

Е.В. Антонова

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

КУРС ЛЕКЦИЙ

Автор: кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники ВГУ им. П.М. Машерова ***Е.В. Антонова***

Рецензент: доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой фармакогнозии и ботаники, декан фармацевтического факультета Витебского государственного медицинского университета ***Н.С. Гурина***

Курс включает 10 лекций, охватывающих основные вопросы по анатомо-морфологическим особенностям строения вегетативных и репродуктивных органов высших (главным образом цветковых) растений. В темах также дается материал по экологической анатомии и радиоэкологии. Курс лекций предназначен для студентов биологических специальностей.

ВВЕДЕНИЕ

Цель: ознакомить с предметом «Ботаника» и ее разделами. Через историческую призму и современные направления в изучении растений заинтересовать студентов увлекательнейшей и многогранной наукой – анатомией и морфологией растений.

ПЛАН

1. Ботаника как наука. Основные разделы и перспективы развития современной ботаники.
2. Краткий очерк истории ботаники. Роль зарубежных, русских ученых в развитии ботаники. Белорусские ученые-ботаники.
3. Космическая роль зеленых растений.

Одним из разделов биологии, науке о живой природе, является ботаника. Термин «ботаника» происходит от греческого слова «ботане», что означает зелень, трава. В настоящее время под термином «ботаника» понимают учение о растениях: их строении, форме, развитии, жизнедеятельности, распространении по земной поверхности.

Основные разделы ботаники, возникшие в процессе исторического развития этой науки, быстро разрастались, и каждый из них приобрел характер особой дисциплины. Это:

1. **Морфология растений** – учение о внешнем строении тела растения и его органов. Сам термин «морфология» предложил Гете (1817).
2. **Эмбриология** исследует закономерности образования и развития зародыша растения, т.е. изучает начальные этапы онтогенеза растения. Основателем эмбриологии растений считают Броуна (1773-1858), впервые наиболее полно и правильно описавшего строение семязачатка до его оплодотворения.
3. Изучением внутреннего микроскопического строения растительных организмов занимается **анатомия растений**. Основателями анатомии растений считаются итальянский ученый Мальпиги (1628-1694) и английский ученый Грю (1628-1711).

Анатомия растений, как наука, не статична. Помимо знания структуры, требуется понимание механизма ее формирования, хода эволюционных преобразований.

- 3а. Развитие микроскопической техники дало возможность отпочковаться **цитологии**, изучающей строение клетки и ее составных частей. Сейчас, учитывая, что изучение клеток приобрело в значительной мере экспериментальный характер, некоторые зару-

бежные ученые предложили назвать эту отрасль науки **биологией клетки**.

3б. Помимо цитологии, или биологии клетки, отпочковалась наука о тканях – **гистология**.

4. Совокупность физико-химических процессов, составляющих жизнедеятельность растительного организма, изучает **физиология растений**.

5. Наследственностью и изменчивостью занимается **генетика**.

6. Классифицирует растительные организмы и устанавливает их филогенетические связи **систематика растений**. Морфолого-анатомические данные – основа современной систематики.

6а. На стыке наук (5 и 6) возникла и получила развитие **кариосистематика**. В 60-е годы XX века сформировалась **хемосистематика**, позднее оформилось отдельное направление – **геносистематика**, исследующая нуклеиновые кислоты.

7. **Палеоботаника** изучает вымершие виды растений по их ископаемым остаткам.

8. **География растений** изучает особенности распространения растений по поверхности земли и устанавливает закономерности этого распространения в настоящее и прошлое время.

9. Растительные сообщества изучает **фитоценология**.

10. Наука о конкретных флорах – **сравнительная флористика**.

11. Все аспекты использования растений человеком рассматривает **ботаническое ресурсоведение**.

Понятно, что успехи ботанической науки тесно связаны с успехами в смежных науках (физикой, биохимией). Каждая эпоха предъявляет свои требования к науке. Если в XVI –XVII веках – описание растений и их классификация, то в настоящее время ботаника развивается в экологическом направлении.

12. **Экология растений** выясняет отношения организмов с окружающей средой и другими организмами.

Ведутся исследования в области **радиоэкологии**. Наиболее интенсивно в последнее время в связи с аварией на Чернобыльской АЭС белорусскими учеными изучается радиоактивное загрязнение растительности Беларуси.

13. Сегодня мы не можем не говорить о **научных основах охраны растительного мира**. Проблема сохранения многообразия растений – одного из главных компонентов природного разнообразия, является важнейшим признаком природоохранной деятельности в целом.

В июне 1992 г в Рио-де-Жанейро проходила специальная конференция Генеральной Ассамблеи ООН, где была принята международная конвенция по биоразнообразию (United Nations Convention on Biological Diversity).

Весомый вклад в разработку этой проблемы вносит Международный Совет ботанических садов по охране растений (Botanical Gardens Conservation International), генеральный секретарь – Питер Вайс Джексон.

В период с 1985 г. по 1998 г. было организовано 5 Международных конгрессов по охране растений. 5-ый конгресс проходил в сентябре 1998 года в Кейптауне (Южная Африка) – «Растения, люди и планета Земля». В настоящее время можно говорить о формировании нового научного направления – биологической информатики (биоинформатика), как прикладного использования достижений информатики и прикладной математики.

Таким образом, современная ботаника представляет собой комплекс биологических наук о растениях как классических (систематика, геоботаника), так и экспериментальных наук (физиология, биохимия растений). В настоящее время преобладает экологическое направление в изучении растений: экологическая анатомия, экологическая физиология. Богатство ботанических дисциплин – результат детального изображения в каждой из них отдельных свойств и особенностей растения, что позволяет лучше понять совокупность жизненных явлений растительного организма.

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ БОТАНИКИ

Возникновение ботаники связано с использованием различных растений в человеческой практике. Это и обусловило появление некоторых сведений о растениях сначала в устной, затем в письменной форме. Первые датированные сведения о растениях содержатся в клинописных табличках Древнего Востока. Литературно оформленные сведения о растениях дошли до нас в сочинениях древнегреческих ученых III – IV веков до н.э. – Аристотеля и его ученика Теофраста.

Теофраст (371-286 до н.э.).

Настоящее имя его – Тиртамос. Имя Теофраст – божественный оратор – дал своему ученику Аристотель, оценивая его выдающийся дар красноречия. Это имя навсегда сохранилось за ученым.

Изучение растений в древности преследовало главным образом чисто практические цели, связанные с медициной и сельским хозяйством. В сочинениях Теофраста содержатся разнообразные сведения о многих растениях, дается их описание, указывается географическое распространение, основные черты биологии, приносимая польза, содержатся зачатки многих современных разделов ботаники. Поэтому Теофраста К. Линней назвал «отцом ботаники».

Прогрессивные взгляды в науке в период средневековья принадлежат Альберту Великому (1193-1280). Это самый выдающийся ботаник после Теофраста и до Цезальпиния.

В начале XVI века итальянский ученый Лука Гини положил начало гербаризации растений.

Швейцарский натуралист Геснер (1516-1565) наметил принципы бинарной номенклатуры.

Знаменитый итальянский ботаник и мыслитель Цезальпин (1519-1603) создал первую научную систему растительного царства.

Английский ученый Рей (1623-1705) внес в ботанику разделение на однодольные и двудольные растения, впервые в ботанике дал определение вида.

Роль реформатора ботаники сыграл великий ученый К. Линней (1707-1778).

В XVIII-XIX вв. происходит интенсивная дифференциация ботаники на отдельные ботанические дисциплины. К первой половине XX в. складывается весь комплекс наук о растениях.

Остановимся на *роли русских и советских ученых* в развитии ботаники.

Бекетов А.Н. (1825-1902) написал первое руководство по общей ботанике.

Исследования в области сравнительной морфологии растений проводил Чистяков И.Д. (1843-1877).

Навашин С.Г. (1857-1930) открыл двойное оплодотворение у растений.

Комаров В.Л. считается основоположником морфолого-систематического метода в нашей стране.

Тахтаджян А.Л. – ведущий ботаник-эволюционист, видный ученый по систематике и филогении растений, председатель Научного Совета по проблемам ботаники, созданного в 1992 г.

Широко известны фамилии белорусских ученых: Жебрак А.Р.,

Годнев Т.Н.,

Вечер А.С.

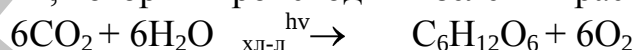
Современные белорусские ученые: Парфенов В.И., Вынаев Г.В., Третьяков Д., Голод Д. и др.

Итак, начинаем изучение одного из царств живых организмов – растений.

Что такое растения?

Растения – эукариотические организмы с автотрофным (в основном) типом питания (фотосинтезом).

Фотосинтез – процесс образования органических веществ из минеральных, который происходит в зеленых растениях на свету:



Остановимся на результатах фотосинтеза, важных для существования жизни на Земле, а значит, и для человека:

- 1) «консервирование» солнечной энергии;
- 2) образование разнообразных органических соединений;
- 3) образование свободного кислорода.

Объясним эти положения.

Зеленые растения в процессе фотосинтеза используют солнечную энергию и запасают ее «впрок». Сущность этого явления хорошо вскрывает образное выражение К.А. Тимирязева, назвавшего растения «консервами солнечных лучей». При этом световая энергия преобразуется в химическую энергию органических веществ – продуктов фотосинтеза.

Растения создали богатую кислородом атмосферу, в которой могут существовать и животные, и человек. В.Л. Комаров назвал это *значение растений космическим*.

«Космическое значение растения, – писал он, – состоит в том, что оно создает на земле мощные запасы солнечной энергии, обогащает атмосферу кислородом и образует запасы пищи, обеспечивающие питание животных и человека».

Ведь до появления на Земле хлорофиллсодержащих растений единственным источником кислорода была диссоциация молекул водяного пара под действием коротких ультрафиолетовых лучей. Почти весь кислород современной атмосферы – биогенного происхождения.

В течение примерно 4 тыс. лет весь кислород атмосферы способен обновиться за счет свободного кислорода фотосинтеза. В течение 6-7 лет поглощается вся углекислота атмосферы.

Особенности питания растений путем фотосинтеза и поглощения из почвы воды и минеральных веществ всасыванием отразились на строении тела растений.

Растения, тело которых расчленено на побег и корни, относят к высшим растениям. Они почти все автотрофны и связаны в своем существовании с наземной средой. Небольшая их часть обитает в воде.

У низших растений тело не расчленено на листья, стебель и корень. Такие растения характеризуются как слоевищные.

Мы будем изучать макроструктуру и микроструктуру высшего, в первую очередь цветкового растения. Это оправдано главенствующей ролью цветковых в создании растительного покрова Земли, их первостепенным хозяйственным значением, а также главным местом их в школьном курсе биологии (раздел «Растения»).

РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА

Цель: рассмотреть современные представления на строение клетки, обратив внимание на особенности растительной клетки.

ПЛАН

1. История изучения клеточного строения растений.
2. Разнообразие клеток в связи со специализацией.
3. Отличия клеток растений от клеток животных.
4. Современные представления о строении растительной клетки.
5. Элементы экологической анатомии растений.
6. Тотипотентность (омнипотентность) клетки растений. Метод культуры тканей.

Основой для изучения всех живых существ является **клеточная теория**, сформулированная Шлейденом и Шванном в первой половине XIX в., сущность которой в том, что все организмы построены из клеток. Поздней Рудольф Вирхов (1858) обосновал принцип преемственности клеток путем деления: *omnis cellula e cellula* – всякая клетка из клетки.

Основные положения современной клеточной теории:

1. Клетка как элементарная живая система, способная к самообновлению, саморегуляции и самовоспроизведению, лежит в основе строения и развития всех живых организмов.

2. Клетки всех организмов построены по единому принципу, сходны (гомологичны) по химическому составу, основным проявлениям жизнедеятельности и обмену веществ.

3. Размножение клеток происходит путем их деления, и каждая новая клетка образуется в результате деления исходной (материнской) клетки.

4. В многоклеточных организмах клетки специализированы по выполняемым функциям и образуют ткани. Из тканей состоят органы и системы органов, которые тесно связаны между собой.

Исследование клетки стало возможным после изобретения в 1590 г. братьями Янсон первого светового микроскопа. Впервые клеточное строение растения наблюдал и описал Роберт Гук (1665 г.). Он же впервые использовал термин «клетка». Только в середине нашего века появилось мощное приспособление для изучения клетки – электронный микроскоп, что вызвало настоящую революцию в биологической науке. Вместо светового излучения в электронном микроскопе используют пучок электронов, у которых длина волны значительно меньше, а значит, с большей разрешающей способностью. Практически получают разрешение приблизительно в 500 раз больше, чем в световом микроскопе.

В трансмиссионном (просвечивающем) электронном микроскопе электроны проходят через образец, поэтому для изучения можно пользо-

ваться очень тонкими срезами, т.к. электроны легко рассеиваются или поглощаются исследуемым объектом. Поэтому лимитирующим фактором в получении большего увеличения являются методы подготовки материала.

Для исследований используют и сканирующий электронный микроскоп. В нем четко сфокусированный пучок электронов движется по поверхности образца, а отраженные от его поверхности электроны собираются и формируют изображение, подобно тому, какое возникает на экране телевизора. Преимущество этого метода заключается в том, что детали строения поверхности видны с большей глубины резкости, что создает эффект трехмерности.

Существенной чертой клеток является их разнообразие.

Разнообразие по форме

Форма, как и размеры клеток, зависит от размещения в теле растения и от выполняемых функций.

В результате взаимного давления клетки имеют форму многогранников, чаще 14-гранников. Клетки, диаметр которых по всем направлениям приблизительно одинаков, называют паренхимными.

Чаще разрастание клеток происходит в одном направлении. В результате образуются очень вытянутые с заостренными концами клетки, в которых длина в 5-6 и более раз превышает ширину. Это прозенхимные клетки.

Разнообразие по размерам

У большинства покрытосеменных растений размеры клеток от 10 до 100 мкм ($\text{см} - 10^{-2}\text{м}$, $\text{мкм} - 10^{-6}\text{м}$, $\text{мм} - 10^{-3}\text{м}$, $\text{нм} - 10^{-9}\text{м}$).

Крупные по размерам клетки запасают воду и запасные вещества (в клубне картофеля, мякоти плодов).

И все-таки поперечные размеры таких клеток 50-100 мкм, хотя длина может измеряться и в сантиметрах (волоски семени хлопчатника до 5 см длины).

Разнообразие по структуре и выполняемым функциям

В основу организации высшего растения положен принцип специализации клеток, который заключается в том, что любая клетка в многоклеточном организме выполняет не все свойственные ей функции, а некоторые из них, но более совершенно и полно.

Другой существенной чертой клеток, кроме разнообразия, является их сходство. Это связано, во-первых, с тем, что все клетки организма являются потомками одной и той же клетки – родоначальницы. Поэтому, как бы ни были специализированы клетки, они имеют общий исток и потому являются родственными.

Во-вторых, общие черты в строении клеток растений разных видов связаны с тем, что все растения состоят в той или иной степени родства, т.е. произошли путем эволюции от одноклеточных общих предков. С этим

связано наличие общих черт в строении, химическом составе растительных и животных клеток.

В-третьих, сходство связано с тем, что все живые клетки, какую бы специальную функцию они не выполняли в организме, обязаны обеспечить свою собственную жизнь.

Клетка (cellula) – обязательная структурно-функциональная единица живого, его элемент, основа строения, развития и всей жизнедеятельности организма.

Клетка как единица биологической организации потому, что она обладает гаммой относительно автономных функций, которые позволяют ей самостоятельное существование. Клетка обладает рядом свойств, которые мы кладем в основу определения живой материи. Какие это свойства? Способность к воспроизведению, обмену веществ, восприятию внешнего воздействия и преобразования его во внутриклеточных процессах.

Все процессы в разных клетках осуществляются подобно и при помощи однотипных структур, общих по плану строения не только для разных растительных клеток, но и для клеток растений и животных.

Тем не менее растительные клетки имеют свои отличительные черты. Какие?

1. Взрослые клетки растений, в отличие от клеток животных имеют постоянную форму, благодаря наличию клеточной оболочки. Эта деталь строения настолько вошла в программу развития клетки современного высшего растения, что при искусственном ферментативном удалении целлюлозной оболочки через несколько часов начинается образование новой клеточной оболочки.

2. Более крупные размеры.

3. Наличие вакуолей, которые являются не только резервуаром для продуктов метаболизма. Содержимое вакуолей способствует клетке поглощению воды за счет осмотических явлений.

4. Рост растяжением.

5. Наличие пластид, из которых именно хлоропласты осуществляют преобразование солнечной энергии в химическую, что делает клетку автотрофной.

6. В клетке высших растений нет центриолей, которые участвуют в делении клеток животных.

Отличительные черты растительных клеток обусловлены способом питания зеленых растений и прикрепленным образом жизни.

Растительная клетка отличается рядом уникальных особенностей и потому может быть очень хорошим объектом в решении проблем общebiологического значения, в частности, для выяснения отдельных процессов роста, дифференциации, взаимодействия между ядром и цитоплазмой, состояния генетической информации, ее изменения и реализации во времени.

Итак, эукариотическая растительная клетка – это живая, сложная, саморегулирующаяся, осмотическая система.

Каждая клетка представляет собой замкнутую единицу, окруженную плазматической мембраной.

Протопласт

Раньше использовали понятие «протоплазма». Этот термин впервые ввел Пуркинье для обозначения содержимого клеток зародышевых тканей животных (1839). Моль назвал протоплазмой содержимое растительных клеток. Шульце в 1861г. сделал важное заключение о тождестве протоплазматического содержимого животных и растительных клеток как общего носителя жизненных свойств.

Протопласт – живая часть клетки, состоит из цитоплазмы и ядра. Цитоплазма состоит из основного вещества или цитоплазматического матрикса – гиалоплазмы и находящихся в нем различных органелл.

Органеллы – морфологически и функционально специализированные части клетки.

Гиалоплазма – внутренняя структурно-жидкостная среда, матрикс клетки. Это сложная, бесцветная, оптически прозрачная коллоидная система, способная к обратимым переходам из золя в гель. От 60 до 90% ее состава приходится на воду, что необходимо для протекания процессов клеточного метаболизма, т.к. реагирующие соединения находятся в растворе. Около 3% составляют минеральные вещества, остальное – органические вещества, в основном 4 типа органических соединений: белки, углеводы, липиды и нуклеиновые кислоты. Причем до 70% из них приходится на белки.

В гиалоплазме обнаружена микротрабекулярная система. Это трехмерная решетка, построенная из тонких (d 3-6 нм) тяжей, заполняющих всю клетку. Компоненты цитоплазмы подвешены к этой микротрабекулярной решетке.

Микротрабекулярная решетка разделяет клетку на две фазы: богатую белком (тяжи решетки) и богатую водой, заполняющей пространство между тяжами. Вместе с водой решетка имеет консистенцию геля.

Микротрабекулярная решетка осуществляет связь между отдельными частями клетки и управляет внутриклеточным транспортом.

Функциональная роль микротрабекулярной системы заключается в поддержании цитоплазматического скелета, в способности гиалоплазмы изменять агрегатное состояние отдельных участков цитоплазмы, ее вязкость и текучесть. Эта система очень динамична: может распадаться на отдельные молекулы белков, которые переходят в раствор и изменяют физические свойства гиалоплазмы.

Важнейшим свойством цитоплазмы, связанным с физико-химическими особенностями гиалоплазмы, является ее способность к движению.

Впервые движение цитоплазмы наблюдал Корти в 1772 г. у харовых водорослей.

Одной из характерных черт цитоскелета растягивающихся растительных клеток является наличие только кортикальных микротрубочек, прикрепленных к плазмалемме. Микротрубочки в первую очередь ответственны за ориентацию откладываемых целлюлозных микрофибрилл клеточной оболочки, определяющих направление роста, за детерминацию формы клетки и ориентацию цитокинеза, т.е. за морфогенез. В большей степени растительные микротрубочки выполняют опорную функцию. Для апикально растущих клеток помимо кортикальных характерны продольно ориентированные глубинные микротрубочки. Они могут участвовать в переносе ядра и пластид. Центром организации микротрубочек служат мембраны ядра. Микрофиламенты располагаются в глубине клетки и выполняют функции внутриклеточного транспорта и закономерного распределения клеточных компонентов.

Кроме фибриллярных в состав цитоплазмы входят глобулярные структуры – **рибосомы**.

Рибосомы видны в электронный микроскоп как плотные округлые гранулы. Размеры их от 17 до 23 мк.

Одной из наиболее широко принятых характеристик рибосом является коэффициент седиментации, прямо коррелирующей с их размерами и молекулярной массой.

У прокариот (бактерии и сине-зеленые водоросли) коэффициент седиментации рибосом составляет около 70 единиц Сведберга и обозначается 70S рибосомы.

Коэффициент седиментации цитоплазматических рибосом у эукариотических организмов около 80 ± 3 единиц Сведберга. Это 80S рибосомы.

В соответствии с более высокими коэффициентами седиментации рибосом эукариотических организмов по сравнению с бактериальными рибосомами находятся и более высокие значения их молекулярной массы и размеров.

Рибосомы располагаются не только среди основной массы цитоплазмы и ядра, но и в хлоропластах и митохондриях.

Рибосомы хлоропластов и митохондриальные рибосомы относятся к 70 S типу, т.е. имеют несколько меньшие размеры, чем схожи с бактериальными рибосомами. Принципы структурной организации рибосом:

1) построены из двух неодинаковых субчастиц.

Большая субчастица по форме напоминает сферу с одной уплощенной стороной. Именно своей уплощенной стороной она соединяется с малой субчастицей в полную рибосому. Соответственно эта сторона субчастицы обозначается как ее контактирующая поверхность. Большая субчастица 80S рибосомы очень сходна по морфологии с большой субчастицей 70S рибосомы, но немного крупней.

В отличие от более менее изометрической большой субчастицы, малая рибосомальная субчастица сильно уплощена в одном направлении, выглядит как деформируемая структура, часто с неправильными контурами.

Как и у 70S, так и у 80S рибосом малая субчастица по массе вдвое меньше большой субчастицы. У обоих типов рибосом малая субчастица имеет более ассиметричную форму, чем большая субчастица.

Ассоциация субчастиц в полной рибосоме может характеризоваться разной стабильностью в зависимости от типа рибосомы (70S или 80S) и от ее функционального состояния. Как правило, субчастицы в 80S рибосомах ассоциированы более прочно, чем в 70S рибосомах.

Во всех случаях ассоциация субчастиц в рибосоме поддерживается при участии Mg^{2+} и Ca^{2+} . Mg^{2+} в рибосоме необходим не только для связывания субчастиц друг с другом, но и для поддержания структуры самих субчастиц. Ca^{2+} также стабилизируют рибосомы и могут заменить Mg^{2+} .

В какой-то степени стабилизирующую роль оказывают Mn^{2+} и Co^{2+} .

В микроколичествах в рибосомах содержатся Fe^{2+} , Zn^{2+} , Ni^{2+} , Sr^{2+} и некоторые другие ионы металлов.

В поддержании целостности субчастиц и их ассоциации в полную частицу значительное влияние могут оказывать органические катионы, как ди- и полиамины.

По химическому составу рибосома представляет собой рибонуклеопротеид. В 70S рибосомах белок составляет около 35-40% от сухой массы, остальные 65-60% приходятся на рибосомальную РНК. У 80S рибосом около половины сухой массы рибосомы – белок, остальные 50% – РНК.

Малая рибосомальная субчастица не несет никаких каталитических функций, но зато в полной мере отвечает за целый ряд функций связывания. Большая рибосомальная субчастица характеризуется наличием каталитического участка, который отвечает за образование пептидной связи в процессе трансляции.

Все функциональные участки локализованы на контактирующих (повернутых друг к другу) поверхностях субчастиц.

Ни одна из рибосомальных субчастиц по отдельности не может заменить полную рибосому в синтезе полипептидной цепи белка.

- 2) принцип множественности рибосомальных белков, т.е. рибосома имеет большое разнообразие белков в своем составе;
- 3) принцип рибонуклеопротеидного тяжа;
- 4) принцип укладки рибонуклеопротеидного тяжа в компактную частицу.

Сформулированные принципы отражают главные особенности рибосомной структуры в сравнении с другими известными макромолекулярными системами.

Рибосомы связаны с ЭПР или свободно размещаются в цитоплазме. Много рибосом образуют полисому, в которой они нанизаны на нить матричной РНК.

Эукариотическая клетка разделена многочисленными внутренними мембранами на реакционные пространства – компартменты, или отсеки. В этих отсеках одновременно и независимо друг от друга протекают различные химические реакции.

От вакуоли протопласт ограничен мембраной, называемой тонопластом, от клеточной оболочки – другой мембраной – плазмолеммой.

Средняя толщина мембраны 7,5 нм.

Биологическая мембрана состоит из билипидного слоя, в котором гидрофобные части фосфолипидов направлены внутрь, и из крупных белковых молекул. Глобулярные белки, погруженные в бислой, называют интегральными, или тунельными. Часть белковой молекулы в бислое – гидрофобная, выступающая из него – гидрофильная. Белковые молекулы, пронизывающие биологическую мембрану, образуют гидрофильные поры, через которые проходят водорастворимые вещества. На внутренней поверхности мембраны к интегральным белкам прикрепляются дополнительные периферические белки, а на внешней поверхности мембраны ковалентно присоединены углеводы, которые играют роль во взаимодействии между клетками.

Фосфолипиды разных мембран в основном схожи, а вот каждому типу мембран свойственен свой тип белка. Это зависит от физиологических функций, выполняемых данной мембраной в клетке. Например, белки (ферменты), регулирующие транспорт минеральных веществ, локализуются в плазмолемме и тонопласте; ферменты, участвующие в фотосинтезе, находятся в мембранных системах хлоропластов; ферменты, катализирующие окислительные реакции дыхания, размещаются в митохондриальных мембранах.

Все клеточные мембраны – подвижные текучие структуры: большая часть составляющих их молекул белков, липидов, полисахаридов, воды, Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и другие способны быстро перемещаться в плоскости мембраны, меняя в ней свое расположение. Мембраны быстро восстанавливаются после их повреждения, растягиваются и сжимаются при клеточных движениях. Все это свидетельствует об их динамической природе. Одним из основных свойств мембран клетки является их избирательная проницаемость (полупроницаемость): одни вещества проходят через нее с трудом или совсем не проходят, другие проникают легко. Молекулы проходят через мембрану благодаря диффузии или активному транспорту. В последнем случае молекулы переносятся через мембрану при помощи транспортных белков (белков – переносчиков). Избирательная проницаемость мембран дает возможность одновременному и независимому протеканию раз-

ных биохимических реакций, часто противоположных по направлению. Мембраны окружают и органеллы клетки.

Мономембранные органеллы

ЭПР – сложная система уплощенных мембранных мешочков – цистерн – в виде трубочек и пластинок. ЭПР образует единое целое с наружной мембраной ядра. Цистерны ЭПР с двух сторон от клеточной оболочки соединены между собой десмотрубочкой, состоящей из спирально расположенных белковых субъединиц. Десмотрубочка образует центральную часть плазмодесмы. **Плазмодесмы** – цитоплазматические тяжи, пронизывающие плазмолему, клеточную оболочку и соединяющие цитоплазму данной клетки с цитоплазмой соседних клеток. Диаметр плазмодесмы от 20 до 100 нм, т.е. плазмодесма представляет собой канал, выстланный плазмолемой.

ЭПР служит системой внутриклеточной циркуляции, по которой перемещаются сахара, аминокислоты, АТФ к местам их использования или запасаения. Наличие плазмодесм свидетельствует о междуклеточном транспорте.

Когда поверхность ЭПР покрыта рибосомами, то ЭПР называется шероховатым или гранулярным. По цистернам такого ЭПР транспортируется белок, синтезированный на рибосомах. Гладкий или агранулярный ЭПР (без рибосом) – место синтеза липидов. На его поверхности формируются центросомы, диаметр 20 нм, играющие роль в синтезе эфирного масла, которое транспортируется по каналам а – ЭПР.

Сферосомы образуются из просферосом следующим образом. Выrost от ЭПР отщипывает пузырьки диаметром 15-20 нм, внутри которых находится однородная строма. Это просферосомы. Через некоторое время мембрана их расслаивается и состоит из одного слоя липидных молекул, а в центре остаются стромовые структуры. Несколько сферосом могут сливаться и образовывать липидные капли.

На ЭПР есть ГЭРЛ – участки, связанные с аппаратом Гольджи, на которых образуются выросты к стареющей пластиде. Вовнутрь выделяют-ся гидролазы, разрушающие пластиду.

Аппарат Гольджи или комплекс состоит из отдельных диктиосом (греч. «диктион» – сеть, «сома» – тело) и пузырьков Гольджи.

Диктиосома, или тельце Гольджи, представляет собой стопку уплощенных мембранных мешочков – цистерн. Эти цистерны толщиной около 15 нм. Толщина всего комплекса зависит от количества цистерн, в растительной клетке количество цистерн от 2 до 8.

Обычно в стопке цистерн различают две стороны, т.е. диктиосомы обнаруживают полярность. С дистальной, или секреторной стороны формируются пузырьки, что приводит к разрушению цистерн, а с другой стороны – проксимальной или образующей – происходит добавление новых

цистерн. Новые цистерны образуются из мембранного материала, происходящего из ЭПР. Численность самих диктиосом возрастает за счет фрагментации существующих диктиосом.

Диктиосомы играют ключевую роль в процессах секреции слизи клетками эпидермы листа или клетками апекса корня.

Секретируемое вещество синтезируется не только в диктиосомах, но и в ЭПР. Но именно в диктиосомах происходит конденсация и видоизменение этого продукта.

Комплекс Гольджи участвует в образовании клеточных оболочек. Полисахариды клеточной оболочки, синтезируемые диктиосомами, собираются в пузырьках, которые потом отделяются от зреющих цистерн. Эти секреторные пузырьки мигрируют и сливаются с плазматической мембраной. При этом полисахариды, содержащиеся в секреторных пузырьках, встраиваются в клеточную оболочку.

Благодаря мембранным структурам пузырьков Гольджи образуются различные сферические тела.

Лизосомы – мелкие сферические мембранные мешочки, заполненные ферментами. Количество лизосом, их распределение и свойственный им набор ферментов варьирует в зависимости от условий, в которых находятся клетки. В лизосомах обычно находятся ферменты, катализирующие процессы распада каких-либо структур или молекул. Например, протеазы разрушают белки, нуклеазы катализируют распад ДНК и РНК, липазы осуществляют расщепление жиров. Пока лизосомы остаются интактными, ферменты не способны войти в контакт с клеточным содержимым. Но любое повреждение клетки, вызывающее разрыв лизосом, освобождает ферменты. В результате этого в клетке начинаются биохимические реакции, вредные для клетки, либо полезные, если они являются средством борьбы с патогенами (вирусами, грибами, бактериями).

К **микротельцам** (диаметр их от 0,5 до 1,5 нм) относятся пероксисомы и глиоксисомы. Пероксисомы содержат ферментные системы, участвующие в образовании и использовании перекиси, а также ферменты, катализирующие окисление двууглеродных кислот, образующихся при фотосинтезе в процессе фотодыхания. Понятно, что пероксисомы связаны с митохондриями и хлоропластами.

В глиоксисомах находятся ферменты глиоксилатного цикла – последовательности реакций, связанных с расщеплением жиров.

И, наконец, из мономембранных органелл нам осталось рассмотреть вакуоли.

Вакуоль – обширный центральный отдел цитоплазмы, окруженный тонопластом и заполненный водным раствором солей и органических веществ, а также продуктами метаболизма.

Состав клеточного сока

Органические вещества:

Азотистые

- белки (протеины, протеиды);
- аминокислоты (аспарагин, тирозин, лейцин);
- алкалоиды (хинин, морфин, никотин, кофеин, колхицин, кодеин, папаверин);
- гликоалкалоиды (соланин, дигиталин).

Безазотистые

- углеводы (моносахариды: глюкоза, фруктоза; дисахариды: сахароза, мальтоза; полисахариды: инулин, пектины, декстрины)
- гликозиды (пигменты: антоцианы, флавоны; синигрин, амигдалин, кумарин, сапонин, ванилин)
- дубильные вещества (таннин, катехин);
- органические кислоты (щавелевая, яблочная, винная, лимонная);
- соли органических кислот (кристаллы оксалата Са);
- терпеноиды;
- эфиры.

Неорганические вещества

- фосфаты К, Na, Са;
- нитраты (селитры) К, Na;
- хлориды К, Na;
- сульфат Са;
- иод, бром.

Поскольку вакуоли образуются в результате обмена веществ протопласта, то их форма, размеры и состояние определяются состоянием самого протопласта.

Онтогенетическое происхождение вакуолей

В цитоплазме меристематических клеток имеются многочисленные мелкие вакуоли. Когда клетка разрастается и дифференцируется, вакуоли также увеличиваются в размерах и сливаются в одну большую вакуоль, занимающую центр клетки. Одни ученые считают, что мелкие вакуоли возникают в результате притяжения воды к определенным участкам клетки. Другие полагают, что вакуоли имеют предшественников в форме мелких органелл, которые набухают в результате поглощения воды и преобразуются в вакуоли. По мнению третьих, вакуоли образуются при расширении цистерн ЭПР. Вероятно, вакуоли возникают несколькими путями. У большинства растений рН вакуолярного сока колеблется в пределах 3,5 – 5,5, но есть виды с рН сока 1,0. В то время как рН цитоплазмы близок к 7,0. Поскольку вакуоль отличается от цитоплазмы по составу растворенных веществ и по рН, то и по характеристикам проницаемости тонопласт и плазмолемма отличаются. В тонопласте есть насосы (ионные насосы – присутствующие в мембранах специализированные белки, транспорти-

рующие растворенные вещества через мембранный барьер с использованием энергии), перекачивающие H^+ из цитоплазмы в вакуоль, что и способствует поддержанию pH цитоплазмы на определенном уровне. Такой контроль жизненно важен, т.к. регулирующие метаболизм ферменты сконцентрированы главным образом в цитоплазме, а активность ферментов очень зависит от pH.

Иногда вакуоль выполняет функции лизосом. Вакуоль отвечает за осмотические явления клетки.

Осмоз – диффузия воды через полупроницаемую мембрану, вызванная разностью концентраций. Молекулы воды перемещаются всегда в направлении от более высокого водного потенциала (водный потенциал – характеризует свойство воды диффундировать) к более низкому.

Концентрация растворенных веществ в вакуоли является мерой максимальной способности клетки поглощать воду. Для того, чтобы понять, каким образом вода проходит через мембрану, представим себе, что клетка, в вакуоле которой находятся соли, сахара, кислоты, помещена в дистиллированную воду. Молекулы воды небольшие и быстро проходят через клеточные мембраны. Снаружи вакуоли о любой участок ее мембраны ударяется за единицу времени больше молекул воды и большее их количество проникает на этом участке внутрь, чем выходит из нее. В результате этой быстрой неравномерной двусторонней диффузии молекул воды через тонопласт объем вакуоли возрастает, цитоплазма прижимается к клеточной оболочке и возникает тургорное давление.

