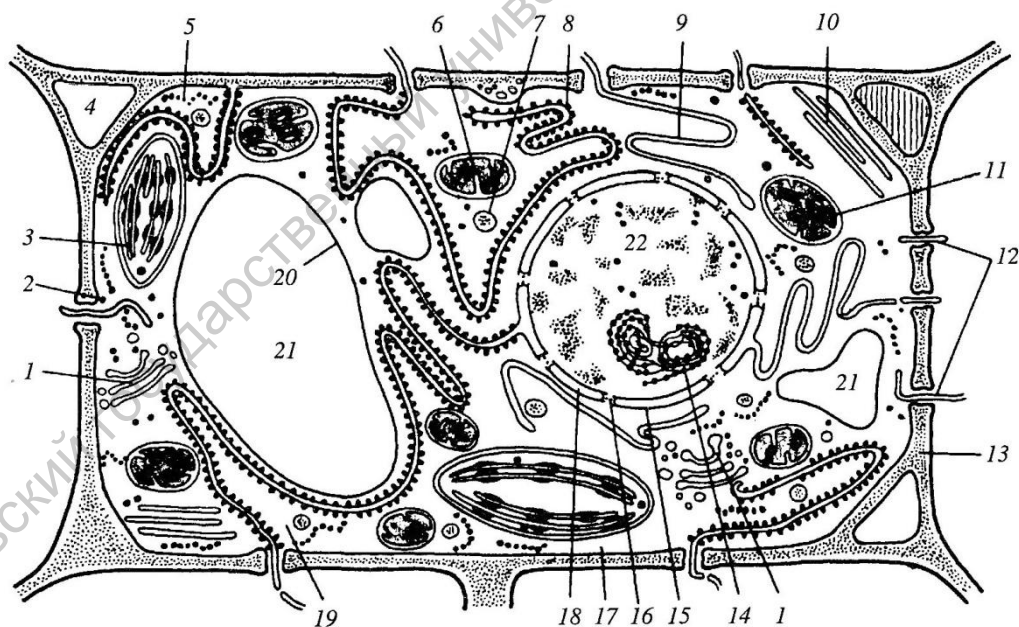


Рис. 4. Современная (обобщённая) схема строения растительной клетки (по Арронет, 1974):

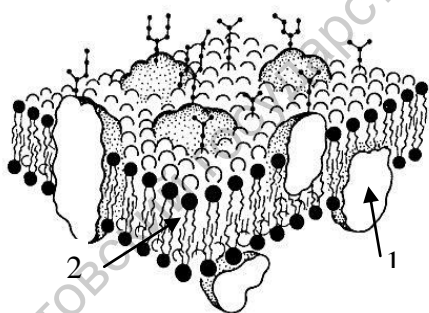
1 – аппарат Гольджи; 2 – свободно расположенные рибосомы; 3 – хлоропласты; 4 – межклеточные пространства; 5 – полирибосомы (несколько связанных между собой рибосом); 6 – митохондрии; 7 – лизосомы; 8 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 9 – гладкая эндоплазматическая сеть; 10 – микротрубочки; 11 – пластиды; 12 – плазмодесмы, проходящие сквозь оболочку; 13 – клеточная оболочка; 14 – ядрышко; 15, 18 – ядерная оболочка; 16 – поры в ядерной оболочке; 17 – плазмалемма; 19 – гиалоплазма; 20 – тонопласт; 21 – вакуоли; 22 – ядро

По соотношению длины и ширины клетки подразделяют на паренхимные и прозенхимные. У **паренхимных** клеток длина и ширина примерно одинаковы и обычно в зрелом состоянии они остаются живыми. Это большинство клеток листьев и сочных плодов. **Прозенхимные** клетки вытянуты, их длина во много раз превышает толщину, концы их обычно заострены. Прозенхимные клетки характерны для древесины, в зрелом состоянии они обычно мёртвые.

Из-за наличия жёсткой клеточной оболочки форма зрелых клеток растений почти всегда постоянна.

Размеры клеток также разнообразны, как и их форма. Обычно клетки микроскопических размеров, но некоторые бывают настолько крупными, что различимы простым глазом (например, клетки мякоти плодов цитрусовых). Длина таких клеток достигает 5 мм, а ширина 2–3 мм. В мякоти плодов арбуза, дыни, томатов, яблони и других паренхимные клетки достигают значительных размеров и их можно рассмотреть в лупу. У многих текстильных растений (лён, конопля) длина лубяного волокна (прозенхимной клетки) достигает 20–40 мм, у обыкновенной крапивы в отдельных случаях – 80 мм, а у рами (китайской крапивы) – даже 220 мм. Такие удлинённые клетки в поперечнике имеют всего несколько микрометров. Длина волосков семени хлопчатника, состоящих из одной клетки, от 20 до 60 мм.

Биологические мембраны. В основе структуры протопласта лежат биологические мембраны. Строение всех мембран в клетке одинаково. Это тончайшие (4–10 нм), но довольно плотные плёнки, построенные из фосфолипидов и белков. Мембраны отделяют протопласт от окружающей среды и ограничивают в клетке органеллы. Они служат не просто физическими границами, а являются теми местами, где происходят многие биохимические процессы. Благодаря мембранам происходит пространственное разделение биохимических реакций и таким образом обеспечивается их последовательное протекание в одной и той же клетке.



Модель биологической мембраны:
1 – молекула белка; 2 – молекула фосфолипида

Характерная особенность мембран – замкнутость и непрерывность, их концы никогда не бывают открытыми.

Мембраны обладают полупроницаемостью – проводят одни вещества и задерживают другие, и избирательной проницаемостью – пропускают необходимые для метаболизма вещества даже против градиента концентрации.

Мембрану, ограничивающую протопласт снаружи, называются – *плазмалемма*. Она обычно плотно прилегает к клеточной оболочке и регулирует обмен веществ клетки с окружающей средой. Через плазмалемму свободно проходит вода, а поступление других веществ в клетку активно (т.е. с затратой энергии) регулируется.

Нередко плазмалемма образует складки, которые увеличивают активную поверхность мембраны. Такие складки развиваются в клетках, осуществляю-

щих особенно интенсивный транспорт веществ. Кроме регулирования поступления веществ в клетку, плазмалемма выполняет и синтетические функции. Так на ней синтезируются целлюлозные микрофибриллы клеточной оболочки. Плазмалемма воспринимает так же и раздражения.

Клеточная оболочка. Наличие прочной целлюлозной оболочки – характерная черта растительной клетки, отличающая её от клетки животной. Оболочка придаёт клетке форму и прочность и защищает протопласт и прежде всего плазмалемму, плотно прижатую к оболочке изнутри. Культивируемые на специальных питательных средах клетки высших растений, у которых с помощью ферментов удалена оболочка, всегда принимают сферическую форму. Без оболочки существование растительной клетки в обычных условиях невозможно, так как характерное для неё тургорное давление, уравновешиваемое противодействием оболочки, неминуемо привело бы к разрыву плазмалеммы и разрушению протопласта. Совокупность клеточных оболочек в составе тела наземного растения, возвышающегося над поверхностью почвы и не имеющего внутреннего скелета, представляет собой своего рода поддерживающий остов, придающий растению механическую прочность.

Оболочка, как правило, бесцветна и прозрачна, пропускает солнечный свет. Она проницаема для воды и растворённых низкомолекулярных веществ. У каждой клетки есть собственная оболочка; оболочки соседних клеток как бы сцементированы межклеточными веществами, образующими так называемую срединную пластинку. Поэтому соседние клетки оказываются отделёнными друг от друга стенкой, образованной двумя оболочками и срединной пластинкой, что даёт основание называть оболочку также клеточной стенкой.

Оболочка строится протопластом клетки и поэтому может расти, только находясь в контакте с ним. Очень часто оболочка сохраняется дольше протопласта (когда клетка рано отмирает), но это обычно не ведёт к прекращению существования клетки как структурной единицы, ибо форма клетки благодаря прочности оболочки не изменяется. Поэтому растительные клетки и после отмирания могут выполнять важные функции передвижения растворов или механической опоры. Многие типы клеток растения – волокна, трахеиды, членики сосудов, клетки пробки – во взрослом состоянии представляют собой одни клеточные оболочки. В основном из оболочек отмерших клеток состоит древесина.

Материал оболочек, включающий целлюлозу, широко используется промышленностью. Свойства древесины, бумаги, текстильных материалов в значительной степени зависят от молекулярной структуры и химического состава оболочки, и знание их помогает улучшать технологию производства и качество продукции.

Клеточная оболочка состоит из скелетного вещества и матрикса. *Скелетным веществом* оболочки высших растений является целлюлоза (клетчатка). Это наиболее распространённое органическое вещество биосферы (более половины органического углерода планеты сосредоточено в целлюлозе). Её очень длинные молекулы собраны по несколько десятков в группы, в результате чего образуются тончайшие волокна неопределённой длины, имеющие свойства

кристаллов, – *микробибриллы*. Они создают структурный каркас оболочки, её "арматуру" и в основном обуславливают её прочность.

Микробибриллы целлюлозы эластичны и очень прочны на разрыв (сходны со сталью). Благодаря этому целлюлоза и её продукты широко применяются в народном хозяйстве. Так, мировая продукция хлопкового волокна, состоящего почти целиком из целлюлозы, составляет $1,5 \cdot 10^7$ т в год, т.е. в несколько раз превышает производство шерсти. Из целлюлозы получают бездымный порох, ацетатный шёлк и вискозу, целлофан, бумагу.

У грибов скелетным веществом оболочки, из которого состоят микробибриллы, является не целлюлоза, а хитин, который ещё более прочен, чем целлюлоза.

Микробибриллы погружены в аморфный (и поэтому оптически прозрачный) *матрикс оболочки*, обычно представляющий собой насыщенный водой пластичный гель.

В матриксе оболочек многих типов клеток содержатся различные вещества, придающие определённые свойства оболочке. *Лигнин* (лат. *lignum* – древесина) – встречается в оболочках клеток только у высших растений (кроме мхов). Отложение лигнина – лигнификация или одревеснение – снижает эластичность оболочки, резко повышает твёрдость и прочность на сжатие, снижает проницаемость для воды.

В матриксе оболочки некоторых типов клеток (главным образом расположенных на поверхности надземных органов растений) может содержаться большое количество минеральных веществ, чаще всего

Кремнезём, оксалаты и карбонаты кальция придают оболочке твердость и хрупкость. Отложение кремнезема наиболее характерно для клеток эпидермы и волосков хвощей, злаков и осок, а также для клеток некоторых водорослей. Приобретённая в результате окремнения жёсткость стеблей и листьев растений служит защитным средством против улиток, а также значительно снижает поедаемость и кормовую ценность трав.

Воск, кутин и суберин (лат. *suber* – пробка) откладываются в виде плёнки – кутикулы (лат. *cuticulus* – кожа), делая оболочку непроницаемую для газов, воды и растворенных в ней веществ, поэтому после её образования клетка отмирает.

Рост оболочки. Меристематические (эмбриональные) клетки снабжены оболочкой. Поэтому при делении клетки оболочка создаётся заново лишь в плоскости деления. В телофазе митоза начинается цитокинез, т.е. деление цитоплазмы. При этом между ядрами в области экватора клетки образуется *фрагмопласт* (греч. *phragmós* – перегородка), состоящий из микротрубочек, канальцев эндоплазматической сети и мелких пектиновых гранул (рис. 5). В отличие от животной клетки, цитоплазма которой делится обычно простой перетяжкой, во время деления растительной клетки в плоскости, перпендикулярной длинной её оси, выстраиваются пузырьки Гольджи, ориентируемые волокнами фрагмопласта. Пузырьки Гольджи, наполненные матриксом оболочки, сливаются, образуя клеточную пластинку, растущую центробежно. Соединившиеся мембраны лопнувших пузырьков Гольджи образуют плазмалеммы дочерних клеток (рис. 6).

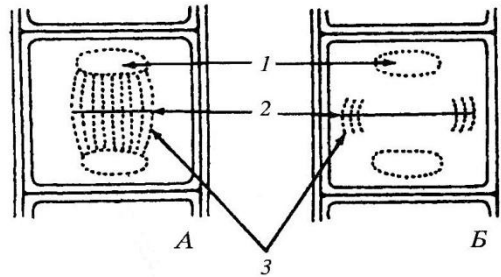


Рис. 5. Образование оболочки во время клеточного деления (по Эзау, 1980):
 А – формирование клеточной пластинки в экваториальной плоскости фрагмопласта в телофазе; Б – расположение фрагмопласта в телофазе; 1 – ядро; 2 – клеточная пластинка; 3 – фрагмопласт

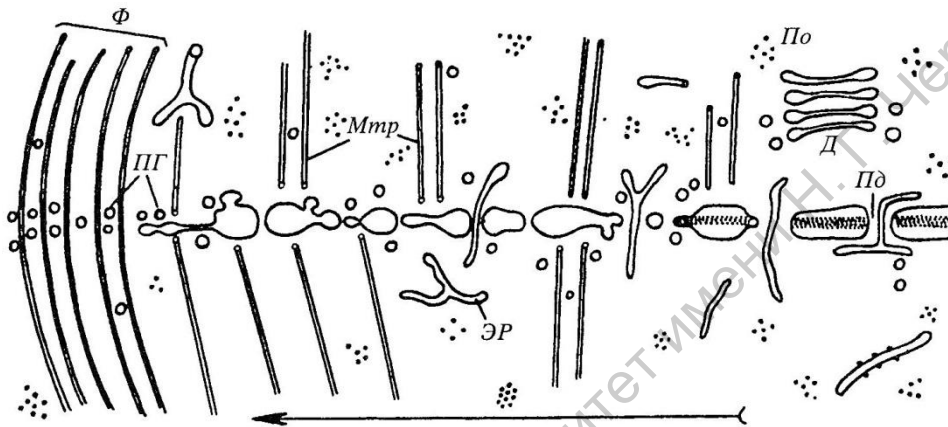


Рис. 6. Участок формирующейся клеточной пластинки в клетке (по Васильеву, 1988):
 Д – диктиосома; Мтр – микротрубочки; ПГ – пузырек Гольджи; Пд – плазмодесма; По – полисома; Ф – микротрубочки фрагмопласта; ЭР – элемент ЭПС. (Направление формирования клеточной пластинки обозначено стрелкой.)

Клеточная пластинка представляет собой единый слой, общий для двух разделяемых ею дочерних клеток. Она образована в основном аморфными пектиновыми веществами. Сразу же после образования клеточной пластинки каждый дочерний протопласт начинает откладывать снаружи плазмалеммы свою собственную оболочку. После деления клетка обычно вступает в фазу роста растяжением, в результате которого размер клетки может увеличиваться в десятки раз.

Рост растяжением обусловлен интенсивным осмотическим поглощением клеткой воды, связанным с образованием и ростом центральной вакуоли. Тургорное давление начинает растягивать оболочку, но она не рвётся благодаря тому, что в неё наряду с аморфными пектиновыми веществами начинают откладываться целлюлозные микрофибриллы.

Согласованный с увеличением объёма клетки рост оболочки обусловливается, во-первых, постоянным отложением изнутри новых микрофибрилл и веществ матрикса и, во-вторых, временным разрывом поперечных связей между уже отложенными молекулами веществ оболочки, что позволяет ей растягиваться.

Первичные оболочки. Оболочки делящихся и растущих клеток называют первичными. Они содержат много воды (60–90%). В сухом веществе преобла-

дают матричные полисахариды (60–70%). Содержание целлюлозы в этих оболочках не превышает 30%, структурного белка – 10%; лигнина нет.

Матрикс первичной оболочки пластичный, микрофибриллы в нём лежат свободно, связаны между собой непрочны и могут скользить относительно друг друга при росте оболочки.

Первичная оболочка очень тонкая, 0,1–0,5 мкм, легко проницаемая для растворённых веществ. Для многих клеток отложение первичной оболочки прекращается одновременно с окончанием роста клетки, и первичная оболочка сохраняется до конца жизни.

Вторичные оболочки. У ряда клеток растений отложение оболочки изнутри продолжается и после достижения клеткой окончательного размера. При этом толщина оболочки увеличивается, а полость клетки сокращается. Этот процесс называют вторичным утолщением оболочки, а образовавшуюся в результате его оболочку – вторичной.

Для некоторых типов клеток (многие волокна, членики сосудов, трахеиды) образование вторичных оболочек – основная функция их протопластов. После завершения вторичного утолщения протопласты отмирают и клетки функционируют в мёртвом состоянии.

Вторичную оболочку можно рассматривать как дополнительную, выполняющую, главным образом, механическую и опорную функции. В связи с этим строение и химический состав её и первичной оболочки значительно отличаются. Во вторичной оболочке значительно меньше воды, больше микрофибрилл целлюлозы, располагающихся параллельно и ближе друг к другу. Содержание целлюлозы в таких оболочках обычно составляет 40–50% массы сухого вещества, гемицеллюлозы – 20–30%, пектиновых веществ очень немного. Ещё больше целлюлозы содержится в неодревесневших вторичных оболочках: в волокнах льна содержание её достигает 95%. Оболочки клеток со вторичным утолщением часто пропитываются лигнином – одревесневают. Содержание лигнина в них достигает до 30% сухого вещества.

Большое содержание и упорядоченная ориентация микрофибрилл определяют прочность на растяжение и эластичность вторичных оболочек.

Вторичная оболочка откладывается неравномерно. Например, в водопроводящих элементах ксилемы вторичная оболочка откладывается в виде спиральных лент. В таких клетках сохраняются значительные участки первичной оболочки, поэтому не теряется способность к растяжению.

Поры. Неутолщённые места клеточной оболочки, углубления с внутренней стороны клетки, перерывы во вторичной клеточной оболочке называют *порами*. Поры в соседних клетках формируются, как правило, друг против друга, при этом возникает пара пор, разделённых замыкающей плёнкой: тонкой перегородкой из срединной пластинки и двух первичных оболочек (рис. 7). Следовательно, несмотря на отсутствие вторичного утолщения, поры не образуют открытой связи между клетками. Через поры, как и по плазмодесмам, происходит транспорт воды и растворённых веществ из клетки в клетку. Но при этом они не снижают прочность оболочек.

Различают *простые и окаймлённые поры* (рис. 8). У простых пор диаметр порового канала приблизительно одинаков на всём протяжении: от полости клетки, где находится входное отверстие поры до замыкающей плёнки поры. Простые поры характерны для паренхимных клеток, лубяных и древесинных волокон.

У окаймлённых пор диаметр замыкающей плёнки больше внутреннего отверстия. Наружное отверстие как бы окаймляет внутреннее, а на поперечном срезе части внутреннего отверстия нависают над наружным. Благодаря возник-

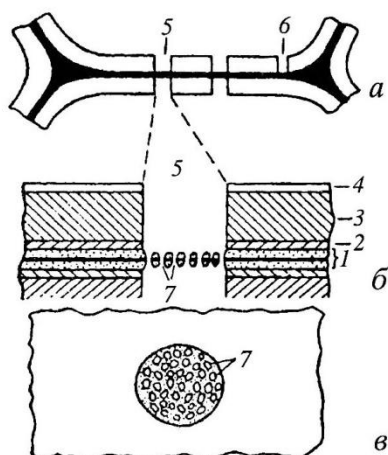


Рис. 7. Схема строения клеточной стенки (по Гуляеву, 1965): *а* – общий вид; *б*, *в* – при большом увеличении (*б* – в профиль, *в* – с поверхности); 1 – срединная пластинка; 2–4 – соответственно внешний, средний и внутренний слои вторичной оболочки; 5 – пора; 6 – слепая пора; 7 – плазмодесменные каналы

новению окаймлённых пор в ходе эволюции растений разрешились два функциональных противоречия – обеспечение максимальной прочности (за счёт значительно более утолщённой клеточной оболочки) и максимальной проводимости (размеры замыкающей пленки поры не изменяются, следовательно, не уменьшаются и проводимость). Это очень важно для трахеид и члеников сосудов ксилемы.

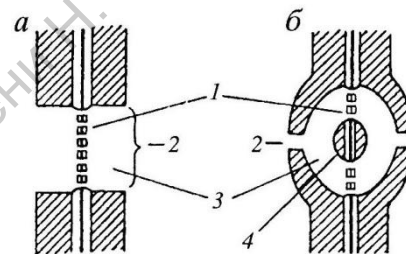


Рис. 8. Различные типы пор (по Гуляеву, 1965):

а – простые; *б* – окаймлённые; 1 – замыкающая плёнка; 2 – входное отверстие; 3 – поровый канал; 4 – торус

Пластиды (греч. *plastos* – вылепленный) – органоиды эукариотической растительной клетки, функции которых фотосинтез, синтез и запасание веществ.

Форма и размеры пластид очень разнообразны. Классифицируются они главным образом по наличию или отсутствию в них тех или иных пигментов, но нередко совмещают в себе признаки нескольких типов пластид, причем один тип может превращаться в другой. К основным типам пластид относятся *хлоропласты*, *хромoplastы* и *лейкопласты*.

Происхождение пластид рассмотрим в ходе онтогенеза клетки и в ходе филогенеза организмов. От одного поколения клеток к другому пластиды передаются через яйцеклетку. Полученные таким образом пластиды в дальнейшем делятся и дифференцируются в зависимости от типа клетки, в которую они попадают.

Пластиды содержат ДНК и рибосомы и поэтому могут быть генетически автономными. Данные о такой автономности привели к представлению о том, что филогенетически пластиды возникли как свободно живущие прокариоты,

которые в дальнейшем попали в примитивные эукариотические клетки и закрепились в клетке-хозяине как постоянные симбиотические элементы.

Пластида окружена двумембранной оболочкой. Внутреннее содержимое пластиды дифференцировано на два основных компонента – мембранную систему и матрикс, или строму (греч. *stroma* – ложе), в которую погружена эта система. Мембранная система состоит из уплощённых мешков, называемых *тилакоидами* (греч. *tilakoides* – мешковидный). Степень развития тилакоидов варьирует в зависимости от типа пластиды. Наименее дифференцированные пропластиды содержат лишь небольшое число тилакоидов или лишены их совсем. В ходе дифференциации пропластид число тилакоидов увеличивается. Из внутренней мембраны оболочки формируются уплощённые пузырьки, которые выстраиваются в ряды и образуют характерную систему.

В хлоропластах высших растений тилакоидная система состоит из *гран*, представляющих собой пачки дисковидных тилакоидов, и *тилакоидов стромы* – уплощённых канальцев, пересекающих строму между гранами и связывающих их между собой. Тилакоиды не изолированные единицы, а связаны друг с другом так, что их полости оказываются непрерывными. В строме содержатся мелкие рибосомы, тонкая сеть нитей ДНК и ферменты, ответственные за фиксацию двуокиси углерода и превращение её в сахара.

Хлоропласты (греч. *chloros* – зелёный) – пластиды, содержащие хлорофилл. Они обнаруживаются в клетках тканей надземных органов растений, в которые проникает свет, особенно многочисленны и хорошо развиты в листьях, но отсутствуют в клетках корней.

Основная функция хлоропластов – фотосинтез – образование органических веществ (глюкозы и др.) из неорганических (вода с минеральными солями, углекислый газ) за счёт энергии света; или – улавливание световой энергии, усвоение и превращение её в энергию химических связей органических веществ с выделением кислорода.

Кроме фотосинтеза, в хлоропластах, как и в митохондриях, проходит синтез АТФ из АДФ, но за счёт энергии солнечный свет. Здесь же синтезируются и разрушаются полисахариды (крахмал), некоторые липиды и аминокислоты, синтезируются белки при участии собственной ДНК.

Лейкопласты (греч. *leukos* – белый) – бесцветные, обычно мелкие пластиды различной формы (шаровидные, эллипсоидные, гантелевидные, чашевидные), обнаружены в 1854 г. немецким цитологом Г. Крюгером. У них тот же коэффициент преломления света, что и у гиалоплазмы, поэтому они трудно различимы в световом микроскопе. Лейкопласты встречаются в органах растений, скрытых от солнечного света – в корнях, клубнях, корневищах, в семенах, почках. Форма их непостоянна: может меняться даже в пределах одной клетки. В отличие от хлоропластов у лейкопластов слабо развиты внутренние мембраны. Они имеют вид одиночных редких тилакоидов, трубочек или пузырьков, которые располагаются обычно без определённой ориентации или параллельны оболочке. Двойная оболочка, структура стромы, наличие рибосом, нити ДНК и пластоглобул сходны с таковыми у хлоропластов.

Функция лейкопластов – синтез и накопление запасных веществ. Лейкопласты, накапливающие крахмал, называют *амилопластами* (греч. *amilon* – крахмал). В отличие от ассимиляционного (первичного) крахмала хлоропластов этот крахмал вторичный, откладывается в форме зёрен. Фактически крахмальное зерно – это амилопласт. Запасной белок может откладываться в лейкопластах (*протеопластах*) в форме кристаллов или аморфных включений (иногда вместе с крахмалом), жирные масла – в виде пластоглобул в *олеопластах*. В некоторых типах клеток лейкопласты не накапливают запасные вещества, а только участвуют в их синтезе, особенно в синтезе жирных кислот. В одном и том же лейкопласте могут накапливаться различные вещества.

Хромопласты (греч. *chroma* – цвет) – пластиды, содержащие жёлто-красно-оранжевые каротиноиды – каротин, ксантофилл и др. Значение хромопластов в обмене веществ до конца не ясно. Косвенное биологическое значение их в окрашивании лепестков (лютик, калужница, нарцисс, тюльпан, одуванчик), зрелых плодов (томаты, роза, банан, рябина, тыква, арбуз, апельсин) в оранжевые, красные, жёлтые тона, что привлекает опылителей цветков и распространителей плодов, также содержатся в некоторых корнеплодах (морковь), а также – в осенних листьях.

Хромопласты обнаружены в 1837 г. шведским ученым Й. Берцелиусом (1779–1848), а их структура изучена в 1885 г. немецким цитологом А. Шимпером (1856–1901), впервые проследившим их связь с другими пластидами. Многообразные по форме хромопласты обычно меньших размеров, чем хлоропласты и имеют нелинзовидную форму. Внутренняя мембранная система в них, как правило, отсутствует. Значительный объём пластиды в клетках осенних листьев, например, занимают пластоглобулы, в жирных маслах которых растворены каротиноиды. Довольно редко (клетки корнеплодов моркови, плоды арбуза и рябины) каротиноиды откладываются в виде кристаллов различной формы. Кристалл часто занимает по объёму всю или почти всю пластиду, поэтому вид хромопласта в конечном счете определяется его формой. Такие хромопласты могут быть зубчатыми, игловидными, пластинчатыми, в виде треугольников, ромбов, параллелепипедов.

В процессе развития клетки пластиды возникают из зачаточных пластид, называемых пропластидами. Они встречаются в наиболее молодых эмбриональных клетках. Число этих самых молодых пластид в клетке увеличивается за счет их деления путём образования перетяжек или почкования, за которыми следуют рост и увеличение числа органоидов.

В онтогенезе клетки пластиды могут превращаться друг в друга. Наиболее обычны превращения лейкопластов в хлоропласты при развитии листьев из почки и хлоропластов в хромопласты при осеннем окрашивании листьев и изменении окраски плодов, например, томатов при созревании. В первом случае в лейкопластах постепенно формируется характерная для хлоропластов структура внутренних мембранных систем, включая граны, на тилакоидах которых накапливается хлорофилл, и пластида становится зеленой.

При превращении хлоропластов в хромопласты постепенно разрушается

внутренняя мембранная структура (тилакоиды гран и стромы), пластиды уменьшаются в размерах, идёт накопление веществ в пластоглобулах, число и размер которых увеличивается, а позднее они становятся преобладающим компонентом пластид. В дальнейшем хлорофилл полностью разрушается и перестает маскировать каротиноиды, которые становятся отчётливо видимыми и обуславливают жёлтую и оранжевую окраску осенних листьев. Обратный процесс преобразования хромопластов в хлоропласты в природе не происходит, поэтому хромопласты можно рассматривать как конечный этап развития пластид (этап их старения).

В хромопласты могут превращаться и лейкопласты, например, в некоторых выделительных тканях при их старении, а также при образовании хромопластов в корнеплодах моркови.