Тургор – напряженное состояние клетки. Тургорное давление способствует поддержанию формы неодревесневших частей растений, служит одним из факторов роста, обеспечивая рост клеток растяжением. В случае полного насыщения клетки водой тургорное давление равно осмотическому. Осмотическое давление определяется количеством частиц в единице объема растворителя. Потеря тургора вызывает завядание растения.

Недостаток воды или помещение клетки в гипертонический раствор приводит к плазмолизу – сокращению объема вакуоли и отделению протопласта от оболочки. При полном плазмолизе тургор равен нулю. Когда плазмолиз не очень сильный и продолжительный, то клетка после ее переноса в воду восстанавливает свой обычный тургор. Наступает деплазмолиз.

Таким образом, плазмолиз – явление обратимое и свидетельствует о живом состоянии протопласта.

Димембранные органеллы

Митохондрии. Размеры: от 1 до несколько мкм длина; около 0,5 мкм – ширина.

Внешняя мембрана гладкая, внутренняя образует много выростов – крист. Относительная площадь внутренней мембраны в 3-4 раза меньше, чем таковая у животной клетки. Между внешней и внутренней мембрана-

ми митохондрии имеется перимитохондриальное пространство, которое является местом скопления протонов.

Процесс образования АТФ в результате переноса протонов через мембрану получил название окислительное фосфорилирование.

Во внутреннем матриксе содержатся тьяжи ДНК в виде кольцевых молекул, размещенных в нуклеоидах, белок, РНК, рибосомы.

Таким образом, митохондрии участвуют в дыхании, которое приводит к освобождению энергии. Митохондрии образуются от митохондрий путем деления.

Совокупность всех митохондрий в клетке носит название хондриома.

Уникальной особенностью растительных клеток является наличие в них разнообразных цитоплазматических телец – **пластид**. Первые сведения о пластидах встречаются в работах А. Левенгука (1676). Значительный вклад в изучение пластид внесли Тимирязев, Годнев. Пластиды водорослей называют хроматофорами. Хроматофоры могут быть звездчатой, ленто-видной формы.

Пластиды значительно крупнее митохондрий. Форма и размеры пластид очень разнообразны. Зрелые пластиды классифицируют на основе содержащихся в них пигментов.

Пигменты, локализованные в пластидах и участвующие в процессах фотосинтеза, принадлежат к трем классам: хлорофиллы, каротиноиды и фикобилины. У всех высших растений содержатся хлорофиллы а и b. Причем хлорофилл а в качестве основного, хлорофилл b в качестве дополнительного. Хлорофиллы с и d и обнаружены у водорослей.

К **каротиноидам** относят каротины – оранжевые пигменты – и ксантофиллы – желтые. Каротиноиды не растворимы в воде, но растворимы в жирах. Каротиноиды поглощают коротковолновые лучи спектра (синие, фиолетовые и ультрафиолетовые) и передают поглощенную энергию хлорофиллу.

Фикобилины: красные – фикоэритрины и синие – фикоцианины. Это пигменты багряннок и цианобактерий. Фикобилины доставляют поглощенную энергию света к молекулам хлорофилла.

Пропластиды – мелкие, бесцветные недифференцированные пластиды, которые находятся в меристематических клетках корней и побегов. Это предшественники других, более дифференцированных пластид. Когда развитие пропластид задерживается из-за недостатка света, в них появляются проламеллярные тельца – полукристаллические скопления трубчатых мембран. Пластиды, содержащие проламеллярные тельца, называют **этиопластами**. На свету мембраны проламеллярных телец образуют тиллакоиды: этиопласты преобразуются в хлоропласты.

Хлоропласты по форме напоминают линзу, диаметром 5-8 нм, толщина около 1 мкм. Количество хлоропластов в клетке может быть от 20 до 100. Основная структурная единица хлоропластов – **тилакоид**. Внутренняя

мембрана хлоропласта образует уплощенные замкнутые впячивания – тилакоиды, которые имеют форму дисков. Несколько таких тилакоидов, лежащих друг над другом, образуют грану. На мембранах тилакоидов находятся хлорофилл, вспомогательные пигменты и ферменты, принимающие участие в фотохимических реакциях фотосинтеза. Тилакоиды отдельных гран связаны друг с другом межгранными тилакоидами или тилакоидами стромы – ламеллами или фретами.

Пространство между гранами, как и в митохондриях, заполнено бесцветной стромой, в которой находятся ферменты, принимающие участие в фиксации CO_2 , рибосомы. Как и митохондрии, хлоропласты имеют свою собственную ДНК, следовательно, генетический аппарат хлоропластов автономен.

В хлоропластах на свету из АДФ и неорганического фосфата образуется АТФ, т.е. происходит фотосинтетическое фосфорилирование в отличие от окислительного фосфорилирования, которое происходит в митохондриях, где молекулы АТФ образуются не под действием света, а при окислении кислородом воздуха углеводов и жиров.

Именно в хлоропластах происходит фотосинтез: световая энергия преобразуется в химическую; хлоропласты участвуют в синтезе аминокислот, жирных кислот.

Нередко в хлоропластах имеются одно или несколько небольших зернышек первичного ассимиляционного крахмала.

Вообще выделяют синтез первичный и вторичный. При первичном синтезе органические вещества образуются из минеральных веществ. Таким процессом является фотосинтез, при котором исходный материал для образования органических веществ – CO_2 и H_2O . Первый видимый продукт фотосинтеза – крахмал, который в соответствии со своим происхождением называется первичным.

Вторичный синтез – процесс преобразования органических веществ: синтез крахмала из сахаров, белков из аминокислот, жиров из глицерина и жирных кислот.

Первичный синтез происходит за счет световой энергии, вторичный – за счет внутриклеточной энергии, которая выделяется в результате процессов окисления. Первичный синтез свойственен только растительным клеткам, в животных клетках происходит вторичный синтез.

Первичный ассимиляционный крахмал образуется только в хлоропластах. Ночью, когда фотосинтез прекращается, ассимиляционный крахмал ферментативно гидролизуются до сахаров и транспортируются в другие части растения.

Лейкопласты – бесцветные пластиды. Если структура пропластид сохраняется в органеллах зрелых клеток, то такие пластиды и называют лейкопластами. В лейкопластах откладываются запасные вещества, и названия они получают в зависимости от этих соединений: лейкопласты, за-

пасающие белки называют протеинопластами, жиры – элайопластами, крахмал – амилопластами. В лейкопластах откладывается в запас вторичный крахмал, который сохраняется более продолжительное время, чем первичный ассимиляционный крахмал хлоропластов. Лейкопласты могут переполняться крахмалом настолько, что их строма и мембраны преобразуются в тонкую пленку. Чаще лейкопласты в клетках можно обнаружить вокруг ядра. Встречаются лейкопласты в клетках сердцевины стебля, в семенах, корнях, клубнях, корневищах, т.е. в клетках органов, скрытых от действия солнечного света.

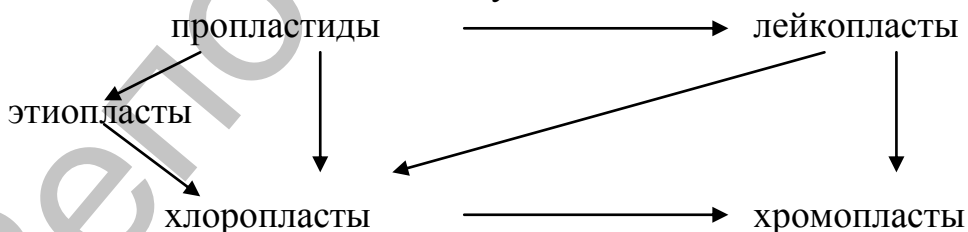
Хромопласты (греч. chroma – цвет) – пигментированные пластиды. Яркая окраска плодов, лепестков, корнеплодов, листьев осенью обусловлена каротиноидами, сконцентрированными в хромопластах. С хромопластами связывается синтез некоторых витаминов.

Форма хромопластов определяется состоянием в них пигментов. Встречаются хромопласты трех типов:

- 1) хромопласты, в которых каротиноиды откладываются в форме мелких кристаллов (у моркови). Пигмент, в частности каротин, может выкристаллизовываться в разной форме и занимать по объему большую часть хромопласта. Тогда форма хромопластов может быть зубчатая, игловидная, серповидная, пластинчатая и т.д.
- 2) хромопласты, в которых каротиноиды растворены в липоидных глобулах (в лепестках лютика);
- 3) хромопласты, каротиноиды которых связаны с фибриллами белка (у мандарина, томата).

Обычно хромопласты образуются при разрушении хлоропластов. При этом ламеллярные структуры разрушаются, разрушается хлорофилл, возрастает количество каротиноидов, которые собираются в стромах пластид в виде глобул или, как их еще называют пластоглобул.

Онтогенетические связи между пластидами покажем в виде схемы:



Относительно эволюционного происхождения пластид ученые считают, что хлоропласты, как и митохондрии, возникли от бактерий, которые нашли «убежище» в более крупных гетеротрофных клетках – предшественниках эукариот. Бактерии, имеющие возможность использовать молекулярный кислород для окисления питательных веществ и использовать энергию света, передавали эти полезные свойства более крупным клеткам, которые с такими «помощниками» имели явное преимущество перед своими современниками. В свою очередь более сложные клетки эукариот

охраняли свои симбиотические органеллы от неблагоприятных внешних воздействий.

Элементы экологической анатомии растений

При продолжительной засухе в хлоропластах хвойных растений наблюдается увеличение количества пластоглобул.

У растений в суровых климатических условиях, например, в высокогорьях, наблюдается следующая реакция на неблагоприятный климат: возникают системы пластида – митохондрия, митохондрия – митохондрия, что обусловлено повышением интенсивности обмена веществ. В клетках происходит максимальное сближение двух внешних мембран соседних митохондрий и пластид с митохондриями, что сопровождается повышением электронной плотности в местах контакта. Эти контакты создают единую митохондриальную систему внутри клетки, обеспечивающую интенсификацию энергетических процессов. Хлоропласты арктических растений имеют меньшее количество тилакоидов в гранах, что является результатом приспособления фотосинтетического аппарата к пониженным температурам.

В процессе жизнедеятельности протопласта возникают разнообразные вещества, получившие названия эргастических (греч. «эргастикос» – деятельный). Основные из веществ: простые белки, жиры, некоторые углеводы (сахароза, глюкоза, крахмал, целлюлоза). К эргастическим веществам относят также оксалат кальция. В больших количествах эргастические вещества концентрируются вне протопласта, образуя оболочку клетки. Эргастические вещества образуются непосредственно в цитоплазме в виде раствора или в форме включений.

Включения – это компоненты клетки, представляющие собой отложения веществ, временно выведенные из обмена, или конечные его продукты. Это структуры непостоянные, появляющиеся или исчезающие в разные периоды деятельности клетки. Поэтому наличие их характеризует физиологическое состояние и возраст клетки. Из запасных питательных веществ наиболее распространен крахмал. Крахмал встречается в виде зерен в лейкопластах. Образование крахмального зерна связано с наличием в амилопласте центра крахмалообразования, вокруг которого стромой амилопласта слоями откладывается крахмал. Слои имеют разный коэффициент преломления и потому видны под микроскопом.

Возникновение слоистости объясняется чередованием двух углеводов – амилозы (линейные молекулы) и амилопектина (разветвленные молекулы). Амилоза лучше растворяется в воде, чем амилопектин, и потому при помещении зерна в воду различия в набухании этих двух веществ делают слоистость более выраженной. Слоистость зависит и от суточного ритма: ночью откладывается широкий, рыхлый, темный слой, а днем – узкий, плотный, светлый.

Рост крахмального зерна происходит путем наложения новых слоев крахмала на старые.

В радиальных направлениях от центра крахмалообразования могут отходить трещины, появляющиеся в результате обезвоживания зерна.

Когда слои вокруг центра крахмалообразования откладываются равномерно, как у злаков, бобовых, возникает концентрическая слоистость. Когда слои крахмала откладываются вокруг центра неравномерно (с одной стороны интенсивней, а с другой слабей), как у картофеля, образуются крахмальные зерна с эксцентрической слоистостью.

Когда в амилопласте закладывается один центр крахмалообразования, то возникают простые крахмальные зерна; если два и более – сложные. Под давлением – разрушаются, распадаются. Полусложное зерно формируется, когда крахмал вначале откладывается вокруг нескольких центров, а потом после соприкосновения простых зерен вокруг них возникают общие слои. Форма, размеры, строение крахмальных зерен является систематическим и диагностическим признаками. Даже каждый сорт муки отличается своими крахмальными зёрнами.

Около 90% видов покрытосеменных запасает липиды. Запасными формами липидов являются жиры и масла. Масло и жир – это глицериды некоторых органических кислот. Масла и жиры различаются в основном по физическим свойствам: жиры при обычной температуре – твердые вещества, а масла – жидкие.

Липидные капли обычно размещаются в гиалоплазме, в хлоропластах, митохондриях. Липидные капли не имеют мембраны, но могут быть покрыты белком.

Запасные белки относятся к категории простых белков – протеинов в отличие от сложных белков – протеидов, составляющих основу протопласта.

Карбонат кальция или кремнезем могут быть в форме цистолитов (греч. цистис – пузырь, литос – камень). Это кистевидные образования, возникающие на выростах клеточной оболочки, так называемой целлюлозной ножки, в сторону протопласта. Цистолиты имеют физиологическое значение, характерны для растений семейств крапивные, тутовые.

Кристаллы часто классифицируют как экскреторные вещества, но, возможно, что часть кальция повторно включается в обмен веществ.

Мы рассмотрели протопласт (живую часть клетки). Настало время изучить самый характерный признак растительной клетки – клеточную оболочку.

Клеточная оболочка – это структурное образование, которое располагается по периферии клетки за пределами плазмолеммы, придает клетке прочность, сохраняет ее форму и защищает протопласт, противостоит высокому осмотическому давлению большой центральной вакуоли и препятствует разрыву клетки. Совокупность клеточных оболочек выполняет роль своеобразного внешнего скелета, поддерживающего форму растения и

придающего ему механическую прочность. В то же время клеточная оболочка способна к росту растяжением. Эти противоположные свойства объясняются особенностями ее строения и химического состава.

Основным соединением оболочек растительных клеток является целлюлоза – полисахарид ($C_6H_{10}O_5$)_n. Молекулы целлюлозы состоят из линейных цепей глюкозы, длина которых может достигать 4 мкм. В клеточной оболочке целлюлоза связана с другими полисахаридами – гемицеллюлозами и пектиновыми веществами (полиуронидами). Гемицеллюлозы отличаются от целлюлозы составом мономеров и разветвленным их расположением в молекулах. Гемицеллюлозы придают клеточной оболочке дополнительную прочность, но не препятствуют ее росту. Гемицеллюлозы могут быть и запасным веществом, т.к. легко гидролизуются на маннозу и галактозу. Пектины скрепляют, склеивают оболочки соседних клеток.

Обычно в оболочках защитных тканей растений откладываются липиды: кутин, суберин и воска: кутин – в эпидерме, суберин – в феллеме. Воска – встречаются в комбинации с кутином и суберином, а также отдельно на поверхности кутикулы (кутикула – слой кутина, покрывающего наружную стенку эпидермы).

Архитектура клеточной оболочки в значительной степени определяется наличием целлюлозы. Длинные тонкие молекулы целлюлозы упорядоченно объединены в микрофибриллы, толщиной 10-25 нм. Микрофибриллы представляют собой основные биологические структурные единицы клеточной оболочки. Микрофибриллы, переплетаясь, образуют макрофибриллы. Прочность макрофибрилл сравнивается с прочностью стальной проволоки.

Образование клеточной оболочки при цитокинезе

Клеточная пластинка, состоящая из аморфных пектиновых веществ, образуется путем слияния пузырьков, которые оседают в экваториальной плоскости фрагмопласта – скопления микротрубочек, протянувшихся между двумя дочерними ядрами. Клеточная пластинка закладывается в виде диска, взвешенного во фрагмопласте. Расширяющийся фрагмопласт позволяет клеточной пластинке расти латерально, пока она не присоединится к стенкам материнской клетки.

Пузырьки, образующие клеточную пластинку, происходят из диктиосом, расположенных рядом с фрагмопластом. В формировании клеточной пластинки могут участвовать и пузырьки ЭПР.

Вслед за слиянием пузырьков с образованием клеточной пластинки начинается отложение дополнительного материала оболочки по обеим сторонам от первоначальной пластинки, на что указывает увеличение толщины новой перегородки.

Пузырьки, возникающие из диктиосом, участвуют как на первичной, так и на вторичной стадии развития клеточной оболочки. Источником по-

лисахаридного материала, который служит матриксом оболочки, являются диктиосомы.

Микротрубочки играют важную роль в упорядоченном росте клеточной оболочки. Они определяют направление движения образовавшихся из диктиосом пузырьков к оболочке и контролируют процесс укладки микрофибрилл в оболочке.

Рост оболочки в толщину происходит наложением нового материала над уже имеющимся или включением нового материала в имеющуюся структуру. Клеточные оболочки растут не только в толщину, но и в поверхность (рост растяжением). Рост растяжением связан с разрыхлением структуры оболочки – процессом, который регулируется содержанием ауксина, тургорным давлением, синтезом белка и дыханием, т.е. этот процесс зависит от деятельности живого протопласта.

Рост растяжением, или поверхностный рост оболочки, происходит в клетках, которые продолжают увеличиваться в размерах. Такие клетки имеют нелигнифицированные первичные оболочки со сравнительно небольшим содержанием целлюлозы. Микрофибриллы реагируют на рост оболочки растяжением, изменяя свою ориентацию: от почти горизонтального положения, которое они занимают вначале, они постепенно переходят к более вертикальному. Последующие слои, откладываемые поверх старых слоев, растягиваются все в меньшей степени. В связи с этим первичная оболочка выглядит как стопка лежащих одна на другой сеток, различающихся по ориентации и плотности содержащихся в них микрофибрилл.

Итак, оболочки делящихся и растущих клеток называют первичными. Они богаты водой, целлюлозы в них не более 30%. В других клетках отложение оболочки изнутри продолжается и по достижении окончательного размера. Самый старый слой данной оболочки занимает самое наружное положение в клетке, а наиболее молодой – самое внутреннее, непосредственно над протопластом. При этом толщина клеточной оболочки увеличивается, а объем полости клетки сокращается. Такой процесс называется вторичным утолщением оболочки, а сама оболочка называется вторичной.

Протопласты этих клеток после отложения вторичной оболочки отмирают.

Вторичная оболочка выполняет в основном механическую функцию. Обычно она встречается в клетках опорных тканей. Химический состав вторичной оболочки иной, чем первичной. В ней меньше воды, количество целлюлозы 40-50% от массы сухого вещества. Пектины отсутствуют.

Оболочки многих типов клеток инкрустируются лигнином (лигнин – полимер, состоящий из фенилпропаноидных единиц, представляет собой сложное гетерогенное вещество), придающим оболочке прочность. Многие ученые считают, что появление способности к синтезу лигнина, который входит в состав клеток, образующих опорные и проводящие элементы, явилось поворотным моментом в эволюции наземных растений.

Вторичная оболочка иногда откладывается неравномерно: в виде колец или спиралей. Это дает возможность клеткам сохранять способность к растяжению. Стенки клеток со вторичным утолщением в результате отложения в их матриксе лигнина часто одревесневают.

В стенках соседних клеток друг против друга образуются поры. Пора – перерыв во вторичной оболочке, такое место, где в онтогенезе не откладывается вторичная оболочка, и клетки разделяет только первичная оболочка и срединная пластинка.

Каждая пора, входящая в состав данной пары пор (пары пор – две противоположащие поры вместе), имеет поровую камеру. При этом обе камеры отделяются друг от друга тонким участком оболочки – замыкающей пленкой поры.

Важной особенностью пор является наличие плазмодесм, пересекающих замыкающую пленку поры. Плазмодесмы, обеспечивая непрерывность цитоплазмы между соседними клетками, объединяют все протопласты в единую систему – симпласт. Система связанных друг с другом клеточных оболочек – апопласт – служит главным путем движения воды и минеральных веществ. Поры отличаются по размерам и структуре. Вторичная оболочка может резко прерываться у краев камеры поры, диаметр которой почти не изменяется по всей толщине вторичной оболочки. Это простые поры.

Вторичная оболочка может нависать над камерой поры в виде свода. Такие поры – окаймленные.

Поровая камера, ограниченная окаймлением, открывается в полость клетки через отверстие в окаймлении – апертуру поры.

В средней части замыкающей пленки поры может образовываться утолщение – торус, остальная часть – маргинальная зона – состоит из пучков микрофибрилл, отходящих в радиальных направлениях от торуса. Замыкающая пленка в маргинальной зоне эластична и при определенном давлении смещается к одной или другой стороне окаймления, закрывая апертуру с помощью торуса. В таком состоянии пора не функционирует в проведении веществ и называется закрытой.

Соединение окаймленных и простых пор – полуокаймленные пары пор.

И, наконец, ветвистые поры образуются при уменьшении внутренней окружности растущей оболочки в результате слияния соседних поровых каналов.

Оболочки стареющих клеток содержат не только органические, но и минеральные вещества, придающие оболочке твердость и хрупкость. Процесс инкрустации оболочки минеральными веществами называется минерализацией. В качестве инкрустирующих веществ наиболее распространены кремнезем и карбонат кальция.

Отложение кремнезема характерно для клеток кожицы и волосков хвощей, осок, злаков. В результате окремнения твердость стеблей и листь-

ев служит средством защиты от поедания животными, но и понижает кормовые качества этих растений. Поэтому осоки и злаки косят до цветения, после которого начинается окремнение оболочек и сено грубеет.

Одна треть углерода, образующегося растениями, приходится на целлюлозу, которая используется в промышленности для изготовления бумаги, пластмасс, лекарств. Пектиновые вещества, благодаря их желирующим свойствам, находят применение в кондитерской, пищевой, медицинской промышленности.

Методом культуры тканей убедительно доказывается тотипотентность (или омнипотентность) растительной клетки в реализации генетической информации.

Под методом культуры тканей понимают выращивание *in vitro* изолированной клетки, ее отдельных структур, различных тканей, частей и органов растений в стерильных условиях.

В 1902 г. немецкий ботаник Г. Габерландт высказал мысль, что все живые растительные клетки тотипотентны, т.е. каждая из них обладает потенциальной возможностью стать любой другой растительной клеткой. Но Габерландт не смог это практически осуществить. Эта гипотеза была доказана исследованиями Стюарда и его сотрудниками в 1958 г. Им впервые удалось *in vitro* получить целое растение моркови из одной клетки флоэмной паренхимы. По мнению Стюарда, соматическая клетка, которая дает начало целому растению, выполняет функцию оплодотворенной яйцеклетки, зиготы, и из нее образуется нормальная зародышевая структура.

Сам факт возможности изменения во времени состояния клетки: переход от дифференциации в условиях материнского растения к дедифференциации, эмбриональной активности, вторичной дифференциации при ее изоляции и помещении в другие физико-химические условия *in vitro* уже является доказательством тотипотентности растительной клетки.

Не все соматические клетки обладают одинаковой легкостью проявления этого свойства. Она определяется и зависит от степени дифференциации клетки. Чем более необратимые процессы возникают при первичной дифференциации клетки, тем с большими трудностями она переходит или совсем не приступает ко вторичной дифференциации, т.е. тотипотентность не проявляется.

Лучше получается культура апикальных меристем корня, стебля, камбиальной ткани. В последнее время распространяется метод культуры пыльников и микроспор.

При переходе клетки из одного состояния в другое изменяются ядерно-плазменные соотношения.

Важнейшим условием морфогенеза является адгезия (слипание) клеток, в результате которой образуется ткань и орган. В этом процессе большое значение имеют химические контакты, способность одной клетки воспринимать химический импульс другой клетки. Таким образом, поверхно-

стные рецепторы (белки, гликопротеиды и др.), а также внутренние факторы (разные микроструктуры типа микротрубочек) обуславливают узнавание, сближение и слипание (адгезию) клеток в процессе дифференциации, тканеобразования.

Клетки тотипотентны, т.к. они происходят из одной и той же клетки – зиготы и являются генетически идентичными. Отдельные клетки, которые входят в тело растения, не выявляют своей тотипотентности, когда они являются структурными компонентами организма.

Ценность метода культуры ткани состоит в том, что, с одной стороны, объектом исследования является клетка как естественная модель – единица биологической активности. С другой стороны, с определенной степенью автономности клетка освобождается из-под влияния коррелятивных связей и зависимостей материнского организма. Создаются условия *in vitro*, которые регулируются и которыми можно управлять.

Метод культуры ткани используется для изучения воздействия ионизирующих излучений на растительную клетку, ткань.

Ткань, выращенная *in vitro*, служит биологической моделью для изучения вопросов фитопатологии (взаимодействия растения с бактериями, грибами, вирусами, т.е. патогенами).

Метод культуры тканей, в частности, соматический эмбриогенез (выращивание целого растения из отдельной соматической клетки), используется как практический способ размножения растений.

Получение гаплоидов методом культуры пыльников и микроспор позволяет сохранить ценные генотипы.

Ядро. Деление клетки

Ядро – обязательная и существенная часть живой клетки всех эукариотических организмов. Ядро растительной клетки открыл Роберт Броун. Классические труды по выяснению роли ядра в жизни клетки принадлежат русскому ботанику Герасимову (1890-1905). Ядро контролирует жизнедеятельность клетки, сохраняет генетическую информацию и передает ее дочерним клеткам в процессе клеточного деления. Клетки с удаленным ядром быстро гибнут. Единственным типом клеток, которые остаются живыми и во взрослом состоянии не имеют ядра, являются ситовидные трубки, но живут они недолго: обычно один вегетационный период.

Живая клетка содержит одно ядро. Однако существуют многоядерные клетки некоторых водорослей и низших грибов. Двухъядерные бывают клетки выстилающего слоя пыльников.

В световой микроскоп ядро плохо видно, потому что преломляет свет не намного больше, чем окружающая цитоплазма. Поэтому без специальной окраски ядро тяжело обнаружить.

Ядро – крупный клеточный органоид. Размеры ядра зависят от вида растения, типа, возраста и состояния клетки. В вегетативных клетках выс-

ших растений размеры ядра от 5 до 25 мк. У однодольных ядра крупнее, чем у двудольных. У голосеменных крупнее, чем у покрытосеменных. Самые крупные ядра (до 500 мк) в половых клетках голосеменных.

Форма ядра чаще шаровидная, в прозенхимных клетках – вытянутая. В молодых клетках занимает центральное положение, затем смещается к оболочке, оттесняемое вакуолью.

Ядро эукариотической клетки окружено двумя мембранами, которые образуют покровы ядра. Между ними находится перинуклеарное пространство. Внутренняя мембрана агранулярного типа. Наружная мембрана гранулярная: к ней прикрепляются рибосомы. В некоторых местах эта мембрана объединяется с ЭПР. Покровы ядра можно рассматривать как специализированную, локально дифференцированную часть ЭПР.

Покровы ядра имеют поры, которые размещены у некоторых растений в правильном порядке. Мембраны смыкаются вокруг каждой поры и образуют края поры. Ядерная пора не является простым отверстием, а имеет сложную структуру. Кольцо состоит из глобулярных телец, связанных фибриллами. Это кольцо окружает пору. Имеется центральная гранула и система фибрилл между гранулой и кольцом. Через ядерные поры осуществляется обмен веществ между ядром и цитоплазмой, например, выход в цитоплазму матричной РНК и рибосомных субчастиц или поступление в ядро рибосомных белков, нуклеотидов и молекул, которые регулируют активность ДНК.

Содержимое ядра представляет собой гелеобразный матрикс, называемый нуклеоплазмой. В состав ее входят разные химические вещества (белки, нуклеотиды) в виде истинного коллоидного раствора. В нуклеоплазме находятся хроматин и ядрышки. Хроматин состоит из отрицательно заряженной ДНК и положительно заряженных специальных белков – гистонов и липидов. Гистоны и ДНК объединены в структуры, которые по виду напоминают бусы. Их называют нуклеосомами. В составе нуклеосом ДНК плотно упакована и защищена от воздействия ферментов. Между нуклеосомами расположены нити ДНК с прикрепленными к ним негистоновыми белками.

В интерфазе хроматин переходит в более диспергированное состояние. Часть его остается плотно спирализованной и по-прежнему хорошо окрашивается. Эта часть называется гетерохроматином. Гетерохроматин имеет вид темных пятен, расположенных обычно ближе к покровам ядра. Остальной, более рыхло спирализованный хроматин, локализуется ближе к центру ядра. Это эухроматин.

Во время деления ядра хроматин конденсируется и образует более туго спирализованные нити или палочковидные тельца – хромосомы, названные так Вальдейером в 1888 году. Количество их для клеток каждого вида постоянно. В любой клетке гороха, например, находятся 14 хромосом – по семь от каждого родителя. В подсолнечнике – 34. Это приведены хро-

мсомные числа в соматических клетках – диплоидный набор $2n$. Половые клетки, или гаметы, содержат только половину количества хромосом, характерную для соматических клеток организма. Количество хромосом в гаметах называют гаплоидным набором хромосом. Гаплоидные половые клетки находятся в зрелых пылевых зернах и в зародышевом мешке семязачатка.

Клетки, имеющие более двух наборов хромосом, – полиплоидные. Приставки три-, тетра- и так далее показывают, во сколько раз увеличено количество хромосом, то есть: степень плоидности: $3n$ – триплоид, $4n$ – тетраплоид, $5n$ – пентаплоид и так далее. У растений полиплоидия встречается гораздо чаще, чем у животных. Большинство растений способно к вегетативному размножению и поэтому эффективно воспроизводятся в полиплоидном состоянии. Растения-полиплоиды чаще характеризуются крупными размерами, повышенным содержанием ряда веществ, устойчивостью к неблагоприятным факторам окружающей среды и другими хозяйственно полезными качествами. Они представляют собой важный источник изменчивости и могут быть использованы как исходный материал для селекции и создания высокоурожайных сортов растений. Среди наиболее важных сельскохозяйственных культур полиплоиды – пшеница, хлопчатник, сахарный тростник, банан, картофель, подсолнечник. Красивые садовые цветы (хризантемы, георгины) – также полиплоидные.

Искусственно полиплоидные растения получают при помощи колхицина – алкалоид, который угнетает образование митотического веретена в результате нарушения образований микротрубочек. Встречаются полиплоиды и в природных популяциях.

Одна из первых попыток построения схемы строения хромосом принадлежит Кольцову (1934).

Хромосома состоит из двух хроматид, основой которых является молекула ДНК. Неконденсированный участок ДНК формирует первичную перетяжку, скрепляющую хроматиды – центромеру. На ней расположены дисковидные тельца, на которых фиксируются нити веретена деления. У некоторых хромосом есть вторичная перетяжка, которая не имеет белковых телец. Она отделяет от остальной части хромосомы спутник. Вокруг вторичной перетяжки в ядре формируется ядрышко.

Ядрышко – сферическая структура внутри ядра. Шлейден в 1842 г. впервые указал на существование ядрышек. Граница между ядрышком и нуклеоплазмой не выражена, потому что ядрышко не окружено мембраной и находится в непосредственном контакте с другими компонентами ядра. Ядрышко имеет плотную структуру, состоящую из элементов двух типов – гранулярных и фибриллярных.

Некоторые из гранул содержат РНК, их можно сравнить по размерам с цитоплазматическими рибосомами. Мелкие гранулы представляют собой белок. Фибриллярный компонент содержит ДНК.

В центральной части ядрышка начинается скручивание рибосомной РНК и идет сборка рибосом, которая завершается в цитоплазме. Таким образом, в ядрышках синтезируются рибосомальные РНК. Деление и образование новых эукариотических клеток связано с делением ядра. Новые ядра всегда возникают в результате деления уже имеющихся.

Процесс деления у эукариот можно разделить на две стадии: митоз и цитокинез.

Митоз (от греч. «митос» – нить) – это образование из одного ядра двух дочерних ядер, морфологически и генетически эквивалентных друг другу. Цитокинез включает деление цитоплазматической части клетки с образованием дочерних клеток.

Биологическая роль митоза состоит в одинаковом распределении реплицированных хромосом между дочерними клетками, что обеспечивает образование генетически равнозначных клеток.

Интерфазу, период между двумя последовательными митотическими делениями, можно разделить в свою очередь на три периода. Первый начинается после митоза. В это время увеличивается количество цитоплазмы, включающей разные органеллы; синтезируются вещества, стимулирующие или ингибирующие остальную часть цикла. Во второй период происходит удвоение генетического материала (ДНК). В третий период формируются структуры, непосредственно принимающие участие в митозе, например, компоненты нитей веретена.

В процессе митоза выделяют несколько стадий: профазу, метафазу, анафазу и телофазу. В профазе хромосомы укорачиваются и утолщаются и распределяются более упорядоченно. В конце профазы покровы ядра и ядрышко исчезают.

В метафазе хромосомы окончательно обособляются и собираются в экваториальной плоскости посередине между полюсами бывшего ядра. Хроматиды начинают отделяться друг от друга, но остаются связанными в области центромеры. В это время микротрубочки образуют ряд нитей, расположенных между полюсами ядра – митотическое веретено.

В анафазе делятся центромеры. Каждая хромосома разделяется на две самостоятельные хроматиды, которые становятся дочерними хромосомами.

Нити веретена, прикрепленные к хромосомам, укорачиваются и способствуют расхождению и движению дочерних хромосом в противоположные стороны. При этом центромеры двигаются впереди, а плечи хромосом тянутся сзади. Микротрубочки постоянно формируются на одном конце нити веретена и разрушаются на другом.

К моменту телофазы дочерние хромосомы достигают полюсов клетки, веретено исчезает, хромосомы удлиняются и постепенно становятся вновь неразличимыми в форме хроматиновых нитей. Одновременно появляются ядрышки и покровы ядра вокруг двух новых ядер.

Митоз завершается, когда хромосомы становятся невидимы и два дочерних ядра вступают в интерфазу. Эти ядра генетически эквивалентны друг другу и материнскому ядру.

Продолжительность митоза зависит от организма, типа ткани. Однако профаза всегда самая продолжительная, анафаза – самая короткая. В апексе корня продолжительность профазы 1-2 часа; метафазы – 5-15 мин.; анафазы – 2-10 мин.; телофазы – 10-30 мин.; интерфазы – 12-30 часов.

После митоза происходит процесс деления цитоплазмы – цитокинез. Образуется бочковидная система волокон – фрагмопласт.

В зависимости от того, где будет перегородка между дочерними ядрами, выделяют типы деления клетки:

- 1) тангенциальный: перегородка закладывается параллельно поверхности и обуславливает рост организма в толщину;
- 2) антиклинальный: перегородка закладывается перпендикулярно поверхности. Организм нарастает своей поверхностью;
- 3) периклинальный: перегородка закладывается под углом к поверхности. Деление в объем.

Митоз осуществляется по мере роста растений, поэтому его обозначают термином соматическое деление (от греч. «сома» – тело).

Мейоз (от греч. «мейезис» – уменьшение) – способ деления клеток, при котором в отличие от митоза происходит редукция (уменьшение) количества хромосом и переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное.