Митохондрии. Впервые митохондрии (греч. *mitos* – нить и *chondrion* – зерно, гранула) обнаружил впервые в животной клетке в 1882 г. А. Флемминг (1881–1959), а в растительной клетке – немецкий цитолог Ф. Мевес (1878–1923) в 1904 г. Форма, размер, число и положение митохондрий в цитоплазме постоянно меняются. Под электронным микроскопом они выглядят как постоянно перемещающиеся сферические, удлинённые тельца. В клетке, в зависимости от её типа, фазы развития и состояния, содержится от нескольких единиц до нескольких сотен митохондрий.

Двумембранная оболочка митохондрии, в отличие от оболочки ядра, не содержит поры. Внутренняя мембрана образует выросты – *кристи* (лат. *crista* – гребень). Они, в отличие от тилакоидов пластид, расположены беспорядочно. Пространство между кристами заполнено матриксом – гомогенным веществом различной электронной плотности. В нем обычно находятся рибосомы, в более светлых зонах матрикса располагаются нити митохондриальной ДНК.

На внутренних мембранах митохондрий происходят процессы окислительного фосфорилирования: окисление органических веществ с выделением энергии и накопление этой энергии в молекуле АТФ.

Наиболее вероятный способ воспроизведения митохондрий – их деление, которому предшествует рост этих органоидов. В целом растительные клетки содержат меньше митохондрий, чем животные клетки. Интенсивность окислительного фосфорилирования в них также меньше, что, видимо, связано с особенностями поглощения энергии организмами этих двух царств.

Пластиды и митохондрии сходны по структуре. У них двумембранная оболочка, внутренняя мембрана способна образовывать выросты, они полуавтономны, т.к. есть собственные рибосомы и ДНК, но развитие их осуществляется под контролем ядра.

Гипотеза симбиотического происхождения фототрофных растительных клеток

Общие черты структурной организации пластид и митохондрий подтолкнули учёных к гипотезе о том, что фототрофная эукариотическая клетка в ходе эволюции могла возникнуть в результате внедрения в неё автотрофных и гете-

ротрофных прокариот, которые и дали начало пластидам и митохондриям. Сходные мысли о сожительстве прокариотических цианобактерий (синезелёных водорослей) с клетками эукариот высказывал во второй половине XIX в. русский физиолог растений А.С. Фаминцын (1835–1918). В наши дни эта гипотеза о происхождении растительных клеток путем симбиоза прокариотических и эукариотических клеток подтверждена новейшими данными о молекулярном строении пластид и митохондрий. Оказалось, что строение их внутренней мембраны, РНК и ДНК близки к таковым у прокариот и значительно отличается от таковых у собственной клетки. Поэтому многие ученые склонны признать теорию симбиотического происхождения фототрофной клетки. Сам процесс внедрения прокариот в клетку представляется следующим образом: предшественниками симбионтов были бактерии, которые оказались "встроенными" в эукариотическую клетку, т.к. находились в углублениях плазмалеммы, но за пределами протопласта. Затем окружающая их плазмалемма сомкнулась и стала изолирующей наружной мембраной органелл, в которые превратились бывшие симбионты.

Вакуоль. Во взрослой клетке, обычно, имеется крупная центральная вакуоль – полость, заполненная клеточным, или вакуолярным, соком и изолированная от протопласта мембраной – *тонопластом* (лат. *tonus* – напряжение, греч. *plastos* – вылепленный, оформленный). В зрелых клетках центральная вакуоль занимает до 70–90% объёма, а цитоплазма располагается лишь постенно.

Клеточный сок – это водный раствор различных веществ. Большинство из них относится к продуктам жизнедеятельности протопласта, появляющимся и исчезающим в различные периоды жизни клетки. Химический состав и концентрация клеточного сока очень изменчивы и зависят от вида растения, состояния клетки и нахождения её в теле растения. Больше всего в клеточном соке содержится сахаров. Они служат основным питательным материалом клетки и играют роль запасных веществ. В клеточном соке кактусовых, толстянковых, орхидных полисахариды накапливаются в виде слизей.

В вакуолях клеток созревающих семян в виде коллоидного раствора содержатся многочисленные *белки*. Позже при обезвоживании семян во время их созревания белковые вакуоли преобразуются в белковые тельца – алейроновые зёрна.

В вакуолях содержатся также и конечные продукты обмена веществ – отбросы. В клеточном соке наиболее распространены такие *органические кислоты*, как лимонная, яблочная, щавелевая и янтарная. При созревании плодов они обычно используются клеткой, и кислый вкус плодов пропадает. Соли органических кислот необходимы в осмотических процессах в клетке.

В клеточном соке клеток коры дуба, ивы, ели, бадана, незрелых плодов грецкого ореха, листьев чая содержатся танины. Они обладают антисептическими свойствами и защищают растение от инфекции. Часто встречаются алкалоиды – разнообразные в химическом отношении вещества горького вкуса. В настоящее время описано более двух тысяч алкалоидов. К ним принадлежат многие растительные яды: кофеин (в семенах кофе), атропин (во всех органах

беладонны), морфин, кодеин (в плодах мака). Некоторые алкалоиды используются как лекарственные средства. Гликозиды клеточного сока придают ему синий, красный, фиолетовый и жёлтый цвет.

Значение органических кислот, танинов, алкалоидов и гликозидов пока не выяснено окончательно. Ранее гликозиды, алкалоиды, дубильные вещества относили к отбросам. Сейчас показано, что многие из них могут снова вовлекаться в процессы обмена веществ. Поэтому их можно рассматривать и как запасные вещества.

Главная функция вакуоли – *обеспечение осмотических свойств клетки*, прежде всего, *поддержание тургора* (лат. *turgescere* – набухать) – упругого напряжённого состояния клетки, вызванного давлением протопласта на клеточную оболочку. Оно обусловлено высокой концентрацией ионов и сахаров в клеточном соке по сравнению с внешней внеклеточной средой. Тонoplast значительно замедляет диффузию этих веществ из вакуоли и в то же время он легко проницаем для молекул воды. Поэтому при достаточном насыщении оболочки водой из внешней среды она свободно поступает сначала в цитоплазму, а потом в вакуоль. Такой однонаправленный процесс диффузии воды из раствора с меньшей концентрацией веществ (из внешней среды или из соседней клетки) в раствор с большей концентрацией вещества (клеточный сок) через полупроницаемые мембраны (плазмалемму и тонoplast) называется *осмос*. Поступающая в клеточный сок вода давит на тонoplast, а через него на пристенный слой цитоплазмы и на клеточную оболочку, вызывая напряжённое, упругое её состояние или *тургор* клетки.

Благодаря тургору у сочных органов (листьев, неодревесневших стеблей) сохраняются форма и положение в пространстве, их сопротивление действию механических факторов.

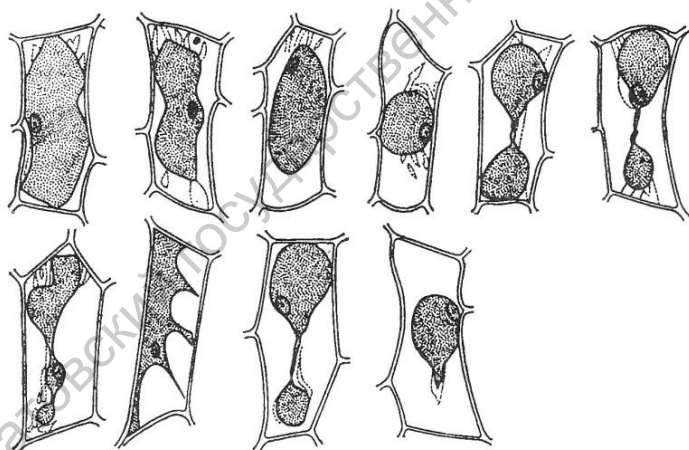


Рис. 9. Различные состояния плазмолитизированных клеток в клетках эпидермы лука (по Гутаюк, 1980)

Если клетку поместить в гипертонический (большей концентрации, чем клеточный сок) раствор какой-либо соли (например NaCl), начинается осмотический выход воды из вакуоли. Объём вакуоли уменьшается, эластичный протопласт отходит от клеточной оболочки, клетка переходит в состояние плазмолитиза (рис. 9). Плазмалемма следует за протопластом в связи с тем, что сила сцепления двух жидкостных структур (её и протопласта) всегда выше, чем между твёрдой оболочкой и ей. Пространство между плазмалеммой и оболочкой заполняется раствором плазмолитика, поскольку клеточная оболочка пропускает ионы натрия и хлора и воду, а плазмалемма – лишь молекулы воды.

Если клетку поместить в гипертонический (большей концентрации, чем клеточный сок) раствор какой-либо соли (например NaCl), начинается осмотический выход воды из вакуоли. Объём вакуоли уменьшается, эластичный протопласт отходит от клеточной оболочки, клетка переходит в состояние плазмолитиза (рис. 9). Плазмалемма следует за протопластом в связи с тем, что сила сцепления двух жидкостных структур (её и протопласта) всегда выше, чем между твёрдой оболочкой и ей. Пространство между плазмалеммой и оболочкой заполняется раствором плазмолитика, поскольку клеточная оболочка пропускает ионы натрия и хлора и воду, а плазмалемма – лишь молекулы воды.

Понятие "плазмолиз" рассматривают в двух значениях: как процесс перехода клетки из состояния тургора в состояние плазмолиза и как состояние плазмолиза.

Состояние плазмолиза обратимо, тургор восстанавливается при переносе клетки в воду или гипотонический раствор (раствор меньшей концентрации, чем клеточный сок). Процесс перехода клетки из состояния плазмолиза в состояние тургора называют *деплазмолизом*.

Плазмолиз и деплазмолиз служат показателями живого состояния клетки, так как указывают на целостность и полупроницаемость мембран, что свойственно только живым клеткам.

Тургорное давление не только поддерживает форму неодревесневших частей растений. Оно является одним из факторов роста клетки за счёт увеличения размеров вакуоли и растяжения первичной оболочки клетки. У клеток животных нет центральной вакуоли, они растут за счёт увеличения количества цитоплазмы. Поэтому клетки животных обычно меньше по сравнению с клетками растений.

Морфогенез клетки

В морфогенезе (греч. *morphe* – форма; *genesis* – происхождение, рождение) любой клетки постоянной ткани растения различают пять фаз: 1) инициальную фазу; 2) фазу роста; 3) фазу дифференциации; 4) фазу зрелости (нормальной активности); 5) фазу старения, заканчивающуюся смертью клетки. Границы между фазами условны.

В *инициальной фазе* клетки находятся ещё в составе меристем. Среди них выделяются инициальные клетки, постоянно сохраняющие способность к делению, и производные инициальных, деление которых ограничено определённым числом. Эти клетки хорошо заметны под лупой и даже без неё на кончике корня под корневым чехликом в зоне деления в виде желтоватого образования. Они имеют строение, типичное для меристематических клеток: небольшие по размерам, изодиаметрической формы, с тонкими первичными оболочками, мелкими и редкими вакуолями, густым протопластом и относительно крупным ядром, многочисленными рибосомами, митохондриями, пропластидами, небольшим числом диктиосом. Жизненный цикл инициальных клеток и их ближайших производных клеток определяется длительностью клеточного цикла. При удалении от конуса нарастания производные инициальных клеток прекращают деление и переходят в фазу роста.

Фаза роста характеризуется значительным (иногда в 100 и более раз) увеличением объёма клетки. Растительная клетка растёт путём растяжения. Рост сопровождается интенсивным поглощением клеткой воды. Мелкие вакуоли увеличиваются в размерах и постепенно сливаются в одну центральную вакуоль. Увеличиваются число и размеры пластид и митохондрий, в них становится больше выростов внутренней мембраны. В связи с интенсивным ростом оболочки и плазмалеммы особенно активизируется аппарат Гольджи. Число свободных рибосом в цитоплазме уменьшается, зато увеличивается доля рибосом на гранулярной эндоплазматической сети. Уменьшается размер ядрышка, а яд-

ро смещается обычно к одной из стенок клетки. Такие клетки хорошо заметны в зоне роста корня. Из желтоватого корень становится почти прозрачным из-за увеличения размеров вакуолей.

Фаза дифференциации (специализации) некоторых клеток начинается ещё в фазе роста. В клетке появляются структуры, характерные для постоянной ткани, в составе которой клетка в дальнейшем будет функционировать. В одних клетках преимущественное развитие получают хлоропласты, в результате чего в будущем из них сформируется ассимиляционная ткань; клеточная оболочка при этом не претерпевает значительных изменений. У других клеток основные изменения связаны с формированием вторичной клеточной оболочки. Это – проводящие элементы ксилемы, а также клетки механической ткани. У таких клеток их главная функция обеспечивается особенностями строения клеточных оболочек.

При переходе из эмбрионального состояния в *зрелое* наблюдается частичная *мацерация клеток*, при которой срединная пластинка растворяется не по всей поверхности, а лишь в некоторых участках, чаще всего по углам клеток. Соседние клетки в этих местах округляются, в результате образуются *межклетники*. Первоначально на поперечном срезе они выглядят как треугольники или четырехугольники, а на продольном – как узкие щели. Затем с ростом оболочки соседних клеток межклетники сливаются и образуют единую разветвленную сеть. Она заполняется парами воды и газами. Наиболее крупные межклетники образуются в аэренхиме – воздухозапасующей ткани водных и прибрежно-водных растений. Они улучшают газообмен клеток, органов и всего растения.

Клетки растительных тканей обычно изучают в *фазе зрелости*. Именно в этой фазе морфогенеза клеток их структурные особенности отражают функциональную специализацию. Продолжительность фазы зрелости различна у разных типов клеток. Клетки первичной покровной ткани корня (ризодермы) живут всего несколько дней, первичной покровной ткани побега (эпидермы) у растений сезонного климата – один вегетационный период, членики проводящих тканей – нескольких лет. Фаза зрелости сменяется фазой старения.

Фазу старения лучше всех демонстрируют сезонные изменения клеток мезофилла листа. При укорочении длины дня осенью уменьшается интенсивность дыхания, одновременно с разрушением хлорофилла прекращается его синтез, и хлоропласты преобразуются в хромопласты. Уменьшается объём цитоплазмы, упрощается структура органоидов и сокращается их число за счёт локального автолиза.

В конце фазы старения в клетке сохраняется мало органоидов, и они располагаются обычно вокруг ядра. Совсем не остается рибосом и диктиосом. Жизнь клетки заканчивается. Морфологически это проявляется в потере целостности мембран за счёт их фрагментации. В клетке наступает хаос. Завершается этот процесс посмертным глобальным автолизом остатков протопласта, приводящим к очищению полости клеток, от которых остаются только оболочки.

Таким образом, растительная клетка, как и любая другая живая система,

рождается, растёт и формируется и умирает в определённый срок.

Тотипотентность клеток

Клетки, способные дать при развитии весь организм или его часть, принято называть тотипотентными. *Тотипотентность* (лат. *totus* – целый, весь), или *омнипотентность* (лат. *omnia* – все) – свойство клетки (или клеток), характеризующее все их потенциальные морфогенетические возможности, которые присущи данному виду и реализуются различными путями морфогенеза. У растений обычно тотипотентны меристематические клетки.

Степень тотипотентности клеток видоспецифична и определяется совокупностью факторов, в первую очередь системой (тканью, органом, организмом), из которой клетка (клетки) была взята. Современные эмбриологические исследования показали, что половые клетки (спермин и яйцеклетка) в период их дифференциации, специализации и созревания так же как и зигота в период её становления и развития не относятся к тотипотентным. Свойство тотипотентности воссоздается каждый раз с момента деления зиготы и утрачивается большинством клеток зародыша в ходе их специализации. Однако в некоторых случаях отдельные клетки в зародыше на разных этапах его развития, а также при дальнейшем формировании проростка и растения остаются меристематическими (меристема ожидания, или меристема покоя).

В критических ситуациях возможна также *дедифференциация* клетки, которая проявляется в интенсивном синтезе компонентов цитоплазмы, в том числе – в образовании органоидов, сопровождающемся фрагментацией тонопласта и исчезновением центральной вакуоли. После этого клетка способна перейти к делению. Показано, что при вегетативном размножении бегонии листовыми черенками или листом начало новому побегу может дать одна клетка высокоспециализированной ткани – эпидермы. Подобные процессы происходят при формировании феллогена чечевички, образовании придаточных корней, вегетативном размножении растений стеблевыми черенками, укоренении стелющихся и ползучих побегов.

Дедифференциация – важнейшее специфическое свойство растительных клеток, которое обеспечивает процессы регенерации растительного организма (восстановление его из части) и вегетативного размножения растений.

Лекция 3. Растительные ткани: классификация и строение. Образовательные ткани. Покровные ткани. Выделительные ткани. Механические ткани. Проводящие ткани. Ассимиляционные ткани

Выход растений на сушу сопровождался внутренней перестройкой организма и дифференциацией клеток. Дифференциация клеток привела к образованию тканей.

Основы учения о тканях были заложены ещё в XVII веке, когда было установлено клеточное строение растений. Это открытие было сделано в 1665 г. Робертом Гуком (1635–1703, англ. естествоиспытатель, учёный-энциклопедист). Изучая

под микроскопом срез бутылочной пробки, он обнаружил в нём систему замкнутых пузырьков, или ячеек. Впоследствии их стали называть клетками, хотя на самом деле эти ячейки представляли собой только оболочки клеток.

Изучение клеточного строения разных органов растений, проведённое Марчелло Мальпиги (1628–1694, итал. биолог и врач) и Неемия Грю (1641–1712, англ. ботаник и врач), позволило им прийти к выводу о единообразии строения растений. Полагая, что растительная масса состоит из отдельных сложно переплетённых элементов и по структуре напоминает текстильные ткани, Н.Грю предложил термин "ткань" и обосновал положение, что все органы растений имеют всегда определённое, типичное для них строение.

В 1807 г. Генрих Ф. Линк (1767–1851, нем. натуралист и ботаник) ввёл понятие о паренхимных и прозенхимных клетках. Ткани, состоящие из этих клеток, стали называть соответственно паренхимой и прозенхимой.

Ботаники второй половины XIX века Антон де Бари (1831–1888) и Филипп ван Тигем (1839–1914) называли тканью совокупность клеток одинакового строения, независимо от того, разбросаны они в теле растения или составляют компактные группы.

"Растение образует клетки, а не клетки образуют растение" – известный афоризм де Бари, идея которого в том, что в ходе развития растения свойства клетки определяются не самой клеткой, а всем растением.

Классификация растительных тканей

Ботаники предлагали различные классификации растительных тканей. Наиболее удачные определение тканей и их классификация, которыми пользуются и в настоящее время, предложены в конце XIX века Ф. Габерландтом (1826–1878, австрийский ботаник): **ткань – это устойчивый комплекс клеток, обладающих одним или несколькими сходными признаками: физиологическими, морфологическими, топографическими и общностью происхождения.**

Ткани и локальные структуры, выполняющие **одинаковые функции**, Ф. Габерландт **объединил в 9 систем: (классификация по функциональному принципу):**

- **покровная** (эпидерма, пробка, экзодерма);
- **механическая** (колленхима, склеренхима, волокна либриформа, лубяные волокна, склереиды);
- **поглощающая** (ризоиды, ризодерма, гиалиновые клетки, веламен);
- **ассимиляционная** (хлоренхима);
- **проводящая** (ксилема, или древесина; флоэма, или луб);
- **запасающая** (эндосперм; перисперм; запасающая паренхима вегетативных органов; водозапасающие волоски);
- **вентиляционная** (аэренхима, межклетники, устьица, чечевички);
- **секреторная и выделительная** (железистые волоски, внутренние желёзки, слизевые и смоляные ходы и клетки, масляные клетки, гидатоды, млечники);

– **образовательная** (меристема зародыша, конуса нарастания побега, кончика корня, прокамбий, камбий, феллоген, раневая меристема).

Классификация тканей по структуре:

– **простые** – состоящие из однообразных клеток и выполняющие одну функцию (меристемы, запасающие ткани)

– **сложные** – состоящие из разнородных элементов, выполняющие различные функции (проводящие, поглощающие, механические).

Классификация тканей по происхождению:

– **первичные** – образовавшиеся из первичной меристемы (первичная ксилема, первичная флоэма и др.)

– **вторичные** – образовавшиеся из вторичной меристемы (вторичная ксилема, вторичная флоэма и др.).

Первичные ткани представляют собой непосредственные производные меристемы, находящейся на **вершукке побега и в кончике корня** (эпидерма, колленхима, склеренхима, ассимилирующая ткань, эпиблема), а также специализированной меристемы – **прокамбия** (первичная ксилема, первичная флоэма).

Вторичные ткани – возникающие при утолщении стебля и корня. Это производные **камбия** (вторичная ксилема, вторичная флоэма), **феллогена** (пробка, феллодерма, чечевички), разные типы идиобластов. Вторичные ткани свойственны не всем растениям. Их нет у мхов, современных хвощей, плаунов, папоротников (за очень редким исключением), а из покрытосеменных – у большинства однодольных. Мощное развитие вторичных тканей, главным образом, древесины и луба, характерно для древесных растений.

Образовательные ткани

Меристема – специализированная ткань, функция которой образование новых клеток.

Признаки меристематических клеток: клетки мелкие, изодиаметрические, многоугольные; межклетников нет или очень маленькие; крупное ядро, занимающее около половины её объема, в ядерной оболочке много пор, её наружная мембрана участвует в образовании эндоплазматической сети. В гиалоплазме много диффузно расположенных рибосом. Клетка имеет пропластиды с немногочисленными тилакоидами стромы, митохондрии и диктиосомы. Вакуоли мелкие и их немного. Плазмалемма хорошо выражена. Соседние клетки соединены плазмодесмами. Клеточные оболочки тонкие первичные, содержат мало целлюлозы и способны растягиваться. Огромные размеры ядрышка связаны с усиленной его функцией – синтез РНК, формированием рибосом.

У высших растений характерное распределение меристем устанавливается очень рано, уже на первых этапах развития организма. Оплодотворённая яйцеклетка делится и образует предзародыш (**проэмбрио**), состоящий из эмбриональных, т.е. меристематических, клеток. На двух противоположных полюсах – на кончике зародышевого корешка и в первичной почке – локализуются

группы инициальных клеток, формирующих верхушечные, или **апикальные** (лат. *apex* – вершина) меристемы. Эти меристемы наращивают корень и побег в длину. При ветвлении каждый боковой побег и каждый боковой корень также обязательно имеют верхушечные меристемы со своими инициалами.

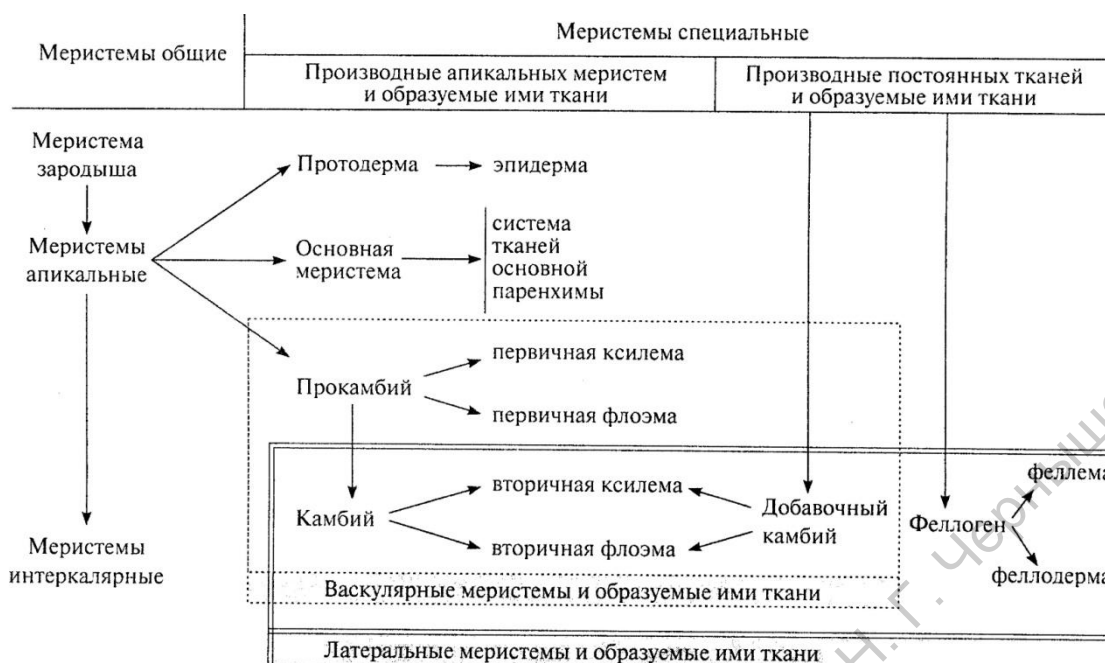
Боковые (латеральные): лат. *lateralis* – боковой) меристемы в осевых органах (стеблях, корнях) образуют цилиндрические слои, на поперечных разрезах имеющие вид колец. Одни из боковых меристем возникают непосредственно под апексами в тесной связи с апикальными меристемами. Такие меристемы относят к первичным (прокамбий, перицикл). Другие боковые меристемы (камбий, феллоген) возникают позже, и на этом основании их считают **вторичными**, хотя разграничение меристем на первичные и вторичные в значительной мере условно. В наиболее типичном случае вторичные меристемы, например феллоген, возникают из клеток постоянной ткани путем их дедифференциации, т.е. обратного преобразования в меристему. Часто (например, у большинства однодольных растений) вторичные меристемы отсутствуют, и тогда всё тело растения образовано одними лишь первичными меристемами.

Молодые ткани формируются из апикальных меристем, как правило, акропетально, т.е. их развитие идёт от основания к верхушке. Акропетальное развитие яснее выражено в корнях, в побегах же оно часто нарушается вследствие деятельности вставочных меристем.

Вставочные, или интеркалярные (лат. *intercalate* – вставка, добавка), меристемы представляют собой активно растущие меристематические участки, расположенные большей частью в основаниях междоузлий. Их можно назвать остаточными, поскольку они происходят от верхушечных меристем, но их преобразование в постоянные ткани задерживается по сравнению с соседними участками стебля.

От верхушечных и боковых меристем вставочные отличаются тем, что, во-первых, в них имеются некоторые дифференцированные элементы (например, проводящие), а во-вторых, в них нет инициальных клеток. Поэтому вставочные меристемы имеют временный характер и, в конце концов, превращаются в постоянные ткани.

схема-таблица "МЕРИСТЕМЫ И ИХ ПРОИЗВОДНЫЕ" (по Лотова, 2000)



Покровные ткани

Покровные ткани – наружные ткани растения, предохраняющие его органы от высыхания, от температурных воздействий, механических повреждений и других неблагоприятных воздействий окружающей среды. Осуществляют всасывание и выделение воды и других веществ.

В соответствии с происхождением из различных меристем и структурой выделяют **три покровные ткани** – эпидерма, перидерма и корка.

Эпидерма

Эпидерма (греч. *epi* – сверху, *derma* – кожа) первичная покровная ткань, возникающая из наружного слоя апикальной меристемы побега (из протодермы) и покрывающая листья и молодые стебли.

Функции: регуляция газообмена и транспирации. Препятствует проникновению внутрь растения болезнетворных организмов, защищает внутренние ткани от механических повреждений и придаёт органам большую прочность; через эпидерму могут выделяться наружу эфирные масла, вода, соли. Функционирует как всасывающая ткань, участвует в синтезе различных веществ, воспринимает раздражения, участвует в движении листьев.

Эпидерма состоит из живых клеток, и пока эпидерма жива она выполняет свои регулирующие функции.

Эпидерма – сложная ткань, так как в её состав входят морфологически различные клетки:

- основные клетки эпидермы;
- замыкающие и побочные клетки устьиц;
- трихомы, т.е. производные эпидермальных клеток в виде выростов, волосков.

Основные клетки эпидермы. Боковые (антиклинальные) стенки основных клеток часто извилистые, что повышает прочность эпидермы. Наружные стенки обычно толще антиклинальных и внутренних.

Наружные стенки имеют сложное строение, выявленное методами световой и электронной микроскопии. Внутренний, наиболее мощный слой стенки составлен целлюлозой и пектиновыми веществами.

С наружной стороны вся эпидерма покрыта сплошным слоем кутикулы. Внутри её вкраплены включения растительных восков, наличие воска в толще кутина понижает проницаемость для воды и газов. Воск может выделяться и на поверхность кутикулы, образуя чешуйки, палочки и другие структуры различной мощности и формы. На листьях капусты и плодах сливы этот воск образует сизый легко стирающийся налет.

Мощность кутикулы, распределение в ней восков и кутина, число и характер пор в клеточных стенках определяют важнейшие свойства эпидермы – степень проницаемости для растворов и газов, противодействие болезнетворным микробам, химическую стойкость.

Устьица. Среди основных клеток эпидермы размещены устьица в характерном для каждого вида порядке и числе. Отдельное устьице состоит из двух бобовидных замыкающих клеток, между которыми находится устьичная щель. Она может то расширяться, то сужаться, регулируя транспирацию и газообмен. Клетки эпидермы, примыкающие к замыкающим клеткам, часто отличаются от остальных основных клеток, и тогда их называют побочными клетками устьица. Замыкающие клетки вместе с побочными образуют **устьичный аппарат**. Под замыкающими клетками образуется крупный межклетник – подустьичная полость, которая сообщается с атмосферой через устьичную щель. Наружная часть щели (вход в щель) называется передний дворик, внутренняя (внутренний вход) – задний дворик. Водяные пары, кислород и углекислый газ обычно скапливаются в подустьичной полости.

Механизм движения замыкающих клеток основан на том, что оболочки замыкающих клеток неравномерно утолщены, следовательно, форма клеток меняется при изменении их объёма и неравномерном растяжении оболочек.

Изменение объёма клеток устьичного аппарата происходит вследствие того, что в клетках меняется концентрация осмотически деятельных веществ. Предполагают, что клетки устьичного аппарата при раскрытии щели активно (т.е. против градиента концентрации) оттягивают от окружающих клеток ионы калия, что ведет к повышению осмотического давления в клетках и увеличению их объёма за счёт всасывания воды. Отток же ионов совершается пассивно.

Трихомы. Клетки эпидермы образуют наружные выросты, которые объединяют под названием трихомов (греч. *trichos* – волос). Трихомы очень разнообразны, но типичны для определённых видов, родов и даже семейств. Поэтому признаки трихомов широко используются в систематике растений в качестве диагностических.

Разнообразие трихом. Трихомы бывают железистые и кроющие. **Железистые трихомы** образуют вещества, которые рассматриваются как выделения (эксcretы или секреты).

Кроющие трихомы имеют вид простых, разветвленных или звездчатых волосков, одно- или многоклеточных. Кроющие трихомы могут длительное время оставаться живыми, но чаще они быстро отмирают и заполняются воздухом.

Образованный волосками шерстистый, войлочный или иной покров отражает часть солнечных лучей и уменьшает нагрев, создаёт затишное пространство около эпидермы, что в совокупности снижает транспирацию. Иногда волоски образуют густой покров только там, где расположены устьица, например на нижней стороне листьев у мать-и-мачехи.

Живые волоски, увеличивая общую испаряющую поверхность, способствуют повышению транспирации, что полезно растениям, живущим в условиях, где транспирация затруднена.

Перидерма

Перидерма (греч. *peri* – вокруг, около, *derma* – кожа) – сложная многослойная вторичная покровная ткань, которая приходит на смену первичным покровным тканям. Перидерма состоит из комплекса клеток, различных по строению и функциям. Эти клетки составляют: а) **феллему (пробку)**, выполняющую главные защитные функции; б) **феллоген (пробковый камбий)**, за счёт работы которого перидерма длительное время нарастает в толщину; в) **феллодерму**, выполняющую функцию питания феллогена.

Феллоген – один слой коротких меристематических клеток, имеющих на поперечном сечении таблитчатые очертания и откладывающих наружу многочисленные слои клеток пробки, и внутрь – один слой клеток феллодермы. В феллогене преобладают периклиналильные (тангентальные) деления, т.е. перегородки между делящимися клетками формируются параллельно поверхности органа. В результате клетки пробки располагаются рядами друг над другом.

Клетки пробки, отложенные феллогеном, сначала имеют тонкие оболочки. Затем возникают вторичные оболочки, состоящие из чередующихся слоёв суберина и воска. Из этих веществ именно растительный воск представляет наибольшее препятствие для проникновения воды. В этом отношении опробковевшая оболочка похожа на кутикулу.

Одновременно с опробковением оболочки живое содержимое клеток отмирает и клетки пробки заполняются воздухом. Иногда в них остаются отложенные вещества. Таблитчатые клетки пробки соединены без всяких межклеточников (за исключением чечевичек).

Другие функции пробки: **предохраняет растение от проникновения в него болезнетворных организмов.** Этому способствуют большая устойчивость пробки против разрушения, а также постоянное обновление пробки и слушивание её наружных слоёв. Многолетняя пробка даёт солидную **механическую защиту** стволам и ветвям деревьев, а феллоген **залечивает нанесённые повреждения**, образуя новые слои пробки. Пробковый футляр обладает

малой теплопроводностью (его клетки заполнены воздухом) и хорошо предохраняет от резких колебаний температуры.

На длительно утолщающихся стеблях и корнях перидерма испытывает деформацию двоякого рода. Она растягивается по окружности (т.к. увеличивается объем органа) и сплющивается в радиальном направлении под давлением нарастающих изнутри тканей. Молодые клетки пробки и феллогена, находящиеся в состоянии тургора, противостоят сплющиванию, а на растяжение отвечают делением и ростом. Мёртвые же клетки пробки неизбежно сильно деформируются, а затем разрываются и слущиваются, заменяясь новыми, молодыми слоями.

Формирование перидермы начинается с заложения феллогена. У большинства древесных феллоген закладывается в однолетних побегах уже в середине лета. Он возникает или в самой эпидерме путем тангентального деления её клеток (ива), или чаще – возникает в субэпидермальном слое, т.е. в клетках, расположенных под эпидермой. Иногда феллоген образуется в более глубоких слоях коры (смородина, малина).

Клетки возникшего феллогена начинают откладывать пробку наружу и феллодерму внутрь. Однако часто феллоген работает односторонне, откладывая только пробку, а феллодерма остается однослойной (бузина).

По мере формирования пробки зелёный цвет побегов сменяется бурым. "Вызревшие" побеги, защищенные пробкой, подготовлены к зиме.

Чечевички. Лежащие под пробкой живые ткани испытывают потребность в газообмене. Поэтому в перидерме с самого начала её образования формируются чечевички – проходные отверстия, через которые происходит газообмен.

На поверхности молодых побегов деревьев и кустарников видны небольшие бугорки. Поперечный разрез показывает, что пробковые слои в этом месте разорваны и чередуются с паренхимными клетками, рыхло соединёнными между собой. По межклетникам этой выполняющей ткани циркулируют газы. Феллоген подстилает выполняющую ткань и, по мере того как она отмирает снаружи, дополняет новыми слоями. В самом феллогене также имеются узкие межклетники, и он не препятствует газообмену.

С наступлением холодного сезона феллоген откладывает под выполняющей тканью замыкающий слой, состоящий из опробковевших клеток. Чечевичка как бы закупоривается на зиму, а весной под напором новых клеток разрывается.

В замыкающих слоях имеются небольшие межклетники, так что ветви деревьев даже зимой не отграничены наглухо. По мере утолщения ветви форма чечевичек меняется. У берёзы они растягиваются по окружности ствола и образуют характерный рисунок из чёрных чёрточек на белом фоне. У осины они принимают форму ромбов.

Корка (ритидом)

У большинства древесных пород на смену гладкой перидерме приходит трещиноватая корка. У яблони это наблюдается на 6–8-м году, у граба – лет через 50. У некоторых древесных пород (платана, эвкалипта) корка вообще не появляется.

Корка образуется в результате многократного заложения новых прослоек перидермы во все более глубоких тканях коры. Живые клетки, заключённые между этими прослойками, гибнут. Таким образом, корка состоит из чередующихся слоев пробки и прочих отмерших тканей коры, т.е. представляет собой комплекс тканей и имеет сложный гистологический состав.

Мёртвые ткани корки не могут растягиваться, следуя за утолщением ствола. Рано или поздно на стволе появляются трещины, не доходящие, однако, до глубинных живых тканей. Граница между перидермой и коркой внешне заметна по появлению этих трещин, особенно ясна эта граница у берёзы, у которой белая береста (перидерма) сменяется чёрной трещиноватой коркой.

Толстая корка надёжно предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, лесных пожаров, резкой смены температур.

Выделительные ткани

Выделительные ткани выделяют вещества (экскреты или секреты), исключаясь из обмена веществ (метаболизма).

Эти ткани очень разнообразны по строению и размещению в теле растения и растения выделяют вещества, очень разнообразные в химическом отношении, причем разные вещества могут выделяться сходными морфологическими структурами, а одинаковые вещества вырабатываются различными видами выделительных тканей. Остаётся неясным значение многих выделяемых веществ для самих растений. Вполне определённо можно говорить о функциях лишь немногих выделительных тканей (нектарников, пищеварительных желёз).

Вероятно, некоторые вещества представляют собой отбросы, возникающие как побочные продукты в обмене веществ растений. То обстоятельство, что многие из таких веществ выделяются в меристемах, позволяет думать, что их образование сопровождается метаболизмом при интенсивных процессах роста. Но также вероятно, что некоторые отбросные вещества в процессе приспособительной эволюции получили какую-то дополнительную, вторичную функцию. Например, некоторые смолы и эфирные масла делают растения несъедобными и отпугивают травоядных животных. Наличие смол в древесине хвойных повышает её устойчивость против гниения.

Выделяемые растениями вещества делятся на несколько групп. Наиболее характерная группа – **терпены** (сильно восстановленные производные непредельного углеводорода изопрена). С увеличением их конденсационного числа возникают все менее летучие жидкости, а затем и твёрдые вещества. К терпенам принадлежат **эфирные масла, бальзамы, смолы и каучук**.

Терпены образуются чаще всего в смеси друг с другом. Например, живица, добываемая из стволов хвойных деревьев путем подсочки, состоит из целого ряда различных терпенов. Фракционной разгонкой из живицы получают скипи-

дар и канифоль, которые также представляют собой смеси химических соединений.

Растения могут также выделять **полисахариды** (слизи, сахара), белковые вещества, соли, воду.

Ультраструктура выделительных клеток определенным образом зависит от химической природы выделяемых веществ. Выделение терпенов связано с сильным развитием агранулярной ЭПС, выделение слизи – аппарата Гольджи, а выделение белков – с развитием гранулярной ЭПС.

Несмотря на морфологическое и химическое разнообразие, можно указать на несколько **типов наиболее часто встречающихся выделительных тканей**, которые имеют постоянные признаки и легко узнаются при анатомическом анализе. Эти ткани делятся на наружные и внутренние выделительные ткани.

Наружные выделительные ткани

Железистые волоски представляют собой трихомы, т.е. производные эпидермы. У пеларгонии железистый волосок состоит из многоклеточной ножки и одноклеточной головки, которая выделяет эфирные масла в пространство между целлюлозной оболочкой и кутикулой. При разрыве кутикулы экскрет изливается наружу, после чего может образоваться новая кутикула и накопиться новая капля экскрета. Железистые волоски могут быть сидячими, иметь многоклеточную головку и т.д. У мари и лебеды на листьях виден как бы мучнистый налет: он составлен головчатыми трихомами, выделяющими воду и соли.

Иногда наружные железки имеют вид щитка на ножке (например, пельтатные железки у смородины).

Если железки формируются с участием не только одной эпидермы, но и более глубоко лежащих тканей, то их причисляют не к трихомам, а к эмергенцам. К наружным железистым эмергенцам можно отнести **жгучие волоски крапивы**. У них есть интересные особенности, позволяющие действовать наподобие миниатюрных шприцев, впрыскивающих едкие вещества под кожу животного или человека. Большая клетка, наполненная едким соком, находится в состоянии тургора. Вытянутый кончик волоска имеет окремневшие, очень хрупкие стенки, которые при легком прикосновении обламываются и образуют острые края (как у осколка стекла). Волосок впивается в кожу и выдавливает сок.

Нектарники выделяют сахаристую жидкость – нектар, служащий приманкой для насекомых-опылителей. Чаще всего они находятся в цветках. Выделительные клетки нектарников имеют густую цитоплазму и высокую активность обмена веществ. К нектарнику может подходить проводящий пучок.

Гидатоды (греч. *hydor*, *hydatos* – вода и *odos* – путь) выделяют наружу капельно-жидкую воду и растворённые в ней соли. Одну из наиболее сложноорганизованных гидатод можно наблюдать на листьях **толстянки** (рис. 10). Такая гидатода состоит из проводящего пучка, связанного с проводящими тканями листа, мелких бесцветных живых клеток эпитемы, прилегающей к окончанию проводящего пучка, и участка эпидермы над эпитемой. От хлоренхимы листа гидатода отграничена непрерывным слоем бесцветных клеток, образующих обкладку.

В эпидерме, лежащей над эпитемой, находятся основание волоска с цитоплазмой, водяные устьица, отличающиеся от обычных устьиц тем, что лишены подвижности, а щели постоянно открыты. У ряда растений каждая гидатода имеет одно крупное водяное устьице.

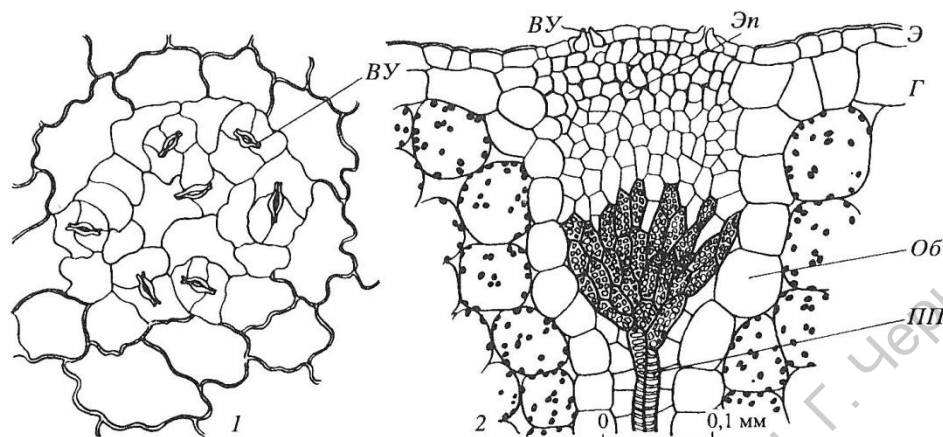


Рис. 10. Гидатода в листе толстянки портулаковой (по Ботаника, 2006):

1 – вид с поверхности; 2 – на поперечном разрезе листа; ВУ – водяные устьица; Г – гиподерма; Об – обкладка; ПП – проводящий пучок; Э – эпидерма; Эп – эпитема

При временном избыточном поступлении воды в растение и ослабленной транспирации через гидатоды происходит **гуттация**, т.е. выдавливание капелек воды. Гуттацию можно наблюдать у многих растений, особенно травянистых (земляники, манжеток), по утрам после прохладных и влажных летних ночей. Так как гидатоды чаще всего расположены по краям листьев, на зубчиках, и на них можно видеть висящие капельки воды.

Значение гуттации, видимо, заключается в том, что растение освобождается от избыточных воды и солей.

К наружным выделительным тканям относят **пищеварительные железы насекомыхных растений** (росянки и др.). Жидкость, выделяемая этими железами, содержит вещества (ферменты, кислоты), с помощью которых перевариваются пойманные животные.

Внутренние выделительные ткани

Выделительные клетки рассеяны среди других тканей в виде идиобластов. Они накапливают различные вещества – оксалат кальция (в виде одиночных кристаллов, друз или рафид), терпены, слизи, танины и пр. Эфирно-масляные клетки начинают накапливать терпены внутри маленького пузырька, прикрепленного к стенке клетки. По мере накопления экскрета пузырёк увеличивается и замещает полость клетки. Одновременно на оболочку клетки изнутри откладывается суберин, изолируя ядовитый экскрет от окружающих живых тканей. **Эфирно-масляные идиобласты характерны для семейств** – лавровые, магнолиевые, перечные, кирказоновые и др.

Вместилища выделений разнообразны по форме, величине и происхождению. Различают **схизогенные** (греч. *shisein* – расщеплять) и **лизигенные** (греч. *lysis* – растворение) вместилища. **Схизогенные** возникают из межклетников, заполненных выделенными веществами и окруженных живыми клетками эпи-

телия. **Лизигенные** образуются на месте группы клеток, которые распадаются после накопления веществ.

Схизогенные смоляные каналы (**смоляные ходы**) характерны для семейств зонтичных, аралиевых, многих сложноцветных, для хвойных и других. Смоляной канал представляет собой длинный трубчатый межклетник, заполненный смолой и окруженный живыми клетками эпителия. Эпителий выделяет экскрет внутрь полости и изолирует его от живых тканей. Смоляные каналы могут ветвиться, образовывать перемычки, создавая сложно разветвленную систему.

Схизогенные вместилища могут быть короткими и округлыми и образовывать не смолу, а слизи.

Лизигенные вместилища с эфирными маслами хорошо развиты в коже цитрусовых (лимона, апельсина, мандарина).

Млечные трубки (млечники) представляют собой живые клетки, содержащие в вакуолях млечный сок, обычно молочно-белого цвета (у чистотела млечный сок ярко-оранжевый).

В млечниках терпены (смолы, каучук) накапливаются в виде гидрофобных капелек, взвешенных в водянистом клеточном соке, и, таким образом, содержимое вакуоли представляет собой эмульсию, похожую на молоко. Млечный сок, вытекающий при перерезке млечников, кроме смол и каучука, содержит эфирные масла, белковые соединения, различные алкалоиды. Этот млечный сок, называемый **латексом**, добывают из стволов таких тропических каучуконосов, как гевея бразильская, культивируемая повсеместно в экваториальной зоне.

Млечники бывают двух типов – членистые и нечленистые. **Членистые** возникают из многих отдельных млечных клеток, которые в местах соприкосновения друг с другом растворяют оболочки, и их протопласты и вакуоли сливаются в единую разветвленную систему. Членистые млечники найдены у сложноцветных, маковых, колокольчиковых и многих других.

Нечленистый млечник – одна гигантская клетка, которая, возникнув в зародыше, более не делится, а непрерывно растёт, удлиняется и ветвится – молочайные, тутовые и др.

Механические ткани

У растений роль наружного скелета, опорную роль играют, во-первых, жёсткие целлюлозные клеточные оболочки и, во-вторых, – механические ткани.

Для водных растений, в условиях плотной водной среды, наличия клеточных оболочек оказалось достаточным для обеспечения прочности и поддержания формы организма. Однако для крупных наземных растений, в условиях разреженной воздушной среды, такая опорная система оказалась недостаточной. Поэтому у наземных растений в процессе эволюции, в ходе приспособления к наземно-воздушным условиям обитания, возникли специализированные механические ткани.

Механические ткани характеризуются плотным расположением клеток и сильным утолщением их оболочек.

Различают два типа механической ткани: колленхима и склеренхима.

Колленхима (греч. *kolla* – клей, *enchyma* – ткань) – первичная механическая ткань, состоящая из живых клеток с сильно утолщёнными стенками. Колленхима часто образуется в виде пучков из наружных слоев апикальных меристем в первичной коре непосредственно под эпидермой. Благодаря живому содержанию и присутствию хлоропластов в колленхимных клетках протекают активные обменные реакции. Клетки колленхимы характеризуются неравномерным утолщением стенок, которое придаёт им прочность на изгиб и на скручивание, и препятствует разрывам, изломам слабых стеблей травянистых растений или черешков листьев древесных растений при сильных ветрах.

Колленхима характерна для молодых, растущих в длину, стеблей, черешков листьев, цветоножек. Обычно она размещается в несколько слоев по периферии органа под эпидермой.

Колленхима характерна преимущественно для двудольных. У представителей тыквенных, зонтичных, губоцветных с ребристыми стеблями рёбра выполнены колленхимой. У однодольных колленхима иногда встречается у злаков в узлах соломины, что предохраняет растения от полегания.

Колленхима состоит из паренхимных, слегка вытянутых в длину, или типичных прозенхимных клеток, длиной до 2 мм, с заострёнными концами. В клеточных оболочках преобладает целлюлоза, что обуславливает её упругость и пластичность, также в них много пектина и потому много воды. Неравномерное утолщение и отсутствие одревеснения обеспечивает пластичность колленхимы и её способность к растяжению. С другой стороны, это позволяет регулировать осмотическое давление благодаря водопроницаемости тонких участков оболочки, играющих роль пор. Поэтому колленхима может выполнять функции механической ткани только, если её клетки находятся в состоянии тургора. При потере воды клетки колленхимы сжимаются и орган "увядает".

Склеренхима (греч. *scleros* – твёрдый) образована клетками с равномерно утолщёнными и, обычно, одревесневающими оболочками. В процессе развития их протопласты разрушаются, поэтому склеренхима – мёртвая ткань. Большая толщина и наличие лигнина придают оболочкам клеток склеренхимы твёрдость и высокую прочность на разрыв и сжатие. Склеренхима, как и колленхима – первичная ткань.

Склеренхиму образуют два типа клеток:

– *волокна* – длинные прозенхимные клетки с острыми концами и толстыми 1–2-слойными оболочками, с немногочисленными простыми щелевидными порами; на поперечном сечении клетки многоугольные или округлые;

– *склереиды* – паренхимные разветвлённые или довольно длинные клетки с очень толстыми многослойными оболочками, пересечёнными многочисленными поровыми каналами.

По прочности на разрыв волокна склеренхимы не уступают строительной стали, но они в 6–10 раз менее упруги, чем сталь, и из-за сильного одревеснения оболочек не обладают пластичностью. Поэтому волокна склеренхимы заканчивают дифференциацию обычно после окончания роста органов в длину.

Прочность стенок волокон усиливается тем, что фибриллы целлюлозы проходят в них винтообразно, а направление витков во внешних и внутренних слоях чередуется.

Волокна, входящие в состав древесины, называют *древесинными волокнами* (волоконными либриформами), а входящие в состав луба – *лубяными волокнами*. Волокна могут также входить в состав других тканей, располагаться целыми группами или поодиночке.

Склерейды возникают вследствие склерификации (одревеснения) первоначально живых тонкостенных клеток. Склерификация происходит в три этапа: 1) сильного утолщения оболочек, приводящего в итоге к сокращению полости клетки, 2) пропитывания оболочек лигнином, 3) постепенного отмирания протопласта.

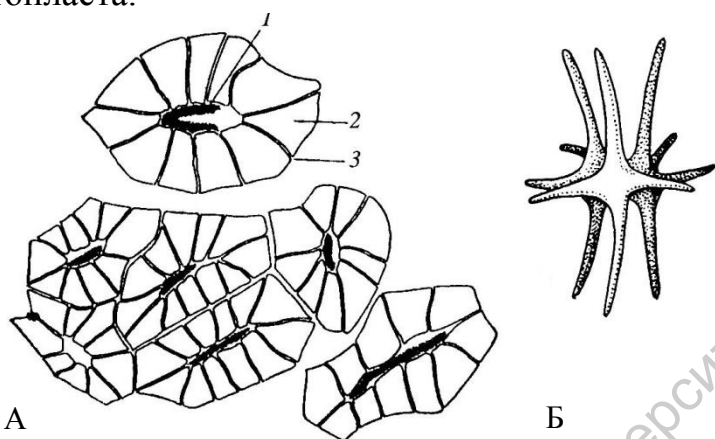


Рис. 11. Склерейды: А – каменные клетки в листьях дуба; Б – астросклерейда в цветоножке кубышки; 1 – полость склерейды; 2 – стенка клетки; 3 – пора
коти незрелых плодов груши и айвы (рис. 11). В плодах склерейды играют не только механическую роль, но служат также для защиты семян от резких колебаний температуры, поражения бактериями, грибами, повреждений при поедании плодов животными.

Морфологически склерейды очень разнообразны. Короткие, обычно изодиаметрические склерейды называют *брахисклерейдами* (греч. *brachys* – короткий), или *каменистыми клетками*; разветвлённые – *астросклерейдами* (греч. *astron* – звезда). Как и волокна, склерейды могут образовывать сплошные группы, например, в скорлупе ореха или косточке сливы, или же располагаться среди других тканей поодиночке, в виде идиобластов.

Распределение механических тканей в теле растения. Растения способны противостоять различного рода механическим нагрузкам. Тонкая соломина поддерживает тяжёлый колос и листья, раскачивается при порывах ветра, но не ломается. Громадные механические нагрузки выдерживают стволы деревьев.

В 1874 г. С.Швенденер (1829–1919, швейцарский ботаник) подробно рассмотрел распределение механических тканей в различных органах растений с точки зрения инженерно-технических расчетов (теории сопротивления материалов).

Склерейды развиваются либо из клеток основной меристемы, как в листовых пластинках чая, камелии, либо из клеток протодермы, как в семенной кожуре бобовых растений, либо из дифференцированных паренхимных клеток, как в коре многих древесных растений и семенной кожуре. Из склерейд состоит скорлупа орехов, "косточка" плодов вишни, сливы, персика, абрикоса, много их в мя-

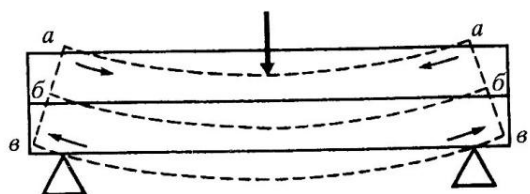


Рис. 12. Напряжения, возникающие в стержне при его прогибе (по Ботаника, 2006) Верхняя сторона (а-а) сокращается и испытывает сдавливание; нижняя сторона (в-в) растягивается; осевая часть (б-б) остается нейтральной

более нейтральным. С этой точки зрения материал, укрепляющий стержень, целесообразно сосредоточить вверху и внизу стержня, где он будет выдерживать наибольшую нагрузку. В центре же с целью экономии и облегчения всей конструкции материал нужно употребить лишь в той мере, чтобы предотвратить смятие конструкции в поперечном направлении. В соответствии с механико-математическими расчетами инженеры установили наиболее целесообразную конструкцию в виде двутавровой балки, применяемой для перекрытий. Вертикальная полоса, связывающая верхнюю и нижнюю стороны в единое целое, не позволяет им изгибаться порознь.

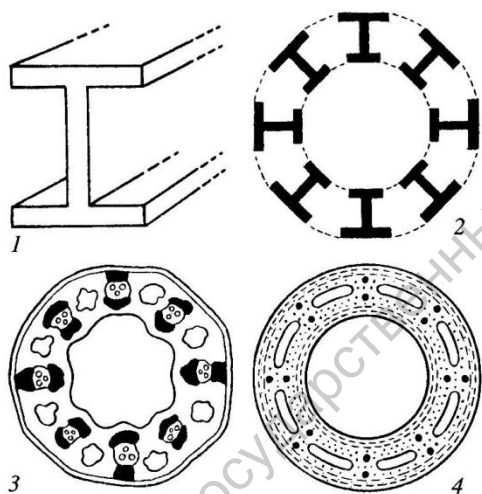


Рис. 13. Механические конструкции: 1 – двутавровая балка; 2 – полый цилиндр как совокупность двутавровых балок; 3 – поперечный разрез стебля пухоноса германского; 4 – сечение фабричной трубы (по Ботаника, 2006)

стенной паренхимой или иногда имеет обширную полость (рис. 13).

Теория сопротивления материалов позволяет понять, почему в корнях механические элементы сосредоточены в центре органа: корню, окруженному почвой, не грозит опасность изгиба и излома. Корень выполняет другую механическую задачу – он "заякоривает" растение в почве и противодействует напряжениям, стремящимся выдернуть его, т.е. противодействует разрыву. Соот-

Если стержень, испытываемый на прочность, положить на две опоры и нагрузить, то он прогнется (рис. 12). При этом его нижняя сторона будет растягиваться, т.е. противодействовать силам, стремящимся его разорвать, "работать на разрыв". Верхняя же сторона будет сокращаться, сжиматься, т.е. противодействовать раздавливанию, "работать на сжатие". Материал, находящийся в центре стержня (по линии б-б), останется в этом отношении

Швенденер показал, что в листьях растений механические ткани по расположению очень напоминают двутавровые балки.