У растений мейоз – основа образования гамет и гаплоидных спор. Мейоз состоит из двух последовательных делений ядра, в процессе которых удвоение ДНК происходит один раз. Отличительной особенностью первого деления мейоза является сложная и растянутая во времени профаза. Хромосомы принимают вид длинных тонких нитей. Гомологичные хромосомы спариваются (конъюгируют) друг с другом. Каждый гомолог происходит от одного из родителей и состоит из двух идентичных хроматид. Таким образом, гомологичные пары состоят из четырех хроматид. Конъюгация гомологичных хромосом является обязательной частью мейоза. В гаплоидных клетках конъюгация не встречается, так как в них отсутствуют гомологи.

Объединенные пары гомологичных хромосом называются бивалентами. В это время четыре прижатые друг к другу хроматиды могут обмениваться отдельными участками (кроссинговер). В любой данной точке кроссинговер может быть у двух хроматид. В результате кроссинговера хроматиды имеют другой состав генов. В конце профазы I фрагментируются покровы ядра и образуется веретено деления. В метафазе I биваленты размещаются по экватору веретена, образуя экваториальную пластинку. Центромеры гомологичных хромосом расположены по противоположным сторонам от экваториальной плоскости. В метафазе митоза наоборот: центромеры отдельных хромосом находятся в экваториальной плоскости. В

анафазе I начинается движение гомологичных хромосом к противоположным полюсам клетки. В анафазе митоза центромеры делятся и расходятся идентичные хроматиды. В анафазе I мейоза центромеры не делятся, хроматиды остаются вместе, а разъединяются гомологичные хромосомы. Однако из-за обмена фрагментами в результате кроссинговера хроматиды не идентичны, как в начале мейоза.

Завершается первое деление телофазой I, когда спирализация хромосом ослабляется, они удлиняются и вновь становятся невидимыми.

Телофаза переходит в интерфазу. Но у многих организмов интерфаза отсутствует. Затем в каждой из дочерних клеток происходит второе деление митоза. Во втором делении митоза также выделяют стадии: профаза II, метафаза II, анафаза II, телофаза II. По сущности, это митоз в клетке с гаплоидным набором хромосом. При этом к противоположным полюсам расходятся сестринские хроматиды. Несмотря на то, что в процессе мейоза генетический материал удваивается только один раз, происходит два деления, в результате чего образуется четыре клетки, каждая с уменьшенным вдвое (гаплоидным) количеством хромосом, а благодаря кроссинговеру, и с новыми, отличными от родительских, типами хромосом.

При митозе наборы хромосом дочерних ядер и материнского были идентичными.

Эндомитоз – внутреннее деление ядра, которое отличается от обычного кариокинеза тем, что ядрышко и покровы ядра сохраняются, а хромосомы разделяются в продольном направлении, и все остаются в составе одного ядра. Встречается у видов родов *Lycopersicum*, *Taraxacum*. Распространенность и механизм эндомитоза пока не известны.

Онтогенез растительной клетки

С момента образования и до отмирания клетки проходят определенный путь развития, в котором выделяют три основные фазы: эмбриональную, растяжения и дифференциации.

Эмбриональная фаза развития – процесс новообразования клеток путем их деления. Образовавшиеся в результате деления клетки мелкие, расположены плотно, оболочка тонкая, богатая пектином, мало клетчатки. В цитоплазме развита ЭПР, много рибосом.

Фаза растяжения. Клетки растут, увеличиваются в объеме. Протопласт вакуолизируется. Мелкие многочисленные вакуоли сливаются, размер их увеличивается, количество сокращается. Цитоплазма становится более жидкой.

В фазе дифференциации клетки приобретают индивидуальные особенности. Специализация клеток происходит в соответствии с их расположением в растении. Обязательный момент дифференциации – образование вторичной оболочки. Характерные морфологические особенности приобретает протопласт.

Выполнившие свои физиологические функции клетки отмирают. Толстостенные клетки и после отмирания продолжают функционировать как проводящие или механические ткани. Тонкостенные после отмирания протопласта сплющиваются под давлением соседних клеток и постепенно рассасываются. Этот процесс называется облитерация (лат. *obliteratus* – прекращение).

Известно, что соседние клетки как бы сцементированы срединной пластинкой. Поэтому, когда она разрушается при помощи некоторых веществ, то оболочки соседних клеток отклеиваются друг от друга, и клетки разъединяются. Процесс разъединения клеток в результате разрушения срединной пластинки называют мацерацией. Впервые метод мацерации для изучения строения растительных клеток применил немецкий ботаник Мольденгауэр (1812). Естественная мацерация происходит, когда пектиновые вещества срединной пластинки при помощи пектиназы переходят в растворимое состояние и потом вымываются водой. Наблюдается естественная мацерация в переспевших плодах груши, дыни, персика. Естественная мацерация происходит в черешках листьев перед листопадом, в плодоножках и лепестках перед их опаданием. Мацерация наглядно показывает, что каждая клетка имеет свою собственную оболочку.

При переходе клеток из эмбрионального во взрослое состояние наблюдается частичная мацерация клеток, когда срединная пластинка разрушается по углам клеток. В результате тургорного давления соседние клетки в этих местах округляются, образуются межклетники. Межклетники такого типа называют схизогенными, образующиеся путем расщепления. Некоторые межклетники возникают путем растворения, распада целых клеток. Это лизигенные межклетники.

Межклетники обоих типов могут служитьместилищем разнообразных продуктов секреции.

ТКАНИ

Цель: показать разнообразие растительных тканей, размещение в теле растения.

Мы познакомились с цитологией. Сейчас переходим к следующему разделу – гистологии – науке, изучающей ткани.

Термин «растительная ткань» принадлежит английскому ученому Грю, который в 1682 г. описал ткани растения и их распределение в органах.

Ткань – это устойчивый комплекс клеток или группа физически объединенных клеток, сходных по строению, имеющих общее происхождение и специализированных для выполнения определенных функций и занимающих определенное место в теле растения. Ткани, состоящие из одного типа клеток, – простые. Например, паренхима, колленхима, склеренхима. Ткани, включающие два или больше типов клеток, – сложные. Например, эпидерма, ксилема, флоэма.

По происхождению ткани бывают первичными (образованы в результате дифференциации первичных меристем: образовательные ткани) и вторичными (им предшествует дифференциация вторичной меристемы).

По морфофизиологической классификации выделяют следующие типы тканей:

1. Образовательные или меристемы (греч. meristos – делимый). Первичные и вторичные. Всегда простые.
2. Покровные. Первичные и вторичные. Всегда сложные.
3. Механические или арматурные. Первичные и вторичные. Простые.
4. Проводящие. Первичные и вторичные. Сложные.
5. Выделительные. Первичные и вторичные. Простые, есть и сложные.
6. Всасывающие. Вторичные, не часто первичные. Простые.
7. Ткани, регулирующие прохождение веществ, или граничные (или пограничные). Первичные. Простые.
8. Ассимиляционные (хлоренхима). В основном первичные. Простые.
9. Аэренхима. Первичная и вторичная. Простая, редко сложная.
10. Запасные. Первичные и вторичные. Простые, редко сложные.

Три последние ткани: ассимиляционные, аэренхима, запасные, – называют основными.

Меристемы

После слияния гамет формируется зигота, которая через некоторое время начинает делиться и образуется проэмбрий, состоящий из одного типа клеток – эмбриональных. В дальнейшем проэмбрий преобразуется в зародыш, в котором сохраняются эмбриональные клетки. Эти клетки остаются и у взрослого растения. Они и есть меристематические (или образовательные) клетки.

По происхождению меристемы бывают первичные и вторичные. Первичные – это и есть эмбриональные клетки, т.е. остатки той ткани, из которой состоял зародыш. Благодаря деятельности первичной меристемы образуются и постоянные ткани, и развиваются все органы растения.

Первичные меристемы могут преобразовываться во вторичные. Вторичная меристема возникает во взрослом растении из постоянной ткани, например, из паренхимы или из кожицы. Из вторичной меристемы развиваются соответственно вторичные ткани. Благодаря деятельности вторичной меристемы увеличивается масса и размеры растения, но качественно новых органов не образуется.

У однодольных растений (кл. Monocotyledones) есть только первичные меристемы. У двудольных (кл. Dicotyledones) – первичные и вторичные.

По размещению в теле растения выделяют меристемы:

1. Апоикальные (лат. «апекс» – верхушка). Расположены на апексах главной и боковых осей растения. Обеспечивают рост растения в длину. Первичные ткани, простые. Апоикальные ткани наиболее чувствительны к ионизирующим излучениям. Поэтому радиацией повреждаются верхушечные почки.
2. Латеральные (лат. Lateralis – боковой). Размещены вдоль осевых органов. Обеспечивают рост растения в толщину. Первичные (прокамбий, перицикл) и вторичные (камбий, феллоген). Простые.
3. Интеркалярные (лат. Intercalaris – вставочный). Образуются в результате неравномерной дифференциации апоикальной меристемы и как результат этого сохраняются в междоузлиях, в основаниях листьев. Первичные.
4. Раневые. Образуются в местах поранения растения. Возникают из постоянных тканей, следовательно, вторичные. Раневые меристемы дают начало каллюсу – особой ткани, состоящей из однородных паренхимных клеток, прикрывающих место повреждения. Каллюсообразовательная способность растений используется в практике вегетативного размножения растений черенками и прививками. Образование каллюса – необходимое условие культуры тканей растения на искусственных средах.

Меристемные клетки распределены в теле растения группами (ассоциативно). Среди них выделяют такие клетки, которые выполняют только функцию деления и сохранения гистологических признаков того или иного типа меристем. Это клетки инициали. Положение клетки, а не ее генетические особенности определяет, будет она функционировать как инициаль или нет. Во время деления инициали невозможно предсказать, какая из двух дочерних клеток унаследует роль инициали. В зависимости от количества и распределения инициалей выделяют типы апекса:

- 1) Моноинициальный: одна инициальная клетка, тетраэдрическая.

- 2) Зональный: две, три и более клеток, клетки изодиаметрические.
- 3) Ярусный: две, три до десяти инициалей, распределены по ярусам. Клетки изодиаметрические или четырехугольные.

Инициали делятся, в результате чего образуются производные клетки – гистогены. Эти клетки довольно быстро преобразуются в определенный тип тканей. Таким образом, гистогены – морфологически, но не морфофизиологически дифференцированные производные меристематические клетки, которые в дальнейшем преобразуются в конкретные типы тканей.

Функция гистогенов: увеличивать количество клеток.

Функция инициалей: сохранять цитологические признаки меристемы, время от времени делиться.

Выделяют гистогены:

- 1) протодерма. Клетки паренхимного типа. Дифференцируется в первичную покровную ткань – эпидерму;
- 2) прокамбий. Клетки прозенхимные. Дифференцируются в первичную ткань – проводящую, во вторичную – камбий (только у двудольных);
- 3) основная меристема. Клетки паренхимные.

Разделяется на колончатую или осевую основную меристему и периферическую основную меристему. Периферическая основная меристема преобразуется в стебле в кору и ее ткани (ассимиляционные, аэренхиму, запасные). Самый внутренний и самый наружный слои периферической основной меристемы дифференцируются в эндодерму и экзодерму, т.е. в ткани, регулирующие прохождение веществ. Колончатая (осевая) основная меристема дифференцируется в сердцевину (запасную ткань).

В корне преобразования такие же, но колончатая основная меристема отсутствует.

Покровные ткани – комплекс клеток, расположенных снаружи всех органов растения. Покровные ткани выполняют барьерную функцию, защищают внутренние ткани от высыхания, повреждения, проникновения патогенных микроорганизмов, регулируют газообмен и транспирацию. Эволюционно покровные ткани возникли в период выхода растений из водной среды на сушу, т.е. это очень древние образования.

По онтогенетическому происхождению, физиологическим и морфологическим характеристикам выделяют первичную покровную ткань – эпидерму или кожу, вторичную покровную ткань – перидерму и третичный покровный комплекс – ритидом (корку). По составу покровные ткани – сложные.

Эпидерма

Эпидерма покрывает молодые побеги, листья, генеративные органы. Обычно однослойна, реже – многослойна.

Эпидерма дифференцируется из протодермы путем периклинальных (деление клеток в плоскости, параллельной поверхности ткани или органа, приводящие к образованию двух смежных слоев) делений клеток в развивающемся зародыше.

Состоит из основных эпидермальных клеток, клеток устьичного аппарата и трихомов. Основные эпидермальные клетки чаще всего таблитчатой формы, содержат живые протопласты. Всю полость клетки может занимать одна крупная вакуоль, которая выполняет функцию линзы, т.е. направляет солнечные лучи. Оболочки эпидермальных клеток различаются по толщине. Эпидерма в целом тонкостенная, наиболее утолщенными являются наружные оболочки. Эпидерма с чрезвычайно утолщенными оболочками свойственна листьям хвойных. У злаков клеточная оболочка становится кремнеподобной.

Важная особенность эпидермы – наличие в клеточных оболочках кутина (жирового вещества). Это вещество или инкрустировано в наружной оболочке, или присутствует на поверхности эпидермы в виде самостоятельного слоя – кутикулы. Процесс пропитывания целлюлозной оболочки кутином – кутинизация, формирование кутикулы – кутикуляризация.

Комплекс кутикулы и кутинизированной оболочки имеет сложную организацию. Снизу вверх слои идут в следующем порядке: целлюлозная оболочка; слой пектина, проникающего частично в расположенный ниже целлюлозный слой и расположенную выше кутикулу; кутикула с содержащимся в ней вблизи поверхности воском. Этот воск в виде гладких пластинок или палочек придает оптические свойства кутикуле. И, наконец, эпикутикулярный воск в виде выступающих над поверхностью пластинок, палочек или филаментов обуславливает несмачиваемость.

Над антиклинальными, т.е. перпендикулярными поверхности, стенками толщина кутикулы сокращается, что дает возможность именно в этих участках легче терять воду или впитывать вещества.

Клетки эпидермы некоторых семян содержат полисахариды в виде слизи, которая при увлажнении набухает. Семена легко приклеиваются к движущимся предметам и таким образом распространяются.

Трихомы (греч. «трихома» – волос) – разнообразные по форме, строению, функциям выросты клеток эпидермы. Делятся на кроющие и железистые. Кроющие волоски могут быть одноклеточными, многоклеточными (разветвленные, звездчатые). На эмбриональных органах кроющие трихомы представлены живыми клетками, у взрослого растения – мертвыми клетками.

Трихомы защищают растение от перегрева, от избытка транспирации. Личинки насекомых реже поедают опушенные растения, а на крючковые волоски насекомые и их личинки накалываются. Некоторые насекомые на опушенных растениях находят убежище от неблагоприятных факторов.

Железистые трихомы являются элементами (секреторных) выделительных тканей, могут удалять из тканей листа токсичные соли, препятствуя их накоплению в растении (например, у лебеды *Atriplex*). Железистые волоски участвуют в химической защите растения.

Трихомы являются систематическим признаком растения.

Устьица представляют собой отверстия (или устьичные щели) в эпидерме, ограниченные двумя специализированными эпидермальными клетками, которые называют замыкающими. У некоторых растений устьица ограничены с двух или со всех сторон клетками, отличающимися по форме, а иногда и по содержанию от основных эпидермальных клеток. Это побочные клетки. Таким образом, устьичный аппарат состоит из замыкающих клеток и устьичной щели между ними, побочных клеток.

При образовании клеток устьичного аппарата, как, например, у злаков, происходят ассиметрические деления клеток, в результате которых формируются короткие и длинные клетки. Накануне клеточного деления цитоплазма скапливается в одном конце клетки, из которого в дальнейшем формируется меньшая из двух дочерних клеток. Эта меньшая клетка в свою очередь образует две замыкающие клетки, которые в результате неравномерного растяжения приобретают свойственную им форму.

Межклеточное вещество между замыкающими клетками набухает, связь между ними ослабевает. Они разъединяются в средней части, в результате чего образуется отверстие – устьичная щель. По концам замыкающие клетки остаются соединенными. Развивающееся устьице ингибирует закладку других устьиц в ближайшем окружении.

За исключением устьичных щелей клетки эпидермы плотно сомкнуты, т.е. межклетники отсутствуют.

Изучением устьичных аппаратов занимается стоматография (греч. «стома» – устьице). Данные стоматографии используются для уточнения систематического положения таксонов.

Выделяют следующие типы устьичного аппарата:

- 1) анацитный или аномациитный (греч. «аномас» – беспорядочный). Побочные клетки не отличаются от основных эпидермальных клеток. Встречается у высших растений, кроме хвойных;
- 2) диацитный: две побочные клетки, общая стенка которых расположена под прямым углом к замыкающим клеткам (у губоцветных, гвоздичных);
- 3) парацитный: побочные клетки расположены параллельно замыкающим и устьичной щели. У папоротников, хвощей, некоторых цветковых;
- 4) анизациитный (греч. «анизас» – неровный): три побочные клетки окружают замыкающие. Причем одна из побочных клеток отличается по размерам от других: либо больше либо меньше остальных. Найден только у цветковых;

- 5) тетрацитный;
- 6) актиноцитный (греч. «актинос» – луч): побочные клетки радиально расходятся от замыкающих. Встречаются только у цветковых.

Насчитывают до 15 типов устьичного аппарата. Мы рассмотрели некоторые из них.

Замыкающие клетки двудольных, как правило, в форме серпа с закругленными концами, т.е. почковидной формы. У однодольных – узкие в средней части и расширенные на обоих концах.

Замыкающие клетки могут размещаться на одном уровне с основными эпидермальными клетками, либо выступать над ними или располагаться глубже. В последнем случае устьица называют погруженными. Иногда такие углубления, где размещаются устьица, прикрыты волосками – устьичными криптами. Полости над и под устьичной щелью называют передний и задний дворики.

Количество и распределение устьиц варьирует в зависимости от вида растения и условий жизни.

Количество устьиц на 1 мм^2 поверхности – от нескольких десятков до нескольких сотен.

Обычно устьица расположены на нижней стороне листа.

Механизм работы устьиц выяснил Швенденер (1881), который доказал, что в основе их функции лежит тургор замыкающих клеток. Значит, замыкающие клетки имеют вакуоли, в большом количестве митохондрии, хлоропласты, крупное ядро.

С первыми солнечными лучами начинается фотосинтез. Образующиеся продукты «включают» в работу калиевые помпы. Поступление K^+ из побочных клеток (а именно они и служат резервуаром K^+) в замыкающие повышает концентрацию ионов калия в клетках. Накопление растворенных веществ приводит к поступлению воды в замыкающие клетки. Создается тургорное давление, превышающее таковое в побочных клетках. Устьица открываются. Обратный процесс наблюдается при их закрывании.

Немаловажную роль в движении устьиц играет структура оболочек замыкающих клеток.

Дорсальная оболочка (удаленная от устьичной щели) тоньше, более эластична, чем другая, и поэтому в первую очередь реагирует на изменение тургорного давления.

В оболочках замыкающих клеток микрофибриллы целлюлозы ориентированы радиально, что также влияет на движение устьиц.

Таким образом, контролируют величину устьичной щели ряд факторов, но основным является именно изменение тургора.

В эпидерме синтезируются около 70 биологически активных веществ. Эпидерма, как и все покровные ткани, охраняет органы растения от вредных воздействий среды, но главная функция – регуляция газообмена и

транспирации. У водных растений эпидерма выполняет функцию фотосинтеза, у пустынных – запасает воду (тогда она многослойна).

Перидерма (греч. «пери» – вокруг, «дерма» – кожа) – вторичная покровная ткань, которая замещает эпидерму в тех осевых органах, которые разрастаются в толщину путем вторичного роста, т.е. у древесных двудольных и голосеменных растений.

Перидерма образуется в чешуях зимующих почек, развивается на обнажающихся после опадения листьев и ветвей поверхностях. Раневая перидерма образуется при развитии защитных слоев вокруг поврежденных тканей. Перидерму образует пробковый камбий – феллоген. По заложению феллогена выделяют следующие типы перидермы:

- 1) феллоген образуется из клеток перидермы, тогда перидерма эпидермального происхождения. У рябины, калины, ивы, груши;
- 2) феллоген образуется из клеток под эпидермой: перидерма субэпидермального происхождения. У вишни, дуба, липы;
- 3) феллоген формируется в толще коры – перидерма кортикального типа. У можжевельника, смородины, жимолости;
- 4) феллоген образуется из клеток перицикла и паренхимы протофеллоэмы. У видов семейства Вересковые.

Феллоген относится ко вторичной латеральной меристеме. Состоит из прямоугольных клеток, каждая из которых образует радиальный ряд производных, переходящих снаружи в клетки пробки или феллемы (греч. фелас – пробка), а внутри в клетки феллодермы. Клетки феллодермы паренхимные, живые, основная их функция – питание феллогена.

Клетки пробки (феллемы) располагаются компактно, т.к. межклетники отсутствуют. С ростом стебля в толщину клетки пробки сплющиваются (облитерируются). В зрелом состоянии клетки мертвы. Клетки пробки характеризуются суберинизацией их оболочек. Жировое вещество (суберин) встречается в виде пластинки, покрывающей исходную первичную целлюлозную оболочку, которая может одревесневать. В этой пластинке суберин и воск чередуются слоями. Суберин значительно снижает проницаемость ткани для воды и газов. Оболочки пробковых клеток могут быть окрашены в коричневый или желтый цвет.

Когда зеленый цвет побегов переходит в бурый, значит эпидерму заменяет перидерма. Побеги, покрытые перидермой, защищены от потери влаги, от температурных колебаний и проникновения болезнетворных микроорганизмов, способны к перезимовке.

Однако внутренним частям осевых органов, как и всем метаболически активным тканям, необходим газообмен. При наличии перидермы этот газообмен осуществляется через чечевички. Чечевички – такие участки перидермы, где феллоген, более активный, чем в других местах, образует ткань с многочисленными межклетниками и сам содержит их. Чечевички закладываются под устьицами. Рыхлая ткань, которая откладывается фел-

логеном чечевички наружу, называется выполняющей. Оболочки клеток чечевички более тонкие в отличие от оболочек клеток феллемы.

В конце лета феллоген продуцирует замыкающий слой, состоящий из суберинизированных клеток, размещенных компактно. Весной замыкающий слой разрушается. У некоторых травянистых видов семейства Кипрейные в стебле закладывается особый тип перидермы – **полидерма**. Формирование полидермы начинается в нижней части стебля и постепенно распространяется вверх. Особенность полидермы в том, что в феллеме кроме широких мертвых опробковевших клеток содержатся и узкие живые клетки, внешне сходные с клетками феллогена, так называемые феллоидные клетки. Феллодерма отсутствует, что является еще одной характерной особенностью строения полидермы.

Редкое явление заложения полидермы в стебле травянистых растений, встречающееся, помимо семейства Кипрейные, и в других семействах покрытосеменных (Гвоздичные, Бобовые, Коноплевые), является остаточным признаком некогда господствовавшего древесного типа стебля, сохранившимся у некоторых травянистых современных видов.

В осевых органах многолетних растений обычно развивается несколько перидерм. Каждая последующая закладывается глубже предыдущей. Со временем ткани между перидермами отмирают, образуя мощный покровный комплекс – корку или **ритидом**.

В ритидоме на дне трещин находятся чечевички, похожие на чечевички перидермы. Но феллоген чечевичек ритидома менее активен, чем феллоген чечевичек перидермы.

Феллоген может закладываться кольцом по всей окружности стебля и каждое новое кольцо почти параллельно предыдущему. У такого ритидома слои пробки и отмершей основной паренхимы чередуются правильными рядами. Это кольчатый (или кольцевой) ритидом. Покрывает стебель можжевельника, винограда. Чаше феллоген закладывается отдельными пластинками. Тогда такими же пластинками образуется и пробка (феллема). Когда пластинки пробки смыкаются, между ними остаются островки основной паренхимы, которая отмирает. Образуется чешуйчатый ритидом. Чешуйчатый ритидом покрывает стебли дуба, клена, липы, сосны.

Ритидом защищает стволы деревьев от резкой смены температуры, от ожогов прямыми солнечными лучами, от низовых пожаров, проникновения патогенов.

Механические или арматурные ткани

Механические или арматурные ткани – это опорные ткани, обеспечивающие прочность органов растения, их способность противостоять нагрузкам на растяжение, сжатие и изгиб. Они обеспечивают сопротивление статическим (силам тяжести) и динамическим (порывы ветра) нагрузкам.

Растения водоемов специальных механических тканей обычно не имеют или эти ткани развиты слабо.

В самых молодых участках растущих органов механических тканей нет, т.к. живые клетки, будучи в состоянии тургора, обуславливают их упругость благодаря своим плотным оболочкам. По мере развития органов в них появляются специализированные механические ткани.

В стебле механические ткани располагаются по его периферии либо отдельными участками, либо сплошным кольцом. В корне механические ткани сосредоточены в центре.

При общей характеристике тканей мы отмечали, что механические ткани простые, по происхождению первичные и вторичные.

Отличительная черта клеток механических тканей – утолщенные оболочки.

Типы механических тканей:

Колленхима	Склеренхима
клетки живые,	- клетки мертвые,
оболочки неравномерно	- оболочки равномерно
утолщены,	утолщены,
первичная ткань	- первичная и вторичная ткань.

Колленхима

Протопласт живой, есть ядро, хлоропласты, вакуоли. Функции арматурной ткани колленхима выполняет только в состоянии тургора.

Клеточные оболочки кроме целлюлозы содержат большое количество пектина, гемицеллюлоз. Т.к. пектиновые вещества гидрофильны, оболочки клеток колленхимы богаты водой. В зависимости от характера утолщения оболочек и соединения клеток между собой различают уголковою, пластинчатую и рыхлую колленхиму. Только рыхлая колленхима имеет межклетники.

Резкой границы между этими типами колленхимы нет, встречаются переходные формы.

Для колленхимы характерно периферическое размещение. Обычно она находится непосредственно под эпидермой. В листовых пластинках – над и под проводящими пучками.

Колленхима приспособлена для выполнения функции опоры именно растущих листьев и стебля. Почему? Благодаря живому протопласту и неравномерно утолщенным оболочкам клетки колленхимы способны к росту и не препятствуют росту органов, в которых они расположены.

Эволюционно колленхима возникла из паренхимной ткани.

В старых частях растения колленхима может превращаться в склеренхиму путем отложения вторичных одревесневших оболочек. Эти вто-

ричные оболочки откладываются внутрь от первичных оболочек после того, как последние прекращают рост растяжением. До трех четвертых объема клеток склеренхимы приходится на оболочки. Протопласт отмирает.

Склеренхимные клетки подразделяются на две группы – склереиды и волокна.

Склереиды

Классифицируются по форме следующим образом:

Брахисклереиды, или каменистые клетки, приблизительно изодиаметрические;

астросклереиды – звездчатые клетки с лопастями, отходящими от центральной части клетки;

трихосклереиды – клетки, напоминающие волоски растений с ответвлениями, которые проникают в межклетники;

остеосклереиды – клетки, напоминающие по форме трубчатую кость;

макросклереиды – удлиненные палочковидные клетки.

Склереиды имеют многочисленные простые поры, разветвленные. Размещаются склереиды или одиночно (идиобластично) или группами (агломеративно). Склереиды встречаются в стеблях, листьях, плодах, семенах.

Волокна

Клетки прозенхимные. Волокна, входящие в состав флоэмы (луба), – лубяные, достигают значительной длины. Волокна древесины (ксилемы) – древесинные или волокна либриформа, короче лубяных. Пores лубяных волокон косонаправленные, древесинных – прямые.

У однодольных растений волокна составляют механическую обкладку проводящих пучков.

Рост склереид и волокон, который происходит путем их внедрения между оболочками других клеток, носит название интрузивного роста, в противоположность согласованному росту, во время которого не происходит разъединения оболочек.

Интрузивный рост можно выявить по внешнему виду клеток. Наличие согнутых и раздвоенных концов у волокон и склереид – признак интрузивного роста, т.к. во время роста кончик волокна упирается в другие клетки и изгибается или раздваивается.

Согласованный рост происходит, когда пары смежных первичных оболочек растягиваются с одинаковой скоростью, без нарушения контактов между соседними клетками по срединной пластинке.

Волокна двудольных называют мягкими и используют для изготовления тканей (волокна льна) или веревочно-канатных изделий (пенька, получаемая из конопли). Волокна однодольных – твердые, идут для изготовления веревок и канатов.

Проводящие ткани

Проводящие ткани служат для перемещения по растению питательных веществ. Подобно покровным тканям, проводящие ткани возникли как следствие приспособления растения к жизни в двух средах: почвенной и воздушной. В связи с этим возникла необходимость транспортировки питательных веществ в двух направлениях.

От корня к листьям движется восходящий, или транспирационный ток водных растворов солей. Осуществляется по трахеальным элементам ксилемы.

Нисходящий, ассимиляционный ток органических веществ направляется от листьев к корням, к точкам роста побега, к цветкам, семенам. Осуществляется по ситовидным элементам флоэмы.

Общие черты проводящих тканей:

- 1) ткани сложные, т.к. состоят из морфологически и функционально разнородных элементов;
- 2) всегда размещаются вместе;
- 3) имеют общее происхождение, т.к. образуются из одной и той же меристемы.

Проводящие ткани дифференцируются из клеток прокамбия. Следовательно, первичные ткани. Встречаются у однодольных и двудольных. Находятся в листьях, молодых побегах, корнях.

Только у двудольных возникают вторичные ткани, дифференцируются из камбия.

Ксилема

Гистологический состав:

- 1) трахеальные элементы. Функция: проведения воды и растворенных в ней веществ;
- 2) паренхимные клетки. Функция: запасание и передвижение пластических веществ;
- 3) волокна. Функция: опорная, иногда функция запасания.

Трахеальные элементы

Трахеальные элементы – это трахеиды и членики сосудов.

Первичная ксилема содержит клетки тех же типов, что и вторичная ксилема: оба вида трахеальных элементов, волокна и паренхимные клетки. Однако первичная ксилема, как и первичная флоэма, не имеет лучей, и этим ее организация отличается от организации вторичной ксилемы, представляющей собой комбинацию осевой и лучевой систем. Первичная ксилема обычно состоит из более ранней в онтогенетическом отношении части – протоксилемы, и более поздней – метаксилемы. Обе части имеют свои отличительные особенности, но в теле растения они настолько тесно объе-

динены, что граница между ними может быть проведена лишь приблизительно.

Протоксилема дифференцируется в тех частях первичного тела растения, которые еще не закончили полностью рост и дифференциацию. В стебле протоксилема развивается среди активно удлиняющихся тканей и, следовательно, подвергается определенному воздействию с их стороны. Зрелые мертвые трахеальные элементы протоксилемы растягиваются и разрушаются. В корне протоксилемные элементы сохраняются дольше, т.к. там они созревают за пределами зоны максимального роста органов.

Протоксилема обычно содержит только трахеальные элементы, погруженные в паренхиму. Когда трахеальные элементы разрушаются, они могут быть полностью облитерированы окружающими паренхимными клетками.

Метаксилема начинает дифференцироваться в еще растущем первичном теле растения, но созревание ее происходит уже после того, как удлинение органа в основном закончено. Она, таким образом, испытывает меньшее влияние со стороны окружающих тканей, чем протоксилема.

Метаксилема – более сложная по составу ткань, чем протоксилема; в ней помимо трахеальных элементов и паренхимных клеток могут содержаться волокна. Паренхимные клетки либо рассеяны среди трахеальных элементов, либо располагаются радиальными рядами, похожими на лучи.

После завершения первичного роста трахеальные элементы метаксилемы сохраняются полностью, но становятся нефункционирующими по мере того, как формируется вторичная ксилема. У растений, не имеющих вторичного роста, метаксилема функционирует и в зрелых органах.

В первичной ксилеме наиболее узкими обычно бывают протоксилемные элементы. Позже дифференцирующиеся метаксилемные элементы имеют большую ширину.

Дифференциация трахеальных элементов

В дифференцирующихся трахеальных элементах сохраняется живой протопласт, который имеет полный набор органелл, включая вакуоли. Ядро становится полиплоидным и увеличивается в размерах. ЭПР представлен длинными цистернами. Заметное место в клетках занимают диктиосомы. В период роста клеточной оболочки хорошо выявляются микротрубочки.

После отложения вторичной оболочки в клетке начинается процесс лизиса остатков протопласта. Вакуоли в данном случае функционируют как лизосомы, поставляя гидролитические ферменты, необходимые для автолиза.

В зрелом состоянии протопласт разрушается. Остатком автолизированного протопласта трахеального элемента является бородавчатый слой, который служит одной из таксономических характеристик древесины. Клетка начинает функционировать как проводящий элемент.

Для трахеальных элементов характерны лигнифицированные оболочки со вторичными утолщениями и разнообразными порами.

Перфорации – сквозные отверстия в оболочках, соединяющие полости соседних клеток.

В трахеидах передвижение воды из клетки в клетку осуществляется через пары пор, замыкающие пленки которых отличаются высокой проницаемостью для воды и растворенных веществ. По членикам сосудов вода движется свободно через перфорации оболочек.

Продольные ряды члеников, связанных перфорациями, называются сосудами. Сосуды простираются на всю высоту растения.

Перфорированную часть оболочки членика сосудов называют перфорационной пластинкой. Пластинка может быть простой, с одной перфорацией, или сложной, если перфораций больше, чем одна.

Трахеальные элементы имеют различные типы вторичного утолщения оболочки:

- 1) в форме колец, не связанных друг с другом – кольчатые утолщения;
- 2) спиральные утолщения;
- 3) спирали, витки которых связаны между собой, – лестничные утолщения. Эти клетки в свою очередь сменяются клетками с
- 4) сетчатыми утолщениями и, наконец, элементами со
- 5) сплошными пористыми утолщениями.

Встречаются и промежуточные типы утолщений.

У ископаемых форм трахеальные элементы вытянутые в длину. Первым эволюционным типом водопроводящих клеток были трахеиды, которые имели суженные концы и сохранились таковыми у большинства современных споровых растений и голосеменных. Трахеиды служат не только каналами для прохождения воды и минеральных веществ, но и выполняют в стебле опорную функцию. Они твердые вследствие наличия в оболочках лигнина. Именно их твердость и позволила растениям приобрести прямостоячий облик.

В процессе эволюции наземных растений специализация трахеальных элементов шла в направлении разделения механической и проводящей функций. По мере специализации в древесине среди проводящих элементов появляются членики сосудов, более эффективные в проведении, чем в выполнении механических функций. В противоположность этому волокна эволюционировали как специализированные опорные элементы. Следовательно, от примитивных трахеид расходятся два направления специализации: одно – к сосудам, другое – к волокнам.

Что служит причиной восходящего тока?

Малый диаметр проводящих элементов ксилемы и свойство их клеточных оболочек притягивать воду создают необходимые условия для движения воды и растворенных веществ по ксилеме. Паренхимные клетки, расположенные вокруг сосудов, в результате интенсивного метаболизма вырабатывают осмотически активные вещества, которые поступают в сосуды или трахеиды. В трахеальные элементы направляется вода.