Вертикальный стебель подвергается изгибам в различных направлениях, и, согласно теории, развитой Швенденером, его можно сравнить с такой инженерной конструкцией, как вертикальная труба. Наиболее экономным и прочным в этой конструкции будет распределение механических элементов в виде комплекса двутавровых балок. Т.е., механически работающие элементы должны быть отнесены к периферии конструкции. Действительно, в стеблях колленхима и склеренхима чаще всего располагаются или непосредственно под эпидермой, или несколько глубже, но все же близко к поверхности. Центр стебля обычно занят тонко-

ветственно этому целесообразно размещение механических элементов в самом центре корня.

В.Ф. Раздорский (1883–1955, советский ботаник) разработал теорию строительно-механических принципов, согласно которой указывал, что нельзя рассматривать механические ткани изолированно от прочих тканей растения. В.Ф. Раздорский тело растения сравнивал с сооружением из железобетона, в котором оба материала, т.е. железо и бетон, дополняют друг друга. Железная арматура (каркас) препятствует разрыву, а бетон (заполнитель) противодействует раздавливанию и не допускает смятия арматуры. В результате вся конструкция обладает значительно большей прочностью, чем железо и бетон, взятые порознь. В теле растения тяжи склеренхимы или колленхимы играют роль арматуры (каркаса), погруженной в упругую массу живых тургесцентных клеток, и это даёт удивительную прочность растительным органам.

Растение редко обладает такой жёсткостью конструкции, которая, например, необходима при строительстве жилых зданий и многих других инженерных сооружений. Растение непрерывно подвергается разнообразным динамическим, т.е. быстро меняющимся, нагрузкам (порывам ветра, ударам дождевых капель, вытаптыванию животными и т.п.). Значит, органы растений должны действовать подобно пружинам, которые способны возвращаться в исходное состояние после снятия нагрузки. Поэтому ствол дерева, раскачивающийся под тяжестью кроны, имеет конструкцию не полый жесткой трубы, а сплошной упругой пружины.

Проводящие ткани

Проводящие ткани осуществляют массовое передвижение веществ в растении. Они возникли как неизбежное следствие приспособления растений в жизни на суше. Элементы питания (вода с минеральными солями, углекислый газ, свет), необходимые растениям, в наземных условиях находятся в разных средах: вода с минеральными солями – в почве, а углекислый газ и свет – в воздушной среде. Эволюция наземных растений шла по пути формирования корня как органа почвенного питания и побега – органа воздушного питания. Возникли две проводящие ткани, по которым вещества передвигаются в двух направлениях. По ксилеме в восходящем направлении (от корней к листьям) поднимаются вода с минеральными солями. По флоэме в нисходящем направлении (от листьев к корням) передвигаются продукты фотосинтеза.

Общие черты ксилемы и флоэмы. Ксилема и флоэма, как ткани, выполняющие функцию проведения, имеют ряд общих черт.

1). Образуют в теле растения непрерывную разветвлённую систему, соединяющую все органы растения.

2). Ксилема и флоэма – сложные ткани, т.к. в их состав входят проводящие, механические, запасные и выделительные элементы.

3). Проводящие элементы как в ксилеме (трахеиды и сосуды), так и во флоэме (ситовидные элементы) вытянуты вдоль оси растения.

4). Стенки проводящих элементов содержат поры или сквозные отверстия (перфорации), облегчающие прохождение веществ.

Таблица "Состав проводящих тканей"

Ткани	Элементы ткани		
	проводящие	механические	запасающие
ксилема	трахеиды, сосуды	древесинные волокна	древесинная паренхима
флоэма	ситовидные трубки с клетками-спутниками	лубяные волокна	лубяная паренхима
	функции элементов ткани		
	массовый транспорт воды и растворённых веществ	опорная функция; иногда запасание веществ	запасание и транспорт веществ в радиальном направлении

Проводящие пучки. В большинстве случаев ксилема и флоэма расположены рядом, образуя обособленные тяжи проводящих тканей, или проводящие пучки.

Типы проводящих пучков. По взаимному расположению флоэмы и ксилемы выделяют следующие типы проводящих пучков (рис. 14):

– открытый пучок – в котором между флоэмой и ксилемой залегает камбий;

– закрытый пучок – лишён камбия (в нём как бы "закрыт" путь к вторичному камбиальному утолщению);

– коллатеральный (лат. *collateralis*), или бокобочный пучок – тяж ксилемы прилегает к тяжу флоэмы;

– биколлатеральный (лат. *bi* – два), или двубокобочный пучок – тяж ксилемы располагается между двумя тяжами флоэмы – внутренним и наружным;

– концентрический пучок – одна из тканей полностью окружает другую;

– концентрический амфивазальный пучок – ксилема окружает флоэму;

– концентрический амфикрибральный пучок – флоэма окружает ксилему.

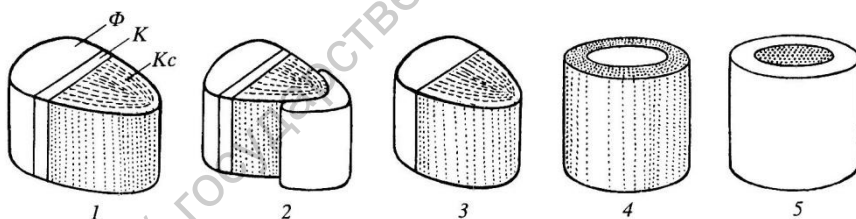


Рис. 14. Типы проводящих пучков (по Ботаника, 2006):

1 – открытый коллатеральный; 2 – открытый биколлатеральный; 3 – закрытый коллатеральный; 4 – амфивазальный концентрический; 5 – амфикрибральный концентрический;

К – камбий; Кс – ксилема; Ф – флоэма

Ксилема

Ксилема появилась как следствие перехода растений к жизни на суше. Видимо, у самых первых наземных растений, ископаемые остатки которых не известны, потребности в специальной проводящей ткани ещё не было. При небольших размерах растений, существовавших в условиях высокой влажности, вода поступала в живые клетки осмотическим путём и передвигалась в направлении градиента концентрации веществ клеточного сока. Это передвижение

происходит очень медленно, и увеличение размеров растений, происходившее в ходе их эволюции, неизбежно должно было сопровождаться развитием приспособлений, повышающих его эффективность. Одно из них состояло в том, что клетки становились прозенхимными, а протопласты их отмирали, что облегчало свободное передвижение воды по их полостям.

Однако при недостатке воды, часто возникающем в условиях жизни на суше, тонкие оболочки, теряющие тургор при обезвоживании клетки, втягиваются внутрь её полости из-за силы сцепления между молекулами воды, что при продолжительном дефиците влаги может привести к сплющиванию клетки. Это не происходит, если тонкие первичные оболочки водопроводящих элементов укреплены отложениями вторичных оболочек. Такие мёртвые прозенхимные клетки с толстыми боковыми (продольными) стенками встречаются у некоторых листостебельных мхов, например, у кукушкина льна. Сильно скошенные смежные конечные стенки клеток, находящихся одна над другой, остаются тонкими, через них осуществляется передвижение воды в восходящем направлении.

У других высших растений (кроме мхов) эволюция водопроводящих элементов шла по пути частичного утолщения оболочек, в которых сохранялись тонкие, нередко обширные участки, состоящие только из оболочки первичной, способной притягивать и удерживать большое количество воды. Её излишки поступают в полость клетки и транспортируются по растению. Появление в утолщённых местах лигнина, вызывающего одревеснение, значительно увеличивает прочность оболочек. Так возникла трахеида – один из специализированных водопроводящих элементов ксилемы высших растений.

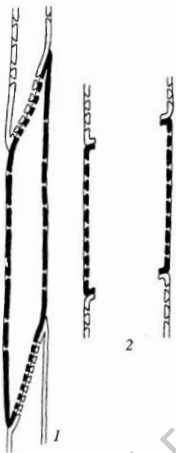


Рис. 15. Схема строения и сочетания трахеид (1) и члеников сосуда (2) (отдельная трахеида и членик сосуда зачернены) (по Ботаника, 2006)

Трахеида – прозенхимная клетка с ненарушенными первичными стенками. Она растёт внедряясь между соседними клетками, достигая в длину нескольких миллиметров (у агавы, например, до 10 мм). Движение растворов из одной трахеиды в другую происходит путём фильтрации через их стенки, точнее, через окаймленные поры. **Сосуд** состоит из многих клеток, называемых члениками сосуда. Членики расположены друг над другом, образуя трубочку. Между соседними члениками одного и того же сосуда путём растворения возникают сквозные отверстия (перфорации). По сосудам растворы передвигаются значительно легче, чем по трахеидам.

Развитие трахеиды сопровождается сильной вакуолизацией. Больше всего органоидов сосредоточено на растущем её конце, в наиболее активном состоянии находится аппарат Гольджи, участвующий в росте клеточной оболочки. После образования её структурных особенностей и одревеснения в трахеидах происходит растворение (лизис) всего содержимого, полости трахеид заполняются водой.

Сосуды и трахеиды передают растворы не только в продольном, но и в поперечном направлении в соседние трахеальные элементы и в живые клетки. Боковые стенки трахеид и сосудов сохраняются тонкими на большей или меньшей площади. Но в то же время у них есть утолщения, придающие стенкам прочность. В зависимости от типа утолщений трахеальные элементы называются кольчатыми, спиральными, сетчатыми, лестничными и точечно-поровыми (рис. 16).

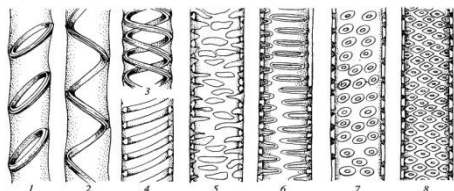


Рис. 16. Типы утолщения (1–5) и поровости (6–8) боковых стенок у трахеальных элементов:

1 – кольчатое; 2–4 – спиральные; 5 – сетчатое; 6 – лестничная; 7 – супротивная; 8 – очередная

участков, состоящих только из первичной оболочки. При дефиците влаги они, хотя и прогибаются внутрь полости клетки, но кольчатые утолщения препятствуют сильному сближению стенок, предотвращая сжатие трахеальных элементов.

В спиральных трахеальных элементах утолщения закладываются в виде спирально закрученных лент.

Флоэма состоит из проводящих (ситовидных) элементов, паренхимных клеток и лубяных волокон.

Проводящие элементы флоэмы называют ситовидными потому, что на их стенках имеются группы мелких сквозных отверстий (перфораций), похожие на сито. Ситовидные элементы в отличие от трахеальных – живые клетки. Через перфорации ситовидных полей проходят тяжи цитоплазмы, по которым и перемещаются растворы органических веществ.

У ситовидной трубки есть ряд особенностей. Клетка меристемы, дающая начало членику ситовидной трубки, делится продольно. Две сестринские клетки в дальнейшем сохраняют многочисленные плазматические связи между собой. Одна из клеток (большей величины) превращается в членик ситовидной трубки, другая – в клетку-спутник. Возникший элемент растягивается, принимая окончательные размеры. Оболочка несколько утолщается, но остаётся неодревесневшей. На концах образуются ситовидные пластинки с перфорациями на месте плазмодесм. На стенках этих отверстий откладывается каллоза (полисахарид, химически близкий к целлюлозе).

Протопласт ситовидной трубки сначала занимает постенное положение, окружая центральную вакуоль с хорошо выраженным тонопластом. В цитоплазме возникают округлые тельца флоэмного белка (Ф-белок), особенно многочисленные у двудольных растений. По мере развития ситовидного элемента

Вторичные кольчатые и спиральные утолщения образуются как узкий выступ на первичной оболочке. При сближении утолщений и затем при образовании между ними перемычек возникает сетчатое утолщение, переходящее в окаймлённые поры.

В кольчатых трахеальных элементах вторичная оболочка откладывается в виде колец, удаленных одно от другого, или сближенных. На стенках сохраняются максимальные размеры

тельца Ф-белка теряют отчётливые очертания, расплываются и сливаются вместе, образуя скопления около ситовидных пластинок (рис. 17).

В протопласте разрушается тонопласт, центральная вакуоль теряет определённую форму, а центр клетки заполняется смесью вакуолярного сока с содержимым протопласта. В процессе созревания элемента его ядро разрушается, но элемент остаётся живым и деятельно проводит вещества.

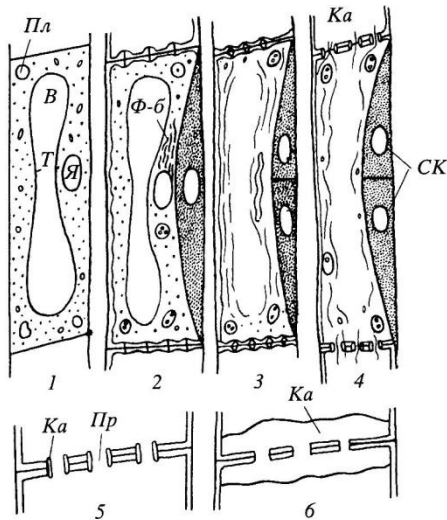


Рис. 17. Схема гистогенеза членика ситовидной трубки и клетки-спутника (по Ботаника, 2006):

1 – исходная клетка с вакуолью и тонопластом; 2 – образование членика ситовидной трубки с Ф-белком и клеткой-спутником; 3 – распад ядра, тонопласта и ЭПС, формирование ситовидных полей; 4 – ситовидные поля сформированы; 5, 6 – закупоривание ситовидных перфораций каллозой; В – вакуоль; Ка – каллоза; Пла – пластиды; Пр – перфорация; СК – клетки-спутники; Т – тонопласт; Я – ядро

Фотосинтезирующая ткань называется **хлорофиллоносная паренхима** или **хлоренхима**. Функционирующая клетка хлоренхимы имеет первичную оболочку с плазмодесменными каналцами, центральную вакуоль, пристенный слой цитоплазмы с ядром и другими органоидами, из которых важнейшую роль играют хлоропласты.

Клетки хлоренхимы могут быть изодиаметрическими, округлыми, овальными, лопастными, цилиндрическими, складчатыми. Цилиндрические клетки, длинные оси которых перпендикулярны поверхности органа, называют палисадными. Складки, возникающие из выростов внутренней части оболочки, значительно увеличивают внутреннюю поверхность клетки, что даёт возможность размещения в пристенном слое цитоплазмы большего числа пластид, чем в

Возможность передвижения по флоэме продуктов фотосинтеза основана на тесном взаимодействии ситовидных трубок и клеток-спутников, которые сохраняют ядра и многочисленные митохондрии.

У двудольных растений ситовидные трубки функционируют обычно один-два года. Затем ситовидные пластинки покрываются сплошным слоем каллозы, тонкостенные элементы флоэмы раздавливаются, а камбий образует новые элементы.

У растений, лишённых ежегодного камбиального прироста, ситовидные элементы долговечнее. Так, у некоторых папоротников отмечена работа ситовидных элементов до 5–10 лет, у некоторых однодольных (пальм) – значительно дольше.

Фотосинтезирующие ткани

Функция фотосинтезирующих тканей – фотосинтез. Именно в этих тканях синтезируется основная масса органических веществ и связывается энергия, получаемая Землёй от Солнца. Высшие растения, в благоприятных для фотосинтеза условиях, ежедневно создают 4,5 г углеводов на 1 м² поверхности листьев, а на всём земном шаре биологическая продуктивность растений достигает астрономических величин.

клетках с ровными стенками. Такие складчатые клетки имеют игольчатые листья сосны (рис. 18).

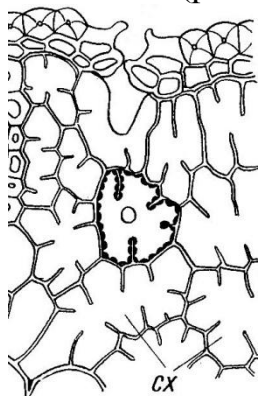


Рис. 18. Часть поперечного среза хвой сосны:

СХ – складчатая хлоренхима (по Ботаника, 2006).

Хлоропласты обычно располагаются одним слоем вдоль стенок клетки. Такое расположение имеет приспособительное значение: в клетке уместится большое число хлоропластов, они не затеняют друг друга и приближены к источнику углекислого газа, поступающего извне. Число пластид в клетке неодинаково у разных растений. У представителя отдела моховидных – антоцероса, в клетке всего одна пластида, у других мхов – свыше 100. Варьирует число пластид в клетках хлоренхимы и у покрытосеменных растений: у пеперомии их 3–5, а у фасоли – 30–40.

В зависимости от условий освещения и газообмена хлоропласты могут менять расположение в клетке. Их пассивное перемещение обусловлено движением цитоплазмы, а активное связано с изменениями интенсивности освещения.

На рассеянном свете они располагаются у стенок, параллельных поверхности органа, т.е. перпендикулярным падающим лучам. На ярком свете пластиды перемещаются на боковые стенки, параллельные падающим лучам. В этом случае свет не попадает прямо на пластиды, а рассеиваясь, более равномерно их освещает. В темноте пластиды находятся, главным образом, близ внутренних стенок клетки.

Хлоренхима листа называется **мезофилл** (от греч. *mesos* – средний и *phyllon* – лист). Он может быть однородным, состоящим из одинаковых клеток, или дифференцированным на столбчатый и губчатый (рис. 19). Клетки столбчатого мезофилла, называемого также палисадной тканью, плотно сомкнуты, клетки губчатого мезофилла округлые или лопастные и расположены рыхло. Наибольшей фотосинтетической активностью характеризуется столбчатый мезофилл, а губчатый мезофилл, в котором хорошо развита система межклетников, сообщающихся с устьицами, интенсивно участвует в газообмене.

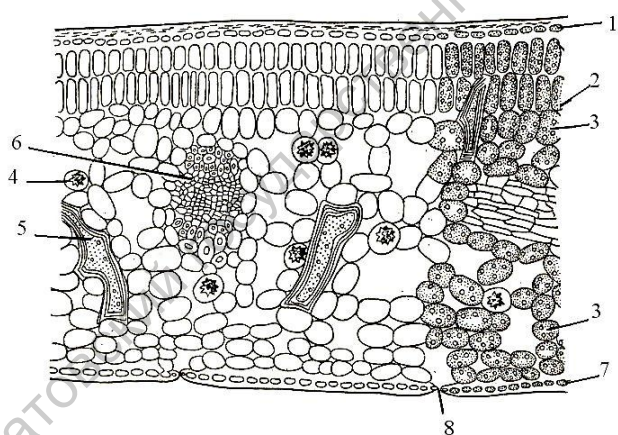


Рис. 19. Поперечный срез листа камелии:

1 – верхняя эпидерма, 2 – столбчатый мезофилл, 3 – губчатый мезофилл, 4 – клетки с друзой, 5 – склереида, 6 – проводящий пучок, 7 – нижняя эпидерма, 8 – устьице

пропускающей солнечные лучи, либо чуть глубже. В хлоренхиме имеются большие межклетники, облегчающие циркуляцию газов. Просвечивая сквозь прозрачную эпидерму, хлоренхима придаёт зелёный цвет листьям, молодым стеблям. Она есть и в чашелистиках, пестике, незрелых плодах многих расте-

В связи с тем, что для фотосинтеза необходим свет, хлоренхима чаще всего залегает в листьях и молодых стеблях непосредственно под прозрачной эпидермой, свободно пропускающей солнечные лучи, либо чуть глубже. В хлоренхиме имеются большие межклетники, облегчающие циркуляцию газов. Просвечивая сквозь прозрачную эпидерму, хлоренхима придаёт зелёный цвет листьям, молодым стеблям. Она есть и в чашелистиках, пестике, незрелых плодах многих расте-

ний, реже она образуется и в корнях, доступных свету (воздушные корни, корни водных растений).

Иногда хлоренхима располагается в более глубоких слоях стебля, под механической тканью или ещё глубже, вокруг проводящих пучков. В этом случае, возможно, основное значение имеет не синтез углеводов, а выделение кислорода в процессе фотосинтеза. Этот кислород потребляется для дыхания внутренними тканями стебля, в первую очередь живыми клетками проводящих пучков, которым необходима энергия для проведения веществ.

Фотосинтез осуществляют не только клетки специализированной паренхимы (хлоренхимы). У тенелюбивых растений эту функцию выполняют также клетки эпидермы. У некоторых папоротников из рода адиантум эпидерма состоит из клеток, нижние (внутренние) стенки которых образуют складки, вдающиеся в их полости. В молодых стеблях двудольных растений хлоропласты встречаются и в клетках субэпидермальной механической ткани – колленхимы.

Лекция 4. Формирование и строение семени. Типы семян. Прорастание семян. Покой семян. Типы прорастания семян. Строение и разнообразие проростков

Семя – орган размножения, расселения и перенесения неблагоприятных условий существования голосеменных и покрытосеменных растений. Семена развиваются из семязачатков, находящихся в завязи пестика у покрытосеменных и на чешуях шишек у голосеменных.

Двойное оплодотворение у покрытосеменных растений служит мощным физиологическим стимулом, после которого из семязачатка образуется семя: из диплоидной зиготы развивается зародыш, из триплоидной зиготы – возникает эндосперм. Зародыш и эндосперм – два многоклеточных тела в семени, но морфологически, цитологически и функционально они существенно различаются.

Зародыш – это зачаток нового растения, который состоит из меристематических клеток. Эндосперм накапливает питательные вещества, которые будут необходимы для развития зародыша при прорастании семени.

В ходе созревания семени цветковых растений между зародышем и эндоспермом складываются своеобразные взаимоотношения, приводящие иногда к своеобразному равновесию между ними, а иногда к резкому антагонизму. В результате этого формируются различные морфологические типы семян.

Как у двудольных, так и у однодольных по наличию или отсутствию запасющих тканей выделяют следующие **типы семян**: 1) **семена с эндоспермом** (двудольные – маковые, зонтичные, камнеломковые и др.; однодольные – ирисовые, лилейные, злаки и др.); 2) **семена без эндосперма** (двудольные – сложноцветные, тыквенные, буковые, березовые, рутовые и др.; однодольные – сушаровые, водокрасовые, ситниковые, частуховые и др.); 3) **семена с периспермом** (двудольные – гвоздичные, лотосовые, маревые и др.; однодольные – ага-

вовые, имбирные и др.); 4) **семена с эндоспермом и периспермом** (двудольные – перечные, кувшинковые; однодольные – рогозовые, канновые и др.) (рис. 20).

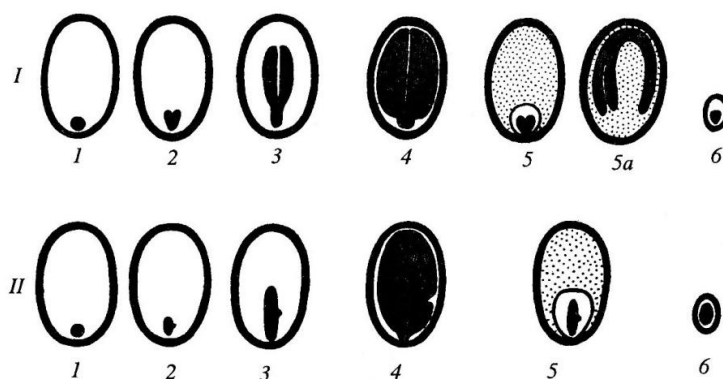


Рис. 20. Морфологические типы семян цветковых растений (по Ботаника, 2006):

1–3 – семена с эндоспермом; 4 – семена без эндосперма; 5 – семена с эндоспермом и периспермом; 5а – семя с периспермом; 6 – мелкие семена с редуцированным зародышем и эндоспермом; I – двудольные; II – однодольные. Чёрным цветом отмечен зародыш, белым – эндосперм, точками – перисперм

Перисперм (греч. *peri* – вокруг, около, *sperma* – семя) – запасная питательная ткань семени растений, используемая зародышем при прорастании. В отличие от эндосперма развивается из нуцеллуса и состоит из диплоидных клеток. Перисперм аналогичен эндосперму. Характерен для многих цветковых растений (маревые, гвоздичные, мареновые и др.). Семена имбирных содержат и перисперм, и эндосперм. Среди голосеменных перисперм встречается у гнетовых, тисовых.

В типичном случае семя состоит из семенной кожуры, эндосперма и зародыша.

Семенная кожура. Все семена покрыты семенной кожурой, которая развивается из интегументов семязачатка. Её функции – защита зародыша от механических повреждений, проникновения микроорганизмов, высыхания и преждевременного прорастания семени. У некоторых растений на семенной кожуре образуются выросты, обеспечивающие распространение семян. На семенах ивы, тополя, герани, иван-чая, кипрея развиваются волоски, способствующие распространению ветром. Мясистые придатки на семенной кожуре у бересклета привлекают птиц, у копытня, фиалок, чистотела, клещевины – муравьёв.

Толщина, прочность и твёрдость семенной кожуры в значительной степени определяется особенностями околоплодника. Если плод невскрывающийся и околоплодник прочный и непроницаемый, то семенная кожура обычно тонкая (например, у дуба, вишни, подсолнечника). Если околоплодник сочный или плод вскрывающийся – кожура толстая и деревянистая, как у хурмы, винограда, ириса, лука. При прорастании семян клетки семенной кожуры нередко ослизняются, обеспечивая прикрепление семян к частицам почвы и накопление влаги (например, у льна, подорожника). Семена граната покрыты сочной, яркой кожурой.

На семенах с твёрдой кожурой хорошо заметен *семявход* (микропиле), заполненный рыхлой тканью. Семенная кожура влагонепроницаема, а через се-

мявход проникают первые порции воды при набухании семени. Обычно кончик зародышевого корешка обращён к семявходу и при прорастании выходит из него, если кожура ещё не растрескалась. На кожуре семян, высыпавшихся из многосемянных плодов, виден *рубчик* – след от опавшей семяножки, через которую проходил проводящий пучок; его след заметен на рубчике (рис. 21).



Рис. 21. Семя фасоли

Эндосперм. Эндосперм зрелого семени состоит из крупных клеток запасяющей ткани. Основные запасаемые питательные вещества – углеводы, белки и липиды. В семенах всегда содержатся все три типа соединений, но их относительное количество в семенах растений различных таксонов может быть различным. Например, семена хлебных злаков содержат 70–80% крахмала, семена гороха и фасоли – до 50%. В семенах рапса и горчицы 40% масла и 30% белка, сои – 20% масла и 40% белка.

Углеводы (чаще крахмал) накапливаются в виде крахмальных зёрен в амилопластах. Запасные жиры – в виде капель жира в цитоплазме клетки, белки – в виде алейроновых зёрен. Отложения жирных масел нередко сочетаются с отложениями белка (семена клещевины, ириса). Алейроновые зёрна, например у злаков, сосредоточены в специальном мелкоклеточном алейроновом слое – наружном слое клеток эндосперма. Из-за сильного обезвоживания клеток при созревании семян эндосперм иногда становится очень твёрдым, стекловидным,

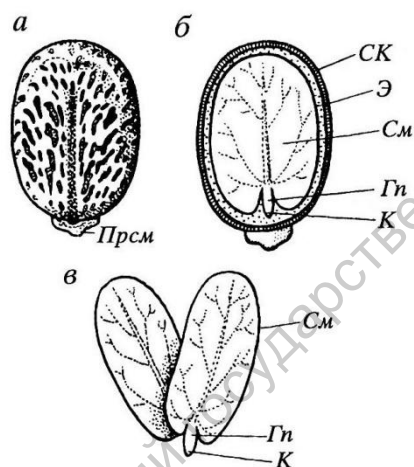


Рис. 22. Семя клещевины (по Ботаника, 2006): а – внешний вид; б – продольный разрез; в – зародыш; Прсм – присемянник; СК – семенная кожура; Э – эндосперм; См – семядоли; Гп – гипокотиль; К – зародышевый корешок

как у хурмы, или даже каменистым, как у финиковой пальмы, у которой как запасное вещество в клеточных оболочках откладывается гемицеллюлоза. У большинства цветковых в семенах накапливаются жиры, т.к. они наиболее энергетически ёмкие (они вдвое калорийнее углеводов и белков). Вещества эндосперма гидролизуются при набухании семян под действием ферментов и поглощаются зародышем при прорастании; после этого клетки эндосперма разрушаются.

Зародыш. У большинства видов семенных растений зародыш зрелого семени морфологически расчленен на *зародышевый побег* и *корешок* (рис. 22). Зародышевый побег представлен зародышевым стебельком и семядолями. На верхнем конце оси (апексе) находится *точка роста побега*. Если на ней заложены зачатки следующих за семядолями листьев, то говорят о *почке зародыша*.

Место на оси, где сформированы семядоли, называется *семядольный узел*, участок зародышевой оси, ниже семядолей, – *гипокотиль* или *подсемядольное колено*. Условная граница между гипокотилем и основанием корня на-

зывается *корневая шейка*. Зародышевый корешок представлен лишь меристематическим конусом нарастания, прикрытым корневым чехликом.

У зародыша двудольных обычно две семядоли, отходящие от оси зародыша по бокам; точка роста побега, или почечка, находится между семядолями и является верхушечной. У зародыша однодольных лишь одна семядоля; она занимает терминальное положение, а почечка смещена вбок.

Покой семян. Особенности строения и физиологические свойства семян позволяют им длительное время сохранять жизнеспособность при отсутствии условий, необходимых для прорастания, например при отсутствии воды, неблагоприятных температуре, газовом составе атмосферы или кислотности среды, сильном засолении почвы и т.д. Семена, которые не прорастают в силу отсутствия подходящих условий внешней среды, находятся в *вынужденном покое*.

Наряду с вынужденным покоем у очень многих растений в процессе эволюции выработалась способность семян находиться в *органическом покое*, связанном с их особыми свойствами. Органический покой проявляется в полном отсутствии прорастания даже в самых благоприятных условиях. Причины органического покоя разнообразны. Он может быть вызван пониженной активностью зародыша или его недоразвитостью, свойствами покровов семени – семенной кожуры или околоплодника (у невскрывающихся плодов), а так же разными сочетаниями этих факторов.

Прорастание семян. Для прорастания семян необходимы определённые условия: достаточная влажность, доступ кислорода и благоприятная температура. Диапазон температур, при котором возможно прорастание, зависит от географического происхождения растений. У семян растений умеренных и северных широт, он находится в пределах 5–25°C (+0,5°C у клевера лугового, +1°C у ржи, +2°C у льна, +4°C у пшеницы), у южных, теплолюбивых растений он от +10 до +35°C (+10°C у риса, +15... + 18°C у дыни и огурца). Для прорастания некоторых семян (сельдерей, барбарис) благоприятна переменная температура. Семена многих дикорастущих растений умеренных и холодных климатов не прорастают без промораживания.

Свет влияет на прорастание семян неоднозначно. Семена многих растений безразличны к свету, семена других не прорастают без света. Легко прорастают на свету семена моркови, мятлика лугового. Только на свету прорастают семена салата, табака, только в темноте – семена фацелии, некоторых вероник.

При благоприятных условиях семена прорастают. Прежде всего, происходит поглощение большого количества воды и обводнение тканей – семя набухает, при этом обычно разрывается семенная кожура.

Одновременно с поглощением воды зародыш начинает активно выделять ферменты, которые приводят запасные вещества в растворимое состояние, доступное для поглощения клетками зародыша. Эти процессы обеспечиваются энергией за счет интенсивного дыхания семян.

Обычно семядоли выделяют ферменты, преобразующие вещества эндосперма или перисперма. Поэтому, первая функция семядолей в семенах с незародышевыми запасными тканями – выделительная. В дальнейшем всасыва-

ние питательных веществ зародышем осуществляется преимущественно семядолями, у которых с самого начала большая всасывающая поверхность или она сильно увеличивается перед прорастанием.

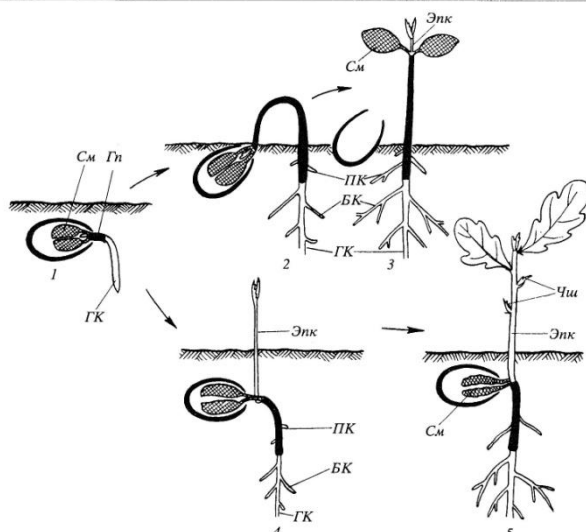


Рис. 23. Схема надземного и подземного прорастания двудольных: 1 – начало прорастания семени; 2, 3 – этапы надземного прорастания; 4, 5 – этапы подземного прорастания; См – семядоли; Эпк – эпикотиль; ГК – главный корень; БК – боковые корни; ПК – придаточные корни; Чш – чешуевидные листья. Чёрным цветом показан гипокотиль (питание) сочетается с всасыванием органических веществ семени (гетеротрофное питание).

Надземное и подземное прорастание. *Надземное прорастание* – прорастание семян, при котором семядоли благодаря росту гипокотиля или собственного основания (у однодольных) выносятся на поверхность почвы, зеленеют и становятся первыми ассимилирующими органами проростка. Характерно для фасоли обыкновенной, тыквы, клеверины, ясеня, липы, редиса, укропа и др. *Подземное прорастание* – прорастание семян, при котором семядоли остаются под землей, выполняя гаусториальную функцию (поглощение питательных веществ из эндосперма), а первыми ассимилирующими органами становятся следующие за семядолями листья, как у дуба, гороха, настурции и др.

При надземном прорастании двудольных гипокотиль разрастается неравномерно, образуя петлеобразный изгиб; этот изогнутый участок и пробивает слой почвы, тогда как меристематическая верхушка побега остаётся скрытой между семядолями. Выйдя из-под земли, гипокотиль выпрямляется. При этом семядоли вытаскиваются из-под земли, зеленеют, а заключённая между ними почечка освобождается и даёт начало молодому побегу. Следующие за семядолями листья в этом случае обычно нормальные, зелёные, ассимилирующие (рис. 23).

При подземном прорастании двудольных (рис. 23, 24) гипокотиль не развивается или очень короткий, поэтому он не делает изгиба, а углубляется, вдвигая корень в глубь почвы. Вытягивается эпикотиль, вынося почечку наружу.

В результате усиленного питания разрастаются все органы зародыша. Из разрыва кожуры или из семявхода первым обычно выходит зародышевый корешок, закрепляющий молодое растение в почве, и он сразу начинает поглощать минеральные вещества. Одновременно растёт и гипокотиль, проталкивая кончик корешка глубже в почву. Зародыш превращается в проросток. Проросток – это растение, развившееся из зародыша и использующее для своего питания запасные вещества семени. Для проростка характерно – наличие семя семядолей и смешанное питание, при котором фотосинтез (автотрофное питание)

Иногда и сама почечка может пробивать почву, поэтому чаще всего при таком способе прорастания первые листья после семядолей имеют форму чешуек, сомкнутых и защищающих конус нарастания в ходе подземного роста.

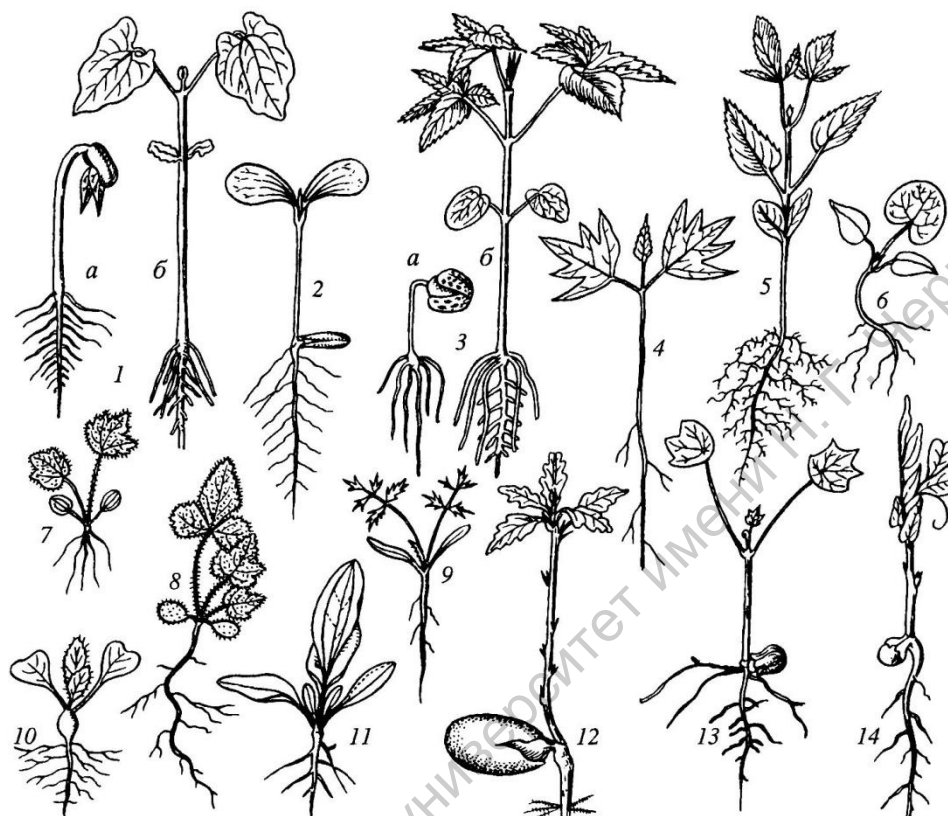


Рис. 24. Проростки двудольных с надземным (1–11) и подземным (12–14) прорастанием: 1–5 и 12–14 – с удлинённым главным побегом; 6–11 – с розеточным главным побегом; 1 (а и б) – фасоль обыкновенная; 2 – тыква; 3 (а и б) – клевер; 4 – липа; 5 – ясень обыкновенный; 6 – копытень; 7 – лютик ползучий; 8 – костяника; 9 – тимьян; 10 – редис; 11 – подорожник большой; 12 – дуб черешчатый; 13 – настурция; 14 – горох

Более ярко функция пробивания почвы семядолей или следующих за ней листьями выражена у однодольных. У них гипокотиль не выходит на поверхность, а эпикотиль и первые междоузлия остаются укороченными и подземными. Но наблюдается надземное прорастание, когда семядоля выходит из земли, зеленеет и выполняет функции ассимилирующего листа. У однодольных растёт вставочно сама семядоля, главным образом её влагалищная часть. Из-за неравномерного роста семядоля образуется такая же петля, как у гипокотилия двудольных с надземным прорастанием. Затем семядоля выпрямляется и кончик пластинки семядоли вытаскивается из земли вместе с остатками семенной кожуры и эндосперма, которые вскоре сбрасываются.

При подземном прорастании однодольных нередко часть семядоли выходит на поверхность, но не зеленеет, а лишь пробивает почву и становится каналом, через который растут листья. Выйдя из земли, влагалище семядоли сразу же прекращает рост и постепенно засыхает. Если семядоля полностью остаётся под землей, то пробивает почву первый надсемядольный лист, тоже в таких случаях имеющий форму остроконечной конусовидной чешуи, растущей встав-

вочно у основания. У злаков щиток остаётся под землёй и выполняет гаусториальную функцию. Пробивает почву растущий своим основанием колеоптиль, который после выхода на поверхность раскрывается на верхушке небольшой щелью и пропускает следующие за ним зелёные листья (рис. 24).

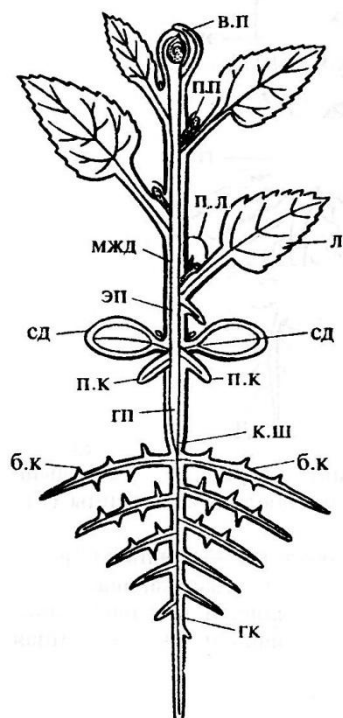


Рис. 25. Схема строения двудольного растения: б.к – боковой корень, в.п – верхушечная почка, г.к – главный корень, г.п – гипокотиль, к.ш – корневая шейка, л – лист, п.л – листовая пазуха, мжд – междоузлие, п.к – придаточный корень, сд – семядоля, эп – эпикотиль

Строение проростков. У развившегося из зародыша проростка имеются все органы, зачатки которых были в зародыше, а также вновь образовавшиеся. *Корень*, развившийся из зародышевого корешка, называется *главным*, а его ответвления, а также корни, возникшие на других корнях – *боковые корни*. Из почечки зародыша формируется главный побег. Он осуществляет нарастание в длину и заканчивается верхушечной почкой. На стебле различают узлы и междоузлия. *Узел* – место отхождения листа, *междоузлие* – участок стебля между двумя ближайшими узлами. Первое междоузлие, участок стебля между семядольным узлом и узлом первого листа, называется *эпикотиль*. Угол между листом и стеблем – *пазуха листа*, в ней находятся *пазушные почки*, из которых формируются боковые побеги (рис. 25).

По мере роста главный корень ветвится; боковые корни вместе с главным образуют *систему главного корня*. От гипокотилия и в нижних узлах стебля образуются *придаточные стеблеродные корни*.

Внешний вид проростков зависит не только от над- или подземного положения семядолей, но и от особенностей роста главного побега и соотношения между развитием системы главного корня и стеблеродных придаточных корней. Если все междоузлия развиты, главный побег становится удлинённым (рис. 24). Если эпикотиль не развит и последующие междоузлия короткие, узлы и листья сближены, то формируется розеточный (рис. 24) или укороченный побег как у земляники, гравилата, живучки, подорожника и др. Проростки некоторых плавающих растений, например, пузырчатки, роголистника, корней не имеют. Система главного корня иногда развивается слабее, чем система придаточных корней, которые закладываются у некоторых злаков уже в зародыше. Формируется мочковатая корневая система, характерная для проростков большинства однодольных.

У семядолей, обычно, простая форма (круглые, овальные, продолговатые, без зубцов по краям) (рис. 24), но есть и исключения. У стрептокарпуса из се-

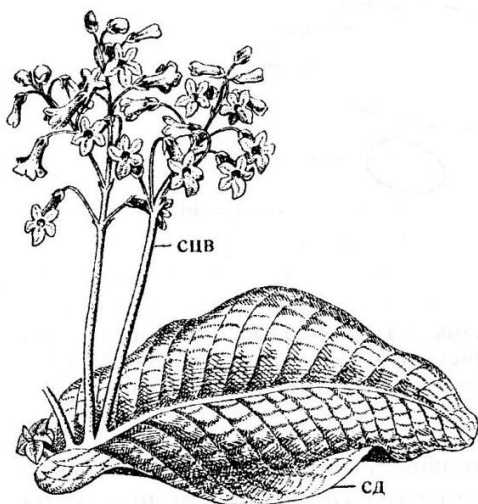


Рис. 26. Общий вид стрептокарпуса (*Streptocarpus wendlandii*): сд – семядоля; сцв – соцветие

мейства геснериевых, распространённого в тропиках, при прорастании семени образуется проросток с двумя семядолями. Одна из них вместе с почечкой вскоре отмирает, другая разрастается в очень крупный ассимилирующий лист, в основании которого позже формируется соцветие. Других листьев взрослое растение не имеет (рис. 26). Первые листья могут быть, недоразвитыми чешуевидными (при подземном прорастании) или зелёными ассимилирующими, но по форме и размерам они часто сильно отличаются от листьев взрослого растения данного вида: они мельче и проще по очертаниям.

Лекция 5. Вегетативные органы. Корень. Происхождение корня и его функции. Первичное и вторичное строение корня. Развитие боковых и придаточных корней

Вегетативные органы

По мере выхода древнейших высших растений на сушу происходила морфологическая дифференциация осевых органов, обусловленная приспособлением к жизни на суше. В связи с тем, что в наземных условиях растениям пришлось осваивать две среды – почвенную и воздушную, – сформировалось два основных вегетативных органа: корень и побег. Корень – орган почвенного питания, побег – орган воздушного питания.

В ходе роста и формирования вегетативных органов растения проявляются две закономерности: полярность и симметрия.

Полярность основана на том, что у тела высшего растения имеется морфологически верхняя (апикальная) и морфологически нижняя (базальная) части, отличающиеся физиологическими свойствами.

Физиологические различия между апикальной и базальной частями растения хорошо известны в садовой практике. При размножении растений черенками их сажают в почву морфологически нижним концом. Если наоборот, то из части черенка, находящейся над почвой, разовьются придаточные корни, а под почвой – побеги (рис. 27). Физиологические различия между полюсами растения проявляются и в виде тропизмов¹.

¹ Тропизмы (греч. *tropos* – поворот, направление) – направленные ростовые движения (изгибы) органов растений, вызванные односторонним действием какого-либо раздражителя: света (фототропизм), силы земного притяжения (геотропизм), химических веществ (хемотропизм) и др. Различают тропизмы положительные (рост к раздражителю) и отрицательные (рост от раздражителя).

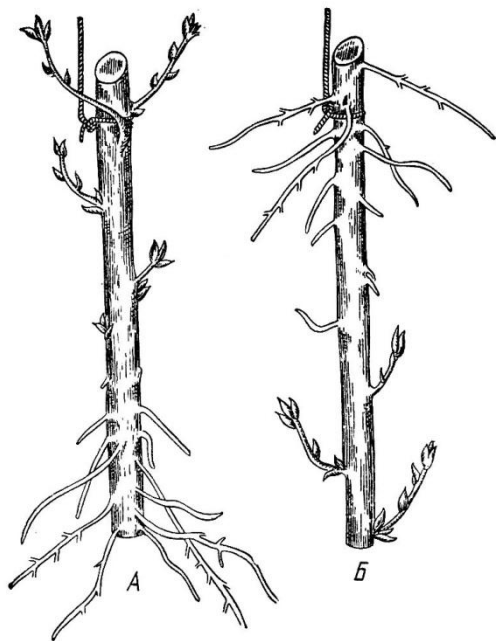


Рис. 27. Черенок ивы, посаженный нормально (А) и нижним концом вверх (Б)

Побег обычно растёт вертикально, но если его положить горизонтально, то он изгибается и снова растёт вертикально, т.е. обладает отрицательным геотропизмом. Одновременно стебель тянется к свету и, следовательно, у него положительный фототропизм. Главный корень всегда растёт в землю и избегает света: у него положительный геотропизм и отрицательный фототропизм.

Геотропизм корней различных порядков неодинаков. Главный корень строго геотропичен, боковые корни (второго порядка) растут больше в горизонтальном направлении, они трансверзально (поперечно) геотропичны. Корни третьего порядка геотропичностью не

обладают и растут по всем направлениям.

КОРЕНЬ

Происхождение корня. Тело древнейших высших растений – риниофитов состояло из осевых органов, которые нарастали в длину с помощью апикальных меристем и ветвились дихотомически. Одни из ответвлений поднимались вертикально, а другие прижимались к почве и поглощали воду и минеральные соли. В ходе дальнейшей эволюции некоторые ответвления стали углубляться в почву и дали начало корням, приспособленным к почвенному питанию. Возникновение корней как специализированных органов почвенного питания сопровождалось глубокой перестройкой их структуры и появлением специализированных тканей. Функцию поглощения веществ из почвы взяли на себя молодые кончики, сохраняющие на поверхности жизнедеятельные клетки. Эти клетки образовали важнейшую в функциональном отношении ткань – ризодерму. В процессе эволюции корень возник, по-видимому, позднее побега.

В ходе эволюции поглощающая поверхность корней увеличилась благодаря: а) обильному ветвлению и образованию большого числа всасывающих окончаний; б) постоянному нарастанию корней и продвижению всасывающих окончаний в новые участки почвы; в) образованию корневых волосков; г) образованию новых придаточных корней.

Возникновение чехлика обеспечило защиту апикальной меристемы от повреждений при нарастании корней в плотной почве и плотное слипание корня с частицами почвы.

Благодаря образованию корней растения смогли осваивать более сухие почвы и образовывать крупные побеги, поднятые вверх, к свету.

Функции корня. Корень – основной вегетативный орган растения, выполняющий в типичном случае функцию почвенного питания. Корень – осевой ор-

ган, обладающий радиальной симметрией и неопределённо долго нарастающий в длину благодаря деятельности апикальной меристемы. От побега он морфологически отличается тем, что на нём никогда не возникают листья, а апикальная меристема всегда прикрыта чехликом.

Кроме главной функции поглощения веществ из почвы, корни выполняют и другие функции:

- а) корни укрепляют ("заякоривают") растения в почве, делают возможным вертикальный рост и вынесение побегов вверх;
- б) в корнях синтезируются различные вещества (многие аминокислоты, гормоны, алкалоиды и пр.), которые затем поступают в другие органы растения;
- в) в корнях могут откладываться запасные вещества;
- г) корни взаимодействуют с корнями других растений, микроорганизмами, грибами, обитающими в почве.

Перечисленные функции присущи большинству нормально развитых корней. У многих растений корни выполняют и другие функции.

Анатомическое строение корня. На продольном срезе молодого корня выражены функциональные зоны (рис. 28).

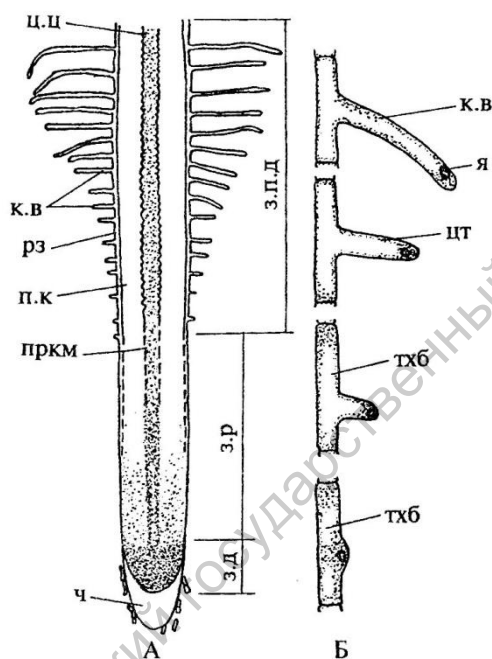


Рис. 28. Верхушка молодого корня:

А – топографические зоны корня;

Б – стадии развития корневого волоска:

з.д – зона деления, з.п.д – зона поглощения веществ и дифференциации постоянных тканей, з.р – зона роста, к.в – корневые волоски, п.к – первичная кора, пркм – прокамбий, рз – ризодерма, тхб – трихобласты, цт – цитоплазма, ц.ц – центральный цилиндр корня, ч – корневой чехлик, я – ядро

Корневой чехлик, как напёрсток, всегда прикрывает нежные клетки апикальной меристемы. Чехлик состоит из живых клеток и постоянно обновляется: по мере того как с его поверхности слущиваются старые клетки, на смену им, изнутри, апикальная меристема образует новые молодые клетки.

Наружные клетки чехлика отслаиваются от его поверхности ещё будучи живыми. В них аппарат Гольджи образует обильную слизь, которая накапливается как в самих клетках, так и в межклеточном пространстве. Скопление слизистых веществ ведёт к разрушению срединной пластинки между клетками, т.е. происходит естественная мацерация. Наружные клетки корневого чехлика отделяются и разрушаются, поверхность корня покрывается слизью, которая облегчает продвижение кончика корня.

Центральная (осевая) часть чехлика называется колумелла (колонка), в клетках которой содержится много крахмальных зёрен. Эти зёрна служат статолитами (греч. *statos* – стоящий; *lithos* – камень), т.е. способны перемещаться в клетке при изменении по-

ложения кончика корня в пространстве, благодаря чему корень изгибается и растёт в прежнем направлении.

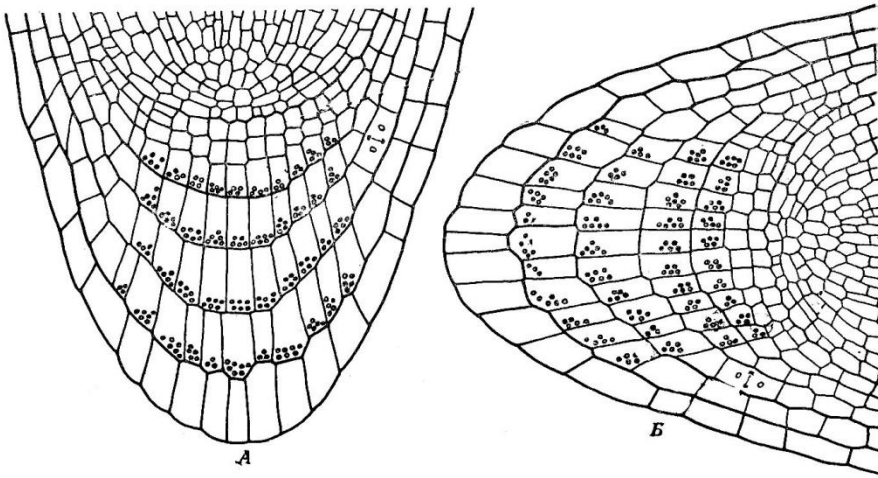


Рис. 29. Схемы, иллюстрирующие реакцию амилопластов с крахмалом (мелкие кружки) – статолитов – на гравитацию. Объяснение в тексте

В вертикально растущих корнях амилопласты оседают на дистальные горизонтальные стенки клеток центральной колонки (рис. 29, А). Через несколько минут после того как корень ориентируется горизонтально, амилопласты перемещаются к продольным стенкам, занимающим теперь нижнее положение (рис. 29, Б). В течение 24 ч корень принимает нормальное вертикальное положение, нарастая по кривой, а амилопласты возвращаются на своё прежнее место – ближе к дистальным горизонтальным стенкам.

Под чехликом находится **зона деления** длиной около 1 мм, образованная меристематическими клетками (рис. 28). Эту зону можно определить на живом корешке по желтоватой окраске, зависящей от того, что клетки меристемы заполнены густой цитоплазмой и не имеют развитых вакуолей. В зоне деления хорошо выделяются гистогены² – дерматоген, периблема, плерома.

За клетками зоны деления по длине корня на расстоянии 1,5–2 мм от кончика корня располагаются клетки, которые перестают делиться и находятся в разных стадиях их растяжения в продольном направлении. Эта группа клеток образует **зону роста**, или растяжения (рис. 28).

Зона поглощения веществ и начала дифференциации постоянных тканей характеризуется развитием корневых волосков, и появлением проводящих элементов ксилемы и флоэмы (рис. 28).

ПЕРВИЧНОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

Под микроскопом на поперечном срезе корня в зоне всасывания можно рассмотреть его первичное строение (рис. 30). На срезе выделяются три части: ризодерма (эпиблема) с корневыми волосками, первичная кора и центральный цилиндр.

Ризодерма и корневые волоски

Ризодерма – первичная покровная ткань, она образована из клеток дерматогена и состоит из одного ряда сомкнутых клеток.

² Гистоген (греч. *hystos* – ткань, *genes* – рождающий, рождённый) – специализированный участок апикальной меристемы побега или корня, образующий какую-либо определённую ткань или систему тканей в теле растения. Гистогены апекса корня: дерматоген, периблема, плерома; гистогены апекса побега: протодерма, прокамбий.

Ризодерма корня выполняет функцию всасывания из почвы воды и растворов минеральных солей и передачи их клеткам коровой паренхимы. Многие клетки ризодермы образуют выросты наружной стенки, которые не отделены перегородками от клеток ризодермы и называются корневыми волосками.