У многих видов клетки паренхимы образуют через поры выросты в полость сосудов. Эти выросты называются тилами. По мере вторжения тилы в полость сосуда замыкающая пленка поры разрушается с помощью ферментов, а нелигнифицированный защитный слой испытывает активный поверхностный рост, в результате чего в полости сосуда тила раздувается в виде шара. Ядро и часть цитоплазмы паренхимной клетки обычно мигрируют в тилу. Тилы способны запасать эргастические вещества, откладывать вторичные оболочки и даже дифференцироваться в склереиды.

Тилы блокируют полость сосудов и снижают проницаемость древесины.

Древесина, которая перестает функционировать как проводящая ткань, – ядровая. Обычно имеет более темный цвет. Активная древесина – заболонь. В заболони закупоривание сосудов тилами происходит только в ответ на поранения и инфекции.

Флоэма

Флоэма – проводящая питательные вещества ткань сосудистых растений. Флоэма менее склерифицирована и менее долговечна, чем ксилема. Обычно флоэма занимает периферическое положение в стебле и корне. Поэтому она претерпевает значительные изменения при увеличении окружности осевых органов и в конечном счете сминается перидермой. Старая ксилема, наоборот, в структурном отношении остается относительно неизменной.

Гистологический состав:

- 1) ситовидные элементы. Функция: транспорт пластических веществ;
- 2) склеренхимные клетки. Опорная функция;
- 3) паренхимные клетки. Функция: запасание и радиальный транспорт пластических веществ.

На том же основании, на каком первичная ксилема подразделяется на прото- и метаксилему, первичная флоэма подразделяется на прото- и метафлоэму. Протофлоэма, как и протоксилема, созревает в тех частях растения, которые еще продолжают интенсивно расти; ситовидные элементы протофлоэмы при этом растягиваются и скоро перестают функционировать, со временем они полностью облитерируются. Метафлоэма дифференцируется позже и в растениях, в которых не наблюдается вторичного роста, составляет проводящую систему взрослого растения. Метафлоэма имеет большее количество ситовидных элементов, и они шире, чем протофлоэмные.

Ситовидные элементы – наиболее специализированные клетки флоэмы. К характерным особенностям ситовидных элементов относятся онтогенетически измененные протопласты и система межклеточных контактов с соседними ситовидными элементами, осуществляемых посредством специализированных участков клеточной оболочки, пронизанных отверстия-

ми. Эти участки называют ситовидными полями (на основе их сходства с ситом). Участки оболочки, несущие более дифференцированные ситовидные поля, т.е. поля с относительно крупными отверстиями, называются ситовидными пластинками.

Степень специализации ситовидных полей и особенности их распределения вдоль оболочки данной клетки позволяют классифицировать ситовидные элементы на ситовидные клетки и членики ситовидных трубок. Ситовидные пластинки обеспечивают более тесный контакт между члениками ситовидных трубок, чем ситовидные поля ситовидных клеток. Эволюционное значение этого различия в том, что членики ситовидных трубок специализировались для продольного передвижения растворов в большей степени, чем ситовидные клетки. Голосеменные и низшие сосудистые растения содержат ситовидные клетки, а покрытосеменные – ситовидные трубки.

Ситовидная трубка представляет собой ряд члеников, соединенных между собой концами посредством ситовидных пластинок. Размеры отдельных члеников: 150-300 мкм в длину и 20-30 мкм в диаметре.

В ходе онтогенеза протопласт ситовидного элемента претерпевает глубокие изменения. У семенных растений ядро дегенерирует. ЭПР становится гладким. Количество ЭПР сокращается по мере созревания клетки, рибосомы также исчезают. Диктиосомы в зрелых клетках не обнаруживаются. Остаются митохондрии, амилопласты и протеинопласты. Тонoplast разрушается, и граница между вакуолью и цитоплазмой исчезает.

Ситовидные элементы обычно формируют Ф-белок (флоэмный белок). Этот белок имеет вид нитей трубчатой формы со спиральным расположением субъединиц. Ф-белок проходит вдоль стенок члеников ситовидных трубок через ситовидные пластинки. Ф-белок вместе с раневой каллозой участвует в закупорке канальцев при повреждении ткани, предотвращая вытекание содержимого из ситовидных элементов. Каллоза – полисахарид из спирально закрученных цепей остатков глюкозы. Чем более старый ситовидный элемент, тем больше в нем откладывается каллозы, выстилающей отверстия ситовидных полей. Каллоза сужает просвет отверстий, но не прерывает плазмодесмы.

Движение органических веществ по флоэме зависит от функционального взаимодействия между ситовидными элементами и соседними паренхимными клетками.

Паренхимные клетки, которые специализируются в направлении функциональных связей с ситовидными элементами, обеспечивая регуляцию передвижения веществ по флоэме, называются клетками – спутниками.

Они связаны с члениками ситовидных трубок разветвленными плазмодесмами. Клетки – спутники метаболически активные. Содержат крупное ядро и ядрышко, много мелких вакуолей, рибосом. В клетках – спутниках размещается множество крупных митохондрий, что дает возмож-

ность осуществить синтез АТФ для транспорта органических веществ по ситовидным трубкам.

У голосеменных функциональные аналоги клеток – спутников – альбуминовые клетки. Но онтогенетически они не связаны с ситовидными клетками.

Флоэма и ксилема, как мы уже отмечали при общей характеристике проводящих тканей, размещаются вместе и образуют проводящие пучки.

Вокруг пучка формируется обкладка из живых или мертвых паренхимных клеток. У мхов пучки состоят только из ксилемы или только из флоэмы. Это простые, или неполные, проводящие пучки. Если пучки содержат и ксилему и флоэму, они являются полными.

Классификация полных проводящих пучков основана на двух признаках.

I. Наличие или отсутствие камбия.

- 1) если часть прокамбия сохраняется и преобразуется в камбий, пучок *открытый* (открыт для роста). У большинства двудольных;
- 2) если прокамбий полностью дифференцируется в проводящие ткани, как у однодольных, пучок *закрытый*.

II. Взаиморазмещение флоэмы и ксилемы.

- 1) флоэма ориентирована к поверхности органа, ксилема – внутрь. Это *коллатеральные пучки*. Бывают открытые и закрытые. У некоторых растений (пасленовые) с внутренней стороны ксилемы может быть дополнительная флоэма. Это биколлатеральный пучок;
- 2) *концентрические пучки*. Обычно закрытые.
 - а) ксилема окружает флоэму – амфивазальные (греч. *amphi* – вокруг, лат. *vas* – сосуд),
 - б) флоэма окружает ксилему – амфикрибральные.

Выделительные ткани

По месту локализации различают ткани внутренней и наружной секреции. Эволюционно внутренние выделительные ткани возникают из ассимиляционных и запасющих, а наружные связаны с покровными тканями.

Наружные выделительные ткани

Наружные выделительные ткани дифференцируются из протодермы. В основном это первичные ткани. Железистые трихомы имеют головку одно- или многоклеточную (клетки головки и продуцируют секрет) и ножку из нежелезистых клеток. Клетки железистых волосков во время секреции имеют плотную цитоплазму, но вакуоли очень мелкие. Обилия митохондрий не наблюдается. В клетках волосков отмечены тельца Гольджи и ЭПС, много плазмодесм.

Так, клетки головки эфирно-масличных железок имеют хорошо развитый а-ЭПР. Эфирное масло выделяется в пространство между целлюлозной оболочкой и кутикулой. При разрыве кутикулы масло выливается, после чего образуется новая кутикула и накапливается новая порция эфирного масла.

Железки, имеющие вид кубка на ножке, – пельтатные. В их образовании принимают участие ткани под эпидермой.

Близкие к пельтатным железкам – эмергенцы. В их образовании так же участвуют и эпидерма, и ткани под ней. Пример эмергенцев – жгучие волоски крапивы. Пузыревидный конец волоска погружен в эпидермальные клетки, которые возвышаются над поверхностью. Когда волосок соприкасается с кожей, кончик легко обламывается, т.к. в нем содержатся SiO_2 . Острые края проникают в кожу, а едкий клеточный сок, содержащий до 10% муравьиной кислоты, под давлением выталкивается в ранку.

Пищеварительные железки встречаются на листьях насекомоядных растений.

Каждая железка несет округлую капельку слизистого секрета. Это делает лист клейким. Чем больше бьется насекомое, тем больше железок оно задевает и тем плотнее приклеивается к листу. Есть столбчатые и сидячие железки. Пищеварительные ферменты синтезируются в сидячих железках. Ферменты находятся в увеличенных вакуолях. Сидячие железки не работают, пока жертва не дотронется до них. После такой стимуляции сидячие железки выделяют секрет, содержащий ферменты, переваривающие жертву. Продукты переваривания распределяются между растущими частями растения.

У древесных растений, например, у березы, яблони на зачатках листьев развиваются клейкие волоски. Эти волоски производят секрет, который пропитывает всю почку и покрывает ее поверхность. Когда почка раскрывается, и листья разрастаются, волоски высыхают и опадают. Следовательно, функция их – обеспечение защитного покрытия покоящихся почек.

Нектарники имеют вид железистых поверхностей или дифференцируются в специализированные структуры. Секреторные клетки в нектарниках имеют плотную цитоплазму и мелкие вакуоли, многочисленные митохондрии с хорошо развитыми кристами, клетки богаты и ЭПР. К секреторной ткани близко подходит проводящая. Между относительным количеством флоэмы в проводящей ткани, снабжающей нектарник, и концентрацией сахара в нектаре существует тесная связь. Если в проводящей ткани преобладает флоэма, то нектар может иметь до 50% сахара; если преобладает ксилема, то содержание сахара снижается до 8%.

Нектарники с проводящими пучками, в которых преобладает ксилема, в физиологическом смысле являются переходным звеном к гидатодам.

Гидатоды выделяют воду на поверхность листа из его внутренних частей. Этот процесс называется гуттацией. Гидатоды размещаются по

краю листа или на его верхушке. Основу гидатоды составляет эпитема, представляющая собой бесхлорофильную паренхиму, состоящую из мелких живых клеток с межклетниками. От соседних клеток эпитема ограничена более толстостенными клетками обкладки. Вода, поступающая из ксилемного проводящего пучка, проходит через эпитему и покидает лист через всегда открытые водяные устьяца.

Всасывающие ткани

Ризодерма (старое название – эпиблема) локализована в корне в зоне поглощения. Образована одним слоем клеток. При клеточном делении ядерный материал материнской клетки разделяется между дочерними клетками поровну, а цитоплазма распределяется неравномерно. В результате меньшие по размерам клетки – трихобласты – образуют корневые волоски, а у больших по размерам – атрихобластов – выростов не наблюдается. Основная функция атрихобластов – питание трихобластов.

Рост волоска осуществляется у его вершины, где клеточная оболочка остается мягкой. Оболочки волосков тонкие, кутикула отсутствует. В быстром растяжении оболочки корневого волоска активно участвуют пузырьки диктиосом. Одним из факторов, контролирующих рост корневого волоска, считается наличие Ca^{2+} . Кальцификация пектиновых веществ является причиной затвердения клеточной оболочки и последующего прекращения ее растяжения.

В период роста трихобластов крупное ядро находится в самом кончике волоска и служит центром высокой метаболической активности. Трихобласты существуют 15-20 дней, затем отмирают. На корнях трихобласты располагаются довольно густо и быстро образуются по мере движения корня в почве.

Установлено, что у одного четырехмесячного растения ржи около 14 млрд. корневых волосков с суммарной длиной более 10000 км и площадь поглощения 401м^2 . Такая большая поверхность позволяет им эффективно поглощать воду и растворенные в ней минеральные вещества.

У эпифитов (растения, которые растут на других растениях, но используют их только в качестве субстрата для прикрепления, питаясь самостоятельно), тропических орхидей на воздушных корнях вместо ризодермы образуется веламен. Клетки веламена размещаются несколькими слоями. Веламен состоит из плотно сомкнутых мертвых клеток со вторичными утолщениями клеточных оболочек в форме многочисленных узких полос, очень гигроскопичных. Веламен выполняет и функцию механической защиты и предохраняет растение от потери воды.

На нижней поверхности листьев растений, погруженных в воду, размещаются гидропоты. Это шаровидные клетки, гораздо крупнее соседних клеток, имеют вакуоли, ядро, много митохондрий. Гидропоты осуществляют избирательное поглощение веществ из водной среды.

Базальный слой присосок-гаусторий паразитических растений

Присоски-гаустории паразитических растений внедряются в ткани стебля или корня растения хозяина. Клетки базального слоя мелкие, без межклетников. Наружная стенка клеток имеет систему микроворсинок, плазмолемма которых напумпывает питательные вещества. Похожее строение имеет базальный слой щитка зародыша злаков.

Ткани, регулирующие прохождение веществ, или граничные (пограничные) ткани

Образуются из периферической основной меристемы. На осевых органах образуется первичная кора. Наружный ее слой – экзодерма, внутренний – эндодерма. Экзодерма и эндодерма относятся к тканям, регулирующим прохождение веществ.

Экзодерма

Экзодерма располагается под ризодермой (в корне), эпидермой (в стебле). Состоит или из однотипных клеток или из коротких и длинных клеток с живым протопластом. Может включать несколько слоев клеток. Целлюлозная оболочка клеток может суберинизоваться. Такая опробковевшая экзодерма становится самым наружным защитным слоем при разрушении ризодермы.

Эндодерма

Эндодерма дифференцируется в корне на уровне начала зоны поглощения. На ранних этапах развития эндодерма состоит из живых тонкостенных клеток. Потом на радиальных стенках клеток в виде полосы откладывается суберин. Отложение суберина распространяется и на срединную пластинку. Эти водонепроницаемые утолщения получили название поясков Каспари.

Биологическая роль поясков Каспари

Вода с растворенными в ней минеральными веществами, поступающая из почвы в корень, передвигается как по апопласту, так и по симпласту, пока она не достигнет эндодермы. Дальнейшее движение по апопласту не возможно, т.к. путь перекрыт барьером – пояском Каспари. Пояски Каспари заставляют воду с минеральными веществами стремиться в симпласт. Среди толстостенных клеток эндодермы сохраняются живые клетки с тонкими стенками. Это пропускные клетки. Образуются они обычно на против ксилемы. Через них осуществляется связь между первичной корой и центральным цилиндром.

У голосеменных и двудольных растений образованием поясков Каспари завершается дифференциация эндодермы. У однодольных на внутренней поверхности первичных оболочек клеток откладывается кроме су-

бери́на толста́я второ́ичная обо́лочка, кото́рая со вре́менем одре́веснива́ет. На́ружные обо́лочки кле́ток почти́ не утолща́ются.

Основные ткани

Основные ткани составляют большую часть тела растения. Занимают участки между тканями и присутствуют во всех вегетативных и репродуктивных органах. Образуются при дифференциации клеток апикальных меристем. Состоят из разнообразных по форме (округлых, цилиндрических, эллиптических...) живых паренхимных тонкостенных клеток. На основе выполняемой функции различают следующие типы основных тканей: ассимиляционная, аэренхима, запасающая.

Ассимиляционная ткань

Ассимиляционная ткань (хлоренхима) – интенсивно фотосинтезирующая простая ткань, клетки которой содержат многочисленные хлоропласты. Чаще хлоропласты размещаются в постенном слое и передвигаются как в результате циклоза, так и в зависимости от освещения клетки. Хлоренхима находится в молодых листьях, стеблях. Хлоренхима листьев называется мезофилл. Мезофилл делится на дифференцированный и недифференцированный. Недифференцированный мезофилл у хвойных. Клетки образуют складки оболочки, направленные к геометрическому центру клетки. Это складчатый мезофилл. Дифференцированный мезофилл подразделяется на столбчатый (палисадный) и губчатый.

Клетки палисадного мезофилла вытянуты в направлении, перпендикулярном поверхности органа. Располагаются ровными рядами. Межклетники маленькие и не везде есть.

Клетки губчатого мезофилла сравнительно небольшие по размерам. Располагаются рыхло, т.е. имеются большие межклетники.

Если хлоренхима образует очень крупные межклетники, то ткань называют аэренхимой. В этом случае ассимиляционные функции совмещаются с вентиляционными. Клетки могут иметь причудливую форму с разнообразными выростами. По форме клеток выделяют следующие типы аэренхимы: 1) типично паренхимные; 2) слабо прозенхимные (как правило, ориентированы вдоль оси органа) и 3) звездчатые. По типу межклетников аэренхима может быть:

1) мацерационная (когда межклетники образуются при ферментативном разрушении межклеточного вещества). Таким путем возникают типично паренхимные и звездчатые аэренхимы;

2) лизигенная (когда межклетники образуются в результате лизиса ряда клеток). Таким путем возникает слабо прозенхимная аэренхима;

3) релаксигенная (когда межклетники образуются в результате неравномерного роста частей органа, что приводит к разрыву клеток). Таким путем возникает слабо прозенхимная аэренхима.

Часто среди клеток аэренхимы размещаются склереиды, в основном идиобластично.

В большинстве аэренхиму содержат водные растения и растения, обитающие на заболоченных участках. У таких растений аэренхима служит и для транспорта газов, и как резервуар O_2 . Некоторая часть O_2 диффундирует из корня в почву и способствует улучшению неблагоприятных почвенных условий, участвуя в окислении токсических веществ.

Запасающие ткани

В них откладывается избыток продуктов метаболизма в определенный период развития растения. Выделяют следующие типы запасających тканей:

1) вакуолярный тип. Растворимые сахара входят в состав содержимого вакуолей. Встречается главным образом в плодах;

2) водозапасающий тип. В вакуолях есть слизистые вещества, способствующие удержанию влаги. Клетки крупные, тонкостенные. Расположены в стеблях и листьях растений-суккулентов (алоэ, агавы, кактусы) и растений засоленных местообитаний;

3) тип запасających тканей, до половины объема клеток которого приходится на оболочки, где запасное вещество – гемицеллюлозы;

4) органолептический тип.

Запасные вещества в виде крахмальных, алейроновых зерен, липидных капель. Только 5-10% приходится на воду. Этот тип ткани обычно встречается в семенах.

Запасающие ткани или образуют массив клеток, среди которого встречаются механические элементы, или входят в состав других тканей в качестве гистологических элементов.

ОРГАНОГРАФИЯ

Цель: изучить особенности строения вегетативных и репродуктивных органов растений. Показать связь строения органа с выполняемой функцией.

Органография – описание органов живого организма.

Орган – часть организма, дифференцированная морфологически и специализированная функционально. В соответствии с двумя главными функциями: поддержание жизни данного растения и воспроизведение его в ряде последующих поколений – выделяют вегетативные и генеративные (репродуктивные) органы.

Вначале мы будем изучать вегетативные органы, образующие систему побега и корневую систему. Элементом корневой системы является корень.

КОРЕНЬ

ПЛАН

1. Понятие о корне. Зоны корня.
2. Корневой чехлик. Его роль.
3. Апекс корня.
4. Первичное строение корня.
5. Образование боковых корней.
6. Переход ко вторичному строению корня. Вторичная структура корня.
7. Экологический аспект вторичного роста корня.
8. Дифференциация корней в корневых системах. Эволюционные уровни корневых систем.
9. Метаморфозы корневых систем.

Корень эволюционно возник позже побега и происходит от ризоидов первых наземных растений – риниофитов.

Разные части корня выполняют неодинаковые функции и характеризуются определенными морфологическими особенностями. Эти части получили название зон. Зоны молодого корня: зона деления, зона роста или растяжения, зона поглощения или всасывания и зона проведения.

Снаружи апикальная меристема прикрыта корневым чехликом. Живые паренхимные клетки чехлика продуцируют слизь. Слизистое вещество представляет собой сильно гидратированный полисахарид пектиновой природы. Он накапливается в пузырьках диктиосом, которые, сливаясь с плазмолеммой, высвобождают его в пространство между плазмолеммой и клеточной оболочкой. Затем слизь выходит на поверхность клеточной оболочки, где и образует мелкие капли.

Благодаря такому слизистому покрытию частички почвы прилипают к кончику корня и корневым волоскам. Слизь служит в качестве абсорбирующей поверхности, которая осуществляет обмен ионов. Слизистое покрытие охраняет кончик корня от вредных веществ почвы и от высыхания, создает благоприятные условия для поселения полезных бактерий.

По мере роста корня и проталкивания корневого чехлика вперед клетки на периферии чехлика слущиваются. Продолжительность жизни клеток от возникновения до слущивания составляет 4-9 дней в зависимости от длины чехлика и вида растения.

Корневой чехлик контролирует георецепцию корня. Место восприятия гравитации в чехлике – центральная колонка клеток – колумелла, в которой амилопласты действуют как статолиты (рецепторы гравитации).

Апикальная меристема состоит из мелких (10-20 мкм в диаметре) многогранных клеток с густой цитоплазмой и крупными ядрами.

У споровых растений моноинициальный тип апекса корня.

В корнях семенных растений описаны два основных типа апикальной организации. В одном из них все области имеют общие инициали. Это от-

крытый тип апикальной меристемы, который, вероятно, является филогенетически примитивным. Во втором типе каждая из трех частей, т.е. центральный (или проводящий) цилиндр, первичная кора и корневой чехлик, имеют свои собственные инициали. Это закрытый тип апикальной меристемы.

Инициали, ответственные за организацию клеточного роста на первых стадиях, в основном утрачивают митотическую активность на последующих стадиях роста корня. Вместо них митотическую активность проявляют клетки, расположенные несколько глубже в теле корня. Эти наблюдения послужили поводом для формирования теории покоящегося центра в апикальной меристеме. Согласно этой теории, самые дистальные клетки (дистальный – наиболее удаленная от центральной точки часть органа: нижний конец корня) в теле корня (первые инициали плеромы и периблемы) делятся редко, имеют примерно одинаковые размеры и низкие скорости синтеза НК и белка. Покоящийся центр имеет полусферическую или дисковидную форму, варьирует в объеме в зависимости от размера корня. Клетки покоящегося центра делятся приблизительно в 10 раз медленнее, чем соседние клетки.

В корнях, экспериментально поврежденных, покоящийся центр способен восстанавливать меристему. Т.е., покоящийся центр играет существенную роль в формировании структуры и в развитии корня.

Особенностью кончика корня является размещение продольных рядов клеток, берущих начало в апикальной меристеме.

Слои апикальной меристемы корня:

Дерматоген (греч. *derma* – кожа, *genos* – рождение) – наружный слой верхушечной меристемы, дифференцируется в ризодерму. Клетки дерматогена правильной формы.

Плерома (греч. *pleroma* – заполнение) – центральная часть верхушечной меристемы, дифференцируется в клетки центрального цилиндра. Клетки вытянуты по оси.

Периблема (греч. *periblema* – покров) – слой верхушечной меристемы между дерматогеном и плеромой, дифференцируется в клетки первичной коры.

Первичная кора дифференцируется на уровне зоны растяжения. В зоне поглощения на долю первичной коры приходится большая часть поперечного сечения. Называется «первичной» благодаря происхождению из первичной меристемы, «корой» – благодаря периферическому расположению.

Наружные клетки первичной коры, расположенные под ризодермой, называются экзодермой. Внутренний слой первичной коры – эндодерма.

Основная масса первичной коры – мезодерма. Мезодерма образована паренхимными клетками, расположенными рыхло, что способствует аэрации клеток корня.

Корни голосеменных и большинства двудольных рано сбрасывают первичную кору. У них клетки первичной коры остаются паренхиматоз-

ными. В противоположность этому первичная кора однодольных сохраняется на протяжении всей жизни корня, и ее клетки образуют вторичные лигнифицированные оболочки.

Центр корня занимает осевой цилиндр – стела. Начинает дифференцироваться в зоне роста. Формирование осевого цилиндра начинается с образования наружного его слоя – перицикла. Перицикл относится к первичным латеральным меристемам, клетки его долго сохраняют меристематическую активность. Обычно перицикл представлен одним слоем клеток, хотя бывает и многослойным.

У большинства семенных растений в перицикле закладываются боковые корни, возникают зачатки придаточных почек. У видов со вторичным ростом перицикл участвует в формировании камбия и дает начало первому слою феллогена.

Под перициклом закладываются клетки прокамбия, которые дают начало первичной флоэме, позднее – первичной ксилеме. Количество лучей ксилемы варьирует у разных видов от двух, трех, четырех до нескольких. Соответственно количеству лучей ксилемы корни называют диархными, триархными, тетрархными, полиархными. Первичными считаются тетрархные корни. У однодольных – полиархная стела.

Таким образом, общий план первичного строения корня и морфологическая дифференциация тканей показывают высокую степень специализации и приспособления корня к функциям всасывания и проведения воды и минеральных веществ.

Образование боковых корней

Боковые корни возникают на периферии центрального цилиндра на разных расстояниях от апикальной меристемы. Т.к. закладываются они в глубоко расположенных тканях корня, их происхождение называют эндогенным (с греч. «рождающийся внутри»). Боковые корни голосеменных и покрытосеменных закладываются в перицикле. Клетки перицикла, участвующие в образовании боковых корней, – корнеродная дуга.

Несколько слоев клеток корневого примордия может образовать и эндодерма.

В диархном корне боковой корень закладывается между флоэмой и ксилемой, в триархном, тетрархном – напротив ксилемы, в полиархном корне однодольных – напротив флоэмы. Клетки перицикла делятся в различных направлениях. В результате чего формируется небольшой корневой бугорок. Увеличиваясь в размерах, зачаток корня давит на эндодерму. Но оболочки эндодермы твердые. Поэтому эндодерма выпячивается. Выпуклость эндодермы называется корневым кармашком.

Примордий корня проходит через первичную кору, секретирова при этом ферменты, разрушающие клетки коры на своем пути. На ранних стадиях развития этот зачаток формирует корневой чехлик, апикальную и первичные меристемы. Со временем за счет дифференциации паренхим-

ных клеток в элементы ксилемы и флоэмы центральные цилиндры бокового и родительского корня соединяются между собой.

У однодольных первичная структура корня сохраняется на протяжении всей жизни и вторичные ткани не возникают. С возрастом могут увеличиваться размеры клеток, утолщаться клеточные оболочки, но общий «план» строения корня остается неизменным.

У голосеменных и двудольных происходят вторичные изменения, и формируется вторичная структура корня. Образование вторичной структуры корня связано прежде всего с деятельностью камбия. Камбий образуется путем деления тех прокамбиальных клеток, которые остаются недифференцированными между первичной флоэмой и первичной ксилемой. Затем клетки перицикла, локализованные снаружи от выступов ксилемы, также проявляют камбиальную активность.

Камбий откладывает к центру клетки вторичной ксилемы, к периферии – клетки вторичной флоэмы. Так образуются проводящие пучки. Их образуется столько, сколько было лучей первичной ксилемы. Под давлением нарастающих вторичных тканей клетки первичной флоэмы расплющиваются. Первичная ксилема сохраняет центральное положение и видна в виде звездочки. Со временем облитерируется и первичная ксилема.

При вторичном строении корня первичные ткани не функционируют как проводящие элементы. Ток веществ в обоих направлениях осуществляется по вторичным тканям.

Камбий, который берет начало в перицикле, образует широкие паренхимные лучи, которые размещаются между открытых коллатеральных пучков. Это первичные сердцевинные лучи. Они обеспечивают физиологическую связь центральной части корня с первичной корой. Позднее могут закладываться более узкие вторичные сердцевинные лучи, соединяющие вторичную ксилему и флоэму.

Вторичные изменения происходят не только в центральном цилиндре. Из-за нарастания в толщину проводящих тканей первичная кора отодвигается наружу, разрывается и сбрасывается вместе с эндодермой.

В наружной части перицикла берет начало феллоген и откладывает наружу феллему, а внутрь – многослойную феллодерму. Таким образом, корни двудольных, имеющих вторичное строение, покрыты перидермой.

В многолетних корнях феллоген возникает в глубине корня. Тогда корень как и стебель образует ритидом.

Важный экологический аспект вторичного роста корня представляет собой способность корней различных растений одного и того же вида к естественному срастанию. Там, где корни приходят в контакт один с другим, они объединяются благодаря вторичному росту. При срастании корней устанавливается непрерывность проводящей системы между обоими сросшимися партнерами. Благодаря срастанию корней многие деревья оказываются взаимосвязанными, и если некоторые из них вырубаются, то пни

еще долго остаются живыми. Срастание корней способствует быстрой передаче инфекции от одного дерева к другому.

Дифференциация корней в корневых системах проявляется в разных формах. Наибольшее значение имеет дифференциация на главные, боковые и придаточные корни.

В особую группу выделяют корни, возникающие в апикальных меристемах высших споровых растений. Предполагают, что они являются самой архаичной группой корней и сохранили наибольшее сходство с первичными корнями, которые входили в состав единой системы ветвления надземных и подземных осей. Корни, входящие в эту группу, называют апицигенными.

Основываясь на последовательности возникновения корневых систем в процессе эволюции и принадлежности к крупным систематическим группам, можно наметить три эволюционных уровня корневых систем.

I. Корневые системы высших споровых представлены исключительно системами апицигенных корней, последовательно сменяющимися друг друга, что и является основным механизмом обновления в корневых системах. Ветвление верхушечное или боковое, причем не исключено, что оба типа ветвления возникли независимо друг от друга. Нет метаморфозов и корней с узкой специализацией.

II. Корневая система голосеменных отличается наличием главного корня, что можно связать с появлением семени и биполярного зародыша с зародышевым корешком. В механизм обновления включились не только боковые корни подчиненных порядков, но и ризогенные придаточные корни (т.е. придаточные корни на корнях, придаточные корни на побегах не получили у голосеменных заметного развития). Специализированные и метаморфизированные корни единичны.

III. Корневая система покрытосеменных характеризуется сильным развитием придаточных корней, а также метаморфозов и корней с узкой специализацией. Механизмы обновления разнообразны и эффективны.

Метаморфозы корневых систем

Метаморфозы корневых систем – это совокупность анатомических и морфологических признаков, выработанных филогенетически и наследственно закрепленных и вызванных изменением физиологических функций. Метаморфоз (metamorphosis, греч. – превращение) – результат изменений, которые происходят на генетическом уровне и которые приводят к морфологическим и функциональным перестройкам органа, системы органов или организма в целом.

I. Метаморфозы, связанные с выполнением нетипичных функций:

- 1) дыхательные корни;
- 2) воздушные корни эпифитов;
- 3) ходульные корни;

4) корни подпорки.

II. Метаморфозы, связанные с гиперфункционированием:

1) корнеплоды;

2) корневые шишки;

3) корневые клубеньки;

4) микориза.

Корнеплоды характерны для двулетних двудольных растений. Это условное название. Развиваются из вегетативных органов и никакого отношения к плодам не имеют. В образовании корнеплода принимают участие нижняя часть стебля и корень.

В первый год жизни растение вегетирует, образуется корнеплод. На второй год формируются цветки, плоды, семена. Значит, корнеплод является органом запаса веществ, что позволяет растению пережить период покоя и завершить развитие на следующий год.

Типы корнеплодов:

1. Монокамбиальный.

Исходным является корень с диархным осевым цилиндром. Образование корнеплода начинается со вторичных изменений, связанных с заложением и работой одного камбиального кольца и дальнейшей паренхиматизацией.

Мы знаем, что камбий вовнутрь откладывает вторичную ксилему, наружу – вторичную флоэму. Анатомические отличия касаются места развития запасающей ткани. Если сильное развитие паренхимы происходит во флоэме, образуется флоэмный тип корнеплода – тип морковь. Если в ксилеме – ксилемный тип – тип репа.

2. Поликамбиальный тип корнеплодов.

Закладывается одно типичное камбиальное кольцо, остальные – дополнительные перициклического происхождения. Их может быть до 25. Эти дополнительные кольца камбия образуют открытые коллатеральные проводящие пучки. Чем дальше кольцо от первого камбиального кольца, тем больше запасающей паренхимы оно продуцирует. Пример поликамбиального корнеплода – свекла.

В моно – и поликамбиальных корнеплодах первичная кора рано отмирает и слущивается. Покровной тканью служит перидерма.

Таким образом, общим признаком всех корнеплодов является наличие большого количества запасающей паренхимы, пронизанной проводящими тканями. Тесная связь между проводящими тканями и запасными достигается благодаря разнообразным модификациям вторичного роста.

У некоторых растений запасающие корни формируются из боковых и придаточных корней в виде корневых шишек. Корневые шишки однодольных (любка) бескамбиальные, имеют первичное строение; двудольных – камбиальные, имеют вторичное строение. Пример: корневые шишки георгина флоэмного типа.

Корневые шишки по всей поверхности образуют придаточные корни, а в верхней части – придаточные почки и поэтому являются органами вегетативного размножения.

Известно, что рост растений чаще всего лимитирует недостаточное обеспечение их фиксированным азотом. Азот в форме стабильной молекулы N_2 составляет 80% атмосферы. Перед фиксацией (восстановлением N_2 до аммиака NH_3) эта молекула должна расщепиться. Фиксация азота осуществляется некоторыми свободноживущими бактериями, которые употребляют органическое вещество почвы. Некоторые бактерии поселяются на корнях высших растений. Растение «привлекает» бактерии при помощи органических корневых выделений. А микроорганизмы в свою очередь обеспечивают растение фиксированным азотом. Такая взаимопользательная ассоциация двух организмов называется симбиозом. Чаще всего корни образуют ассоциации с азотфиксирующими бактериями рода *Rhizobium*. Более 60 семейств двудольных и однодольных растений способны вступать в симбиоз с бактериями. Каждый вид растения имеет собственный симбиотический *Rhizobium*. Взаимное узнавание растения и бактерии осуществляется путем прикрепления особого белка – лектина, находящегося на поверхности трихобластов, к специфической бактерии. Корневые волоски под влиянием выделяемых бактериями ростовых гормонов деформируются. Бактерии проникают внутрь этих искривленных клеток. Внутри клеток бактерии размножаются, образуя инфекционную нить, заключенную в футляр из камеди. Эта нить проникает глубоко в корень. Результатом такого проникновения бактерий является сильное разрастание клеток мезодермы корня, что приводит к образованию клубеньков. Самая наружная часть клубенька долго остается меристематической зоной, а бактерии размещаются во внутренней части клубенька. Сама бактериальная ткань представлена мелкими клетками с вязкой цитоплазмой и огромным количеством бактерий. Бактериальная ткань окружена проводящими пучками, которые связаны с центральным цилиндром корня. Т.е. существует система транспорта для обмена питательными веществами между бактериями и растениями. Азотфиксирующие бактерии оказывают благоприятное воздействие и на азотное питание растений, и на почвенное плодородие.

Физиологическая активность корня, связанная с обеспечением растения водой и минеральными веществами, может усиливаться путем его симбиотической ассоциации со специфическим грибом. Такой тесный взаимопользательный симбиоз корней и грибов и есть микориза. Микориза известна у большинства сосудистых растений. Всего несколько семейств цветковых не образуют ее или образуют редко, например, капустные, осоковые.

Микоризные грибы играют ключевую роль в минеральном питании сосудистых растений. Значительная роль микоризы в поглощении и переносе фосфора.

При двустороннем транспорте (перемещении фосфатов от грибов к растениям и углеводов в обратном направлении) потеря и поглощение происходят в апопластической зоне между плазматическими мембранами растения и гриба.