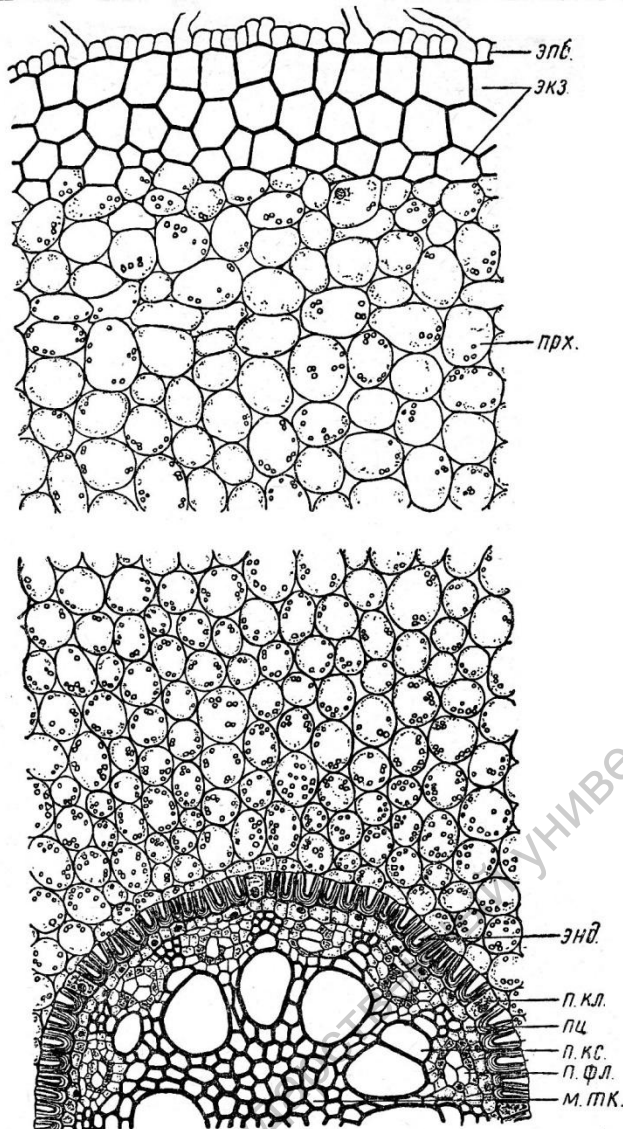


Рис. 30. Поперечный срез корня ириса в зоне проведения:

эпб – ризодерма (эпibleма); экз – экзодерма; прх – паренхима; энд – эндедерма; п.кп. – пропускная клетка; п.ц. – перицикл; п.кс. – перичная ксилема; п.фл. – перичная флоэма; м.тк. – механическая ткань

Клетки экзодермы располагаются непосредственно под эпibleмой и отличаются от остальной массы поглощающей паренхимы по своей морфологии. Экзодерма бывает однослойной, двухслойной и многослойной. У некоторых растений она совсем не выражена. Клетки экзодермы живые, плотно располагаются, многоугольные, стенки их часто утолщены. Основная функция экзодермы – защитная. Обычно вслед за отмиранием клеток эпibleмы клетки экзодермы опробковывают, реже – одревесневают. Среди опробкованных клеток экзодермы есть одиночные клетки с целлюлозными стенками. Через них осуще-

щая поверхность корневых волосков одного растения озимой пшеницы составляет 4,2 м². Благодаря корневым волоскам всасывающая поверхность корня увеличивается в 5–10 раз, их длина у разных растений колеблется от 0,05 до 10,0 мм.

У корневых волосков тонкие целлюлозные оболочки. Верхушка их состоит почти из чистого пектина. Биологическое значение этого факта заключается в том, что пектин не препятствует росту волоска.

Продолжительность жизнедеятельности корневого волоска не превышает 10–20 дней. По мере роста корня на кончике (ближе к апексу) возникают новые волоски, а на верхней (морфологически нижней) границе их старые корневые волоски теряют функциональную активность и отмирают. Корневые волоски выделяют особые кислоты, с помощью которых они растворяют минеральные частицы почвы.

Первичная кора

Первичная кора образуется из периibleмы. Основную массу первичной коры составляют живые клетки паренхимы. Кора состоит из трёх видов паренхимы: экзодермы, мезодермы и эндедермы.

ствляется всасывание. Экзодерма особенно характерна для однодольных, у которых нет вторичных изменений в корне. В этом случае для старых частей корня с первичным строением опробковевшая экзодерма выполняет функцию защиты так же, как вторичная покровная ткань – пробка – у двудольных. У двудольных растений при появлении вторичной покровной ткани экзодерма отмирает, разрывается и слущивается. У водных растений экзодерма отсутствует.

Паренхима первичной коры представляет совокупность паренхимных клеток, расположенных между экзодермой и эндодермой. Клетки расположены рыхло, что важно для аэрации. У водных растений и растений заболоченных мест в мезодерме развиваются большие воздухоносные полости, и она имеет вид аэренхимы.

В паренхиме первичной коры происходит интенсивный обмен веществ. Клетки коры снабжают ризодерму пластическими веществами и сами участвуют в поглощении и транспорте водных растворов минеральных солей от ризодермы к центральному цилиндру корня в горизонтальном направлении. В коре синтезируются различные важные вещества, очень часто находятся гифы грибов, сожительствующие с корнями, накапливаются запасные вещества.

Эндодерма – самый внутренний слой первичной коры. Она состоит из одного слоя клеток, опоясывающих центральный цилиндр. Основное значение эндодермы заключается в регулировании поступления токов воды в горизонтальном направлении из коры к центральному цилиндру корня, где

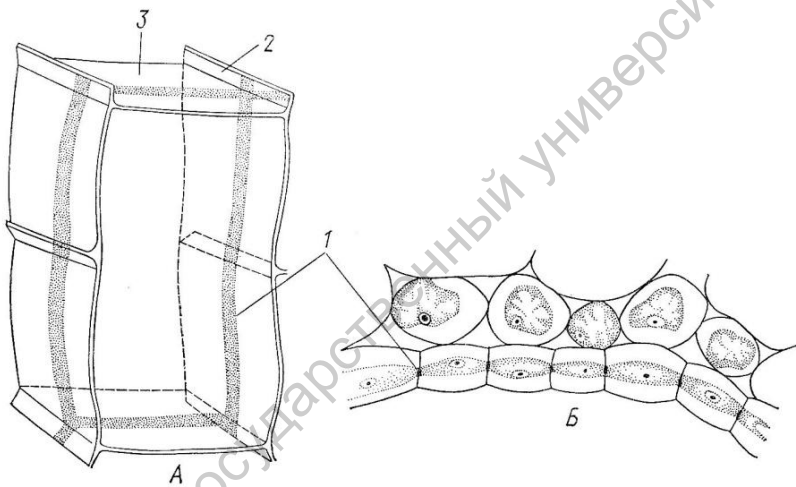


Рис. 31. Клетки эндодермы с поясками Каспари: А – отдельная клетка; Б – эндодерма на поперечном разрезе; 1 – поясок Каспари; 2 – продольная радиальная стенка; 3 – поперечная стенка

расположены элементы проводящих тканей. Клетки эндодермы имеют весьма характерное строение. Они тонкостенные, живые, на поперечных срезах правильной четырёхугольной формы, удлинённые в продольном направлении. Особенность клеток эндодермы

– наличие пояска Каспари (по фамилии впервые описавшего их нем. ботаника Роберта Каспари, 1818–1887). Пояски Каспари появляются в центре радиальных стенок двух смежных клеток эндодермы в виде утолщений. Радиальные и поперечные стенки утолщаются таким образом, что клетки эндодермы как бы опоясываются утолщением (рис. 31). В состав утолщений входят целлюлоза, суберин, лигнин и некоторые другие жироподобные вещества. Среди клеток с утолщёнными стенками в эндодерме имеются тонкостенные целлюлозные клетки, расположенные против лучей ксилемы центрального цилиндра. Их называют пропускными. Через них осуществляется связь между первичной корой

и центральным цилиндром. Вода от корневых волосков, пройдя вследствие осмоса через клетки первичной коры, через пропускные клетки поступает в центральный цилиндр.

Центральный цилиндр

Центральный цилиндр, или стела, состоит из перицикла и сложного радиального проводящего пучка, в котором радиальные тяжи первичной флоэмы чередуются по кругу с радиальными тяжами первичной ксилемы (рис. 30).

В корне развивается единственный тяж прокамбия. Первые элементы протоплоэмы закладываются экзархно (греч. *exo* – снаружи, вне; *archaios* – древний), то есть в наружной части прокамбия. Между группами этих элементов так же экзархно закладываются элементы протоксилемы с кольчатыми и спиральными утолщениями оболочек.

Таким образом, флоэма и ксилема в корне закладываются экзархно и развиваются центроостремительно. Но элементы ксилемы формируются быстрее элементов флоэмы, поэтому центр корня занят ксилемой. На поперечном разрезе первичная ксилема образует "звезду", между лучами которой располагается флоэма. "Звезда" ксилемы может иметь различное число лучей – от двух до многих. Очень редко (видов ужовника из отдела папоротниковидных) образуется только по одной группе клеток ксилемы и флоэмы. В толстых корнях однодольных растений (пальм, лилейных, злаков, ароидных) число групп ксилемы может достигать 20–30. В корнях одного и того же растения это число также различно, обычно в более тонких ответвлениях оно сокращается до двух. Однако такая диархная (двулучевая) ксилема характерна и для толстых корней многих видов растений. Наиболее распространены диархные корни. Полиархные корни свойственны, главным образом, однодольным.

Экзархное заложение протоксилемы и протоплоэмы, их центроостремительное развитие, чередование ксилемы и флоэмы по периферии стелы – характерная особенность, по которой корень резко отличается от стебля. Эта особенность имеет приспособительное значение: элементы протоксилемы максимально приближены к поверхности стелы, и в них легче, минуя флоэму, проникают растворы, поступающие из коры; ксилема более жёсткая ткань, чем флоэма, поэтому лучи ксилемы защищают флоэму от сдавливания.

Перицикл – первичная образовательная ткань. Он участвует в образовании боковых корней, поэтому перицикл называют ещё корнеродной тканью, принимает участие в заложении камбия и феллогена (пробкового камбия).

ВТОРИЧНОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

Для большинства двудольных растений характерна быстрая смена первичного строения корня на вторичное (рис. 32). Вторичное утолщение связано с заложением и деятельностью камбия, который образуется из живых тонкостенных клеток, расположенных между лучами первичной флоэмы и первичной ксилемы (пучковый камбий), и перицикла (межпучковый камбий). Следует отметить, что межпучковый камбий образуется несколько позже пучкового. При их смыкании появляется непрерывный камбиальный слой.

На поперечном срезе пучковый камбий представлен в виде вогнутых дуг. В результате его деятельности образуются вторичные проводящие ткани. Первоначальная неравномерная деятельность камбия приводит к тому, что дуги

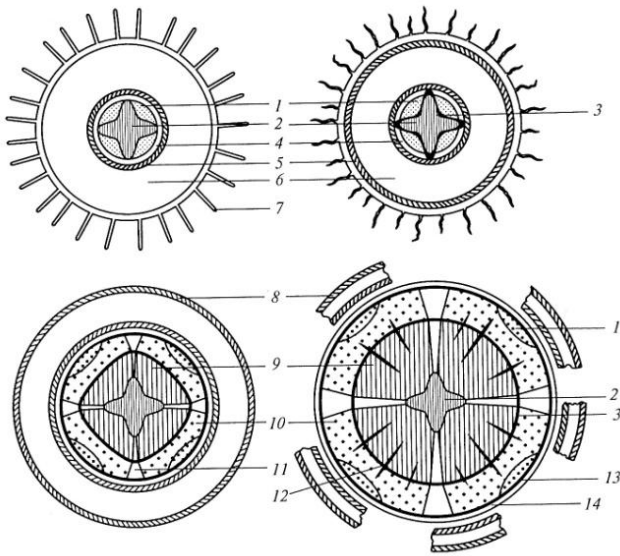


Рис. 32. Переход от первичного строения корня к вторичному:

1 – первичная флоэма; 2 – первичная ксилема; 3 – камбий; 4 – перицикл; 5 – эндодерма; 6 – мезодерма; 7 – ризодерма; 8 – экзодерма; 9 – вторичная ксилема; 10 – вторичная флоэма; 11 – первичные лубодревесные лучи; 12 – вторичные лубодревесные лучи; 13 – феллоген; 14 – пробка

пучкового камбия становятся выпуклыми. Первичная ксилема остается в центре корня в виде "звезды с лучами", а первичная флоэма оттесняется к периферии.

Клетки межпучкового камбия образуют первичные лубодревесные лучи, представляющие собой широкие лучи паренхимы между вторичными проводящими тканями. Позднее первичных формируются вторичные лубодревесные лучи, образованные уже пучковым камбием.

Вторичное утолщение корня приводит к разрыву первичной коры. К этому времени клетки перицикла образуют феллоген, откладывающий наружу пробку, а внутрь – феллодерму.

РАЗВИТИЕ БОКОВЫХ И ПРИДАТОЧНЫХ КОРНЕЙ

Ветвление корня, как и ветвление стебля, увеличивает общую площадь поверхности подземной части растения, что благоприятно сказывается на его водообеспеченности и питании.

Существует два типа ветвления корней: *дихотомическое*, характерное для большинства плауновидных, некоторых папоротников, и *моноподиальное*, свойственное всем семенным растениям.

Дихотомическое ветвление начинается с деления внутренней части апикальной меристемы, дающей начало центральному цилиндру. Вслед за разделением стелярных инициалей, разделяются на две части и инициалы первичной коры, чехлик, и на поверхности корня появляются два супротивных бугорка, каждый из которых даёт начало корешку. Дихотомирующий кончик корня обычно вздут и, следовательно, испытывает сопротивление со стороны почвы. Вероятно поэтому растения с дихотомически ветвящимися корнями растут на рыхлых почвах или на влажном глинистом грунте. На более плотных почвах обычно произрастают растения с моноподиально ветвящимися корнями, у которых в образовании зачатков боковых корней участвует стелярная часть корня, сохраняющая меристематическую активность и расположенная выше зоны поглощения веществ. Таким образом, переход от дихотомического ветвления к моноподиальному был связан, во-первых, с более поздним заложением зачат-

ков боковых корней, и, во-вторых, с их развитием близ основания корня. Эти особенности ветвления корня имеют важное биологическое значение. При развитии зачатка любого органа всегда происходит локальное разрастание меристемы в толщину. Если бы зачатки боковых корней появлялись в зоне растяжения или поглощения веществ, это удлиняло бы радиальный путь водных растворов от корневого волоска до элементов ксилемы. Заложение зачатков боковых корней ближе к основанию корня не отражается на его деятельности как органа поглощения воды с растворёнными в ней минеральными веществами,

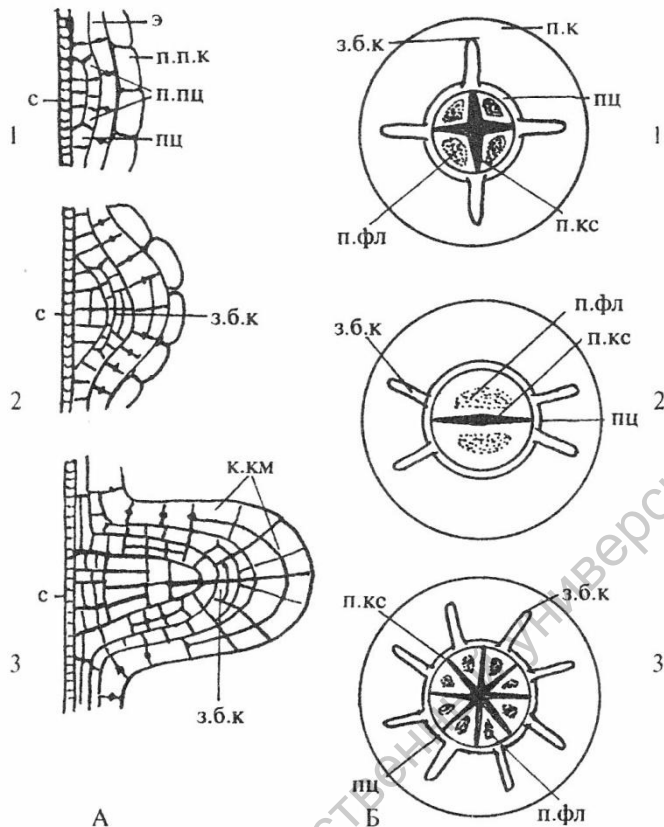


Рис. 33. Начальные стадии развития (А) и места заложения боковых корней (Б). *Обозначения:* з.б.к – зачатки боковых корней, к.км – корневой кармашек, п.к – первичная кора, п.кс – первичная ксилема, п.п.к – паренхимные клетки первичной коры, п.п.ц – производные перидикла, п.фл – первичная флоэма, п.ц – перидикл, с – сосуд первичной ксилемы, э – эндодерма

таются и делятся, преимущественно антиклинально, образуя **корневой кармашек** (рис. 33 А, 1–3). В его формировании может участвовать только эндодерма, либо эндодерма и прилегающая к ней ткань первичной коры. У некоторых растений корневой кармашек достигает большой толщины, у других – он однослойный, иногда его совсем нет. Степень развития корневой кармашка тесно связана со скоростью формирования корневой чехлика: чем раньше он образуется, тем обычно тоньше кармашек. В связи с этим можно предполагать уча-

так как восходящий и нисходящий токи веществ уже существуют. Эндогенным заложением зачатков боковых корней достигается также их защита со стороны периферических тканей главного корня.

У большинства растений зачатки боковых корней закладываются в перидикле, но у некоторых папоротников – в эндодерме.

Появлению зачатка бокового корня предшествуют периклиальные и более редкие антиклинальные деления нескольких клеток перидикла, что приводит к развитию небольшого бугорка. Дальнейшее увеличение его размеров сопровождается обособлением на его конце группы мелких активно делящихся клеток будущей апикальной меристемы. Клетки главного корня, обрамляющие зачаток бокового корня, разрас-

стие кармашка в растворении клеток первичной коры, что способствует росту корня. При выходе на поверхность кармашек разрывается и сбрасывается.

В локализации зачатков боковых корней существует определенная закономерность. У двудольных они чаще всего развиваются против лучей первичной ксилемы (рис. 33 Б, 1), у однодольных, например, у злаков, осок и ситников, – против тяжей флоэмы (рис. 33 Б, 3). В диархных корнях они закладываются между тяжами ксилемы и флоэмы (рис. 33 Б, 2).

В двух первых случаях число продольных рядов боковых корней будет соответствовать числу тяжей ксилемы или флоэмы, в последнем случае их будет вдвое больше.

Развитие анатомической структуры бокового корня осуществляется так же, как и главного. Связь их проводящих систем устанавливается по мере развития особых соединительных клеток – производных перицикла, которые дифференцируются в трахеальные и ситовидные элементы, причлняющиеся к соответствующим элементам обеих корней.

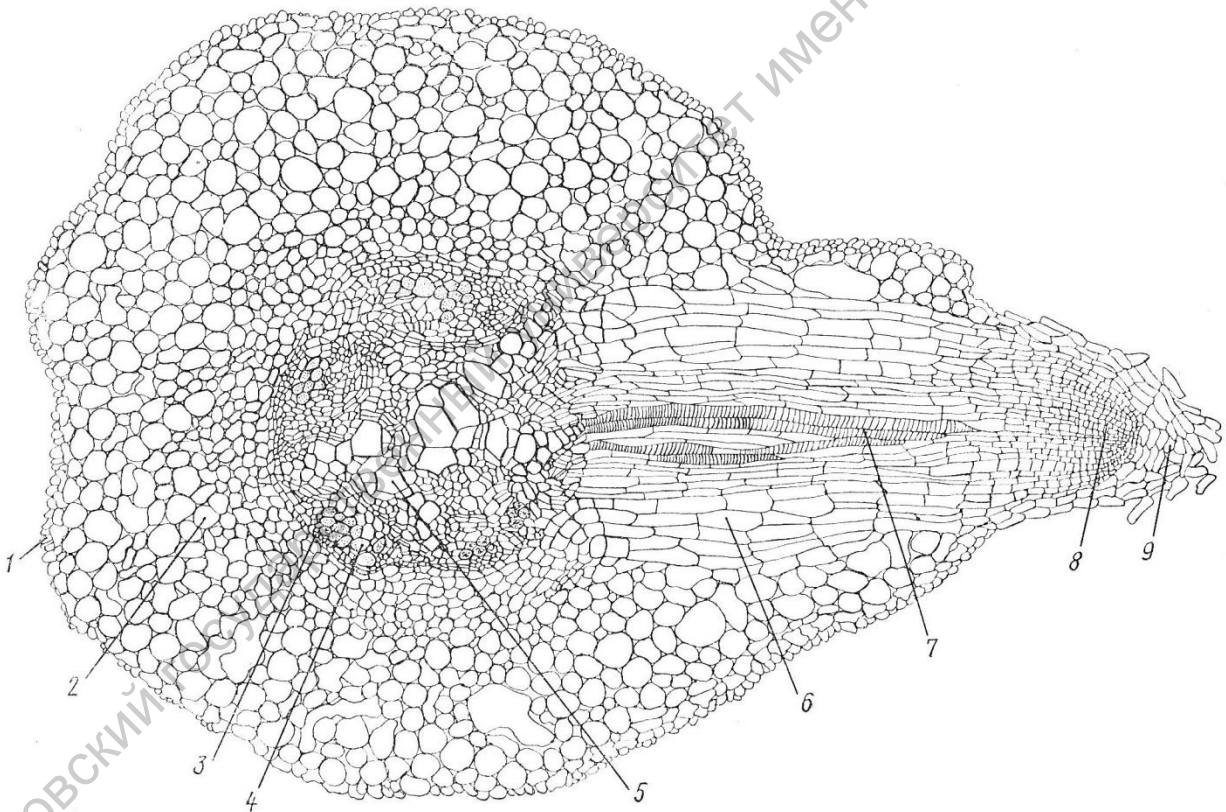


Рис. 34. Развитие бокового корня:

1 – эпиблея главного корня, 2 – коровая паренхима, 3 – эндодерма, 4 – флоэма, 5 – ксилема, 6 – кора бокового корня, 7 – ксилема бокового корня, 8 – конус нарастания бокового корня, 9 – корневой чехлик бокового корня

Не все зачатки боковых корней продолжают дальнейшее развитие. Некоторые из них отмирают, некоторые задерживают развитие, превращаясь в спящие. Такие корни могут тронуться в рост спустя какое-то, иногда довольно продолжительное время.

Таким образом, в процессе корнеобразования перицикл играет важнейшую роль. С возрастом он утрачивает эту способность и у некоторых однодольных может склерифицироваться, превращаясь в механическую ткань.

Типичные боковые корни закладываются в перицикле при первичном строении главного корня (рис. 34).

У голосеменных и двудольных покрытосеменных растений новые корни развиваются и на поверхности старых, вторично утолщённых корней. Эти корни могут закладываться в камбиальной зоне, в месте её пересечения лубодревесинными лучами, как у яблони, тополя, в феллогене, как у щавелька, Иван-чая. Часто они развиваются около придаточных почек или в других местах, где имеются живые ткани. Такие корни нельзя называть боковыми, Н.С. Воронин относит их к категории **придаточных корней на корнях**, противопоставляя их придаточным корням, образующимся на других органах растений.

Стеблевые придаточные корни могут закладываться и эндогенно, и экзогенно. Начало этим корням дают клетки сердцевинных лучей, камбиальной зоны, флоэмы, феллогена, феллодермы и других живых тканей. Места их заложения нередко варьируют даже у одного и того же растения. Придаточный корень, растущий в глубине материнского органа, также окружен корневым кармашком.

Развитие постоянных тканей и соединение проводящих систем придаточного корня и несущего его органа имеет много общего с развитием боковых корней.

Корни способны образовывать не только корни, но и придаточные почки, что определяет их участие в вегетативном размножении. Придаточные почки могут быть экзогенными и эндогенными. В первом случае они обычно закладываются в феллогене, феллодерме или наружных слоях первичной коры, во втором случае – в перицикле, камбиальной зоне, в разрастающихся лубодревесинных лучах и других тканях стебля. Соединение проводящих систем почки и корня происходит аналогично соединению проводящих систем главного и боковых корней.

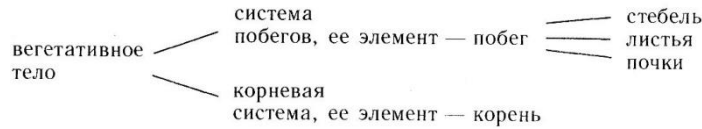
Лекция 6. Побег и система побегов. Морфология побега

Морфология побега

Побег – основной вегетативный орган растения, функция которого – воздушное питание.

Побег в целом (а не стебель и лист по отдельности), как и корень, считается единым органом того же ранга (основной вегетативный орган), что и корень. Но по сравнению с корнем у побега более сложное строение: он с самых ранних этапов развития расчленяется на специализированные части. Все элементы побега возникают в онтогенезе из единого массива меристемы и не существуют друг без друга, стебель, листья и почки в ходе эволюции возникли из системы теломов (греч. *telos* – отдельность, подразделение). Ни стебель без листьев (хотя бы

зачаточных или рудиментарных), ни листья без стебля (хотя бы укороченного до предела) образоваться не могут. Расчленение тела высшего растения можно представить следующим образом:



Основные признаки, отличающие побег от корня: наличие листьев, узлов, метамерное строение, отрицательный геотропизм.

Побег состоит из **оси** (стебля), имеющей более или менее цилиндрическую форму, и листьев — в типичном случае плоских боковых органов, располагающихся на оси. Обязательно на побеге имеются **почки** — зачатки новых побегов, возникающие, как и листья, в определённом порядке на оси и обеспечивающие длительное нарастание побега и его ветвление, т.е. образование системы побегов (рис. 35).



Рис. 35. Морфология побега

Стебель — это осевая часть побега, состоящая из узлов и междуузлий и растущая за счёт интеркалярных и апикальных меристем. **Функции стебля:** механическая функция (поддержание тела растения в воздушном пространстве, противостоит воздействиям внешней среды); ткани стебля служат местом отложения запасных веществ и отбросов; молодой стебель принимает участие в фотосинтезе; проведение водных растворов минеральных и органических веществ между корнем и листом.

По стеблю из корней в листья (восходящий поток) поступает вода с растворёнными в ней минеральными веществами. Из листьев по стеблю передаются в корни (нисходящий поток) растворы органических веществ, созданные

в листьях.

У древесных растений вода с растворёнными в ней веществами поднимается из корней по стеблю на очень большую высоту — до 20–120 м. Поднятие воды на такую высоту объясняется наличием в растениях сосущей силы клеток, которая обуславливается осмотическим давлением клеток, действием корневого давления, а также присасывающей силой листьев, образующейся вследствие транспирации ими воды.

Разнообразие стеблей по форме. Стебли по форме бывают: цилиндрические (злаки, бобовые и др.), трёхгранные (осоки), четырёхгранные (шалфей, яснотка, мята), ребристые (купырь лесной, дягиль, борщевик), крылатые (чина лесная, чертополох), реже встречаются сплюснутые стебли. В растительном мире цилиндрическая форма стебля встречается чаще других (рис. 36).

На поперечном разрезе стеблей легко обнаружить, что у одних растений стебли внутри целиком заполнены сердцевинной, у других они пустые. Стебли, заполненные в середине, называются *выполненными*, такие стебли встречаются у большинства растений. Стебель, не заполненный в середине, называется *по-*

лым. Полые стебли имеют большинство злаков, зонтичные и др. У злаков стебель называется *соломиной*. Соломина на поперечном разрезе круглая, стенки её тонкие, твёрдые. Соломина полая в междоузлиях, но выполнена в узлах. Узлы соломины обычно толще, чем остальная часть стебля, а потому хорошо заметны (пшеница, овёс, ячмень, пырей, тимофеевка, бамбук и др.). У некоторых злаков (кукуруза, сорго, суданская трава) стебли не полые, а выполненные.