Микоризные грибы используют те источники Р, которые обычно не доступны растениям. Микориза способствует также поглощению растениями Zn, Mn, Cu. Эти элементы в почве слабоподвижны, и поэтому вокруг корневых волосков быстро образуются обедненные ими зоны. Сеть гифов микоризных грибов распространяется на несколько сантиметров от каждого корня и тем самым увеличивает поверхность поглощения корней.

Грибы-микоризообразователи положительно влияют на водный режим растения, что обусловлено способностью гриба поглощать воду с относительно сухой почвы. Микоризы препятствуют заражению корней паразитическими грибами и бактериями.

Различают следующие типы микоризы:

1) эктомикоризы: гриб покрывает весь кончик корня густым чехлом и проникает в межклетники;

2) эндомикоризы: гриб внедряется внутрь клеток.

Эктомикориза характерна для определенных семейств деревьев и кустарников (сосновые, ивовые, буковые). Формируется эктомикориза на молодых, еще не опробковевших корнях. Эктомикоризные корни короткие, разветвленные и выглядят разбухшими.

У таких корней развитие корневых волосков подавлено и объем апикальной меристемы и корневого чехлика может быть уменьшен. Функцию корневых волосков выполняют гифы.

Эндомикоризные корни по форме похожи с обычными корнями, но отличаются от них более темной окраской. Грибные гифы проникают в клетки коры корня, где образуют везикулы (вздутия) и арбускулы (древовидные разветвления). Поэтому эндомикоризу часто называют везикулярно-арбускулярной. В определенных условиях гифы гриба могут «перевариваться» клетками. Корневые волоски на корнях сохраняются. Это наиболее распространенный тип микоризы. Встречается приблизительно у 80% всех сосудистых растений, а именно у травянистых растений, включая зерновые; у кустарников, деревьев (яблони, клены...). У молодого растения тополя, например, формируется везикулярно-арбускулярная эндомикориза, а по мере старения – чехольчатая эктомикориза.

Для вересковых Ericaceae характерна эрикоидно-арбускулярная микориза. Гриб вокруг корня образует мощное скопление гифов, а тонкие боковые гифы проникают в клетки коры корня. Эти микоризные грибы значительно снижают токсичность почв для вересковых, что позволяет этим растениям поселяться на кислых, бедных питательными веществами почвах.

Встречается еще один тип – эндомикориза орхидных. Семена орхидных в природе прорастают только при наличии соответствующих грибов.

Вообще в природных условиях микоризные ассоциации скорее являются правилом, чем исключением.

Исследование остатков древнейших сосудистых растений показало, что эндомикориза встречалась у них не реже, чем у современных растений. Это дало возможность допустить, что возникновение микоризы в процессе эволюции могло быть одним из факторов, позволившим растениям заселить сушу. Учитывая слабое развитие почвы во время этого заселения, можно допустить, что микоризные грибы были основой минерального питания растений. Современные растения-пионеры с микоризой имеют больше шансов на выживание на бедных почвах.

Растения с микотрофным типом питания более устойчивы к наличию тяжелых металлов в окружающей техногенной среде.

Несколько слов о корнях растений влажного тропического леса. Более распространены, чем ходульные, досковидные опорные корни. Корни напоминают доски, прислоненные верхними концами к дереву. В то время как ходульные корни являются придаточными корнями, которые возникают на стволе и растут вниз, образование досковидных корней связано с боковыми корнями, растущими непосредственно под поверхностью почвы. Боковые корни развивают вертикальные выросты, треугольные в поперечном сечении, которые прилегают к стволу дерева.

Древесина досковидных корней часто тверже, чем остальная древесина того же дерева, и нередко они бывают покрыты тонким слоем коры. Судя по кольцам прироста, видимым на поперечном разрезе этих корней, вначале это нормальные, округлые в сечении корни, но затем они развивают очень сильное утолщение на верхней стороне. Количество досковидных корней у дерева варьирует от 1 до 10, но в большинстве случаев их три или более. В тропиках образование досковидных корней особенно заметно у деревьев, растущих в болотистых лесах и на плохо дренированных почвах. Нередко досковидные корни используют для промышленных целей. Так, досковидные корни произрастающего в Индонезии дерева *Koompassia excelsa* идут на изготовление обеденных столов.

ПОБЕГ

ПЛАН

1. Определение побега.
2. Апекс побега.
3. Первичное строение стебля.
4. Стебель однодольных.
5. Вторичный рост стебля. Типы стебля.
6. Стебель многолетних растений.
7. Лист. Линии эволюции листа.
8. Морфология листа.
9. Анатомическое строение листовой пластинки.
10. Экологическая анатомия растений.
11. Онтогенез листа.
12. Понятие о стеле. Классификация стел.
13. Листорасположение. Его типы и закономерности.
14. Нарастание и ветвление.
15. Почка. Классификация почек.
16. Метаморфозы побега.

Побег как и корень является основным вегетативным органом растения. Побег выполняет функцию воздушного питания, может выполнять и ряд других функций и способен к метаморфозам.

Вегетативный невидоизмененный побег состоит из осевой части – стебля, листьев и почек. Главная внешняя черта, отличающая побег от корня, – это олистивность побега.

Участок стебля, который связан с возникновением боковых органов (ветвей, листьев и пр.) – узел. Участок стебля между соседними узлами – междоузлие. Внутренний угол между листом и стеблем – пазуха листа. Каждый повторяющийся элемент побега (узел с листом и почкой в пазухе листа и междоузлие) образует метамер. Побег, таким образом, состоит из серии метамеров, т.е. имеет метамерное строение.

В начале 90-х годов XX века американскими учеными вместо понятий узла и междоузлие для анализа роста и дифференциации растения было предложено понятие – стеблевой элемент. Стеблевой элемент – это участок стебля между краями листовых примордиев. Выявляется на апексе побега, где еще нет междоузлие. Т.е. новое понятие «стеблевой элемент» соответствует понятию «метамер».

Строение апикальной меристемы побега сложнее, чем в корне. Ведь в побеге апикальная меристема не только образует клетки первичных тканей, но и участвует в формировании примордиев листьев и пазушных почек, развивающихся затем в боковые побеги. Эта меристема не защищена структурой, подобной корневому чехлику.

Типы апексов такие же, как и в корне: моноинициальный, зональный, ярусный. Количество ярусов больше, чем в корне.

Эволюционно примитивный моноинициальный апекс. Пример такого типа апекса у хвощей. Одиночная крупная вытянутая апикулярная клетка сильно вакуолизована. Делится в направлениях, параллельных своим поверхностям (за исключением самой наружной поверхности). Ближайшие производные клетки также сильно вакуолизованы, но по мере их деления возникают мелкие клетки с густыми протопластами. Такие клетки обнаружены по периферии верхушки стебля, где закладываются листовые зачатки.

Вегетативный апекс побега большинства цветковых построен по типу туники – корпуса – двух зон, отличающихся плоскостями клеточных делений. Туника (лат. – оболочка) включает наружные слои клеток, делящихся антиклинально (перпендикулярно к поверхности) и обеспечивающих увеличение поверхности. Корпус (лат. – тело) – центральная группа клеток под туникой, делятся в разных плоскостях, образуя основной объем побега. Корпус и каждый слой туники имеют свои собственные инициали. В тунике инициали размещаются в центре по оси. Двудольные имеют в основном двуслойную тунику, однодольные – однослойную, реже двуслойную.

В то время как концепция туники – корпуса способствует нашему пониманию расположения и роста клеток в самой апикулярной меристеме, распознавание различных по характеру зон клеток в прилегающих к ней областях помогает выявить вклад меристемы в дифференциацию тканей и органов в побеге. Наличие в апикулярной меристеме зон, имеющих различные цитологические характеристики, есть цитогистологическая зональность.

Корпус соответствует области клеток, называемой зоной центральных материнских клеток. Клетки этой зоны сильно вакуолизованы – черта, связанная с относительно низкой скоростью митотической активности. Зона центральных материнских клеток окружена периферической меристемой, возникающей частично из туники, частично из корпуса. С наружного слоя туники берет начало гистоген протодерма. Периферическая меристема происходит из латеральных производных апикулярных инициалей и из центральных материнских клеток. Сердцевинная меристема формируется в результате делений по периферии центральных материнских клеток в слое, называемом переходной зоной. Клетки периферической зоны имеют густые протопласты, следовательно, обладают высокой митотической активностью.

В определенных местах с особенно высокой активностью закладываются листовые бугорки (или первичные бугорки).

Возникновение нового листового примордия связано с изменением направления делений клеток, которому предшествует изменение ориента-

ции микротрубочек в периферических слоях цитоплазмы. Осмотическое давление также влияет на рост примордия.

В период активного роста апикальная меристема побега образует листовые примордии так быстро, что узлы и междоузлия вначале не отличаются. Постепенно участки между ярусами листьев начинают расти, вытягиваться и приобретают вид междоузлий. В то же время области прикрепления листьев оформляются в узлы.

Ниже, где появляются зачатки листьев, наблюдается вакуолизация. Это указывает на начало дифференциации первичной коры и сердцевины. Сильная вакуолизация в первичной коре и сердцевине свидетельствует о наличии меристематической зоны, называемой остаточной меристемой. Она выглядит так, как если бы была остатком апикальной меристемы, сохранившимся среди более дифференцированных тканей. Ниже места закладки листового зачатка в остаточной меристеме путем продольных делений, без последующего разрастания клеток в ширину, образуются несколько вытянутые клетки первого прокамбия.

На следующих стадиях развития в остаточной меристеме дифференцируется все больше прокамбиальных тяжей. После того, как сформировались все проводящие пучки данного уровня стебля, остаточная меристема дифференцируется в межпучковую паренхиму. В узлах часть остаточной меристемы становится паренхимой листовой щели.

Прокамбий может закладываться сплошным кольцом или отдельными тяжами. Если прокамбий залегает сплошным кольцом, формируется беспучковый (непучковый) тип строения стебля. Если прокамбий закладывается отдельными тяжами, образуется пучковый тип строения стебля. Поэтому в стебле по-разному размещаются первичные проводящие ткани: в первом случае сплошным кольцом, во втором – отдельными проводящими пучками, разделенными участками основной паренхимы – сердцевинными лучами.

В коллатеральных проводящих пучках первичная флоэма появляется во внешней части прокамбиального тяжа, первичная ксилема – во внутренней. Последующая дифференциация флоэмы происходит центростремительно: новые элементы флоэмы появляются ближе к центру стебля. Ксилема дифференцируется в противоположном направлении – центробежно.

Вся стела, или центральная часть стебля состоит из проводящих тканей, сердцевины (иногда она разрушается), перицикла. Наружу от перицикла размещается первичная кора. В состав первичной коры (а образуется она из периферической меристемы) входит хлоренхима, иногда секреторные элементы. Самый наружный слой периферической меристемы не образует экзодерму, как в корне, а дифференцируется в колленхиму, которая залегает или в виде тяжей или сплошным кольцом (в зависимости от типа строения стебля: пучковый или беспучковый). Самый внутренний слой

первичной коры – эндодерма. Но в стебле она не выполняет регулирующей функции, как в корне. В эндодерме откладываются крахмальные зерна, и поэтому ее называют крахмалоносным влагалищем. Иногда в ней есть кристаллы оксалата кальция.

Перицикл быстро теряет меристематическую активность и преобразуется в склеренхиму, залегающую сплошным слоем или тяжами в зависимости от типа строения стебля.

Сердцевина представлена тонкостенными паренхимными клетками, в которых откладываются запасные питательные вещества. Здесь встречаются клетки-идиобласты, заполненные кристаллами, слизями и т.д. Периферическая часть сердцевины называется перимедуллярной зоной (греч. peri – вокруг, medulla – сердцевина). Клетки перимедуллярной зоны более мелкие, долго сохраняют свою жизнедеятельность.

У однодольных исходным является пучковый тип строения стебля, т.е. прокамбий залегают тяжами. Но вторичная меристема – камбий – никогда не возникает, и поэтому отсутствуют вторичные проводящие ткани. Даже при утолщении стебель образован только первичными тканями. Толстый стебель однодольных (пальмы, алоэ) развивается благодаря делению и растяжению клеток основной паренхимы. Такой рост называется диффузным вторичным ростом.

У однодольных первичная кора и центральный цилиндр не разделены четкой границей, как у двудольных, и стела подступает под эпидермис.

Для однодольных характерен диффузный тип строения стебля, когда закрытые проводящие пучки рассеяны по всему стеблю. В процессе удлинения междоузлий первичные элементы флоэмы и ксилемы (протофлоэма и протоксилема) растягиваются и разрушаются, в результате чего с ксилемной стороны пучка образуется крупная воздухоносная полость. Поэтому на лабораторных занятиях, когда мы смотрели типы пучков, на постоянном препарате поперечного среза стебля кукурузы было видно, что зрелый проводящий пучок включал два широких сосуда метаксилемы, воздушную полость, метафлоэму. Каждый пучок заключен в обкладку из склеренхимных клеток.

У однодольных часто отмирает сердцевина стебля, и на ее месте образуется полость. Такой полый стебель с хорошо выраженными узлами называется соломиной. Соломина характеризуется сильным развитием механической ткани, которая образует кольцо на периферии стебля. У зрелых растений хлоренхима разрушается, и соломина приобретает золотисто-желтую окраску, свойственную склеренхиме. Вообще для однодольных характерна сильная склерификация стебля, когда до 30% всех тканей приходится на склеренхиму и может быть частичная лигнификация оболочек живых паренхимных клеток.

В стебле двудольных вторичный рост является результатом деятельности камбия. Камбий появляется в конце первого года роста побега и спо-

способствует утолщению стебля. Камбий возникает частично из прокамбия в проводящих пучках, а частично из межпучковой паренхимы. В зависимости от места образования участки камбия называются пучковым и межпучковым камбием. Будущие камбиальные клетки в межпучковых зонах детерминированы задолго до начала камбиальной деятельности. Камбий образуется сначала в клетках, прилегающих к пучку, затем распространяется вглубь сердцевинного луча. В результате межпучковый и пучковый камбий образуют в стебле сплошное камбиальное кольцо.

Различают три типа вторичного роста:

1) тип кирказон *Aristolochia*.

Исходным является пучковый тип строения стебля. Первичные проводящие пучки разделены широкими сердцевинными лучами. Пучковый камбий образует вторичные проводящие ткани, межпучковый – лучевую паренхиму. Такое пучковое строение сохраняется.

2) тип подсолнечник *Helianthus*.

Так же исходным является пучковый тип строения. Но вторичные проводящие ткани образуются как пучковым, так и межпучковым камбием. Вторичные проводящие пучки, образованные межпучковым камбием, отличаются от первичных меньшими размерами и отсутствием над пучком механической ткани перициклического происхождения. При продолжительном действии камбия вторичных пучков становится все больше. Они разрастаются, сливаются между собой, образуя сплошное кольцо вторичных проводящих тканей.

3) тип липа *Tilia*.

Исходным является беспучковый тип строения стебля. Общее камбиальное кольцо образует вторичные проводящие ткани. Но время от времени камбий формирует паренхимные клетки, которые в дальнейшем дифференцируются во вторичные лучи.

Строение стебля многолетних растений

У древесных и кустарниковых двудольных, а также у хвойных вторичные утолщения продолжаются много лет, и стволы у некоторых видов достигают несколько метров в диаметре. Утолщения связаны с деятельностью длительно функционирующего камбия и отчасти феллогена – двух вторичных боковых меристем. Топографически в стебле многолетнего древесного растения можно выделить три основных части: кору, древесину и сердцевину. Граница коры и древесины проходит по камбию.

Клетки камбия, в отличие от типичных меристематических клеток, всегда сильно вакуолизированы. Состояние цитоплазмы клеток камбия изменяется по сезонам.

В камбиальной зоне или камбиальном кольце встречаются две формы клеток камбия: вытянутые в вертикальном направлении веретеновидные клетки (инициали) и вытянутые в горизонтальном направлении шаро-

видные клетки – лучевые инициали. Если веретеновидные клетки размещаются правильными горизонтальными рядами, камбий называют ярусным. Если такого порядка в размещении веретеновидных клеток нет – камбий неярусный.

Ярусный камбий дает начало ярусной древесине и ярусной вторичной флоэме. Из неярусного камбия возникает неярусная древесина и неярусная вторичная флоэма. В эволюционном плане ярусные древесины и флоэмы считаются более высокоспециализированные, чем неярусные.

С утолщением стебля увеличивается и окружность слоев камбия. Это возможно благодаря делению камбиальных клеток в радиальном направлении.

Среди камбиальных клеток выделяют средний инициальный слой. Клетки его в результате деления формируют производные во внутреннем, а затем во внешнем направлении. За одинаковый промежуток времени во внутрь откладывается 2-3 клетки, а во внешнем направлении – только одна клетка. В результате древесины формируется больше, чем луба.

Лучевые клетки (инициали) образуют сердцевинные паренхимные лучи: первичные, которые тянутся от сердцевины к коре; и вторичные сердцевинные лучи более короткие, т.к. возникают из лучевых клеток, возникших позже.

Серцевинные лучи могут быть однорядные и многорядные; гомогенные (т.е. состоящие из одинаковых клеток) и гетерогенные (в состав луча входят клетки, разные по строению).

Значение сердцевинных лучей: это место запасания питательных веществ (крахмала, липидов), что играет роль в период покоя (например, зимой).

Серцевинные лучи обеспечивают радиальный перенос воды и минеральных солей из ксилемы по апопласту к камбию и вторичной флоэме, а в обратном направлении по симпласту питательных веществ.

И, наконец, по межклетникам осуществляется газообмен.

Древесина

Древесина образуется камбием и нарастает в центробежном направлении. Т.к. в нашей зоне камбий работает периодически: начинает функционировать рано весной и прекращает деятельность в конце лета, то в древесине видна концентрическая слоистость. Весной, в начале вегетационного периода, образуется ранняя древесина. Ее сосуды широкие, тонкостенные, способные проводить значительное количество воды. Вода необходима для инициации роста, особенно для увеличения в размерах новых клеток (например, клеток развивающихся листьев). Поздняя древесина содержит меньше сосудов. Они более узкие, толстостенные. Переход от ранней к поздней древесине того же года может быть постепенным. Однако граница поздней древесины одного года с ранней древесиной следующего

года всегда резкая и хорошо видна на поперечном срезе. В результате образуется годовой прирост (годичное кольцо или годичный слой).

По размещению сосудов в годовом (годичном) приросте различают следующие виды древесины.

Если сосуды располагаются в основном в ранней древесине, а в поздней они отсутствуют или размещаются только мелкие сосуды, как, например, древесина дуба, ясеня, – это кольцесосудистая древесина.

Если сосуды располагаются равномерно по всему годовому приросту, хотя диаметр их в поздней древесине уменьшается, – это рассеянососудистая древесина. Встречается у березы, клена, тополя.

Есть и переходные формы между этими видами древесины.

Поскольку древесина выполняет проводящую, механическую и запасающую функции, то и в ее состав входят кроме элементов ксилемы механическая ткань в виде склеренхимы и запасающая в виде основной паренхимы. Строение всех анатомических элементов, их количество, размещение придают древесине разных растений специфические особенности, характерные для определенной таксономической группы.

Например, у более подвинутых в эволюционном плане растений есть специализированная механическая ткань (склеренхима). Примитивные в эволюционном плане двудольные (магнолиевые) не имеют древесинных волокон. Механическую роль в этом случае выполняют трахеиды.

В древесине некоторых растений есть переходные формы от трахеид к либриформу (либриформ – специализированные механические элементы древесины, состоящие из прозенхимных, заостренных на концах клеток с толстыми одревесневевшими оболочками). Встречается и перегородчатый либриформ. Его исходная веретеновидная клетка с толстыми вертикальными оболочками разделена поперек на отдельные короткие живые клетки. Такие гистологические элементы морфологически и функционально приближаются к древесной паренхиме.

Древесная паренхима выполняет запасающую и частично проводящую роль. Клетки паренхимы живые. Размещается древесная паренхима горизонтальными и вертикальными рядами. Горизонтальные ряды образуют сердцевинные лучи. Их особенности мы уже рассмотрели. Вертикальные ряды образуют саму древесную паренхиму.

Если древесная паренхима рассеяна по всему годовому приросту, это диффузная паренхима. Характерна для древесины липы, дуба, груши.

Если древесная паренхима размещается вокруг сосудов, это паратрахеальная паренхима. В древесине ясеня, клена.

По внешней границе годового прироста располагается терминальная паренхима. Пример: древесина ивы, лиственницы, магнолии.

Древесина голосеменных растений

Особенность ее строения – это отсутствие сосудов. Трахеальные элементы неперфорированы и представлены трахеидами, выполняющими и проводящую и механическую роль.

Для трахеид хвойных характерны крупные окаймленные поры с торусом. Трахеиды длинные с заостренными концами. Ранние трахеиды крупные, тонкостенные. Поздние трахеиды сплюснуты в радиальном направлении, толстостенные.

У сосен паренхимные клетки связаны со смоляными ходами. Горизонтальные смоляные ходы сердцевинных лучей связаны с вертикальными смоляными ходами, в результате чего создается единая смоловыделительная система. Смола защищает растение от поражения грибами-паразитами и жуками-короедами.

Мы видим, что древесина голосеменных и двудольных растений имеет существенные структурные отличия. Поэтому ее разделяют на две основные группы. Древесину голосеменных относят к мягким, а древесину двудольных – к твердым древесинам. Эти термины «твердая» и «мягкая» не обязательно сводятся только к степени плотности и твердости. Различия связаны, как мы уже сказали, со структурными особенностями.

В наклонных или изогнутых стволах возникает реактивная древесина. Ее образование вызвано тенденцией ветвей и стволов противодействовать нагрузкам, возникающим при наклонном положении, т.е. ее образование связано с процессом выпрямления этих частей растения.

Наиболее важными факторами, обуславливающими развитие реактивной древесины, являются гравитационные силы и распределение эндогенных стимуляторов роста.

Реактивная древесина отличается от обычной и анатомически и химически. Клетки реактивной древесины подвергаются в большей мере лигнификации и утолщению оболочки. У хвойных она более плотная и темная, чем окружающая ткань. Ее трахеиды короче, чем трахеиды нормальной древесины.

Радиоактивность стволовой древесины уменьшается от наружных слоев к сердцевине. Происходит некоторое увеличение загрязненности древесины от основания ствола к вершине.

Достаточно высокое содержание радиоактивных веществ в коре и побегах свидетельствует об их внешнем аэральном загрязнении.

Кора

Этот термин объединяет все ткани снаружи от камбия. Это уже вторичная кора, т.к. образуется вторичной меристемой – камбием (в отличие от первичной, которая формируется при дифференциации клеток первичной меристемы).

В состав вторичной коры входят вторичная флоэма, склеренхима (лубяные волокна и каменистые клетки), основная паренхима. Совокуп-

ность механических элементов называют твердым лубом, проводящие элементы и основная паренхима – мягкий луб.

Во вторичной коре встречаются секреторные клетки, смоляные каналы. Основная функция вторичной коры – проведение пластических веществ, также функция защиты.

На вторичную флоэму приходится значительно меньшая доля объема ствола, чем на вторичную ксилему. Это объясняется тем, что, во-первых, камбий образует меньше флоэмы, чем ксилемы, и, во-вторых, старая, нефункционирующая флоэма постепенно сминается.

В связи с увеличением окружности осевого органа паренхимные лучи расширяются и напоминают треугольник, вершина которого направлена в сторону камбия. Такая паренхима называется дилатационной (лат. dilatio – расширение). Такое размещение паренхимы предохраняет луб от разрыва при росте стебля в толщину.

У хвойных вторичная флоэма имеет более простое строение. В лубе голосеменных гистологические элементы размещаются равномерно и, конечно, присутствуют смоляные каналы.

Все ткани снаружи от феллогена (имеется в виду самый внутренний пробковый камбий) по мере суберинизации пробковых клеток перестают получать воду и минеральные вещества. Эти все перидермы с остатками коры (отмершими клетками паренхимы и флоэмы) составляют наружную (внешнюю) кору. Живая часть коры между камбием и самым внутренним слоем феллогена называется внутренней корой.

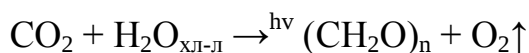
Так, опираясь на наши знания из темы «Ткани» мы рассмотрели анатомическое строение стебля как осевого органа побега.

Сейчас рассмотрим строение бокового органа побега – листа.

Лист

Лист – главный фотосинтезирующий орган высших растений. Строение листа и его функции тесно взаимосвязаны.

Из суммарного уравнения реакций фотосинтеза:



можно сделать вывод, что 1) листьям нужен источник CO_2 и вода; 2) листья должны быть приспособлены к поглощению солнечной энергии, у них должен быть хлорофилл; 3) как один из продуктов реакции будет выделяться O_2 ; 4) углевод должен или откладываться в запас или транспортироваться в другие части растения. Лист – весьма специализированный орган, отвечающий всем этим требованиям.

Вся эволюция листа, как вегетативного органа проходила по пути развития приспособленности к наилучшему использованию света.

По микрофильной линии эволюции лист рассматривается как вырост телом архайчных растений типа риниофитов и сохраняет структуру строения осевого органа.

По макрофильной линии эволюции лист возник в результате сплющивания, размещения теломов в одной плоскости и последующего объединения их в одно целое. При этом была утеряна способность к длительному верхушечному нарастанию и ветвлению. Каковы же морфологические и анатомические особенности листа, возникшие в результате длительной эволюции?

Взрослый лист обычно состоит из листовой пластинки и черешка. Черешок – узкая стеблевидная часть листа между листовой пластинкой и узлом побега, при помощи которой лист ориентируется в пространстве и размещается наиболее благоприятно относительно света. Через черешок осуществляется связь листовой пластинки и стебля. В черешке хорошо развиты проводящие и механические ткани. При листопаде в черешке образуется отделительный слой.

Самая нижняя часть листа, сочлененная со стеблем, называется основой листа. Основа листа может принимать разнообразную форму. Чаще всего имеет вид небольшого утолщения и называется листовой подушечкой. Чаще при основе листа имеются разной формы и размера парные боковые выросты – прилистники. Прилистники могут быть листовидные и служить дополнительной ассимилирующей поверхностью. Прилистники могут быть игловидные и выполнять функции защиты растения. Встречаются чешуевидные, пленчатые прилистники. В эволюционном плане наблюдается редукция прилистников и у эволюционно молодых растений они рано опадают или вообще отсутствуют.

У некоторых злаков, сельдерейных (зонтичных) основа листа разрастается и образует замкнутую или незамкнутую трубку – листовое влагалище. Листовое влагалище способствует длительному сохранению интеркалярной меристемы и служит средством дополнительной опоры побега.

Основная часть листа – листовая пластинка. В результате неравномерного освещения верхней и нижней сторон листа пластинка имеет дорзовентральное строение, т.е. строение верхней стороны листа, брюшной, отличается от строения нижней стороны, спинной. Верхняя сторона листа называется брюшной, т.к. в почке эта сторона внутренняя и повернута к оси побега. Нижняя, спинная, сторона листа в почке повернута наружу от растения. Таким образом, лист с дорзовентральной симметрией – двусторонний или билатеральный или бифациальный. Характерен для двудольных.

Лист, имеющий радиальную симметрию, – эквифациальный. Такие утолщенные, цилиндрической формы листья встречаются у толстянковых. Односторонние, или изолатеральные унифациальные, листья характерны для злаков, лука.

Рассмотрим анатомическое строение листовой пластинки.

Как корень и стебель, лист состоит из покровной, проводящей и основной тканей. Т.к. лист обычно не имеет вторичного роста (за исключением незначительного роста в черешках и крупных жилках), в качестве покровной ткани у него сохраняется эпидерма.

Устьица в основном встречаются на нижней поверхности листа. В листьях двудольных устьица рассеяны по всей поверхности листа без видимого порядка. В листьях однодольных и хвойных они распределены рядами, параллельными продольной оси листа. В эпидерме некоторых злаков есть моторные или двигательные клетки. Они крупнее обычных клеток эпидермиса. Вакуоль занимает почти всю клетку. При потере тургора эти клетки сокращаются и способствуют складыванию или скручиванию листа.

Большая часть основной ткани листовой пластинки приходится на долю мезофилла. Мезофилл дифференцированный. Палисадный мезофилл размещается к верхней стороне пластинки, губчатый – к нижней. Листья с таким строением и есть бифациальные или дорзовентральные.

Если палисадный мезофилл размещается с двух сторон листа, лист унифациальный или изолатеральный.

В мезофилле злаков отчетливой дифференциации на палисадную и губчатую хлоренхиму нет. Клетки мезофилла расположены радиально вокруг пучков.

Проводящие пучки листа называются жилками, а система ветвления жилок – жилкование. Особенности расположения проводящих пучков в листовых пластинках обуславливают разные типы жилкования, которое может быть дихотомическим, параллельным, дуговидным, пальчатым и перистым.

В зависимости от того, как жилки более высоких порядков ветвления связаны между собой, отличают открытое (дихотомическое) и закрытое жилкование. При дихотомическом жилковании жилки ветвятся дихотомически, отходят под острым углом и доходят до края листовой пластинки, нигде не сливаясь с соседними жилками. При закрытом жилковании мелкие жилки в результате анастомозов (перекрещиваний) образуют сеть, которой бывает пронизана вся пластинка или большая ее часть.

Листья с пальчатым и перистым жилкованием, а это в основном двудольные, имеют среднюю, наиболее крупную жилку. Жилка состоит из первичной ксилемы и первичной флоэмы, возникающих из прокамбия и объединенных в коллатеральные пучки. Между ксилемой и флоэмой часто формируется камбий, но он не действует. Поэтому ксилема и флоэма – первичные.

Пучки образуют в листе непрерывную систему, связанную с проводящей системой стебля. Поэтому ксилема всегда ориентирована к морфологически верхней стороне листа, а флоэма – к морфологически нижней.

Средняя жилка связана латерально с уступающими ей по величине боковыми жилками. Каждая из них связана с еще более мелкими, а те в

свою очередь расчленяются на еще более мелкие и т.д. Количество порядков ветвления у двудольных варьирует от 2 до 5 и более. Самые мелкие ветви образуют ячейки, внутри которых замкнуты небольшие участки мезофилла – ареолы.

В открытой дихотомической системе жилкования замкнутые ячейки отсутствуют.

В листьях однодольных (с параллельным жилкованием) продольные жилки связаны между собой более мелкими жилками – комиссуральными пучками, которые располагаются в виде простых поперечных перемычек. Количество проводящих тканей в мелких жилках постепенно уменьшается. В окончаниях пучков ксилемные элементы часто тянутся на большее расстояние, чем флоэмные. Ксилема в окончаниях жилок обычно состоит из коротких трахеальных элементов, флоэма – из коротких узких ситовидных элементов и крупных клеток-спутников.

Небольшие проводящие пучки, локализованные в мезофилле, окружены одним или несколькими слоями компактно сложенных клеток, образующих обкладку пучка. Обкладки пучка могут быть паренхимными или склеренхимными. У некоторых видов наблюдается суберинизация клеточных оболочек в обкладках пучков, что свидетельствует о том, что клетки обкладки могут функционировать как эндодерма.

В крупных жилках с одной или с двух сторон находится колленхима и склеренхима. Ткань, ассоциирующаяся с крупными жилками, возвышается над поверхностью листа и образует выступы. Участок ткани, заключенный между выступами жилок, называют «интеркостальной зоной» (лат. название выступа «costa» – ребро).

У видов, имеющих толстые листья, в мезофилле встречаются различные склереиды, выполняющие функцию распорок.

Листья злаков характеризуются сильным развитием склеренхимы.

Листья голосеменных менее разнообразны по структуре, чем листья покрытосеменных. Рассмотрим на примере хвоинки сосны как приспособленность к перенесению низких температур зимой и способность к жизни в течение нескольких лет нашли свое отражение в анатомическом строении. Хвоинка имеет толстостенную эпидерму с мощной кутикулой и глубоко погруженными устьицами. Побочные клетки некоторых хвойных (*Cupressaceae*) имеют кутикулярный валик, который нависает над замыкающими клетками устьиц. Устьица размещаются вертикальными рядами по всем сторонам хвоинки. Под эпидермой находятся толстостенные с частично лигнифицированными оболочками клетки гиподермы. Мезофилл складчатый. В нем размещаются смоляные ходы. В центре хвоинки находятся проводящие пучки. Обычно два, реже один. Эти пучки связаны склеренхимной стяжкой. Пучки окружены трансфузионной тканью, состоящей из трахеид и паренхимных клеток. Трансфузионная ткань (лат. *transfusio* —

переливание) имеет отношение к транспорту воды и питательных веществ между проводящими пучками и мезофиллом.

Трансфузионная ткань окружена толстостенной эндодермой. Эндодерма часто имеет пояски Каспари на ранних стадиях развития и суберинную пластинку на более поздних. В зрелом состоянии клетки эндодермы имеют вторичные лигнифицированные оболочки.

Анатомическое строение листовой пластинки выявляет значительную пластичность. Строение изменяется в зависимости от условий существования растения и размещения листьев на растении.

Мы уже отмечали одно из направлений развития современной ботаники – экологическую анатомию растений – и говорили, что именно живое содержимое клетки – протопласт – прежде всего реагирует на изменение условий окружающей среды. Так, клетки северных растений менее вакуолизированы, имеют крупные хлоропласты. В строении выявляется много крахмальных зерен. Тилакоидная система хлоропластов развита слабее, чем у хлоропластов растений умеренных широт. Численность митохондрий у северных растений в 2-2,5 раза выше. ЭПР и аппарат Гольджи развиты сильнее. Такие особенности субмикроскопического строения клеток мезофилла растений севера характеризуются как важные адаптивные признаки, способствующие выживанию растений в суровых климатических условиях.

У растений, приспособленных к дефициту влаги, холоду отмечаются толстые клеточные оболочки, особенно в эпидерме. Сильно утолщенные наружные оболочки крупноклеточной эпидермы занимают половину полости клетки. Над эпидермой – толстый слой кутикулы. С поверхности кутикула вся покрыта толстыми чешуями воска, от чего и зависит сизоватый оттенок листьев.

Устьица погружены в углубления, высланные эпидермальными волосками.

У растений-суккулентов отмечается наличие водозапасающей ткани.

Интересные приспособления для улавливания влаги у листьев лебеды мягкой (Африка). Лист с верхней и нижней сторон покрыт сплошным слоем многорядно размещенных пузыревидных волосков. Толщина этого слоя значительно превышает толщину мезофилла и предохраняет живые ткани от высыхания. Волоски способны улавливать влагу воздуха ночью и улучшать суровый водный режим растения.

Листья и стебель лебеды раскидистой нашей лесной зоны покрыты многочисленными пузыревидными волосками, составляющими впечатление мучнистого налета, но такого плотного многорядного слоя, как у лебеды мягкой, они не образуют.

На примере сравнения листьев двух видов лебеды видно, что систематические признаки близких таксономических единиц при расселении

их в разных экологических условиях приобретают неодинаковое развитие и носят приспособительный характер.