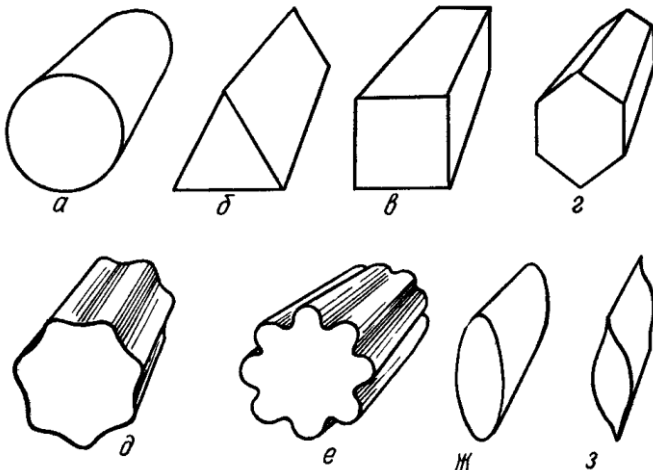


Рис. 36. Форма стебля на поперечном разрезе: а – округлый, б – трёхгранный, в – четырёхгранный, г – многогранный, д – ребристый, е – бороздчатый, ж – сплюснутый, з – крылатый

Узел – место отхождения листа или мутовки листьев. У злаков, гвоздичных, хвощей и некоторых других узлы резко выделяются в виде утолщений на стебле. Участок стебля между соседними узлами называется **междоузлие**. Угол между листом и стеблем – **пазуха листа** (рис. 35).

Почка. Почка – зачаток побега, находящийся в состоянии относительного покоя. Она состоит из меристематической зачаточной оси с конусом нарастания на верхушке и зачаточных листьев разного возраста, расположенных друг над другом на этой оси.

Наружные (нижние) листовые зачатки вследствие их неравномерного роста, направленного вверх и к центру почки, более или менее загнуты над внутренними (верхними) зачатками и конусом нарастания, прикрывая их (рис. 37). Узлы в почке предельно сближены, так как междоузлия ещё не успели вытянуться. В пазухах листовых зачатков в почке уже могут быть заложены зачатки пазушных почек следующего порядка (вторичные бугорки). Таким образом, уже в почке проявляется потенциальная способность побега к неограниченному ветвлению.

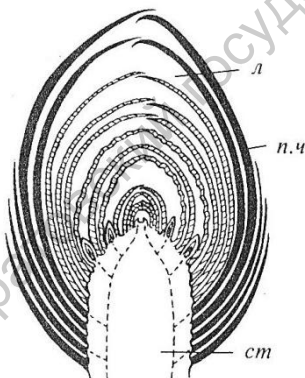


Рис. 37. Строение почки: л – листовые зачатки, п.ч – почечные чешуи, ст – стебель

Появление почки в ходе эволюции высших растений имело огромное биологическое значение. Во-первых, наружные листовые органы почки защищают лежащие внутри меристематические зачатки от неблагоприятного воздействия внешней среды. Во-вторых, почка представляет собой более или менее замкнутую *тёмную влажную камеру*, которая обеспечивает не только заложение новых листовых и почечных зачатков, но и их первоначальный рост под защитой наружных более взрослых листьев, а также первоначальный *вставочный рост междоузлий*.

Часто наружные листья почки видоизменены в специализированные почечные чешуи, выполняющие защитную функцию и предохраняющие меристематические части почки от вы-

сыхания. Иногда пишут, что чешуи защищают внутренние части почки и от холода, но это неверно: в почке нет того внутреннего запаса тепла, который могли бы сохранить многослойные покровы. Экспериментально доказано, что температура зимой внутри почки яблони отличается от наружной не более чем на $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$ (ночью температура внутри почки ниже, чем днём). Однако чешуи смягчают вредное влияние резких перепадов температур, особенно рано весной. Число почечных чешуй у разных видов различно, например у дуба их свыше 20, у ивы – всего 2, у некоторых однодольных – одна.

Апекс побега. Внутри почки находится меристематическая верхушка побега – его апекс. Апекс – это активно работающий ростовой центр, который обеспечивает формирование всех органов и первичных тканей побега. Источником постоянного самообновления апекса являются *инициальные клетки* апикальной меристемы, сосредоточенные на кончике апекса.

Вегетативный апекс побега, в отличие от всегда гладкого апекса корня, регулярно формирует на поверхности (экзогенно) выступы – бугорки или валики, представляющие собой *зачатки листьев*, так называемые *листовые примордии* (лат. *primordialis* – первоначальный). Они появляются в *акропетальной последовательности*, снизу вверх. Гладким остается лишь самый кончик, *дистальная часть* (лат. *distalis* – наиболее удаленный от центра) апекса, которую называют *конусом нарастания* побега. Форма гладкой части апекса у разных растений очень сильно варьирует.

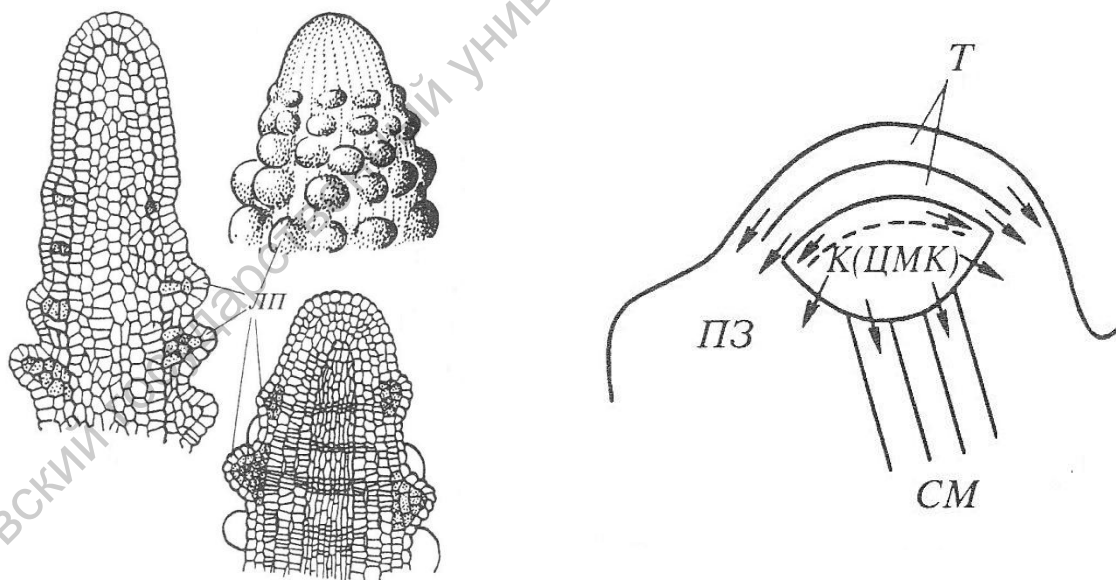


Рис. 38. Строение апекса побега:

ЛП – листовые примордии, Т – туника, К – корпус, ЦМК – центральные материнские клетки, ПЗ – периферическая зона, СМ – стержневая меристема

У цветковых растений хорошо выражены слоистость и первоначальная дифференциация меристемы апекса побега (рис. 38). На дистальной гладкой части апекса обычно хорошо выделяются два (реже 1–4) слоя меристематических клеток, делящихся исключительно антиклинальными перегородками, причём у каждого слоя есть собственные инициальные клетки на верхушке. Эти

слои, как бы колпачками одевают внутреннюю часть апекса и не дают внутрь своих производных, а только обеспечивают рост апекса в поверхность. Их называют *туникой* (греч. *tunica* – одежда). Под туникой находится *корпус* (лат. *corpus* – тело) со своими инициальными клетками. В корпусе клетки делятся во всех направлениях, обеспечивая *рост в объём* апекса, но деления происходят редко. Там, где должен возникнуть очередной листовый зачаток, деления клеток усиливаются, становятся преимущественно периклинальными, при этом границы туники и корпуса здесь стираются. Эту область называют *периферической меристемой* (рис. 38). Именно здесь определяется порядок заложения последовательных листовых зачатков, будущее листорасположение побега. В центре оси апекса обособляется *стержневая меристема*, особенно хорошо выраженная у будущих удлинённых побегов и образующая сердцевину.

Стебель – ось побега, состоящая из узлов и междоузлий и растущая за счёт верхушечного и интеркалярного роста. Стебли могут быть удлинёнными (междоузлия выражены хорошо) и укороченными.

Стебли древесных и травянистых растений различаются по длительности жизни. Надземные прямостоячие побеги трав сезонного климата живут один сезон; продолжительность жизни побега определяется продолжительностью жизни стебля (листья могут сменяться). У древесных растений надземные прямостоячие побеги всегда многолетние.

Анатомическое строение стебля. В результате деятельности первичной меристемы формируется первичная структура стебля, которая у голосеменных и двудольных впоследствии заменяется вторичной. У однодольных растений первичная структура стебля сохраняется всю жизнь. Анатомическое строение стебля соответствует его функциям. В стебле развиты проводящие ткани, связывающие все органы растения между собой, и механические ткани, благодаря которым стебель удерживает огромную массу надземных органов. Проводящие пучки в стебле размещены неодинаково и образуют "скелет" разнообразного строения. Все проводящие пучки находятся конутри от перицикла и в совокупности с окружающей их паренхимой и перициклом составляют центральный цилиндр. У двудольных растений на поперечном срезе стебля проводящие пучки располагаются по кругу, и центральный цилиндр очерчен чётко. У однодольных проводящие пучки на поперечном срезе стебля расположены беспорядочно. Особенности строения центрального цилиндра характерны для определенных систематических групп растений.

Центральная часть стебля и корня (первичного строения) высших растений, которую окружает первичная кора, называется *центральный цилиндр*, или *стела* (греч. *stela* – столб, колонна). Стела состоит или только из проводящих тканей (например, протостела), или включает также паренхимную сердцевину и перицикл, образованный паренхимными и механическими элементами.

Стелярная теория. Учение о стеле создано в 1886 французскими ботаниками Филиппом Ван Тигемом (1839–1914, иностранный почетный член Петербургской АН) и Анри Дулио, они предложили и первую классификацию типов стелы. Дальнейшее развитие стелярная теория получила в работах английского ботаника

Г. Бребнера (1902), американского – Э. Джефри (1903, 1917), значительно усовершенствовавших классификацию типов стелы, а затем в трудах немецкого учёного В. Циммерманна и советских – К.И. Мейера, А.Л. Тахтаджяна, отметивших изменения стелы в онтогенезе и филогенезе растений.

Стелярная теория – учение о принципах строения и взаимоотношениях между типами стелы (центрального цилиндра) у высших растений. Большую часть стелы составляют проводящие ткани: ксилема (древесина) и флоэма (луб), по-разному расположенные в разных типах стелы. Проводящие ткани обычно окружены перициклом, состоящим из механических и паренхимных клеток. Вокруг стелы находится первичная кора.

Исходным типом стелы (рис. 39), характерным для древнейших высших растений – псилофитов (риния), считают *протостелу*, имеющую вид центрального тяжа, во внутренней части которого расположена ксилема, окружённая нерезко отграниченной от первичной коры флоэмой. Совершенствование структуры стелы в эволюции растений, по мнению английского ботаника Ф. Боуэра, шло по пути создания наиболее рационального соотношения между объёмом и поверхностью проводящих тканей, что достигалось изменениями контуров стелы и привело к расчленению её на отдельные тяжи.

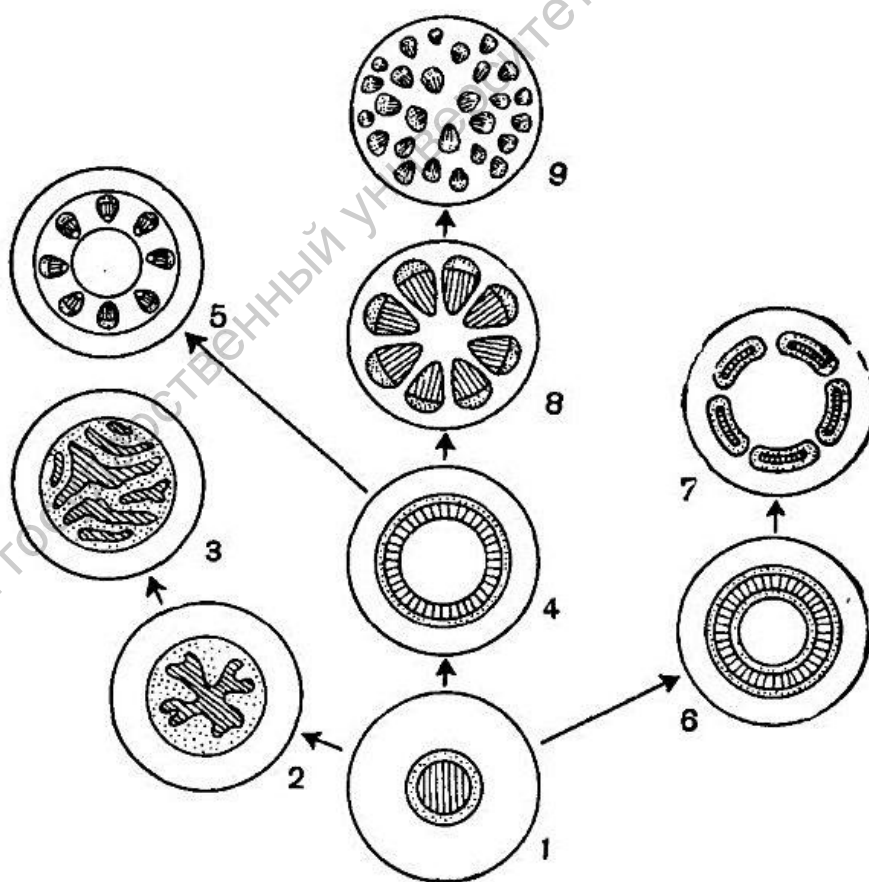


Рис. 39. Типы стелы:

1 – протостела, 2 – актиностела, 3 – плектостела, 4 – эктофлойная сифоностела, 5 – арт-ростела, 6 амфифлойная сифоностела, 7 – диктиостела, 8 эустела, 9 – атактостела

Большую роль в эволюции стелы сыграли процессы формирования сердцевины, и появления живых паренхимных клеток в проводящих тканях. Разви-

тие стелярной структуры растений сопровождалось также дифференциацией прокамбия на протоксилему и метаксилему, протофлоэму и метафлоэму, изменениями характера заложения ксилемы от мезархного к экзархному и эндархному. При мезархном заложении первые элементы ксилемы дифференцируются в центре прокамбиального тяжа, все последующие – в радиальных направлениях. Для экзархной ксилемы характерно периферическое заложение первых элементов и центростремительное развитие последующих. В эндархной ксилеме первые элементы формируются из внутренней части прокамбия, а следующие развиваются центробежно. Большое значение имели расчленение стелы на стеблевые и листовые пучки, входящие в стебель из листа, усиление связи между ними, формирование эндодермы как барьера, предотвращающего потерю влаги и задерживающего в стеле продукты ассимиляции. В процессе исторического развития наземных растений происходило, как правило, увеличение размеров стелы.

В разных направлениях эволюции растений возникали различные типы структурной организации стелы. Так, изменения контуров ксилемы обусловили преобразование протостелы в актиностелу и плектостелу. *Актиностела*, характерная для псилофитов (астероксилон), а из современных растений – для псилопта, имеет лопастные очертания поперечного сечения экзархной ксилемы.

В *плектостеле*, обычной для плаунов, экзархная ксилема рассечена на лентовидные тяжи. Система проводящих тканей, образующих трубчатый цилиндр, окружающий паренхимную сердцевину, характерна для *сифностелы*. У папоротников сифностела бывает трёх типов: эктофлойная (соленоксилия), амфифлойная (соленостела) и диктиостела. Соленоксилия образовалась, по видимому, из актиностелы при втягивании внутрь отрогов ксилемы, срастании участков флоэмы в сплошное кольцо и развитии паренхимной сердцевины, клетки которой возникли из трахеид, утративших способность проводить воду и поделившихся поперечными перегородками. В соленоксилии ксилема снаружи окружена флоэмой, перициклом и эндодермой (например, у хельминтостахиса). В соленостеле имеются не только наружные, но и внутренние флоэма, перицикл и эндодерма (например, у марсиллии). Исследования К.И. Мейера по развитию проводящей системы папоротников показали возможность образования соленостелы из соленоксилии. В результате сильного рассечения амфифлойной сифностелы в связи с появлением многочисленных листовых прорывов, заполненных паренхимой, возникла диктиостела, имеющая вид сетчатого цилиндра, т.к. составляющие её проводящие ткани образуют переплетающиеся тяжи (меристелы). На поперечном срезе стебля меристелы расположены кольцом вокруг сердцевины. Они построены по типу концентрических амфикрибральных пучков, в которых флоэма расположена вокруг ксилемы; флоэма окружена перициклом и эндодермой.

Возрастные изменения стелы у папоротников (мараттия, орляк, матония), выражающиеся в формировании внутри одной стелы второй, а затем и третьей, привели к полициклии. Переход от протостелы к полистелии обусловил, по мнению В. Циммерманна, формирование эустелы, в которой каждая протосте-

ла превратилась в коллатеральный пучок. Некоторые ботаники считают, что эу-стела могла сформироваться из эктофлоидной сифоностелы, расчленение которой на отдельные пучки было вызвано образованием сердцевинных лучей. У хвощей эу-стела представлена закрытыми коллатеральными пучками, расположенными вокруг центральной воздушной полости и соединяющимися в узлах; на месте рано разрушающейся ксилемы в пучке образуется каринальный канал (водоносная полость). Эту разновидность стелы называют *артростелой*. У разных видов хвощей артростелы характеризуются различным расположением эндодермы. Исследования ранних этапов развития проводящей системы хвощей дают возможность предполагать, что артростела образовалась из актиностелы или из сифоностелы вследствие расщепления их на отдельные пучки. Для эу-стелы семенных растений характерно усиление роли листовых пучков и наличие тесных контактов между стеблевыми и листовыми пучками. Эу-стела двудольных растений представлена системой открытых коллатеральных или би-коллатеральных пучков с эндархной первичной ксилемой; пучки разделены паренхимными сердцевинными лучами, пересекающими стелу в радиальном направлении. У многих травянистых растений сердцевинные лучи широкие; у древесных – узкие, иногда однорядные, перицикла и эндодермы нет.

Мощное развитие проводящих пучков листьев, которые, войдя в стебель, располагаются по всему поперечному сечению стебля, а также редукция стеблевых пучков привели к преобразованию эу-стелы в *атактостелу* однодольных растений, утратившую способность к вторичному утолщению. Проводящие пучки в атактостеле коллатеральные или концентрические амфивазальные (ксилема в них окружает флоэму).

Выявляя существенные различия между основными отделами высших растений по архитектонике их проводящей системы, стелярная теория имеет большое значение не только для анатомии растений, но и для познания филогенеза растений в целом.

Первичное строение стебля

При первичном строении стебель всегда покрыт эпидермой (рис. 40). В отличие от эпидермы листа стенки клеток эпидермы стебля имеют меньше извилин и клетки обычно вытянуты по длине стебля. Под эпидермой дифференцируется первичная кора, внутреннюю границу которой составляет, как и в корне, эндодермальный слой. В эндодерме нередко откладывается крахмал, поэтому её называют крахмалоносным влагалищем.

Типичная эндодерма с поясками Каспари в стеблях встречается редко, но часто наблюдается в корневищах. Обычно эндодерма однослойная. Иногда клетки эндодермы внешне не отличаются от остальных паренхимных клеток первичной коры, они не дифференцируются в крахмалоносное влагалище. Стенка их не имеет подковообразных утолщений.

Первичная кора неоднородна (рис. 40). Под эпидермой ближе к периферии стебля располагается паренхима, несущая хлоропласты. Это хлоренхимная часть коровой паренхимы. В более внутренних слоях коровой паренхимы хлоропласты не встречаются.

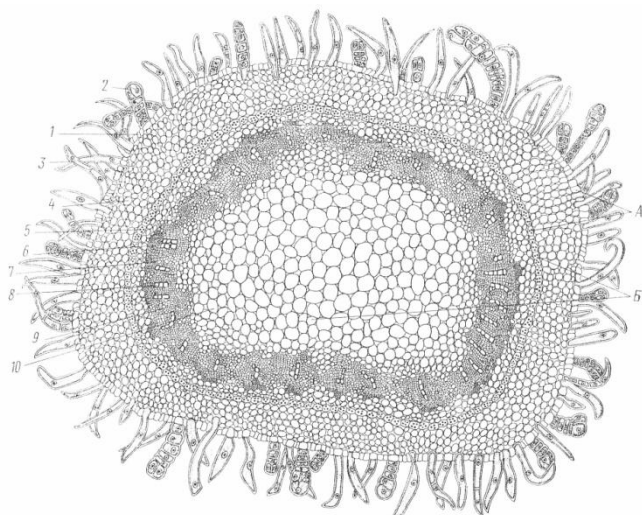


Рис. 40. Первичное строение стебля хурмы японской: А – первичная кора; Б – центральный цилиндр (по Тугаюк, 1980):

1 – эпидерма, 2 – железистые волоски, 3 – простые волоски, 4 – коровая паренхима, 5 – крахмалосное влагиалище, 6 – флоэма, 7 – только что сформировавшийся камбий, 8 – ксилема, 9 – только что сформировавшиеся сердцевинные лучи, 10 – сердцевина

Наружной границей центрального цилиндра служит перицикл, который находится под эндодермой. В большинстве случаев перицикл бывает однослойным, иногда состоит из нескольких слоев. Перицикл относится к первичным меристемам. В стебле из перицикла часто образуются механические волокна, которые называются перициклическими. Они иногда закладываются сплошным кольцом или образуются только напротив проводящих пучков, превращаясь в их механические обкладки, и тогда древеснеют. Проводящие пучки вместе с механической обкладкой формируют сосудисто-волокнистые пучки. Неодревесневшие волокна склеренхимы многих прядильных растений (например, в стебле льна) также имеют перициклическое происхождение.

Центральный цилиндр состоит из перицикла, проводящих пучков и сердцевины, которая формируется рыхло расположенными паренхимными клетками. Периферическая часть сердцевины называется перимедуллярной зоной. С возрастом у многих растений сердцевинные клетки отмирают, вследствие чего в центре стебля образуется полость, заполненная воздухом. У некоторых растений в сердцевине накапливаются разнообразные выделения, располагаются млечники и т. д.

У однодольных перицикл особой роли не играет и часто отсутствует. В стебле у них, как правило, нет четкой границы между первичной корой и центральным цилиндром.

Проводящие пучки формируются из предварительно дифференцированных, обособленных и сгруппированных меристематических клеток конуса нарастания. Эти обособленные участки конуса нарастания называются прокамби-

Клетки субэпидермальных слоёв коровой паренхимы часто превращаются в колленхиму, при этом стенки клеток утолщаются. В округлых стеблях колленхима расположена кольцом, в граненых и ребристых она занимает ребра и углы стебля. Иногда в первичной коре имеются вместилища выделений в виде внутренних желез или одиночных клеток – идиобластов.

Таким образом, первичная кора снаружи граничит с эпидермой, а эндодерма составляет внутренний слой первичной коры, между которыми дифференцируется первичная коровая паренхима.

альными пучками. Каждый прокамбиальный пучок дифференцируется в проводящий пучок. Прокамбиальные клетки узкие, в поперечном сечении четырех- и пятиугольные. В основном они делятся в тангенциальном направлении. Первоначально из клеток прокамбия формируются протофлоэма и протоксилема. В протофлоэме можно наблюдать мелкие ситовидные трубки. Протоксилему составляют спиральные и кольчатые сосуды и трахеиды с небольшими просветами. Позже появляются элементы метафлоэмы и метаксилемы с более широкопросветными гистологическими элементами. В метаксилеме развиваются лестничные, пористые и точечные сосуды. Протофлоэма и метафлоэма составляют первичную флоэму, а протоксилема и метаксилема – первичную ксилему.

С появлением камбия в стебле осуществляется переход от первичного строения ко вторичному. У однодольных камбий отсутствует, поэтому первичное строение стебля у них сохраняется всю жизнь.

Типы строения стебля двудольных растений

В связи с тем что вторичные меристемы в стеблях двудольных дифференцируются рано, рано появляются и вторичные структуры. Вторичные изменения в строении стебля двудольного растения начинаются с дифференциации камбия. У древесных пород этот процесс происходит настолько быстро, что сразу после распускания почки в нём уже трудно различить структурные элементы первичного происхождения. У травянистых растений, наоборот, несмотря на раннее появление вторичных образований, гистологические элементы первичного строения сохраняются длительно. У них типичное первичное строение можно наблюдать в почке, готовой к распусканию, где уже появляется камбий, который активно функционирует и образует вторичные элементы.

На рис. 40 представлено типичное для двудольного растения первичное строение стебля. Как видно из рисунка, камбий только начинает дифференцироваться из паренхимных клеток и частично из сохранившегося между флоэмой и ксилемой прокамбия.

Прокамбиальные пучки возникают в двух формах, в связи с чем и формируются различные типы стеблей. У большинства древесных растений, тысячелистника, льна прокамбий закладывается в виде сплошного кольца. Из него формируются сплошные кольца флоэмы и ксилемы, причём флоэма откладывается к периферической части стебля, а ксилема – к центру. Между флоэмой и ксилемой сохраняется сплошная полоса прокамбиальных клеток, которая даёт начало камбиальным клеткам, образующим сплошной камбиальный слой. Так формируется стебель *непучкового* (сплошного) строения.

В других случаях в конусах нарастания стеблей прокамбиальные пучки закладываются не сплошным кольцом, а прерывисто – отдельными тяжами. В этом случае каждый прокамбиальный пучок образует самостоятельный проводящий пучок, в котором между флоэмой и ксилемой сохраняется полоска прокамбиальных клеток, трансформирующихся в камбий. Так формируется стебель *пучкового* строения. В таких стеблях камбиальный слой образуется путём соединения пучкового и межпучкового камбия. Пучковый камбий возникает из сохранившихся между флоэмой и ксилемой активных прокамбиальных клеток,

межпучковый – из полоски паренхимных клеток сердцевинных лучей. Сердцевинными лучами называют участки паренхимных клеток, расположенные между соседними проводящими пучками (это первичные сердцевинные лучи). Сердцевинные лучи соединяют сердцевину и кору.

Пучковый камбий к периферии (в сторону первичной флоэмы) откладывает вторичную флоэму, а к центру (в сторону первичной ксилемы) – вторичную ксилему. Межпучковый камбий продолжает образовывать паренхимные клетки как к периферии, так и к центру, т.е. продолжает формировать сердцевинный луч. Пучковый тип строения стебля встречается в стебле большинства травянистых двудольных, например у лютика, подсолнечника, кирказона.

Общая характеристика листа. Лист – орган второго порядка, занимающий боковое положение на стебле (оси побега), основные функции которого: фотосинтез, транспирация (регулируемое испарение) и газообмен. Выполнение этих функций обусловлено соответствующим строением листа, которое представляет собой комплекс приспособительных структур.

Настоящий лист впервые появился у семенных растений и сыграл первостепенную роль в их приспособлении к многообразным условиям суши. Огромное разнообразие структуры листа объясняется именно этим обстоятельством.

Первые листовые органы растения – семядоли – формируются в результате дифференциации меристематического тела предзародыша, ещё до возникновения апекса и верхушечной почки главного побега. Все последующие листья возникают в виде экзогенных меристематических бугорков или валиков на апексе побега, сначала главного, а по мере их заложения и каждого из боковых. Будучи по происхождению боковыми органами, листья, как правило, имеют более или менее плоскую форму и дорзовентральное (лат. *dorsum* – спина и *venter* – брюхо; *dorsoventralis* – спинно-брюшной) строение, в отличие от более или менее цилиндрических и радиально-симметричных осевых органов – стебля и корня. У семенных растений у листьев ограниченный рост в отличие от осевых органов, длительное время нарастающих верхушкой.

Лист, обычно, не производит на себе никаких других органов. Редко на листе могут образоваться придаточные почки и придаточные корни (бегонии, бриофиллюм, некоторые росянки), но непосредственно на листе новый лист обычно не образуется (исключения крайне редки, например, у некоторых геснериевых). Сам же лист всегда располагается на оси побега – стебле.

Плоская пластинчатая форма листа создаёт наибольшую поверхность на единицу объёма тканей, что наилучшим образом обеспечивает выполнение основных функций типичного зелёного листа.