Листья растений дождевых лесов (например, монстера) имеют продырявленные листовые пластинки и длинные черешки. Избыток воды всегда легко стекает. Устьица открыты. Палисадная ткань с крупными воздушными полостями.

Помимо температуры, влажности еще один важный абиотический фактор – свет, на который растение реагирует структурными изменениями.

Листья, развивающиеся на прямом солнечном свете, мельче теневых, но толще теневых в результате сильного развития палисадного мезофилла.

Таким образом, закрепленные в ходе эволюции приспособления к условиям среды касаются количественных отличий, но не изменяют принципов организации.

Онтогенез листа

Листья закладываются в форме небольших бугорков как боковые выросты апикальной меристемы. В образовании листового бугорка принимает участие не только туника, но и клетки корпуса. Листовой примордий разрастается из исходного выступа вверх в виде конического или игловидного выроста. Вскоре листовые зачатки окружают апикальную меристему, защищают ее и механически, и тем теплом, которое они выделяют при дыхании.

Ранний рост листа обычно разделяется на апикальный и маргинальный (краевой). Первый связан с удлинением примордия, второй – с латеральным разрастанием, в результате которого образуются две части пластинки. В соответствии с этим растущий примордий имеет апикальную меристему на верхушке и две маргинальные меристемы по бокам оси. Апикальный рост примордия не продолжительный. За ростом апекса и краев пластинки следует интеркалярный рост.

В сложном листе активность маргинальной меристемы локализуется в отдельных центрах, каждый из которых формирует отдельный листочек.

Развитие листовой пластинки происходит быстрее, чем рост черешка, который образуется позднее путем интеркалярного роста.

Если на границе между основной интеркалярной и маргинальной зон формируется перетяжка, то развивается черешковый лист. Большая часть черешка образована интеркалярной зоной. Если такой перетяжки (на границе между основной интеркалярной и маргинальной зон) не образуется, развивается сидячий лист.

В листовом зачатке однодольных растений маргинальные меристемы почти не закладываются и долгое время характерен интеркалярный рост. Отсюда основная форма листовой пластинки – линейная.

Отличия в скорости делений и растяжения клеток разных слоев пластинки приводят к образованию многочисленных межклетников и типичной структуры мезофилла.

Развитие других тканей коррелирует с развитием проводящих тканей. Прокамбий обособляется одновременно в листе и прилегающем участке конуса нарастания, образуя непрерывный тяж. Он формирует первичный проводящий пучок, который является непрерывным и общим для листа и стебля.

Онтогенез листа свидетельствует об общей природе листа и стебля как частей единого целого – побега.

С момента разворачивания почки начинается внепочечная фаза развития листа. Поверхность листьев при этом увеличивается в несколько сотен, даже тысяч раз. Рост поверхности достигается за счет деления большинства клеток листа и растяжения их в длину и ширину.

Продолжительность жизни листьев зависит от генетических и климатических факторов. У листопадных деревьев и кустарников умеренного климата внепочечный период жизни листьев составляет 4-5 месяцев. Листья хвойных растений живут от двух до шести и более лет. Но в любых случаях продолжительность жизни листьев значительно меньше продолжительности жизни осевых органов растения.

Welwitschia mirabilis произрастает в каменистых пустынях юго-западной Африки. Это дерево – карлик имеет длинный корень, толстый и короткий ствол (до 50 см высотой и до 1 м толщиной) и два крупных листа, сохраняющиеся в течение всей жизни (до 2000 лет). Листья достигают 2-3 метра длины и постоянно нарастают у основания, отмирая у верхушки. Почти единственным источником влаги для вельвичии является густой туман, влагу которого это растение поглощает через многочисленные устьица на обеих сторонах листа (22 200 устьиц на 1 см^2).

Активное отделение листьев от ветвей без повреждения ее живых тканей называется опадением. Сезонный листопад деревьев является результатом реакции на изменение длины дня. Опадение листьев осенью значительно уменьшает поверхность испарения растения, что необходимо в условиях физиологического дефицита влаги осенью и зимой. Благодаря листопаду понижается опасность полома ветвей от тяжести снега.

Опадение листьев подготавливается цитологическими и биохимическими изменениями в основе черешка в зоне отделения. Здесь могут быть выделены два слоя: отделительный слой, по которому происходит разлом, и защитный слой, который предохраняет обнажающуюся при опадении листа поверхность от высыхания и проникновения паразитов.

У большинства листьев формирование отделительного слоя происходит на протяжении онтогенеза. В этой зоне сокращается количество механической ткани. Перед опадением в трахеальных элементах образуются тилы, в ситовидных элементах откладывается каллоза. При опадении происходит ферментативное разрушение клеточных оболочек, приводящее к отделению клеток друг от друга. Изменения оболочек включают утрату цементирующей способности срединной пластинки (отчасти в результате

удаления из нее кальция), гидролиз самих целлюлозных оболочек и разрыв склерифицированных трахеальных элементов.

Защитный слой, или рубец, образуется в результате отложения в оболочках и межклетниках защитных веществ, таких, как суберин или раневая камедь. У древесных растений защитный слой заменяется перидермой, которая закладывается под защитным слоем и становится непрерывной с перидермой остальной части стебля.

Сбрасывание листьев не обязательно связано с процессом растворения клеточных оболочек. Механический отрыв без предварительных химических изменений можно наблюдать при сбрасывании хвои у ели.

После опадения листьев остаются листовые рубцы со своими пучковыми рубцами. Пучковые рубцы – это обломанные концы проводящих пучков, которые шли из листовых следов в черешок листа до его опадения.

Листовые следы – это ответвления от проводящей системы стебля к листьям. Листовой след тянется от места его слияния со стеблевым пучком до выхода в лист. Один лист может иметь один или более листовых следов.

Т.к. стебель и лист имеют филогенетически общее происхождение, никакой фундаментальной разницы между листовыми следами и пучками стебля не существует. Соответствующие термины имеют описательное, топографическое значение.

В области узла, где листовой след отходит от центрального проводящего цилиндра стебля в направлении к основе листа, в цилиндре формируется паренхимная зона – листовая лакуна или листовая щель. Количество листовых следов и листовых лакун разное у разных растений.

Первичным типом узла у покрытосеменных является узел с тремя или большим количеством лакун. Основное направление эволюции покрытосеменных характеризуется уменьшением количеством лакун.

Лакуны, сердцевина, межпучковые зоны, проводящая система и расположенные на периферии проводящей системы перицикл составляют внутренний стержень осевой части растения (стебля и корня) или стелу.

Классификация стел основывается на взаимном расположении проводящих и непроводящих тканей в осевых органах на первичной стадии развития. В простейшем типе стелы, которая рассматривается как наиболее филогенетически примитивная, проводящая ткань образует сплошную колонку, причем флоэма окружает ксилему. Это протостела. Такая организация стебля биологически несовершенная, т.к. поверхность соприкосновения между проводящими и основными тканями малая.

Дальнейшая эволюция стелы шла по пути увеличения поверхности соприкосновения проводящих тканей с основными. Это достигалось двумя путями. В одном случае стела образует глубокие выросты в сторону коры и на поперечном срезе имеет форму звезды. Это актиностела.

Второй, биологически более перспективный путь развития, – это появление паренхимной сердцевины в центре стелы. Это сифоностела.

Более тесная связь между проводящими и основными тканями возникает с развитием листьев. Чем больше листьев, тем больше стела насыщена основной паренхимой. Стела приобретает вид сети (греч. сеть – dictyon). Это диктиостела.

Еще больше паренхиматизирована стела современных цветковых. Стела, представляющая собой систему проводящих тяжей и межпучковых зон, – эустела (греч. eu – хороший).

У однодольных листовые следы доходят до центра стебля, затем отклоняются к периферии. Поэтому на поперечном сечении стебля пучки кажутся разбросанными без всякого порядка. Ataktos с греч. – беспорядочный. Отсюда название стелы однодольных – атактостела. Для нее характерна высокая степень паренхиматизации, когда каждый листовый след «погружен» в паренхиму.

Стелярная теория оказалась полезной в сравнительных и филогенетических исследованиях сосудистых растений.

Листорасположение, его основные типы и закономерности

Изучению вопросов листорасположения посвятили труды многие ученые: Ш. Бонне (1754), С. Швенденер (1878), Л. Плантефоль (1946-1948), Ю.А. Урманцев (с 1963г.).

Листорасположение, или филлотаксис, обнаруживает значительное разнообразие. Тип филлотаксиса определяется на стадии закладывания примордиев. Если на инициальном конце закладывается почти что сразу во времени два и больше примордиев, то развивается круговое листорасположение. Если на одном инициальном кольце закладывается один примордий, то формируется спиральное листорасположение. Эволюционно спиральное листорасположение более примитивное.

Круговое листорасположение можно рассматривать как разновидность спирального, при котором часть витков изменила свою плоскость размещения относительно стебля.

У растений со спиральным филлотаксисом условная линия, проходящая от узла к узлу и связывающая листья в порядке их возникновения в верхушке побега, называется парастихой, или генетической спиралью. Через узлы на побеге можно провести две противоположно направленные спирали – лево- и правозакрученную. Оказывается, что количество первых спиралей на побеге стоит в ряду Фибоначчи рядом с числом вторых: 1 и 2, 2 и 3, 3 и 5, ..., 13 и 21, ... и т.д.

Знаменитый ряд чисел, начинающийся с двух неравных единиц, назван в честь описавшего его итальянского математика Леонарда из Пизы, более известного как Фибоначчи (сын Боначчо): 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89...

От чего зависит направленность закручивания спиралей? Когда появляется первый примордий, растение обладает центральной симметрией.

Развитие второго примордия нарушает ее, но оставляет осевую симметрию в плоскости апекса. Появление третьего листового примордия отменяет осевую симметрию и приводит побег к симметрии подобия, элементы которой складываются из последовательно проведенных поворотов материальной фигуры вокруг фиксированной оси на некоторый угол и переноса фигуры в направлении от (или к) оси с одновременным изменением ее размера в определенное количество раз.

Симметрия подобия была предложена в 1960 г. А.В. Шубниковым для описания пространственных закономерностей органического мира.

Существование лево- и правовращающихся вариантов побегов (энантиоморфных форм) определяется в момент появления третьего примордия, когда осевая симметрия исчезает. Выбор положения для третьего примордия случаен и зависит от внешних факторов (от неравномерного нагрева почки солнцем и др.).

Итак, генетическая спираль или парастиха.

Вертикальные ряды листьев побега – ортостихи. Количество листьев, расположенных на отрезке генетической спирали и ограниченных соседними листьями одной ортостихи, составляют листовой цикл.

Проекция на плоскость генетической спирали или кругов листорасположения и ортостих, отходящих от вершины побега, – диаграмма листорасположения.

При круговом филлотаксисе количество ортостих равно количеству листьев на каждом круге, умноженное на два. Например, 3 листа на круге, умноженное на 2, равно 6 ортостих.

Если поочередно на одном и на другом круге попарно размещаются листья, черешки которых располагаются в одной плоскости, проходящей через ось побега, и эта плоскость перпендикулярна плоскости предыдущей и последующей пары, это круговое супротивное листорасположение. Четыре ортостихи расположены в двух перпендикулярных плоскостях.

Если на каждом круге три и больше листьев, это мутовчатое листорасположение.

Для анализа закономерностей листорасположения используют не только диаграммы, но и формулы.

Формула показывает соотношение между количеством витков генетической спирали и листовым циклом (т.е. количеством ортостих). Например, $5/13$: на каждые 5 витков вокруг оси (числитель) приходится 13 листьев (знаменатель). Причем листья n и $n+13$ находятся друг над другом (это соседние листья одной ортостихи): 13 и 26, 14 и 27, 15 и 28...

По формуле можно высчитать величину смежных углов между соседними листьями. Например, $5/13 \cdot 360^\circ = 138^\circ 27'$.

Угол дивергенции между последовательными листовыми зачатками составляет $138^\circ 27'$. Угол дивергенции измеряется в плоскости, перпендикулярной продольной оси побега. Этот угол легче увидеть при разгляды-

вании побега с его верхушки. Итак, угол дивергенции – угол между направлениями расхождения из центра ближайших по времени появления примордиев, (листьев). Листовые примордии из стремления к плотности упаковки вынуждены выстроиться под углом дивергенции, близким к золотому сечению круга, и уже после этого побег вытягивается в длину, зафиксировав полученные ранее углы.

Различия в углах дивергенции у растений с очередным листорасположением можно объяснить различным отношением скорости роста по радиусу апекса к скорости роста по оси побега. Чем это отношение больше, тем ближе угол дивергенции к золотому сечению круга.

Эволюционно выработанные закономерности размещения листьев:

1. Для кругового филлотаксиса правило чередования кругов: листья соседних кругов располагаются так, что они образуют параллельные системы медианных плоскостей, в результате чего лист соседнего круга лежит ровно на медиане двух соседних листьев верхнего или нижнего кругов, что не препятствует фотосинтезу. Т.е. супротивное и мутовчатое листорасположения подчиняются простому принципу, который можно сформулировать как движение в сторону наименьшего сопротивления.

2. Для кругового и спирального листорасположения правило эквидистантности: величина смежных углов всегда равная. Общая закономерность всех типов листорасположения: равное угловое расстояние между листьями, сидящими на одном узле или на последовательных узлах основной генетической спирали.

Объяснение листорасположения:

- оптимальность для дыхания и освещения листьев;
- упорядоченность структуры обусловлена механическим давлением листовых бугорков в почечной верхушке;
- листовой бугорок выделяет ингибитор, очерчивающий зону запрета роста для других бугорков;
- листовые примордии в побеге взаимно влияют друг на друга на расстоянии;
- растения подчинены внутренней квантованности роста, т.е. побег растет скачками.

Ученые сходятся во мнении, что закономерности формирования листорасположения еще не поняты.

Наращение и ветвление

Наращение и ветвление обеспечивают увеличение общей площади соприкосновения растения с воздушной средой, почвой, водой, в результате чего образуются системы побегов и корней.

Наращение – увеличение линейных размеров растения. Связано с наличием и действием специализированной ткани – меристемы. Теоретически растение может неограниченно нарастать всю жизнь.

Если главная ось растения постоянно нарастает, а боковые оси никогда ее не перерастают и всегда слабее и меньше главной, то тогда мы говорим о моноподиальной системе нарастания.

В одном случае в моноподиальной системе нарастания главная ось формируется в результате деятельности апикальной меристемы, и эта меристема сохраняется в вегетативном состоянии и из года в год образует новые и новые метамеры. Это открытая система моноподиального нарастания.

В другом случае главная ось нарастает моноподиально, но потом ее апикальная меристема дифференцируется в цветки или соцветия, и дальше эта ось не нарастает. Это закрытая система моноподиального нарастания.

У большинства растений главная ось нарастает в результате деятельности апикальной меристемы, затем эта меристема отмирает и начинается интенсивный рост бокового побега, который быстро переверхавинивает главный побег. Через некоторое время апикальная меристема этого побега отмирает, а его вновь обгоняет боковой побег и т.д. Такая система нарастания, для которой характерно переверхавинивание, называется симподиальной.

Внешне симподиальное нарастание похоже на моноподиальное: растение тоже имеет главную ось, но эта ось составная, т.к. образуется из побегов второго, третьего и т.д. порядков.

По сравнению с моноподиальным симподиальное нарастание более интенсивное, т.к. отмирание верхушечной почки стимулирует развитие многочисленных пазушных почек. Считается, что пазушные почки находятся под контролем апикальной меристемы. Апикальное доминирование состоит в том, что присутствие верхушечной почки угнетает рост боковых пазушных почек. Удаление верхушки побега приводит к развитию пазушных почек, что используют при обрезке.

Если главную ось переверхавинивает одна боковая, образуется монохазальная побеговая система

Если верхушечная почка отмирает, а переверхавинивание происходит по двум осям, формируется система побегов по типу дихазия.

Если главную ось перерастают много боковых, речь идет о плейохазии (греч. pleos – более численный) или полихазий.

Ветвление – формирование новых порядков осей. Наиболее эволюционно примитивное – верхушечное ветвление. Апикальная меристема разделяется на две оси: ветвление по типу дихотомии, т.е. образование ветвей происходит непосредственно в самой точке роста.

Дихотомическое ветвление свойственно водорослям, встречается у мхов, плаунов.

Дихотомическое ветвление характерно для низших растений. Биологическое несовершенство этого типа ветвления в том, что оно не обеспечивает структурной прочности растения: не образуется главного побега, который мог бы выполнять роль главной опоры, центральной оси растения.

А для наземных растений необходима структура, обеспечивающая механическую прочность. В точке роста ветви образуются всегда в количестве двух. Если при дихотомическом ветвлении дочерние ветви характеризуются одинаковой величиной, то такой тип дихотомии называется изотомным, или равновильчатым. Если дочерние ветви характеризуются различной величиной, то такого рода неравная дихотомия носит название анизотомной, или неравновильчатой. Если при анизотомии размеры дочерних ветвей резко отличны и каждая из двух последующих более развитых ветвей продолжает предыдущую, создавая видимость наличия зигзагообразной оси, то такой тип дихотомии называется дихоподием.

Наиболее сложное – боковое ветвление, при котором оси последующих порядков формируются из боковых почек, и образуется система побегов.

В зависимости от того, какие из осей развиваются более интенсивно, выделяют виды бокового ветвления:

- акротонное, когда оси наиболее интенсивно развиваются у верхушки;
- мезотонное, когда оси наиболее интенсивно развиваются в средней части побега;
- базитонное, когда оси наиболее интенсивно развиваются в нижней части побега.

Один из видов базитонного ветвления – кущение. Характерно для злаков, у которых узлы очень тесно размещаются друг к другу, и образуется зона кущения. У одних злаков эта зона расположена над поверхностью почвы, у других – под уровнем почвы. Отсюда рыхлое или плотное кущение.

Почка

Почка – зачаточный побег, метамерная система.

Центральная часть – ось, верхушечная часть – конус нарастания различной формы (плоской, вогнутой, конуса...). На оси закладываются примордии: первичные бугорки, в их пазухах – вторичные бугорки.

Интервал времени между закладкой двух последовательных листьев в апексе называют пластохроном. Весной пластохрон небольшой, к осени затухает. Измеряется в единицах времени: от 5 часов до недели и больше. В пластохроне выражен темп развития растения.

Классификация почек разнообразна. Выделяют следующие типы почек:

I. По роли:

- 1) вегетативные, из которых образуется побег;
- 2) генеративные, которые преобразуются в соцветие или цветок (бутон);
- 3) генеративно-вегетативные, из которых развивается побег, который несет соцветие или цветок.

II. По наличию или отсутствию почечных чешуй:

- 1) открытые почки, когда специальных чешуй нет;
- 2) закрытые почки, когда есть специализированные почечные чешуи.

Эволюция почки связана с выработкой системы сохранения почечных структур.

Почечные чешуи препятствуют обезвоживанию, ограничивают поступление кислорода, изолируют почку от потери тепла. Ингибиторы роста запасаются в почечных чешуях.

III. По количеству почечных чешуй:

От одной (у ивы), двух (у липы) до 40 (у дуба).

Но количество чешуй не свидетельствует о надежности защиты почки. Повышают морозоустойчивость растений количество сахаров, слизи, смолы...

IV. По происхождению почечных чешуй:

Почечный покров, образованный из сравнительно мало видоизмененных листовых черешков, называют черешковым. Он характерен для видов рода смородина (*Ribes* L.), для конского каштана обыкновенного (*Aesculus hippocastanum* L.), ореха грецкого (*Juglans regia* L.) и др.

Почечный прилистниковый покров, образованный из слабо видоизмененных прилистников, характерен для видов рода Лириодендрон, или тюльпанное дерево *Liriodendron* L., тополь *Populus* L.; у видов рода Ива *Salix* L., у Бука лесного *Fagus sylvatica* L. и многих других прилистники, образующие почечный покров, более или менее сильно видоизменены.

У представителей семейства *Rosaceae* почечный покров образуется из прилистников, срастающихся с основанием листового черешка (виды рода *Malus* Mill. – яблоня), черемухи обыкновенной *Padus racemosa* (Lam.) Gilib. и др.

Почечный покров, образованный чешуями из сравнительно мало видоизмененных целых листьев, называется листовым. Он характерен для Волчегородника обыкновенного *Daphne mezereum* L., Черники *Vaccinium myrtillus* L., сирени и др.

V. По продолжительности существования почечных чешуй:

почечный покров называется:

1) рано опадающим, когда он сбрасывается уже к моменту распускания листьев, например у видов рода Ива *Salix* L.;

2) опадающим, когда он сбрасывается сразу после распускания листьев, например, у Бука лесного *Fagus sylvatica* L., Конского каштана обыкновенного *Aesculus hippocastanum* L.;

3) остающимся, когда он представлен еще продолжительное время после распускания листьев, например, у Сосны обыкновенной, Ели европейской.

VI. Положение листьев друг по отношению к другу в почке называется почкосложением или листосмыканием.

Различают следующие основные типы почкосложения:

1) створчатое, если края соседних листьев сближены или иногда соприкасаются; при этом листья могут быть вогнутыми, и тогда почкосложе-

ние называется вогнуто-створчатым, или же листья могут быть выпуклыми, и тогда почкосложение называется выпукло-створчатым;

- 2) черепитчатое, если один край соседнего листа налегает на другой;
- 3) объемлющее, или охватывающее, если наружный лист и следующий за ним обвертывает все остальные полностью или почти полностью;
- 4) полуобъемлющее, или полуохватывающее, если наружный лист и следующий за ним обвертывают последующие примерно до $\frac{1}{2}$.

VII. Состояние пластинки каждого листа в почке называется листосложением.

Различают следующие основные типы листосложения:

- 1) плоское, если лист распрямлен, т.е. находится в том же состоянии, в котором он будет после раскрытия почки, например у хвойных;
- 2) сдвоенное, если лист сложен пополам по средней жилке, например у липы, шиповников;
- 3) складчатое, если лист образует продольные складки, т.е. сложен в виде гармошки, например у ольхи, клена;
- 4) смятое, или скомканное, если складки и неровности в листе идут в разных направлениях, например у Ревеней;
- 5) свернутое, или трубчатое, если лист по продольной оси свернут в трубку, например, у Вишни садовой;
- 6) завернутое, если края листа завернуты к его верхней поверхности, например у Тополей;
- 7) отвернутое, если края листа заворачиваются к нижней поверхности, например у Ив;
- 8) улиткообразно-свернутое, если лист свернут по поперечной оси от вершины к основанию, например, у Папоротников, Саговников, Цикадовых;
- 9) закрученное, или скрученное, если листья прикрывая друг друга, закручены, например, у барвинка, горечавок.

VIII. Почки обычно сидят непосредственно на стебле (сидячие почки), в редких случаях они снабжены ножкой (черешчатые почки).

IX. По заложению или происхождению почки бывают:

- 1) экзогенные: дифференцируются несколько ниже зоны инициального кольца;
- 2) эндогенные, когда образуются из перицикла, камбия, паренхимы сердцевинных лучей.

X. По расположению на побеге:

- 1) верхушечные, или терминальные, размещаются на вершине побега;
- 2) пазушные, или аксиллярные, в пазухах листьев;
- 3) придаточные, или адвентивные, образуются в междоузлиях.

Верхушечные и пазушные почки обычно экзогенные, придаточные — эндогенные.

К числу пазушных почек относят еще почки, которые называют прикрытыми или погруженными. В отличие от обычных пазушных почек они

едва заметны, а иногда их снаружи и вовсе не видно. Большая или меньшая скрытность почек обусловлена рядом причин, из которых наиболее распространены следующие:

1) почки скрыты под конусовидным возвышением листового рубца (чубушник венечный *Philadelphus coronarius* L.);

2) почки скрыты под двумя сухими прилистниками, сросшимися основаниями (курильский чай кустарниковый *Dasiphora fruticosa* (L.));

3) почки скрыты под более или менее растрескавшимся листовым рубцом и помещаются между метаморфизированными в иглы прилистниками (*Robinia pseudoacacia* L.);

4) почки скрыты под сильно развитой листовой подушкой (*Actinidia kolomicta* Maxim., бархат амурский *Phellodendron amurense* Rupr.);

5) почки скрыты во влагалищеобразном расширении листового черешка и видны только после его опадения (виды рода Платан *Platanus* L.). Иногда их называют «черешковые» почки;

6) почки скрыты в углублениях побега (*Tamarix* sp.).

XI. Как среди очередного, так и среди мутовчатого типа расположения почек наблюдаются случаи, когда они размещены по стеблю не на одинаковом расстоянии друг от друга, а неравномерно.

В таких случаях отличают дополнительно следующее расположение почек:

1) скученное – при коротких междоузлиях;

2) расставленное – при очень длинных междоузлиях;

3) рассеянное – при чередовании коротких и длинных междоузлий.

XII. По положению почек относительно стебля:

1) прижатые или 2) отклоненные.

XIII. По внешнему виду почка чаще всего бывает шаровидной или почти шаровидной, яйцевидной, эллиптической, конической или конусовидной, веретеновидной.

XIV. По величине почки могут быть крупными или мелкими, длинными или короткими, широкими или узкими.

При этом верхушка почки может быть тупой или притупленной или же острой или заостренной.

XV. Цвет почек определяется окраской их покровов (а в случае голых почек – окраской молодых листьев почки). Чаще всего почки бывают коричневыми, сероватыми, буроватыми, оливково-зелеными, красноватыми.

XVI. Поверхность почки бывает клейкой или липкой, нередко блестящей, лоснящейся, глянцевитой. Иногда почечные чешуи покрыты снаружи разного рода волосками, и тогда почка в зависимости от характера опушения называется мохнатой, войлочной и т.д.

В редких случаях почечные чешуи усеяны железками (например, у Смородины черной *Ribes nigrum* L.) или же усажены железистыми волосками (например, у Рододендрона желтого *Rhododendron luteum* Sweet.).

XVII. По периоду покоя (физиологическая классификация почек):

1) почки, для которых характерен цикл развития на протяжении года, когда покой осенью и зимой сменяется весной развитием побега из почки, это почки возобновления;

2) почки, из которых побеги развиваются в тот же вегетационный период без периода покоя, – почки обогащения;

3) почки, для которых характерен относительно большой период покоя: несколько лет, даже десятилетий, – спящие почки. При отмирании или удалении главного побега из спящих почек начинают развитие и рост вегетативные побеги.

Т.к. дерево каждый год нарастает в толщину, то спящие почки формируют каждый год все новые метамеры и поэтому спящие почки всегда расположены близко от поверхности ствола. Ежегодно по мере нарастания на толщину годичного прироста спящие почки оставляют в древесине ветвей или ствола почечные следы.

Для спящих почек характерно ветвление, часто очень сильное, в результате чего спящие почки размещаются в основе ствола группами.

XVIII. По расположению почек в пазухе листа:

1) может находиться одна почка – одиночный тип;

2) несколько почек расположены по кругу.

Это пазушные почки коллатерального типа: основа листа охватывает 2/3 стебля;

3) несколько почек расположены одна над другой. Это пазушные почки сериального типа. Средние из них – почки возобновления, остальные – спящие.

Наблюдения за ростом и развитием растений, проводившиеся в первые месяцы после аварии в непосредственной близости от реактора, где выпало много радиоактивных осадков, выявили аномалии в морфогенетическом развитии растений, в частности

- утрата способности апикальных (верхушечных) почек к росту;
- усиленное образование и рост новых почек, в том числе спящих.

Максимум ионизирующего излучения в результате аварии совпал с периодом активных ростовых процессов, когда радиустойчивость сосны по сравнению с периодом осеннего покоя снизилась в 1,7 – 3,0 раза.

Т.е. самый уязвимый период – это развертывание побега из почки.

Метаморфозы побега

Мы рассмотрели особенности строения всех частей побега – стебля, листа, почки – и выяснили основную функцию побега – фотосинтез. Но побег, как и корень, – пластичный орган. В специфических условиях существования побег выполняет иные функции, в результате чего изменяется его внешнее и внутреннее строение. Тогда мы говорим о метаморфозах. В одних случаях метаморфозу подвергается весь побег, в других – часть по-

бега. Последнее явление в природе наиболее распространено и связано с повышенной лабильностью организма. Видоизмененные органы имеют адаптивное значение, и при этом достигается наиболее эффективное использование жизненного пространства.

Часто метаморфоз побега обусловлен функциями размножения. Так, метаморфизированными побегами для вегетативного размножения являются усы, плети, клубни, луковицы, корневища. Все они отличаются морфологически. Но основным фактор, обеспечивающий вегетативное размножение, – это наличие почки, т.к. именно почка дает начало каждому дочернему растению.

Подземные видоизмененные побеги, в которых запасаются питательные вещества, – это корневища и клубни.

Корневища имеют пленчатые или чешуйчатые листья, которые рано опадают и остаются рубцы от отмерших листьев. Из пазушных почек образуются ответвления корневища и надземные побеги. Близко около узлов или на междоузлиях закладываются придаточные корни.

Корневище характеризуется по следующим признакам:

- 1) направлению роста: вертикальное, горизонтальное, косое;
- 2) степени разветвления: простое или разветвленное;
- 3) длине: короткое, длинное;
- 4) толщине: тонкое, толстое;
- 5) окраске.

В отличие от клубня корневище вытянуто и ежегодно нарастает своей верхушкой, на которой в конце вегетации закладывается почка возобновления. Корневища выполняют функции перезимовки и сохранения питательных веществ (тогда они не ветвятся или слабо ветвятся и имеют укороченные междоузлия. Пример: купена, земляника) или функцию вегетативного размножения (тогда они сильно ветвятся, имеют удлиненные междоузлия. Пример: мята, пырей). Рост корневищ в длину характеризуется довольно значительными цифрами. Ежегодный прирост корневищ хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.) достигает 10-15 см, у пырея ползучего (*Agropyron repens* (L.) Beauv.) он составляет 20-30 см, у иван-чая узколистного (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.) – 85-100 см, у некоторых видов рода белокопытник (*Petasites* Mill.) – 100-150 см.

Мощные корневища некоторых растений способны преодолевать значительные препятствия: пробивать асфальтовые и бетонные покрытия дорог.

Многим корневищам свойственна способность регулировать глубину, на которой они расположены. Так, например, корневища у купены многоцветковой *Polygonatum multiflorum* (L.) All. при глубокой посадке образует вверх растущие побеги, которые, достигнув оптимальной глубины, изменяют характер роста, располагаясь горизонтально к поверхности почвы; если

корневище посажено слишком близко к поверхности почвы, наблюдается его опускание до наиболее благоприятной для растений глубины.

Из почки, расположенной на верхушке корневища, вырастает надземный побег. Поскольку точка роста подвержена механическому воздействию частиц почвы, то во время роста побега она обычно защищена плотными чешуями, которые отваливаются только после выхода побега на поверхность почвы. В других случаях верхушка растущего побега изогнута крючком или завитком; здесь прокладывает путь среди частиц почвы не точка роста, а изогнутое колено побега. Только при выходе побега из почвы верхушка его выпрямляется, принимает вертикальное положение. Если при этом изогнутые верхушки закрыть от света, они не выпрямляются.

Нарастание у корневища, как правило, симподиальное. Встречаются корневища и с моноподиальным нарастанием, например, у вороньего глаза четырехлистного.

Клубни образуются на подземных столонах, не на корнях! Столоны – тонкие побеги с удлинёнными междоузлиями и редуцированными листьями. Столоны растут или в почве, как у картофеля, или на ее поверхности (седмичник). От корневищ столоны отличаются недолговечностью и неспособностью к перезимовке. Кроме того, столоны обладают ограниченным ростом, который прекращается с формированием клубня. У картофеля такие столоны образуются в основании стебля, погруженного в почву. На верхушке тонкого белого столона возникает вздутие. Разрастаются паренхимные клетки сердцевины и частично коры. Проводящие ткани развиты слабо и на продольном разрезе клубня видны в виде тонкой черты на границе коры и сердцевины. Снаружи клубень покрыт перидермой с толстым слоем пробковых клеток, помогающих клубню перенести зимний покой.

Глазки – это пазушные почки, развивающиеся в пазухах редуцированных листьев. Проводящие ткани подходят к каждому глазку.

В противоположность клубню луковица имеет сравнительно небольшую стеблевую часть – донце, от которого отходят придаточные корни. Узлы сближены. У видоизмененного листа разрастается основа, в которой откладываются запасы питательных веществ. Листовая пластинка остается неразвитой. В пазухах видоизмененного листа находятся почки, из которых развиваются цветonoсные побеги и дочерние луковички – детки. По сущности луковицы – это большие почки, в которых листья видоизменяются в мясистые чешуи и запасают питательные вещества.

Наружные чешуи пленчатые, сухие (как у лука) и охватывают всю луковицу, это пленчатая луковица. Количество чешуй в луковице может сильно варьировать. Так, луковица может состоять из одной чешуи (кандык сибирский), из двух или четырех (виды рода рябчик), из многих чешуй (виды родов нарцисс, пролески).

По строению и расположению чешуи бывают:

1. Черепитчатые. Чешуи узкие и соприкасаются только краями или лишь слегка прикрывают соседние (рядом расположенные).

2. Туникатные, или концентрические. Каждая чешуя, срастаясь краями, полностью охватывает последующую, в результате чего чешуи вложены одна в другую.

3. Полутуникатные. Чешуи, охватывая наполовину или более последующую, не срастаются своими краями.

Между основными типами чешуй имеются переходные.

Лукавицам и клубнелуковицам, как и любому побегу, свойственно моноподиальное и симподиальное нарастание.

Клубнелуковица внешне напоминает луковицу, т.к. покрыта пленчатыми чешуями. Но стеблевая часть, а именно: основание стебля сильно развита и преобразована в клубень, в котором откладываются запасные вещества. На верхушке или у основания укороченного побега стебля формируется почка, из которой развиваются листья и цветки. В нижней части клубнелуковицы образуются многочисленные придаточные корни. Некоторые из них утолщаются, укорачиваются и втягивают клубнелуковицу в почву. Клубнелуковица покрыта остатками оснований прошлогодних листьев, располагающихся по спирали, в пазухах которых возникают новые клубнелуковицы или побеги. Клубнелуковицы характерны для видов родов шафран, шпажник, безвременник.

Клубнелуковицы свойственны многолетним растениям, однако сама клубнелуковица не является многолетней. Из нее развиваются вегетативные и генеративные органы, расходующие весь запас питательных веществ, накопленных в ней, после чего она отмирает. К концу вегетативного периода формируется новая клубнелуковица, несущая в почве зачатки листьев и в значительной степени сформированные цветки.

Мы рассмотрели подземные видоизмененные побеги: корневища, столоны, клубни, луковицы, клубнелуковицы.

Надземные видоизмененные побеги: усы, усики, кладодии, филлодии, филлокладии.

Своеобразным видоизменением ползучего побега являются плети, или усы. Они представляют собою плагиотропные побеги, возникающие в пазухах низовых листьев. Обычно плети тонкие, стелющиеся по земле, имеют более или менее удлинённые междоузлия, укореняясь верхушкой, образуют розетку листьев. Из розетки возникают новые плети. Плети недолговечны (существуют не более одного вегетационного периода) и с отмиранием междоузлий розетки становятся самостоятельными особями.

Плетями (усами) обладают земляника лесная, лапчатка гусиная, камнеломка усатая.

Усики – видоизмененные боковые побеги, служащие для прикрепления к опоре. Усики могут быть простыми (огурец, переступень *Bryonia* L.) и разветвленными или ветвистыми. Двураздельные усики характерны для

арбуза обыкновенного, многораздельные – для некоторых видов рода тыква. Усики могут быть стеблевого происхождения (виноград) и листового происхождения (бобовые).

Кладодии (от греч *clados* – побег, ветвь) – видоизмененные побеги, принимающие сплюсненную форму листа и сохраняющие способность к продолжительному росту и ветвлению.

Филлокладии отличаются от кладодиев тем, что для них характерен ограниченный рост, т.е. филлокладии достигают определенного размера и больше не растут.

На филлокладиях образуются чешуевидные листья и цветки. Пример растения с филлокладиями – иглица (*Ruscus*). Распространена в Крыму, на Кавказе.

От филлокладиев следует отличать филлодии. Филлодий – разросшийся и уплощенный черешок листа, принявший на себя все функции последнего. Пример: австралийские акации.

Защитную функцию выполняют метаморфозы побега в иглы, колючки, шипы.

Иглы – это видоизменения листьев, прилистников. Понятно, что сухие и твердые иглы не способны к фотосинтезу.

Модифицированные побеги или почки, развивающиеся в пазухах листа, представляют собой колючки. Определить, что перед нами: игла или колючка, можно по их размещению на растении. Если вырост образуется в пазухе листа, это видоизменение побега – колючка (боярышник). Если в пазухе выроста находится почка или побег (барбарис), то такой вырост представляет собой видоизменение листа – иглу.

И, наконец, небольшой вытянутый острый вырост коры или эпидермы – это шип (шипы на стебле розы, шиповника).

В образовании шипов часто принимают участие не только эпидермис, но и субэпидермальные слои.

Растения с сочными тканями, специализированные для запасаания воды, – суккуленты. Примеры: кактусы, агавы, очитки.

Суккулентными могут быть листья, стебель или весь побег в целом.

СОЦВЕТИЯ

как специализированная часть побеговой системы

ПЛАН

1. Морфологические признаки соцветий.
2. Определение соцветия. Подходы к изучению соцветий.
3. Простые соцветия.
4. Сложные соцветия.
5. Биоэкологическое значение соцветий.
6. Происхождение и эволюция соцветий.

Переход побега к цветению сопровождается ускорением и интенсификацией процессов роста и морфогенеза. При этом верхушечная меристема побега расчленяется, формируя зачатки цветков.

У одних растений апикальные меристемы расходятся на формирование верхушечных цветков – тогда соцветия называют закрытыми, определенными, ограниченными. Пример: колокольчик раскидистый, таволга вязолистная. У других растений апикальные меристемы всегда остаются в вегетативном состоянии – тогда соцветия называют открытыми, неопределенными, неограниченными. Пример: живучка, пикульник (губоцветные).

В одних случаях в открытых соцветиях верхушечные меристемы продолжают активную деятельность на сформированных соцветиях (капустные), в других – преобразуются в небольшой придаток (ландыш, гиацинт). У ряда растений от апикальной меристемы остается маленький бугорок, а соцветие заканчивается верхним пазушным цветком. Цветоножка такого цветка непосредственно продолжает главную ось соцветия (живокость высокая, черемуха). Такие пазушные цветки, заканчивающие моноподиальную ось соцветия, называют псевдотерминальными. Псевдотерминальные цветки в отличие от настоящих верхушечных распускаются позже других боковых.

В этой связи закрытые соцветия называют верхоцветными, а открытые – бокоцветными.

Морфологические признаки соцветий:

- особенности поведения апикальной меристемы;
- характер олиственности.

Если прицветники имеют вид зеленых пластинок, соцветие называют фрондозным (купена, фиалка трехцветная, вербейник монетчатый). У брактеозных соцветий прицветники представляют собой чешуи – брактей (ландыш, хохлатка, грушанка). Если прицветники вообще отсутствуют, соцветия эбрактеозные, голые (капустные: ярутка).

- степень разветвленности осей.

У простых соцветий ветвление не превышает двух порядков и на главной оси размещаются одиночные цветки (черемуха, гиацинт, первоцвет, подсолнечник).

Оси сложных соцветий ветвятся до трех и более порядков и на главной оси располагаются боковые побеги, которые в свою очередь ветвятся и несут множество цветков (бузина, сирень).

- способ нарастания осей.

Соцветия, нарастающие моноподиально, называют рацемозными или ботрическими. Они характеризуются базитонией. Могут быть простыми и сложными, закрытыми и открытыми. Пример: сирень, донник.

Соцветия, нарастающие симподиально, называют цимозными. Им свойственна акротония. Всегда закрытые (исключение – тропические растения редко открытые). Только сложные.

Мы рассмотрели такие морфологические признаки соцветий как особенности апикальной меристемы, характер олиственности соцветий, степень разветвленности осей, способ нарастания осей. А что такое соцветие?

К. Линней (1751) понимал под соцветием определенную закономерность цветорасположения.

В конце 80-х годов XX века зарубежными учеными был предложен метод комплементарных моделей. Эти модели способствуют познанию объекта одновременно с нескольких сторон.

Комплементарные подходы к изучению соцветий разбиваются на две группы. Т.к. представление о соцветии как о целостной специализированной структуре преобладало в сознании морфологов над восприятием соцветия как составной, модульной конструкции, то подходы, акцентирующие внимание на целостности соцветий, к настоящему моменту развиты лучше, чем подходы, связанные с изучением принципов «сборки» соцветия из составляющих его структурных элементов.

Соцветие в последнем случае – это часть растительного организма, имеющего модульную структуру. Такой организм в течении всей жизни нарастает, формируя новые сходные между собой структурные блоки – модули.

Подходы этого второго типа, в которых акцентируется внимание на составном характере соцветия, находятся в настоящее время на начальной стадии развития. Выделяют два таких подхода:

- 1) изучение закономерностей морфогенеза соцветий;
- 2) компьютерное моделирование структуры соцветий.

Подходы первого типа следующие:

- 1) физиономический;
- 2) типологический;
- 3) ритмологический.

Физиономический подход

Физиономический подход – наиболее старый из существующих в настоящее время. Возник фактически одновременно с введением в научный обиход понятия «соцветие» и долгое время был единственным научным методом изучения соцветий. Именно с ним обычно связывается представление о традиционной описательной морфологии соцветий.

Физиономический подход основан на изучении внешней формы соцветия, его габитуса. Но при этом не охватывается полностью все многообразие форм цветорасположений. Многие из них остаются за рамками классификации и не могут быть с уверенностью отнесены ни к одному из существующих типов соцветий.

Тогда прибегают к помощи иных подходов к анализу соцветий.

Типологический подход

Основа этого подхода была заложена в работах Тролля в конце 60-х годов прошлого столетия.

Тролля предлагает сосредоточить внимание на изучении структурных особенностей всей цветonoсной осевой системы, развивающейся за период цветения из почки возобновления. Такая трактовка объекта исследования обладает большей универсальностью, чем соответствующие рассуждения в рамках физиономического подхода.

По Троллю: практически во всякой цветonoсной осевой системе существуют боковые оси второго и более высоких порядков, повторяющие строение главной оси в важнейших чертах. Такие боковые оси называют **паракладиями**.

Все эти оси заканчиваются некоторой группировкой цветков, имеющей специфическую для данного таксона структуру. Собрания цветков, которыми заканчиваются главная ось и все паракладии, называют **флоральными единицами**.

В рамках типологического подхода выбран универсальный для всех цветковых объект исследования – цветonoсная односезонная осевая система. Сам объект исследования получает в рамках типологического подхода особое название: совокупность главной оси цветonoсной осевой системы с завершающей ее терминальной флоральной единицей и всех расположенных ниже паракладиев, несущих такие же флоральные единицы, предложено называть **синфлоресценцией**.

Количество, размер и размещение синфлоресценций на одном растении зависят от жизненной формы и генетически запрограммированной модели побегообразования.

Однолетние растения формируют одну синфлоресценцию, которая может охватывать значительную часть побеговой системы (ярутка, марьяники). У многолетних трав, нарастающих симподиально, у полукустарников синфлоресценции охватывают верхние флоральные ветвящиеся участки побегов возобновления.

В этих случаях количество синфлоресценций на одном растении зависит от количества почек возобновления, начавших рост в этом году.

Анализ синфлоресценции лежит в основе типологического подхода и типологической классификации.

Существует экологическая классификация соцветий.

На современном этапе разрабатывается филогенетическая классификация.

Вернемся к физиономическому подходу, а именно к описательной классификации.

При описательной классификации соцветий учитывают два основных признака: характер ветвления и способ нарастания осей. Соцветия делятся на простые и сложные.

Простые соцветия

Всегда рацемозные (ботрические, моноподиальные), открытые и закрытые, фрондозные, брактеозные, эбрактеозные. В эволюционном плане исходным в направлении развития рацемозных соцветий является кисть.

Кисть: главная ось, на которой по спирали или двухрядно на цветоножках расположены цветки. Цветоножки выходят из пазух кроющих листьев.

Простой колос: цветки не имеют цветоножек (сидячие), располагаются по спирали, прицветники в виде брактеей.

Початок: сидячие цветки по спирали или по кругам. Главная ось паренхиматизируется. Брактеозное или эбрактеозное.

Головка: сидячие цветки имеют свои прицветнички. Паренхиматизируется верхняя часть главной оси.

Корзинка: дисковидная паренхиматизация главной оси, на которой расположены сидячие цветки без прицветничков. Само соцветие имеет хорошо развитую обертку.

Щиток: цветоножки разных размеров, но все цветки размещаются в одной горизонтальной плоскости. При этом цветоножки тем длиннее, чем ниже на главной оси расположены цветки.

Зонтик: цветоножки выходят почти из одной точки главной оси. Главная ось не развита или очень короткая. Внутренние цветки не имеют кроющих листьев, наружные имеют довольно крупные кроющие листья.

Понятия «головка», «колос», «щиток» ввел Линней в 1751 году.

Сложные соцветия

I. Сложные рацемозные соцветия:

1) двойные соцветия: на главной оси размещаются не цветки, а элементарные простые соцветия. Пример: двойная или сложная кисть, двойной или сложный колос, двойной или сложный зонтик и т.д.

Когда речь идет о двойном соцветии, выделяют общие соцветия и элементарное или парциальное соцветие (дель).

2) метелка отличается большей степенью разветвления осей в нижней части соцветия.

II. Цимозные соцветия (симподиальные).

Если перевершинивание происходит в одном направлении по кругу и каждая новая боковая ось появляется на одной и той же стороне, в результате чего все цветки повернуты в одну сторону, то образуется соцветие завиток: правозакрученный или левозакрученный. Например: зверобой – *Hypericum*.

Если перевершинивание происходит по извилистой линии, когда боковые оси появляются поочередно с двух сторон, образуется соцветие извилина. Например: *Sedum*, *Solanaceae*, *Boraginaceae*.

Извилина и завиток – монохазимальные цимоиды.

Если главная ось заканчивается цветком или апикальная меристема отмирает, а главную ось переверхаивают две оси, то соцветия называют дихазий.

Если главная ось завершается цветком или верхушечная меристема отмирает, а переверхаивание происходит по трем или более осям, то соцветие – плейохазий.

Плейохазий возникает из дихазия в результате увеличения количества боковых осей.

В отличие от метелки терминальный цветок в плейохазии распускается первым.

III. Тирс.

Характерен смешанный тип нарастания главной и боковых осей. Главная ось нарастает моноподиально. Затем апикальная меристема или отмирает, или образует цветок.

Боковые оси нарастают симподиально.

Тирсоидные соцветия разнообразны и встречаются в разных семействах. Названия тирсоидным соцветиям даются в зависимости от того, что они напоминают по аналогии с простыми racemозными. Например: кистевидный тирс.

IV. Агрегатные соцветия.

Отличаются от двойных соцветий тем, что тип сложного агрегатного соцветия не совпадает с типом парциального (элементарного) соцветия.

Название агрегатного соцветия дается так. Вначале называют тип сложного соцветия, затем – парциальное. Например, сложное соцветие – метелка, парциальное – колос. Агрегатное: метелка колосков. Сложное – щиток, элементарное – корзинка. Агрегатное: щиток корзинок.

Биоэкологическое значение соцветий

Растения, имеющие крупные соцветия из мелких цветков, лучше заметны насекомым, чем отдельные цветки.

Если одиночный цветок не опылится, то растение останется без потомства. А для соцветий характерно последовательное распускание цветков. Такое растягивание цветения во времени повышает возможность опыления. Если несколько цветков не опылились, то другие цветки опылятся.

Для растений с соцветиями характерна большая экологическая приспособленность, поскольку поздние или ранние заморозки не так опасны.

На формирование маленьких цветков в соцветии, а затем и семян, растение затрачивает меньше пластических веществ, чем на формирование одного крупного цветка.

Происхождение и эволюция соцветий

Исходной формой размещения цветков является их одиночное положение на вершине вегетативных побегов. Из терминального возникает в ряде случаев пазушное расположение цветков. По Паркину: пазушное расположение одиночных цветков возникло в результате того, что образование цветков постепенно перешло с главных побегов на нижние боковые. Далее эти боковые побеги дифференцировались в качестве специальных цветоносных побегов. Затем они укоротились, потеряли вегетативные листья и в конце концов образовалась пазушная цветоножка с одним терминальным цветком.

Челаковский (1893) считал исходным в эволюции соцветий тирсоидный тип.

ЦВЕТОК

ПЛАН

1. Определение цветка.
2. Морфология цветка.
3. Морфологические типы андроцея.
4. Типы и эволюция гинецея. Эволюция плацентации.
5. Формулы и диаграммы цветка.
6. Анатомия цветка. Процессы, происходящие в пыльнике и семязачатках.
7. Палинология.
8. Типы семязачатков.
9. Биологическое значение двойного оплодотворения.

Цветок – это детерминированный, укороченный, видоизмененный побег, приспособленный к опылению, оплодотворению и образованию плодов и семян. Вегетативный побег характеризуется недетерминированным ростом. Для цветка свойственен детерминированный рост, т.к. апикальная меристема после образования всех частей цветка теряет свою активность.

Цветки можно считать органами как бесполого, так и полового размножения: бесполого, т.к. образуют споры, прорастающие в пыльцевые зерна и зародышевые мешки; полового, т.к. в дальнейшем в указанных структурах возникают гаметы.

Таким образом, в обоеполом цветке происходят микроспорогенез и мегаспорогенез, микрогаметогенез и мегагаметогенез, опыление, оплодотворение и развитие зародыша. Онтогенез цветка завершается образованием плода с семенами.

Цветок – это репродуктивный орган (лат. *reproductio* – воспроизведение).

Морфология цветка

Несмотря на огромное разнообразие цветков по окраске, размерам, деталям строения, выделяют общую схему строения цветка.

Цветок размещается на цветоножке.

Цветоножка – часть побега между цветком и прицветничком.

Прицветничек – лист на цветоножке.

Прицветник – лист на оси соцветия.

Если цветоножка укорочена или отсутствует, цветок сидячий. Верхняя расширенная паренхиматизированная часть цветоножки, к которой прикрепляются все части цветка, – цветоложе. Цветок представляет собой совокупность стерильных (лат. *sterilis* – бесплодный) и фертильных (лат. *fertilis* – плодородный) частей, расположенных на цветоложе.

Части цветка размещаются на цветоносе или по кругам, тогда это циклический цветок; или по спирали, тогда это ациклический, или спиральный, цветок. Если и по кругам, и по спирали, то цветок гемициклический. Эволюционно примитивный – спиральный, или ациклический цветок.

Если через ось цветка можно провести более двух вертикальных плоскостей, цветок правильный или актиноморфный.

Если через ось можно провести только одну вертикальную плоскость, разделяющую цветок на две половинки, цветок зигоморфный.

Цветки, через которые нельзя провести ни одной плоскости симметрии, – ассиметричные.

Эволюционно примитивный – актиноморфный цветок.

Цветоносе может быть выпуклым, плоским, вогнутым, кубковидным.

Если цветоносе выпуклое или плоское, то стенка завязи не срастается с цветоносом, завязь верхняя, цветок подпестичный.

Если цветоносе вогнутое, но не срастается с завязью, завязь средняя, цветок околопестичный.

Если срастание происходит наполовину, завязь полунижняя, цветок полунадпестичный.

Если цветоносе вогнутое, срастается со стенкой завязи, завязь нижняя, цветок надпестичный.

По мнению Тахтаджяна, термин «нижняя завязь» не удачный, т.к. морфологически плодолистики всегда располагаются выше околоцветника и тычинок. Получается, что завязь всегда «верхняя». Поэтому Тахтаджян предлагает заменить термины «верхняя» и «нижняя» завязь более точными: «свободная» и «приросшая» завязь.

Но традиционно пользуются понятиями «верхняя» и «нижняя» завязь.

Околоцветник состоит из чашечки и венчика. Такой цветок с двойным околоцветником – гетерохламидный. Околоцветник может быть простой: чашечковидный или венчиковидный. Листочки его спирально расположены (купальница, магнолия). Это гомотехламидный околоцветник. Если один круг листочков чашечковидного околоцветника как у лебеды, крапивы, вяза, то околоцветник гаптотехламидный (моготехламидный). Цветок может быть и без околоцветника – ахламидный.

Совокупность чашелистиков цветка – чашечка. В большинстве случаев именно чашелистики являются органами защиты цветка, особенно на стадии бутона, часто дополнительными органами фотосинтеза. Иногда чашелистики служат для усиления яркости цветка, в качестве механической опоры для венчика, для защиты развивающихся плодов, их распространения. В современной морфологии растений общепризнанным является идея листового происхождения чашелистиков.

Чашелистики могут быть свободными, не сросшимися. Такая чашечка раздельнолистная. В процессе эволюции цветка чашелистики срастаются между собой и образуют сростнолистную чашечку. Тогда количество

чашелистиков определяется по количеству зубцов сростнолистной чашечки. В сростнолистной чашечке выделяют, кроме зубцов, трубку. В зависимости от особенности трубки различают трубчатую, колокольчиковидную, воронковидную чашечки.

Совокупность лепестков цветка – венчик. Наиболее широкое распространение получила гипотеза тычиночного происхождения венчика, которая утверждает происхождение лепестков из стерилизовавшихся тычинок.

Тератологические случаи преобразования тычинок в лепестки явились основой для возникновения махровых цветков.

Именно венчик создает облик цветка.

Венчик способствует опылению цветка, привлекая насекомых. Эта роль выполняется благодаря окраске, размером, характерной форме.

Эпидермальные клетки лепестков часто содержат летучие масла, придающие цветкам характерный запах.

Ярко окрашенный венчик способен отражать часть спектра солнечных лучей, тем самым предохраняет репродуктивные части цветка от перегрева. Закрываясь на ночь, венчик создает своего рода камеру, которая препятствует охлаждению цветка или повреждению его холодной росой.

На венчике существуют узоры, различимые только насекомыми. Эти узоры дают информацию о размещении нектарников, пыльников в цветке, способствуют опылению цветка. Т.е. говорят о сигнальной функции цветков или, по мнению швейцарских ученых, о цветочной «рекламе» обонятельного и визуального характера для животных-опылителей. Расширение связи между обещанием и вознаграждением рассматривается как источник биологического разнообразия.

В лепестке выделяют нижнюю суженную часть – ноготок и верхнюю – пластинку. Пластинка обычно размещается под углом 90° . У некоторых лепестков образуются особые полые выпячивания – шпорцы. В полости шпорцев обычно находится нектар, выделяемый или стенками шпорца или нектарниками. Понятно, что появление шпорцев связано с особенностями опыления.

Эволюция венчика шла в направлении от раздельнолепестных к сростнолепестным венчикам. В сростнолепестных венчиках нижняя сросшаяся часть – трубка, верхняя расширенная – отгиб. Место перехода трубки венчика в отгиб – зев. В зеве могут размещаться разные придатки – приспособления к опылению. У нарциссов эти придатки образуют привенчик или коронку.

По длине трубки венчик может быть долихоморфным (длина трубки в 4-5 раз превышает диаметр трубки), мезоморфным и брахиморфным.

По морфологическим особенностям сростнолепестные венчики бывают колесовидные, воронковидные, косоворонковидные, двугубые, язычковые, псевдоязычковые, колокольчиковидные, гвоздевидные, трубчатые и т.д.

В процессе специализации околоцветника происходит срастание основы сростнолистных чашечек и сростнолепестных венчиков на большую или меньшую высоту.

Рассмотрим фертильные (репродуктивные) органы цветка.

Андроцей

Андроцей (греч. дом мужчины) – совокупность тычинок (микро스포филлов) одного цветка.

Тычинки возникли в результате редукции и упрощения из наиболее примитивных микро스포филлов голосеменных предков. Примитивный тип тычинки представляет собой широкий листовидный орган, еще не дифференцированный на тычиночную нить и связник.

В процессе эволюции цветка широкие листовидные тычинки примитивных форм переходят в более специализированные тычинки.

Каждая тычинка состоит из пыльника, содержащего четыре пыльцевых мешка, в которых образуется пыльца, и тычиночной нити, в которой находится проводящий пучок, по которому в пыльник поступают питательные вещества и вода.

Выделяют следующие морфологические типы андроеца:

1. По количеству тычинок: от одной (орхидные) до нескольких сотен (лютиковые, розовые). Для большинства цветковых характерен олигомерный андроцей (3-10 тычинок). Эволюция шла от полимерного андроеца к олигомерному (греч. *oligos* – малый, немногочисленный).

2. По размещению на цветоложе: по спирали или по кругам.

3. По месту прикрепления тычинок: к цветоложу, завязи, околоцветнику...

4. По степени срастания.

В процессе эволюции андроеца нити тычинок срастаются как между собой, так и с частями околоцветника и плодolistиками. Нити тычинок могут срастаться в пучки (зверобойные *Hypericaceae*) или в трубки, которые окружают завязь (*Malvaceae*). Тычинки могут срастаться или склеиваться своими пыльниками (*Asteraceae*).

Если все тычинки срастаются или тычиночными нитями или пыльниками и образуют трубку, андроцей однобратственный. Если одна тычинка остается свободной, остальные тычинки срастаются (бобовые) – андроцей двубратственный. Две свободные тычинки, остальные тычинки срастаются – трехбратственный и т.д.

5. По длине тычиночных нитей.

Чаще тычинки равны по длине околоцветнику, но иногда значительно короче или во много раз превышают его. Тычинки и между собой могут отличаться по длине.

Если все тычинки равных размеров и не срастаются между собой, андроцей равносильный. Если две тычинки больше по длине, чем остальные (губоцветные), андроцей двусильный. Соответственно, если три тычинки больше по длине, чем другие, – трехсильный и т.д.

6. По степени разветвления тычиночной нити.

7. По той роли, которую тычинки выполняют в цветке. Главная функция тычинки – это фертильная (образование пыльцы). У некоторых видов часть тычинок теряют свою первоначальную функцию, становятся стерильной и преобразуется в стаминодии (стерильные тычинки, лишённые пыльцы). Иногда стаминодии могут нести медовые железы (как у *Theobroma cacao* L.).

8. По ориентации пыльника к оси цветка: интрозная, экстрозная ориентация.

Разные типы андроеца являются результатом специализации. В процессе эволюции отдельные тычинки и андроцей в целом подвергаются разнообразным видоизменениям и выявляют высокую пластичность и разнообразие форм.

Признаки строения, формы, размещения, количества тычинок, а также сам тип андроеца имеют значение для систематики цветковых и познания их филогении.

Гинецей

Гинецей (греч. дом женщины) – совокупность мегаспорофиллов (плодолистиков) в цветке. Плодолистики покрытосеменных произошли из листовидных мегаспорофиллов голосеменных предков. Чем примитивней цветок, тем более листовидный характер несут отдельные плодолистики. Они напоминают листовой орган, который находится еще в не развернутом положении внутри почки. Т.е. форма складывания плодолистика соответствует форме складывания листьев в почке. Этот «инфантильный» характер плодолистиков связан с неотеническим происхождением покрытосеменных (неотения – появление репродуктивных органов уже на ювенильной стадии развития организма).

Как цветок в целом, так и его спорофиллы (тычинки и плодолистики) происходят путем вытеснения конечных фаз онтогенеза более ранними (ювенильными) его стадиями.

Эволюционно примитивный среди современных растений плодolistик *Degeneria*, края которого не только не срастаются, а даже и не соприкасаются между собой, причем свободные края плодolistика отогнуты наружу. Защита семязачатков обеспечивается тем, в период цветения происходит тесное сближение широких боковых участков, размещенных между краями плодolistика и плацентами (плацента – место прикрепления семязачатков в завязи цветка).

С возникновением плодолистика, сложенного вдоль средней жилки, даже такого примитивного, как у *Degeneria*, прямой доступ микроспор к семязачаткам не возможен. Поэтому одновременно с возникновением плодолистика образовалась специальная рыльцевая поверхность, способная воспринимать микроспоры и содействовать развитию пыльцевой трубки. Наличие рыльцевой поверхности является одной из характернейших особенностей мегаспорофиллов покрытосеменных.

Первоначально рыльцевая поверхность тянется широкой полоской вдоль краевой зоны плодолистика (низбегающее рыльце), затем рыльцевая поверхность постепенно преобразуется в специализированное рыльце. Таким образом, рыльце развилось из двух сросшихся краев плодолистика, т.е. оно происходит из шва (сутуры).

По мере того, как пыльцевая поверхность локализуется в верхней части плодолистика, эта последняя вытягивается в тонкий стерильный столбиковидный вырост, приподнимающий рыльце над стерильной частью плодолистика. Эта специализированная тонкая часть плодолистика, которая несет рыльце, называется стилодием.

Обычно стилодий называют столбиком, что ошибочно, т.к. настоящий столбик – это сложное образование, состоящее из сросшихся стилодиев, и встречается только в ценокарпных гинецеях.

По мере специализации стилодия внутренняя железистая поверхность начинает видоизменяться в ткань, служащую для проведения пыльцевой трубки от рыльца к плацентам (трансмиссионная ткань).

Типы и эволюция гинецея.

Замкнутый мегаспорофилл покрытосеменных, в полости которого размещаются семязачатки, и есть пестик. В типичных случаях пестик состоит из нижней расширенной части – завязи; суженной части – столбика и разной формы рыльца.

Основной структурной единицей гинецея является плодолистик или карпель (термин более предпочтителен, т.к. указывает, что пестик происходит не от вегетативного листа).

Наиболее эволюционно примитивные типы цветков характеризуются свободными мегаспорофиллами, которые размещаются в спиральном порядке. Гинецей, состоящий из свободных плодолистиков, называется **апокарпный**. Апокарпный гинецей встречается как у двудольных, так и у однодольных. В процессе эволюции постепенно сближаются свободные края мегаспорофиллов и возникают замкнутые плодолистики.

У эволюционно примитивных цветковых – два вентральных пучка, между краями сохраняется граница. У эволюционно продвинутых – один вентральный пучок и один вентральный шов.

Тенденция к срастанию плодолистков приводит к образованию ценокарпного гинецея.

Эволюция ценокарпного гинецея начинается с синкарпного типа.

Синкарпным называется многогнездный гинецей, состоящий из разного количества сросшихся плодолистиков. Он происходит из апокарпного гинецея в результате латерального срастания тесно сближенных плодолистиков. Наиболее примитивные формы синкарпного гинецея имеют еще свободные стилодии. По мере специализации синкарпного гинецея срастание охватывает стилодии, которые в конце концов срастаются в один столбик, заканчивающийся рыльцевой головкой.

В ходе эволюции из синкарпного гинецея возник паракарпный. **Паракарпным** называется одногнездный гинецей, состоящий из нескольких плодолистиков. Для паракарпного гинецея характерна разомкнутость отдельных плодолистиков при сохранении связи краев соседних плодолистиков.

В некоторых случаях плаценты в паракарпных гинецеях впячиваются внутрь полости завязи, где частично срастаются и образуют ложные перегородки. Так из типично одногнездного паракарпного гинецея возникает многокамерный паракарпный. Т.е. если гнезда так или иначе сообщаются между собой, как у мака, завязь считают одногнездной. А сообщающиеся гнезда называют камерами.

Настоящие гнезда легко отличить от ложных, т.к. в ложных гнездах семязачатков нет.

В некоторых линиях развития двудольных из синкарпного гинецея возник **лизикарпный**. Лизикарпный тип также одногнездный. Одногнездность лизикарпного гинецея возникает не путем «распарывания» швов отдельных плодолистиков, как у паракарпного типа, а в результате разрушения (лизиса) перегородок синкарпной завязи. При этом сами (швы) сuture плодолистиков остаются целыми, не расходятся и не разрушаются, а на них по-прежнему размещаются семязачатки.

Главные направления эволюции гинецея определяют основные направления эволюции плацентации (способ размещения семязачатков на плодолистике).

Наиболее эволюционно примитивным типом плацентации является ламинальная (поверхностная). Она характерна для архаичных покрытосеменных, как род *Degeneria*. Семязачатки значительно удалены от краев плодолистика.

В процессе эволюции происходит уменьшение количества семязачатков, что связано с улучшением их защиты.

Тут нельзя не заметить аналогию с млекопитающими, у которых эволюция шла также в сторону уменьшения количества зародышей. В обоих случаях экономия материала достигается за счет улучшения «заботы о потомстве».

Из ламинальной возникает сутуральная плацентация.

В апокарпных гинецеях семязачатки располагаются в два ряда вдоль сутуры, по одному ряду с каждой стороны. Плацентация краевая или субмаргинальная.

Наибольшее разнообразие форм сутуральной плацентации наблюдаем в ценокарпных гинецеях.

Исходным типом является центрально-угловая плацентация, характерная для синкарпного гинецея.

Для паракарпного гинецея свойственна париетальная плацентация. В сравнении с центрально-угловой плацентацией париеетальная имеет биологическое преимущество, т.е. с конструктивным упрощением гинецея (одногозедная конструкция вместо многозедной) плаценты получают более широкую возможность для специализации в разных направлениях: при относительно меньшей затрате строительного материала обеспечивается эффективная защита семязачатков.

Наконец, в лизикарпном гинецее сутуральная часть плодolistиков вместе с плацентами преобразуется в колонку, которая возвышается в центре одногозедной завязи. В результате возникает колончатая плацентация.

Формулы и диаграммы цветка

С XIX века для более наглядного изображения строения цветка пользуются формулами и диаграммами.

Формула цветка – условное обозначение его строения при помощи букв латинского алфавита, символов и цифр. При составлении формулы пользуются следующими обозначениями:

Околоцветник простой (perigon) – P,

Чашечка (Calyx) – Ca (раньше K),

Венчик (Corolla) – Co; A, G.

Рядом с этими буквами всегда обозначается количество элементарных органов – числовой индекс.

Ca₅, A_∞. Знак "+" показывает на размещение частей цветка по кругам: Ca₃₊₃, Co₃₊₃₊₃. Скобки обозначают срастание частей цветка: G₍₃₎. Запись G₍₃₎ говорит, что гинецей состоит из трех сросшихся плодolistиков, завязь нижняя, цветок надпестичный.

Полунижняя завязь G₍₃₎₋.

В формуле вначале обозначают симметрию цветка.

Затем обозначают пол цветка: обоеполый, ♀, ♂, O.

Формула цветка тюльпана: * P₃₊₃A₃₊₃G₍₃₎

Диаграмма – условная схематическая проекция частей цветка на плоскость, перпендикулярную цветоножке. Диаграмма отражает количество частей цветка, относительные размеры, взаимное размещение, наличие срастания. На диаграмме указывается расположение кроющего листа, прицветничков и оси побега, несущего цветок. Нередко оказывается, что при

заложении цветка исходная его структура бывает одна, а при раскрывании – другая. В таких случаях говорят о диаграмме теоретической (исходная структура) и эмпирической. Так, у многих видов сем. Бобовые в цветочной почке лепестки в трех кругах (парус черепитчато охватывает крылья, а крылья – лодочку), а в раскрывшемся цветке, благодаря смещению, лепестки венчика расположены в одном круге; андроцей в бутоне также расположен в трех кругах (во внешнем круге одна тычинка свободная, во втором круге – среднем, 5 тычинок, во внутреннем – 4) и чередуются между собой и с лепестками. Позднее, перед раскрыванием цветков, вследствие смещения и срастания тычиночных нитей в трубку, андроцей расположен в один круг. Значит, в теоретической формуле и диаграмме венчик обозначается $1+2+(2)$ – лепестки лодочки срослись.

Андроцей: $1+ (5+4)$.

В эмпирической диаграмме у раскрывающихся цветков венчик обозначается 5, андроцей: $1+ (9)$.

Плоскость через геометрический центр цветка и кроющий лист – медианная. Перпендикулярная ей, проходящая также через геометрический центр цветка – трансверзальная. Части цветка расположены по четырем кругам – цветок тетрациклический.

Мерность цветка – это кратность элементарных органов. Трехмерный цветок обычен для однодольных. Для двудольных обычно цветки пентамерные.

Анатомия цветка

Микроспорофилл (или тычинка) несет микроспорангии (или пыльцевые мешки), функцией которых является образование микроспор.

В процессе эволюции стенка микроспорангия у многих покрытосеменных сильно редуцировалась.

Ход развития микроспорангиев

В результате периклиналиного деления археспориальных клеток образуется наружный слой первичных париетальных (париетальная – внешняя, пристеночная, клетка) клеток и внутренний слой первичных спорогенных клеток микроспорангия.

Самый внешний, прилегающий к эпидерме, париетальный слой преобразуется в эндотеций, который характеризуется тем, что его клетки имеют фиброзные утолщения в форме лент или обручей. Эндотеций и есть остаток стенок микроспорангия.

У ряда водных растений, у некоторых клейстогамных форм (клеистогамные цветки – цветки, которые не раскрываются во время цветения. Внутри их происходит самоопыление: *Viola*) фиброзные утолщения не образуются и специальные приспособления для раскрывания пыльников отсутствуют.

Внутренний специализированный слой клеток стенки пыльника покрытосеменных – тапетум. Перед микроспорогенезом клетки тапетума имеют густую цитоплазму и становятся многоядерными. Функция тапетума состоит в обеспечении питательными веществами дифференцирующихся пыльцевых зерен. При разрушении тапетума остатки его клеток, основными компонентами которых являются липиды, откладывается на пыльцевых зернах в виде наружного покрытия.

Из материнских ($2n$) клеток в результате редукционного деления образуется тетрада микроспор (n). У некоторых видов (большинство *Orchidaceae*) тетрады с помощью висцина склеиваются в комочки и более сложные образования – поллинии. Поллинии имеют значение для перекрестного опыления растений.