Плоская форма делает лист бифациальным (лат. *bis* – два и *facies* – внешность; *bifacialis* – двусторонний, с двумя поверхностями). Говорят о верхней и нижней сторонах листа, имея в виду ориентацию этих сторон по отношению к верхушке побега. Верхнюю сторону листа называют ещё внутренней, брюшной или адаксиальной, а нижнюю – наружной, спинной или абаксиальной (лат. *ad* – к; *ab* – от и

axis – ось; *adaxialis* – обращённый к оси; *abaxialis* – обращённый от оси), и верхней стороной лист обращён к солнцу.

Дорзовентральность листа заключается в том, что у него, как правило, верхняя и нижняя стороны резко различаются по анатомическому строению, по характеру жилок (они на нижней стороне выпуклые), по опушению, даже по окраске (нижняя сторона часто бывает более бледной и тусклой, чем верхняя, а иногда окрашена в красный или фиолетовый цвет антоцианом).

Лист состоит из: листовой пластинки, черешка, основания листа и прилистников. Черешок – узкая стеблевидная часть листа. Если у листа черешок отсутствует, лист называется сидячим. Основание листа – это нижняя расширенная часть черешка, осуществляющая связь между листом и стеблем. В соответствии с выполняемыми функциями пластинка листа имеет уплощённую форму, чем достигается увеличение активной поверхности растения и при фотосинтезе оно максимально использует свет и углекислый газ воздуха. Листовая поверхность одного растения райграсса высокого составляет 2000 см², клевера лугового – свыше 7000 см². Листовая поверхность 1 га поля, засеянного кукурузой, составляет около 12 га, картофелем – около 40 га.

Размеры листьев сильно варьируют. У одних видов растений, например многих крестоцветных, листья размером несколько миллиметров, в то время как длина листа некоторых тропических пальм достигает 10–20 м. Из растений умеренного климата наиболее крупные листья у кукурузы (до 1 м) и подбела, из тропических – у банана, длина листьев которого превышает 1 м при ширине 40–50 см. Чем меньше размеры листьев, тем больше их число.

На годичном побеге в типичном случае развиваются три *формации листьев*: низовые, срединные и верховые, выделяемых по морфологическому сходству и положению на стебле. *Срединные листья* – это типичные зелёные листья данного растения, располагаются в средней части побега или его прироста. *Низовые листья* располагаются в основании побега и отличаются небольшими размерами и редуцированной листовой пластинкой; часто имеют вид чешуй или плёнок: чешуи почек, корневищ, луковиц и т.д. *Верховые листья* располагаются в верхней части побега и по форме и размерам заметно отличаются от срединных листьев: прицветники, кроющие листья соцветий.

ВЕТВЛЕНИЕ И НАРАСТАНИЕ.

МОНОПОДИАЛЬНАЯ И СИМПОДИАЛЬНАЯ СИСТЕМЫ ПОБЕГОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Ветвление – процесс роста и формообразования растений, в результате которого возникает система соединённых между собой в определённом порядке дочерних, однотипных элементов структуры. Ветвление свойственно большинству растений и обуславливает увеличение их поверхности соприкосновения с внешней средой; от характера ветвления зачастую зависит облик растений. Под ветвлением понимают не процесс, а результат – взаиморасположение *стеблей (корней)* относительно друг друга, а их формирование называют *нарастанием*

или *возобновлением*. Различают два основных типа ветвления: *верхушечное* и *боковое*.

Для обозначения степени разветвлённости системы побегов используют термин "порядок ветвления". Если какой-то побег обозначить как побег I порядка, то возникающие на нём побеги считаются побегами II порядка, они могут повторно ветвиться, образуя побеги III порядка, и т.д.

Верхушечное ветвление – тип ветвления, при котором верхушка конуса нарастания материнского побега делится на две более или менее равные части, образуя два новых конуса нарастания, занимающие верхушечное положение. Каждый из них продолжает расти под углом к материнскому побегу, формируя дочерний побег, при этом материнский побег больше не способен к дальнейшему нарастанию (рис. 41). Верхушечное ветвление характерно для некоторых водорослей, плаунов и, вероятно, папоротников; среди цветковых растений встречается очень редко.

Боковое ветвление – тип ветвления, при котором верхушка конуса нарастания материнского побега отделяет один или несколько зачатков, из которых развиваются дочерние элементы, занимающие боковое положение. Боковое ветвление связано с деятельностью пазушных почек. При боковом ветвлении материнский побег растёт неопределенно долго, формируя главную ось или точка роста прекращает развитие, а главная ось образуется из побегов замещения (рис. 41).

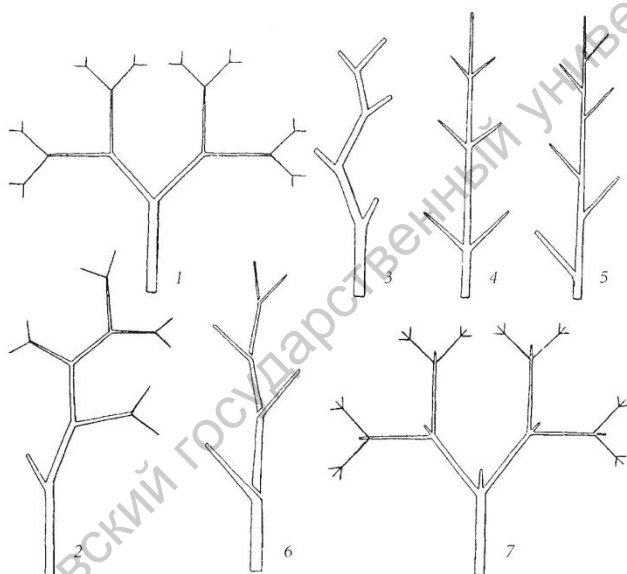


Рис. 41. Основные типы верхушечного (1–3) и бокового (4–7) ветвления:

1 – равновильчатая дихотомия, 2 – неравновильчатая дихотомия, 3 – дихоподиальное, 4 – моноподиальное при супротивном листорасположении, 5 – моноподиальное при очередном листорасположении, 6 – симподиальное, 7 – ложнодихотомическое (по Фёдоров и др., 1962)

Ветвление – важнейший сформировавшийся в ходе эволюции процесс, способствующий освоению и почвенного, и воздушного жизненного пространства и обеспечивающий тем самым нормальное развитие и жизнедеятельность растения. Взрослое растение всегда имеет разветвлённую побеговую и корневую системы.

Разные формы ветвления дают возможность растениям: перемещать поглощающую поверхность тела в соответствии с интенсивностью света и в зависимости от концентрации тех или иных веществ; поглощать из данного объёма среды максимальное количество веществ, необходимых растению.

В большинстве случаев именно посредством ветвления

строится вегетативное тало растения, его жизненная форма. Создавая опреде-

лѐнную жизненную форму, систему вегетативных органов (побеговую и корневую системы), растение приспосабливается к среде.

Нарастание – процесс увеличения размеров растения или его части (например, побега); обычно используется для характеристики роста скелетной оси многолетнего растения. Различают *моноподиальное* и *симподиальное* нарастание.

Моноподиальное нарастание (греч. *monos* – один и *podos* – ось; моноподий – одна ось) – рост растения, скелетная ось которого формируется (нарастает) в результате неопределѐнно продолжительной деятельности одной и той же апикальной меристемы и представляет собой вегетативный побег, состоящий из нескольких приростов. Характерно для многих древесных и некоторых травянистых растений.

Моноподиальное нарастание у древесных растений. Рассматривая молодое деревцо ели обыкновенной, можно восстановить картину постепенного нарастания его ствола и образования кроны, состоящей из боковых ветвей последовательных порядков (рис. 42). Ствол в данном случае представляет собой ось главного побега растения, впервые оформившегося у проростка (рис. 42, 1) и продолжающего нарастать в высоту неопределѐнно долго за счёт верхушечной почки. Образуется *моноподий* – побег одного порядка – с единой осью, которая является результатом деятельности одной самообновляющейся верхушечной меристемы.

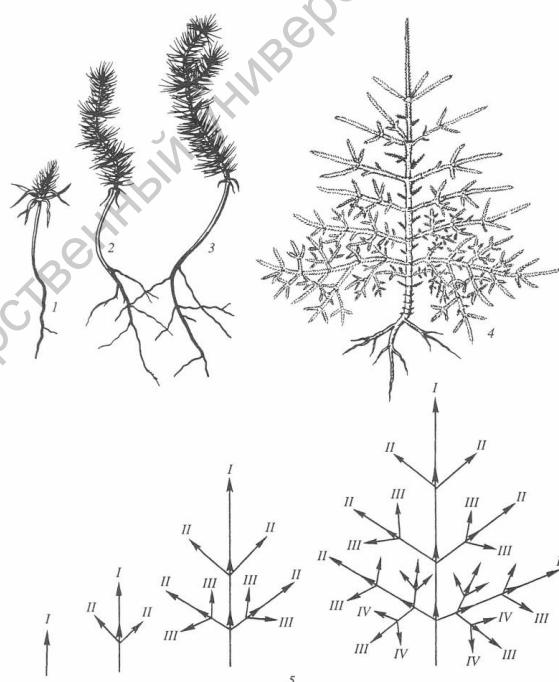


Рис. 42. Формирование моноподиальной системы побегов у ели (по Ботаника ..., 2006): 1 – сеянец 1-го года; 2 – 4-летнее неветвящееся растение; 3 – 6-летнее растение, начало ветвления; 4 – 12-летнее деревцо; 5 – схема формирования моноподиальной системы побегов при регулярном ветвлении в течение 4-х лет, I–IV – порядки ветвления

У десятилетнего дерева ствол – главная ось первого порядка – составлен десятью последовательными годичными побегами – приростами, границы ко-

торых обозначены почечными кольцами. Это отражает ритмичность моноподиального нарастания ствола.

Каждая ветвь второго порядка, образовавшись из боковой почки на главном стволе, у ели продолжает нарастать моноподиально за счёт своей верхушечной почки. Как и главный ствол, она растёт ритмично, слагаясь из последовательных годичных побегов – приростов. В дальнейшем ветви второго порядка, продолжая нарастать верхушкой, дают ежегодно из боковых почек возобновления веточки третьего порядка, которые нарастают слабее ветвей второго порядка.

Таким образом, у ели формируется моноподиальная система побегов, в которой и главный ствол, и каждая из ветвей второго и последующих порядков нарастают моноподиально, т.е. каждая ось – след работы одной меристемы. Нарастая верхушкой, каждая ветвь продолжает ветвиться дальше за счёт боковых почек.

У лиственных пород длительное моноподиальное нарастание ствола и ветвей встречается реже. В нарастании и ветвлении ветвей кроны дуба, ясеня, тополя, кустарников жимолости, крушины ломкой, наблюдаются те же закономерности, что и у ели. Побег любого порядка в системе несколько лет нарастает моноподиально, ежегодно продолжая ветвиться, как показано на схеме (рис. 47). Но у этих растений рано или поздно моноподиальное нарастание каждой оси прекращается, так что у взрослого дерева ни ствол, ни крупные сучья не будут настоящими монополиями, как у хвойных.

Моноподиальное нарастание у травянистых растений. У травянистых растений моноподиальное нарастание происходит так же, как и у деревьев, но

система побегов формируется за один вегетационный период за счёт почек обогачения (у однолетников и двулетников), и у трав главной оси и на концах ветвей могут образоваться цветки или соцветия, закрывающие возможность дальнейшего нарастания.

У однолетней ромашки пахучей (рис. 43) главный (зародышевый) побег растёт моноподиально и завершает рост образованием соцветия – корзинки, на которую уходит вся верхушечная меристема. Тем не менее главная ось растения образована только этой меристемой, это побег одного (первого) порядка – монополий. Ниже верхушечной корзинки из пазух листьев вырастает несколько побегов обогачения второго порядка, каждый из которых тоже заканчивается соцветием. В целом получается моно-

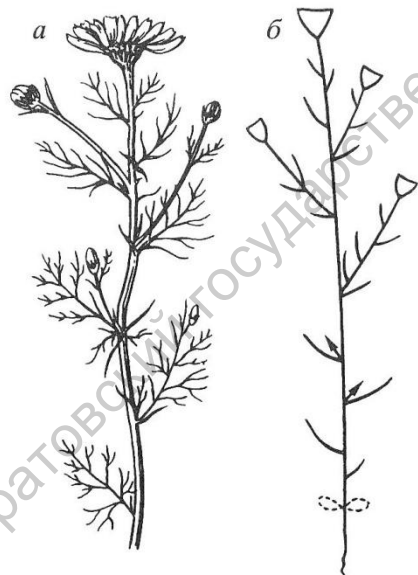


Рис. 43. Закрытая моноподиальная система побегов у ромашки пахучей: а – верхняя часть растения; б – схема нарастания и ветвления

подиальная система побегов двух–трёх порядков, где хорошо выражено типичное соподчинение: боковые побеги развиты слабее главного.

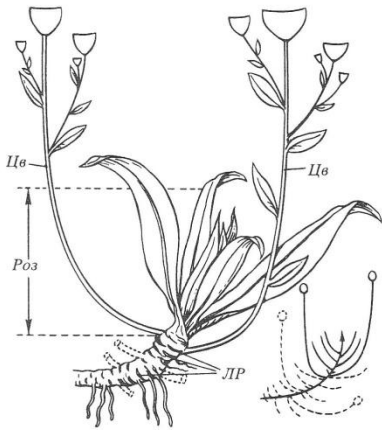


Рис. 44. Схема открытой моноподиальной системы побегов у розеточного травянистого многолетника:
Роз – розетка; Цв – цветonos; ЛР – листовые рубцы на корневище

лиственные; а иногда безлистные стрелки, как у подорожника.

Симподиальное нарастание (греч. *sym* – приставка, показывающая собираемость и *podos* – ось; *симподий* – составная ось) – рост растения, скелетная ось которого формируется (нарастает) в результате перевершинивания и представляет собой составную ось, состоящую из многолетних частей нескольких побегов замещения.



Рис. 45. Формирование симподиальной системы побегов у берёзы:

1 – проросток; 2 – сеянец, растущий моноподиально; 3 – первое перевершинивание; 4 – симподиальная система ветвления молодого деревца; 5 – на верхушке удлинённого побега образовалась мужская серёжка; 6 – на верхушке укороченного побега образовалась женская серёжка

Примерами многолетних травянистых растений с открытой моноподиальной системой побегов могут служить разные виды подорожника, клевер луговой, манжетка, гравилаты и др. У этих растений (рис. 44) главная ось в течение ряда лет нарастает моноподиально, оставаясь сильно укороченной; она несёт розеточные листья, сменяющиеся из года в год. Таким образом, этот монополий составлен многими годичными приростами. Верхушечная почка всегда остаётся вегетативной. Из пазух листьев ежегодно вырастают специализированные цветоносные побеги второго порядка, иногда об-

Симподиальное нарастание у древесных растений. Практически у всех взрослых деревьев лиственных пород лесной зоны, а часто и у сеянцев с первых лет жизни происходит симподиальное нарастание ствола и ветвей кроны, образуя симподиальную систему побегов.

У сеянца берёзы главная ось в течение нескольких лет может нарастать моноподиально за счёт верхушечной почки (рис. 45). На 2–3-й год сеянец начинает ветвиться и образуется моноподиальная система побегов. Но на 3–5-ый год жизни растения верхушечная почка главного побега отмирает, поэтому дальше ось первого порядка не может нарас-

тать моноподиально. Формирование вертикального стволика, самого сильного в системе, теперь продолжается за счёт верхней боковой почки, ближайшей к отмершей верхушечной (рис. 45, 3). Происходит так называемое перевершинивание: один из побегов второго порядка растёт сильнее других и становится побегом замещения, принимающим направление роста главного побега и как бы продолжающим его, тогда как остальные побеги второго порядка остаются в качестве обычных боковых ветвей, менее сильных и растущих под углом к главному (рис. 45, 4). После первого перевершинивания стволдик представляет собой биологически главную ось растения, однако она не является результатом деятельности единственной верхушечной меристемы, а следовательно, она не моноподиальна. Нижний её участок (2–4 годичных прироста) представлен только осью первого порядка, а верхний (прирост 3–5-го года) – это уже ось второго порядка; таким образом, стволдик 3–5-летней берёзы стал симподием – составной осью.

Перевершинивание у древесных растений, обычно, происходит за счёт самых верхних боковых почек, так что в состав симподия побег соответствующего порядка входит почти целиком, за исключением самых верхних его узлов или только верхушечной почки, такое нарастание называют *акросимподиальным*. Для многолетних трав характерно *базисимподиальное нарастание*, при котором в составе симподия остается только основание оси побега каждого порядка.

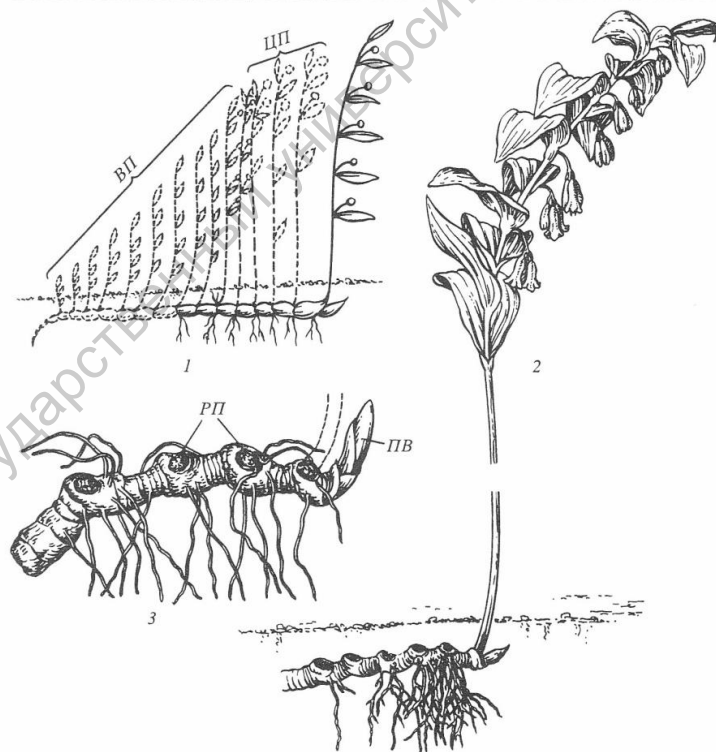


Рис. 12. Побегообразование и симподиальное нарастание корневища у купены (по Ботаника ..., 2006):

1 – схема побегообразования, пунктиром показаны отмершие части корневища и годичные надземные; ВП – вегетативные побеги; ЦП – цветоносные побеги; 2 – цветущее растение весной; 3 – часть корневища зимой; видны рубцы отмерших надземных побегов (РП) и почка возобновления (ПВ); пунктиром показаны отмершие надземные побеги

Симподиальное нарастание у травянистых растений. Отчётливо выражено формирование симподиев у трав с многолетним подземным корневищем.

У купены (рис. 46) на конце корневища находится зимующая почка. Весной она формирует годичный побег, нижняя часть которого, состоящая из укороченных метамеров с чешуевидными листьями, остаётся под землёй, а верхняя, надземная, удлинённая, несёт цветки в пазухах зелёных листьев. После плодоношения вся надземная часть побега засыхает и отмирает, оставляя крупный круглый рубец на подземном утолщенном основании этого же побега, которое сохраняется и входит в состав корневища (рис. 46, 3). Ещё до отмирания надземной части цветоносного побега в пазухе одного из чешуевидных листьев его подземного основания оформляется крупная почка возобновления следующего порядка, одетая бесцветными чешуями. На следующий год из неё вырастет новый годичный побег, имеющий такую же структуру и судьбу, как и материнский. В течение ряда лет такие побеги последовательных порядков сменяют друг друга, а из их подземных оснований формируется составная ось. Симподий – это и есть многолетнее корневище, ежегодно нарастающее симподиально за счёт основания побега очередного порядка.

Причины перевершинивания побегов. Причины прекращения верхушечного роста побегов и перехода к образованию симподиев различны:

- переход верхушечной меристемы в генеративное состояние и формирование цветка или соцветия. При этом вся меристематическая верхушка побега уходит на образование генеративных органов. Дальнейший рост стволов и ветвей деревьев в прежнем направлении или возобновление роста у многолетних трав могут происходить только путём перевершинивания;

- перевершинивание может быть вынужденным, обусловленным внешними факторами: верхушечная почка в суровые зимы отмерзает, а в засушливое лето засохнуть от недостатка влаги. Верхушки молодых побегов повреждаются гусеницами и другими насекомыми, обгрызаются копытными, обламываются человеком. Восстановление и возобновление во всех этих случаях возможны только за счёт уцелевших боковых почек, обычно раньше верхушечной впадающих в покой или заторможенных в развитии благодаря её же тормозящему воздействию;

- перевершинивание может быть обязательным, регулярным, связанным с действием внутренних причин. Например у липы, отмирание верхушки побега обусловлено, вероятно, перераспределением веществ в пределах побега. У дерева какао верхушечная меристема растущего побега в определенный момент теряет меристематичность и превращается в паренхиму. Тогда одна из боковых почек даёт сильный побег, перевершинивающий главную ось и продолжающий дальнейший вертикальный рост ствола.

Общая схема моноподиального и симподиального нарастания систем побегов. При боковом ветвлении (т.е. заложении боковых точек роста ниже основной материнской) возможны различные варианты построения основных (скелетных) осей в системе побегов растения. Если каждая ось такой системы

представляет собой след одной меристемы – монополий, и оси последовательных порядков соподчинены, то формируется моноподиальная система. Единицы, её составляющие, – оси побегов первого, второго и т.д. порядков. Можно различать *открытые* (рис. 47, 2) и *закрытые* (рис. 47, 3) моноподиальные системы побегов: в первом случае сохраняются вегетативные точки роста, обеспечивающие возможность дальнейшего нарастания; во втором случае этого нет, на концах побегов образовались цветки или соцветия. Если в системе осей растения происходит перевершинивание и образуются составные оси – симподии, то формируется симподиальная система побегов (рис. 47, 4, 6–10). Симподии могут быть представлены стволом, крупными сучьями, корневищем и т.д.

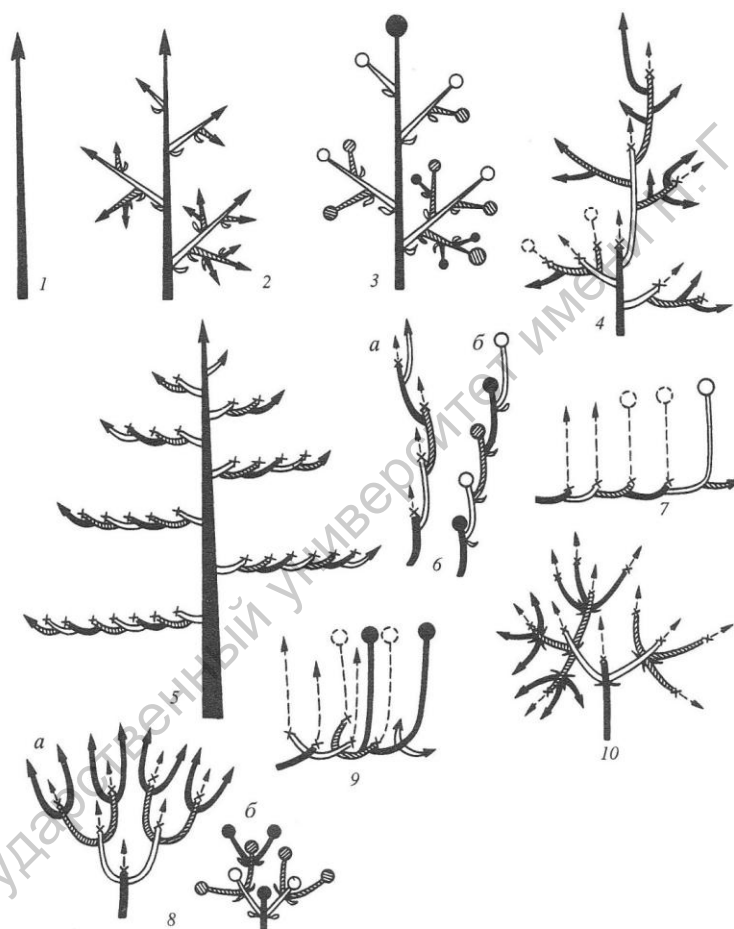


Рис. 47. Общая схема формирования моноподиальных и симподиальных систем побегов: 1 – моноподиальное нарастание побега одного порядка; 2, 3 – соответственно открытая и закрытая моноподиальные системы побегов; 4 – симподиальная система вегетативных и генеративных побегов в кроне дерева; 5 – смешанная система побегов (главный ствол нарастает моноподиально, ветви кроны симподиальны); 6 – монохазимальное акросимподиальное нарастание (а – ветви дерева; б – оси соцветия); 7 – монохазимальное базисимподиальное нарастание (корневища травянистого растения); 8 – дихазимальное акросимподиальное нарастание (а – системы вегетативных ветвей; б – соцветия); 9 – дихазимальное базисимподиальное нарастание корневища травянистого растения; 10 – плеюхазимальная система вегетативных побегов. Черные, белые и заштрихованные – оси последовательных порядков, стрелки – вегетативные верхушки, кружочки – цветки, пунктиром отмечены отмершие части, крестиками – границы отмирания

В зависимости от числа замещающих осей различают монохазии, дихазии, плеюхазии; в зависимости от положения замещающей оси на материнской и

степени сохранения последней в составе симподия – акро-, мезо- и базисимподиальные нарастания скелетных осей (рис. 47, 6–10). В пределах симподиальных систем побегов основными структурными единицами служат отдельные симподии (составные оси), но в их пределах в скрытом виде существуют и участки моноподиев первого, второго и т.д. порядков, из которых сформировался данный симподий. У растения система побегов может быть или полностью моноподиальной, или полностью симподиальной, или смешанной (рис. 47, 5). Симподиальная система может быть закрытой (если не остаётся больше вегетативных почек возобновления) или открытой (если побеги замещения сохраняют способность к дальнейшему вегетативному росту).

Использованная литература

Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений: Учеб. для вузов / Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и др. М.: ИКЦ "Академкнига", 2006. 543 с.

Ботаника. Систематика высших, или наземных растений: Учеб. для студ. высш. пед. учеб. заведений / А.Г. Еленевский, М.П. Соловьёва, В.Н. Тихомиров. М.: ИЦ "Академия", 2000. 432 с.

Жмылёв П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учеб. пособие. М., 2005. 256 с.

Краткий словарь ботанических терминов / Сост. М.В. Буланая, Ю.И. Буланный, А.Г. Еленевский и др. Саратов: Изд-во Саратов. педин-та, 1993. 152 с.

Лотова Л.И. Морфология и анатомия растений. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 528 с.

Практикум по анатомии и морфологии растений: Учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений / В.П. Викторов, М.А. Гуленкова, Л.Н. Дорохина и др. М.: ИЦ "Академия", 2001. 176 с.

Суворов В.В., Воронова И.Н. Ботаника с основами геоботаники. Л.: Колос, 1979. 500с.

Тутаюк В.Х. Анатомия и морфология растений: Учеб. пособие для с.-х. вузов. М.: Высшая школа, 1980. 317 с.

Фёдоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 349 с.

Эзау К. Анатомия семенных растений. В 2-х кн. М.: Мир, 1980. 560 с.

Содержание

Лекция 1. Предмет и содержание ботаники. Царства живой природы. Растения, животные и грибы, их сходство и отличия. Уровни морфологической организации растений	2
Лекция 2. Основные этапы развития цитологии. Клеточная теория. Строение растительной клетки.....	11
Лекция 3. Растительные ткани: классификация и строение. Образовательные ткани. Покровные ткани. Выделительные ткани. Механические ткани. Проводящие ткани. Ассимиляционные ткани.....	29
Лекция 4. Формирование и строение семени. Типы семян. Прорастание семян. Покой семян. Типы прорастания семян. Строение и разнообразие проростков	50
Лекция 5. Вегетативные органы. Корень. Происхождение корня и его функции. Первичное и вторичное строение корня. Развитие боковых и придаточных корней	57
Лекция 6. Побег и система побегов. Морфология побега.....	67