Размеры микроспор покрытосеменных: от нескольких микрон до 240 микрон в диаметре. Но для каждого вида размеры постоянные. Примитивные семейства имеют более крупные микроспоры. У эволюционно подвижных сростнолепестных семейств наблюдается тенденция к уменьшению размеров микроспор. Наблюдается зависимость размеров микроспор от размеров цветка. Крупные микроспоры встречаются у растений с крупными цветками. У растений с мелкими цветками, собранными в соцветия, наблюдаются мелкие микроспоры. Но более важным фактором, определяющим уменьшение размеров микроспор, является уменьшение гинецея и укорочение длины столбиков, а, следовательно, и сокращение того расстояния, которое должна пройти пыльцевая трубка от рыльца к женскому гаметофиту. Большие размеры пыльцевых зерен у видов с длинными столбиками объясняются необходимостью накопления большего запаса питательных веществ, требуемых для роста пыльцевых трубок.

Другие факторы, определяющие размеры микроспор, – это физиологические условия роста пыльцевой трубки внутри тканей гинецея, количество хромосом. Количество пыльцевых зерен огромно. Так, 1 экземпляр щавеля продуцирует около 400 млн. пыльцевых зерен.

Разнообразна форма микроспор и строение их оболочек.

Защитная оболочка микроспор – спородерма – состоит из двух слоев: внутреннего – интины – и внешнего – экзины. Интина – тонкая бесцветная слоистая пленка, состоит из пектина и целлюлозы. На завершающем этапе созревания пыльца на ее поверхности откладываются вещества из тапетума.

Экзина состоит из наружного слоя – с-экзины и внутреннего – н-экзины. С-экзина – скульптурированная часть оболочки, прикрепляется к н-экзине при помощи стерженьков, верхние концы которых объединяются в покров или остаются свободными.

Характерный химический компонент экзины – спорополленин – материал, близкий к кутину и суберину, но более стойкий, чем оба эти вещества. Спорополленин устойчив к химическим реагентам и к высокой до 300°C температуре. Благодаря этому оболочки пыльцевых зерен могут со-

храняться, не изменяясь, на протяжении длительного времени, иногда миллионы лет. Устойчивость пыльцы к биологическому разрушению усиливается благодаря присутствию кремния, обнаруженного в экзине пыльцы некоторых двудольных. Это обстоятельство, а также возможность легко определять род или вид растения, которому принадлежало пыльцевое зерно, привели к созданию науки – палинологии или пыльцевого анализа. Изучая пыльцевые зерна, относящиеся к определенному времени и собранные в определенном месте, можно установить, какие там росли растения, и получить информацию о существовавших в этом месте экосистемах (включая и животных) и климате. Особенно обильным источником пыльцевых зерен служит торф. Поскольку пыльца и споры в значительных количествах фиксируются в морских осадках по сравнению с континентальными отложениями, особую роль приобретают исследования пыльцы и спор в современных осадках различных морских водоемов.

Этому способствовало развитие нового направления – маринопалинологии.

Палинологические исследования применяются в различных естественных науках (палеогеография, археология, геоморфология, биогеография, океанология и др.).

Судебная палинология – отрасль знаний, имеющая дело с пылью, небольшие количества которой оседают на поверхностном слое почвы, на полу, во дворах, тропинках, дорогах, на поверхности строений, где могли побывать преступники. Задача судебной палинологии – помочь следствию идентифицировать малые количества пыльцы на исследуемых предметах (одежде, обуви, остатках пищи...).

Оболочка пыльцы содержит белки, многие из которых являются ферментами и белками аллергенного типа.

В загрязненном воздухе центра города (Стокгольм) многие зерна пыльцы деформированы, их оболочка разорвана. Поэтому здесь больше аллергических заболеваний, чем за городом: из разорванной оболочки легче выходят аллергены. Изучением находящейся в воздухе пыльцы занимается аэропалинология. Аэропалинологическая информация поможет и при реконструировании палеоэкологической обстановки.

В экзине есть апертур (поры). Это небольшие тонкостенные участки, через которые обычно выходит пыльцевая трубка во время прорастания и которые позволяют пыльцевому зерну изменять объем при колебаниях влажности.

Апертур микроспор покрытосеменных делятся на несколько типов. Расположение, форма, строение апертур имеют систематическое значение.

По размещению апертур могут быть полярными, зональными (с центрами у экватора или на одной из линий, параллельных экватору) и глобальными (равномерно рассеянными по всей поверхности). Эволюция

размещения апертур на микроспорах покрытосеменных шла от полярного через зональное к глобальному расположению.

Апертуры могут быть округлыми или борозчатыми. Количество их варьирует. Среди покрытосеменных однодольные имеют одну апертуру, большинство двудольных – три.

В начале 90-х годов XX века палинологами была обнаружена тенденция к изменению количества апертур в зависимости от экологической приуроченности видов: у видов на сухих субстратах количество апертур увеличивается.

Качество пыльцы некоторых видов растений (яблоня ягодная, чубушник венечный, цикорий обыкновенный) обнаруживает тесную связь с уровнем загрязнения в точке прорастания. Критерии качества пыльцы представляются перспективными для фитоиндикации качества урбанизированной среды.

Мужской гаметофит

Микроспора прорастает еще в пыльцевом гнезде. Все развитие мужского гаметофита покрытосеменных сводится только к двум делениям. В то время как у большинства голосеменных гаметогенезу (процесс образования гамет) предшествуют три деления, у покрытосеменных имеет место только одно деление. Из-за сильной односторонней вакуолизации микроспоры к моменту ее прорастания первое деление происходит в пристеночном слое цитоплазмы. Образуется две клетки: маленькая пристеночная генеративная клетка и большая сильно вакуолизованная сифоногенная клетка (клетка трубки). Через некоторое время генеративная клетка внедряется внутрь цитоплазмы сифоногенной клетки, где лежит свободно рядом с ядром. Сифоногенная клетка характеризуется высокой метаболической активностью, дает начало пыльцевой трубке. Из генеративной клетки в результате ее деления образуются два спермия.

Весь мужской гаметофит покрытосеменных состоит только из двух клеток – сифоногенной и генеративной. Вот почему кульминацией в эволюции является мужской гаметофит покрытосеменных, который характеризуется отсутствием как проталлиальных клеток, так и всяких следов антеридия.

Семязачаток

Семязачатки покрытосеменных защищены в замкнутых вместилищах, образованных мегаспорофиллами. Поэтому семязачатки подверглись существенным изменениям.

В сравнении с голосеменными у покрытосеменных семязачатки небольшие со слабо развитыми покровами и почти лишены запасов питательных веществ. Эта экономия материала на построение семязачатка явилась важным биологическим преимуществом, что позволило покрытосе-

менным существенно повысить семенную продуктивность. В то же время эта экономия привела к значительному упрощению семязачатка и в связи с этим к более быстрому его развитию, чем у голосеменных.

Семязачаток, развивающийся на плаценте завязи, является местом образования мегаспор и развития женского гаметофита (зародышевого мешка). Семязачаток состоит из следующих основных частей.

Нуцеллус – центральная часть с вегетативными клетками, которые окружают спорогенные клетки. Нуцеллус представляет собой видоизмененный мегаспорангий.

Один или два интегумента, которые окружают нуцеллус. Соответственно семязачатки могут быть однопокровные или двупокровные. Интегументы относятся к мегаспорофиллу. На вершине края интегументов не срастаются, формируется пыльцевход – микропиле.

Фуникулюс (семяножка) связывает семязачаток с плацентой.

Зона в которой сливаются нуцеллус, интегумент(ы) и фуникулюс, – халаза.

Выделяют следующие геометрические точки семязачатка:

- микропилярная;
- зародышевого мешка;
- халаза;
- фуникулюс;
- плацента.

Если все эти точки находятся на одной прямой, семязачаток ортотропный.

Если семязачаток согнут вниз на 180^0 и прирастает в результате этого к удлинённой семяножке (фуникулюсу), т.е. когда линия м-з параллельна линии х-ф, – семязачаток анатропный. Анатропные семязачатки характерны для большинства покрытосеменных и представляют собой, вероятно, исходный тип.

Если семязачаток повернут только на 90^0 , он называется гемитропный. Гемитропные семязачатки представляют собой промежуточный тип между анатропными и ортотропными.

В тех случаях, когда семязачаток подобен на гемитропный, но микропиле повернуто к стенке завязи в сторону плаценты, – семязачаток называется кампитропным.

Если семязачаток в продольном разрезе имеет подковообразную форму, т.е. геометрические точки семязачатка располагается по дуге, то возникает амфитропный семязачаток.

Семязачатки варьируют и по размерам нуцеллуса. Семязачаток с крупным нуцеллусом – красинуцеллятный, с небольшим нуцеллусом – тенуинуцеллятный.

Тенуинуцеллятные семязачатки возникли в процессе эволюции из красинуцеллятных в результате постепенного уменьшения толщины стенок мегаспорангия.

Мы рассмотрели морфологические типы семязачатков:

- 1) по количеству интегументов: однопокровные и двупокровные;
- 2) по размерам нуцеллуса: красинуцеллятные и tenuинуцеллятные;
- 3) по размещению геометрических точек: ортотропный, анатропный, гемитропный, кампилотропный, амфитропный.

Развитие мегаспорангиев

Вначале образуется меристематический бугорок, базальная часть которого – халаза. Вокруг халазы закладывается будущий покров – интегумент. Интегумент обрастает со всех сторон центральную часть, или нуцеллус, а на вершине края не срастаются, образуется микропиле.

Мегаспорогенез

Еще когда семязачаток появляется на плаценте в виде меристематического бугорка, он уже содержит археспореальную клетку, которая преобразуется в материнскую клетку спор. Из материнской клетки спор путем редукционного деления формируются четыре мегаспоры. Три верхние из них постепенно дегенерируют, а самая нижняя (халазальная) в результате трех последовательных делений прорастает в женский гаметофит – зародышевый мешок. Этот тип женского гаметофита называется моноспорический. В тех случаях, когда в образовании женского гаметофита участвуют две неразделившиеся клеточной перегородкой мегаспоры, женский гаметофит называется биспорический. Когда все четыре мегаспоры участвуют в образовании женского гаметофита, – это тетраспорический женский гаметофит.

Образование обычного моноспорического восьмиядерного женского гаметофита

В результате первого митотического деления ядра функционирующей мегаспоры образуется два ядра, которые расходятся к полюсам сильно удлиняющейся мегаспоры, а между ядрами образуется крупная вакуоля. У каждого полюса происходит два последовательных деления ядер и образуется по 4 ядра. Это восьмиядерная стадия развития женского гаметофита. В дальнейшем от каждого полюса отходят по одному ядру в центральную часть гаметофита. Эти полярные ядра сливаются и образуется вторичное ядро центральной клетки женского гаметофита. Три оставшиеся около каждого полюса ядра облекаются цитоплазмой, преобразуются в плотно прилегающие клетки. Из халазальных клеток формируются антиподы, а из микропиларных – одна яйцеклетка и две синергиды. Такое строение имеет женский гаметофит у большинства покрытосеменных.

Синергиды у многих таксонов участвуют в транспорте питательных веществ. В центральной клетке после оплодотворения появляются выступы клеточной оболочки. Наличие выростов клеточной оболочки у антипод обеспечивает поток метаболитов из халазального конца. В целом поверхность зародышевого мешка принимает участие в поглощении питательных веществ из тканей спорофита.

Существует гипотеза неотенического происхождения женского гаметофита покрытосеменных. Согласно этой гипотезе, безархегональные женские гаметофиты возникли путем наследственной неотенической задержки развития женского гаметофита архегониального типа на начальной свободоядерной его стадии с последующим образованием клеточных структур нового типа. Произошла не простая наследственная фиксация ранней стадии, а коренное изменение всего хода развития гаметофита, благодаря чему гаметы созревают без образования архегониев.

Развитие женского гаметофита покрытосеменных заканчивается значительно раньше той стадии клеточной дифференциации, на которой возможно формирование архегониев. Яйцеклетка дифференцируется тогда, когда еще не закладывается архегоний. Поэтому архегоний элиминируется (лат. *eliminatio* – изгонять, элиминация – устранение) целиком и бесследно.

Вообще гаметофиты покрытосеменных характеризуются крайней упрощенностью своей структуры. Как женский, так и особенно мужской гаметофит образуются в результате наименьшего количества митотических делений и из минимального количества строительного материала. Даже развитие женского гаметофита (а он значительно сложнее мужского) осуществляется путем всего только трех ядерных митотических делений, а у голосеменных женский гаметофит развивается в результате самое малое 9 делений. В связи с резким сокращением онтогенеза гаметофиты покрытосеменных утратили свои гаметангии – антеридии и архегонии. Утрата гаметангиев произошла в результате неотении. Это преждевременное завершение онтогенеза гаметофита началось с относительно более поздних стадий онтогенеза и перемещалось в процессе эволюции на все более ранние. Вместе с тем гаметогенез, которым завершается развитие гаметофита, также перемещается на все более ранние фазы развития. Гаметы образуются без гаметангиев. Развитие самих гамет сокращается, и они крайне упрощаются.

Опыление и оплодотворение

Цветение – 1. Период в жизни растения от начала раскрывания первых цветков до отцветания последних.

2. Период от момента раскрывания бутона до засыхания околоцветника и тычинок отдельного цветка.

Опыление – процесс переноса пыльцы с пыльников тычинок на рыльца пестиков у покрытосеменных и с мужских шишек на семенные чатки у голосеменных.

В большинстве случаев пыльцевая трубка проникает в мегаспорангий через микропиле (порогамия), реже – другими путями – апорогамия. Апорогамия делится на халазогамию и мезогамию.

При халазогамии пыльцевая трубка проникает в мегаспорангий через халазу, поднимается вверх и входит в женский гаметофит поблизости от яйцевого аппарата. Халазогамия наблюдается у березы. При мезогамии пыльцевая трубка входит в мегаспорангий сбоку между халазой и микропиле. Мезогамия наблюдается у тыквы.

Тот факт, что голосеменные имеют функционирующее микропиле, свидетельствует о первичности порогамии и вторичности мезогамии и халазогамии. У наиболее примитивных покрытосеменных (магнолиевые) имеется только порогамия. Апорогамия наблюдается у эволюционно продвинутых форм с упрощенными и специализированными цветками.

Войдя в женский гаметофит и достигнув яйцевого аппарата, пыльцевая трубка изливает свое содержимое. В результате оплодотворения яйцеклетки образуется диплоидная зигота, а в результате слияния второго спермия со вторичным ядром – триплоидное ядро эндосперма. Это так называемое двойное оплодотворение представляет собой характерную особенность покрытосеменных, которая резко отличает их от всех остальных представителей растительного мира.

Слияние второго спермия со вторичным ядром по сущности не является настоящим оплодотворением, т.к. в результате возникает не зародыш, а особое образование – эндосперм, служащий для питания развивающегося из оплодотворенной яйцеклетки зародыша.

Таким образом, возникновение эндосперма связано с крайним упрощением женского гаметофита, обычно почти полностью лишенного питательных веществ, и представляет собой приспособление для быстрой компенсации этого недостатка питательных веществ. Именно в этом заключается биологическое значение «двойного оплодотворения». Оно позволило достичь максимальной экономии материала на построение высокосовершенного женского гаметофита покрытосеменных и сильного ускорения его образования.

СЕМЯ. ПРОРОСТКИ

Цель: ознакомиться с начальными этапами онтогенеза цветкового растения.

ПЛАН

1. Определение семени. Происхождение частей семени в онтогенезе.
2. Типы семян по расположению питательных веществ.
3. Способы образования эндосперма.
4. Строение зародыша двудольных и однодольных растений. Развитие зародыша.
5. Семенная кожура. Эволюция семян. Экологическое значение размера семени. Значение семян.
6. Покой семян.
7. Группы семян по прорастанию.
8. Набухание семян. Прорастание. Характеристика спермосферы.
9. Виды прорастания. Особенности прорастания однодольных.

Семя представляет собой зрелый семязачаток, т.е. семязачаток после оплодотворения, который содержит зародыш, запас питательных веществ, защитную семенную кожуру, возникшую из интегументов.

Архаичные семена формируют многослойные, гистологически дифференцированные покровы, возникающие из двух интегументов. Подвинутые эволюционно те семена, семенные покровы которых сформированы из одного интегумента.

Эндосперм развивается из двух полярных ядер, слившихся с ядром спермия в центральной клетке зародышевого мешка. Значит, эндосперм триплоидный. Перисперм – нуцеллярная ткань спорофита. Но у многих двудольных эти ткани недолговечны и целиком или частично поглощаются развивающимся зародышем еще до перехода семени в состояние покоя. В этом случае запас питательных веществ содержится в тканях зародыша, особенно в семядолях.

В зависимости от места запаса питательных веществ выделяют следующие типы семян:

1. Запасные вещества содержатся в семядолях. Тогда семя состоит из семенной кожуры и зародыша. Зародыш прямой или изогнутый, занимает центральное положение. Такой тип семян характерен для двудольных у представителей сем. Fabaceae, Asteraceae, Brassicaceae.

2. Запасные вещества находятся в зародыше и в эндосперме. Тогда семя состоит из семенной кожуры, зародыша, эндосперма.

3. Питательные вещества запасаются только в эндосперме. Тогда семя состоит из семенной кожуры, зародыша и хорошо развитого эндосперма. Примеры: представители сем. Poaceae, Liliaceae.

4. Запасные вещества откладываются в эндосперме и перисперме. Семя состоит из семенной кожуры, зародыша, эндосперма и перисперма. Представители сем. Банановые, Имбирные, Перцовые.

5. Запасные вещества обнаруживаются только в перисперме. В состав семени входит семенная кожура, зародыш, перисperm. Этот тип семян не характерен для однодольных. Примеры у растений сем. Caryophyllaceae, Nymphaeaceae.

В процессе эволюции покрытосеменных происходили редукция эндосперма в зрелых семенах и соответствующее увеличение размеров зародыша. У более примитивных покрытосеменных мы наблюдаем обильный эндосperm и очень маленький зародыш с малоразвитой почечкой. У эволюционно продвинутых групп зародыш разрастается, а эндосperm редуцируется и даже исчезает.

Редукция эндосперма связана с увеличением размеров зародыша. Наличие более крупного зародыша создает возможность для отложения запасных веществ в самом зародыше – в его семядолях. Это является значительным прогрессом, т.к. питательные вещества, откладываемые в семядолях, более доступны для прорастающего зародыша, чем пища окружающего его эндосперма.

Эндосperm

Существуют три способа образования эндосперма: ядерный, клеточный и гелобиальный.

В ядерном эндосперме в результате свободных ядерных делений образуется много ядер. Эндосperm остается неклеточным или позже появляются клеточные оболочки. В клеточном эндосперме образование клеточных оболочек начинается одновременно с первым митозом и продолжается, пока эндосperm растет. В гелобиальном эндосперме зародышевый мешок делится на две неравные клетки, из которых крупная халазальная развивается неклеточным путем, а мелкая микропиллярная ведет себя по-разному. Гелобиальный тип встречается в основном у однодольных.

Основные питательные вещества, откладываемые в запас, – это углеводы, белки, липиды. В семени содержатся все типы соединений, но их относительное количество в семенах растений разных таксонов неодинаковое.

Зародыш

Зигота путем многочисленных митотических делений преобразуется в многоклеточный зародыш, состоящий из первичного побега, первичного корешка и одной или двух семядолей. Количество семядолей – одна у однодольных и две у двудольных – рассматривается как основной признак, по которому отличаются эти два класса покрытосеменных растений.

Семядоли расположены на зародышевой оси, на противоположных концах которой находятся апикальные меристемы побега и корня. В зар-

дыше апикальная меристема находится на верхушке эпикотилия – надсемядольной оси. В одних случаях эпикотиль представлен только этой меристемой, в других он несет определенное количество молодых листьев. Вместе с этими листочками его называют зародышевой почечкой.

Подсемядольная ось называется гипокотиль. Нижняя часть гипокотилия переходит в зародышевый корешок.

У однодольных семядоля обычно выполняет функцию поглощения, а не запасаения. Погруженная в эндосперм, она абсорбирует питательные вещества, которые расщеплены ферментами. Эти питательные вещества перемещаются в семядоли к растущим зонам зародыша. К более высокодифференцированным среди однодольных принадлежит зародыш злаков. В сформированном виде он имеет семядолю (щиток), прилегающую к эндосперму. Щиток прикреплен к одной стороне зародышевой оси, на нижнем конце которой находится зародышевый корешок, на верхнем – зародышевая почечка. И зародышевый корешок и зародышевая почечка окружены влагалищевидными защитными структурами – колеоризой и колеоптилем.

Часть оси между узлом щитка и колеоптилем – мезокотиль. У некоторых злаков напротив щитка образуется небольшой вырост – эпибласт.

Считается, что в процессе эволюции однодольный зародыш возник в результате недоразвития одной из двух семядолей типичных двудольных растений. Значит, возникновение однодольности связано с общим упрощением и сокращением всего онтогенеза.

Как происходит развитие зародыша?

Ранние стадии развития зародыша у двудольных и однодольных схожи. Формирование зародыша начинается с деления оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) в зародышевом мешке семязачатка. У большинства цветковых плоскость первого деления проходит поперек продольной оси. При этом устанавливается полярность зародыша: халазальный полюс – это главный центр дальнейшего роста, т.к. собственно зародыш развивается из клеток, сформированных на этом полюсе. Микропилярный полюс выполняет по сущности только вегетативную функцию. Образуется своеобразная ножка – подвесок, или суспензор, который заякоривает зародыш у микропиле.

Раньше считалось, что суспензоры помогают движению зародыша в питательные ткани. Так происходит у голосеменных. Установлено, что подвески цветковых еще и активно участвуют в поглощении питательных веществ из эндосперма. В некоторых случаях белковые вещества, синтезированные в суспензоре, используются самим зародышем в период его быстрого роста.

До того момента, когда в результате делений зародыш дифференцируется на собственно зародыш и суспензор, вся эта структура называется проэмбрио. Как только у двудольных появляются признаки образования двух семядолей, осевая симметрия сменяется билатеральной. Это изменение симметрии рассматривается как окончание стадии проэмбрио.

Перед началом роста семядолей наблюдается уплощение зародыша. При этом глобулярный зародыш постепенно приобретает двулопастную форму, что и приводит к билатеральной симметрии. Эту стадию развития зародыша называют сердцевидной. Т.к. зародыш однодольных имеет только одну семядолю, он не имеет сердцевидной стадии.

Халазальные клетки суспензора начинают дегенерировать еще на стадии сердцевидного зародыша и в конце концов сминаются разрастающимся зародышем.

В ходе формирования зародыша появление новых клеток постепенно ограничивается апикальными меристемами побега и корня. У некоторых двудольных в гипокотиле зародыша закладываются примордии адвентивных корней.

Таким образом, в эмбриогенезе побег и корень закладываются как единая структура, развивающаяся из зиготы.

Семенная кожура

Семенная кожура образуется целиком из интегумента. Обычно семенная кожура имеет сложное гистологическое строение. Имеет механический слой, в котором находятся склереиды или волокна, паренхимный слой, который может быть сочным. У многих видов семенная кожура очень твердая и слабо проницаемая для воды. Микропиле сохраняются на кожуре в виде небольшого отверстия. Обычно микропиле соседствует с рубчиком. Рубчик остается на кожуре после отделения семени от фуникулюса. В анатропных семязачатках приросшая к ним часть фуникулюса остается в виде семенного шва.

Внешние признаки семян – это размер, форма, характер поверхности семенной кожуры, размещение рубчика, наличие или отсутствие таких структур, как присемянник или ариллус (вырост фуникулюса), карункула (вырост интегумента возле микропиле) и элайосом (маслянистый придаток, поедаемый муравьями).

Семя с сочными покровами рассматривается как эволюционно примитивное. На смену им пришло вначале семя с редуцированными мясистыми частями (ариллусом, карункулой, элайосомом), привлекающими животных, а затем сухое семя, которое может быть заключено в сочный плод. Размер семени имеет экологическое значение. У многих видов мелкосемянность является средством защиты от поедания семян животными. Мелкосемянность связана со способностью видов формировать постоянные банки семян. У тех видов, у которых отсутствуют банки семян, семена обычно более крупные и часто имеют опушение и ости.

Семенная кожура защищает заключенный в ней зародыш и влияет на прорастание. Торможение прорастания связано с высокой степенью непроницаемости семенной кожуры для воды и кислорода. Это объясняется наличием кутикулярных слоев и их распределением. Семенная кожура

может оказывать росту зародыша механическое сопротивление. В семенной коже локализуются ингибиторы прорастания.

Семенная кожа устойчива к пищеварительной жидкости животных.

Эпидерма некоторых семян содержит слизевые клетки и при контакте с водой набухает и становится клейкой. Благодаря этому семя прилипает к животным и переносится в новые места произрастания или, наоборот, прилипает к почве, а слизь защищает от высыхания.

Семена – важный продукт питания животных и человека. Среди покрытосеменных представители семейства Poaceae (злаковые) в большинстве употребляются человеком по сравнению с растениями других семейств. Второе место занимает семейство Fabaceae (бобовые). Семена используют для приготовления напитков (кофе, какао, пиво), лекарств, технических масел.

Т.к. в семени происходят первичные этапы развития нового спорофита – зародыша, то именно семя обеспечивает преемственность между сменяющимися друг друга поколениями семенных растений. Т.е. семя – отнюдь не орган, а организм, целое дочернее растение, возникшее на материнском.

Ведь никому не придет в голову считать теленка органом коровы, а котенка – органом кошки. А почему-то привыкли, перечисляя органы растения, наряду с корнем и побегом, называть и семя.

Покой семян

Для развития находящегося в семени зародыша необходимы определенные условия среды: влажность, оптимальная температура и кислород. Но даже при наличии этих условий некоторые, даже зрелые семена не могут прорасти, пока в них не произойдут внутренние изменения, совокупность которых называют дозреванием.

Необходимость дозревания предотвращает преждевременное прорастание. Например, если бы семя, которое высыпалось осенью, тотчас бы проростало, то проростки не пережили бы зиму. Есть механизмы, обеспечивающие совпадение сроков прорастания с наступлением сезона, благоприятного для роста.

Итак, наиболее распространенными причинами покоя семян являются физиологическая незрелость зародыша, механическая твердость или непроницаемость семенной кожуры для воды или для кислорода, присутствие ингибиторов прорастания. Вот почему необходимо дозревание, которое в нашей умеренной зоне стимулируется низкими температурами зимой.

Семенам многих декоративных растений необходим период низких температур. Если влажные семена выдержать при низких температурах на протяжении нескольких дней или недель, покой можно прервать и семена прорастут. Этот прием называют стратификацией. Механическое повреждение семенной кожуры ножом, наждачной бумагой – скарификация – со-

действует нарушению состояния «твердосемянности» или удалению ингибитора и восстановлению метаболической активности, необходимой для прорастания.

По способности к прорастанию после созревания семена делят на несколько групп.

1) семена прорастают в плодах, находящихся на материнском организме. Это характерно для растений мангровых зарослей на океанских побережьях, периодически заливаемых водой;

2) семена немедленно прорастают после опадения, но всхожесть сохраняют недолго, т.к. зародыш недостаточно защищен от высыхания тонкой семенной кожурой. При неблагоприятных для прорастания условиях, семена гибнут (тополь, ива);

3) семена способны к немедленному прорастанию после опадения, но при отсутствии подходящих условий долго остаются жизнеспособными. Это семена большинства культурных растений, сорняков, луговых трав;

4) семена не прорастают сразу после опадения. Причины задержки разные: либо очень твердая семенная кожура и нужно время для размягчения кожуры; либо не закончились процессы внутреннего созревания и необходимы определенные условия (температура, свет);

5) опавшие семена содержат запасы питательных веществ и предзародыш, который преобразуется в зародыш после отделения от материнского растения. В естественных условиях прорастание таких семян происходит после перезимовки (хохлатка, чистяк, калина);

6) в семенах откладывается запас питательных веществ, есть предзародыш, который дифференцируется при прорастании. В природе такие семена прорастают осенью, но проросток остается в почве, а надземный рост начинается весной (ветреница, купена, майник, ландыш);

7) семена имеют только предзародыш и покровы: прорастание и питание проростка на первичных стадиях развития обеспечивается симбиозом с грибом. К этой группе принадлежат семена орхидных.

Зрелое семя в большинстве случаев очень сухое (на влагу приходится 5-20%). Поэтому прорастание невозможно, пока семя не впитает определенное количество воды, необходимой для метаболической активности. Вода всасывается через микропиле и семенную кожуру путем абсорбции воды коллоидами, находящимися в семени (белки, крахмал, вещества клеточных оболочек: гемицеллюлозы и пектины). Набухание этих веществ создает большую силу, достаточную для разрыва семенной кожуры. В дальнейшем вода движется от клетки к клетке под действием осмотических сил. Вода необходима для активизации биохимических процессов, связанных с прорастанием, т.к. эти процессы протекают в водном растворе. При этом активизируются уже имеющиеся в семени ферменты и синтезируются новые, участвующие в расщеплении и использовании питательных веществ, накопленных в период формирования зародыша. В зародыше во-

зобновляется деление и растяжение клеток. Область, прилегающую к наружной поверхности семенной кожуры и имеющую специфическую микрофлору, называют спермосферой. При прорастании семян спермосфера преобразуется в ризосферу. Спермосфера формируется с начала набухания семян и благоприятствует развитию ризосферы.

Итак, процесс перехода семени из состояния покоя к активной жизнедеятельности – прорастание. В результате зародыш трогается в рост и образует проросток.

Первый видимый признак роста – это появление зародышевого корешка. Корешок закрепляет семя в почве и начинает поглощать воду. В процессе роста корешок преобразуется в первичный корень, на котором образуются боковые корни разных порядков. Так возникает разветвленная корневая система. У однодольных первичный корень недолговечный, и корневая система взрослого растения развивается из придаточных корней, которые закладываются в узлах.

Виды прорастания:

1. Если после появления корешка удлинится гипокотиль и изгибается, образуя петлю, то верхушка побега вытягивается из почвы без повреждений. Такой тип прорастания, при котором согнутый гипокотиль выпрямляется и выносит семядоли на поверхность, называют надземным (*эпигейным*).

2. При гипогейном прорастании изгибается эпикотиль. При его выпрямлении почка поднимается над поверхностью почвы, а семядоли остаются в ней, и со временем разрушаются. Такой тип прорастания, при котором семядоли остаются в почве, – подземное (*гипогейное*).

Эти типы прорастания характерны для двудольных и однодольных растений.

У однодольных зародышевый корешок и зародышевая почечка защищены колеоризой и колеоптилем соответственно. Первой при прорастании пробивается колеориза. За ней – зародышевый корешок, который быстро удлинится и выходит из колеоризы. После появления первичного корня колеоптиль выталкивается за счет удлинения мезокотилия (первое «междоузлие» между «узлами» щитка и колеоптиля). Когда основа колеоптиля достигает поверхности почвы, его края расходятся на вершине, и из почвы появляются первичные листочки почечки.

Таким образом, из прорастающего семени развивается дочерний спорофит – проросток, сохраняющий определенные элементы структуры семени, а именно – зародыша (семядоли) и для него характерно гетеротрофное питание. Затем гетеротрофное и автотрофное, а в ювенильной фазе – в большей степени автотрофное.

Период от прорастания до преобразования проростка в самостоятельный организм – самый критический в онтогенезе растения. В это время растение наиболее чувствительно к повреждениям, а недостаток влаги

может привести к гибели растения.

Итак, зародыш и проросток – начальные этапы онтогенеза цветкового растения.

При нормальном развитии апикальная меристема побега преобразуется в репродуктивную апикальную меристему, которая дает цветок или соцветие.

Мы отмечали, что онтогенез цветка завершается образованием плода с семенами. Семя рассмотрели, изучаем плод.

ПЛОДЫ

Цель: показать многообразие плодов и их классификацию.

ПЛАН

1. Определение плода.
2. Соплодие в широком и узком смысле слова. Примеры соплодий.
3. Партенокарпия.
4. Стадии развития плода в онтогенезе.
5. Морфологическая классификация плодов.
6. Морфогенетическая классификация плодов.
7. Распространение плодов и семян.

У эволюционно примитивных растений в образовании плода принимают участие только плодолистики, околоцветник, и тычинки засыхают и опадают, т.е. не участвуют в образовании плода (у растений с верхней завязью, апокарпным гинецеем). В процессе эволюции с возникновением нижней завязи и развитием приспособлений для защиты и распространения семян в образовании плодов принимают участие другие части цветка или даже соцветия. Часто в формировании плода участвуют цветоложе, околоцветники, прицветники.

Поэтому **плод** – это видоизмененный в результате оплодотворения гинецей цветка с прирастающими или сохраняющимися при гинецее другими частями цветка и соцветия.

Американский ботаник А. Имс сформулировал плод как зрелый цветок.

Если плод – это зрелый цветок, то соплодие – это зрелое соцветие. Часто плоды объединены в соплодия. Соплодие – в широком смысле слова – это совокупность зрелых плодов, которые образовались из цветков одного соцветия, обособленного от вегетативной части побега. Плоды в соплодии в большинстве случаев могут быть свободными (подсолнечник, виноград) или срастаются (жимолость). В последнем случае соплодие представляет собой морфологически цельное образование (соплодие в узком смысле слова).

Не всякое соцветие преобразуется в соплодие. Если период цветения

растянут, а плоды по мере созревания опадают или раскрываются, то в таком случае соплодия не образуются.

Наиболее специализированы такие соплодия, плоды которых обособлены благодаря хорошо развитым плодоножкам. Такие соплодия представляют собой систему сложно разветвленных осей. К этому типу относятся соплодия винограда, рябины, бузины, калины, почти всех сельдерейных (зонтичные) и др. У этих растений оси соцветий и цветоножки не изменяются при плодах, поэтому положение плодов повторяет положение цветков в соцветии.

Биологическое значение соплодий: соплодия из сочных ярко окрашенных плодов хорошо контрастируют с зелеными листьями деревьев, кустарников и хорошо видны птицам.

В сухих соплодиях свеклы и сочных соплодиях шелковицы сростаются околоцветники, остающиеся при плодах: в первом случае они склерифицируются, во втором – суккулентизируются.

В результате разрастания разных частей соцветия к моменту плодоношения соплодия могут приобретать своеобразные черты. У ольхи одревесневает ось соплодия и прирастающие к ней кроющие чешуи соцветия. После опадения плодов так называемые черные "шишечки" ольхи долго еще висят на ветвях.

Соломенно-желтые легкие соплодия хмеля состоят из сильно разросшихся, черепитчато налегающих друг на друга прицветников, в пазухах которых сидят плоды.

Таким образом, в образовании соплодия участвуют ось соцветия, кроющие листья, прицветники.

Наиболее полное срастание и видоизменение плодов наблюдается в соплодиях ананаса. Тут в единое целое сростаются ось соцветия, брактеев, завязи всех цветков. Все эти элементы соплодия образуют мясистую сочную ткань, в которой тяжело найти следы срастания. С поверхности соплодие покрыто твердым панцирем, образованным верхушками кроющих листьев. Особенность соплодий ананаса: пролификация его оси, в результате чего на верхушке соплодия всегда есть укороченный побег с пучком зеленых листьев. Культурные формы ананаса чаще всего образуют бессемянные плоды (партенокарпия), но характеризуются крупными от 2 до 15 кг соплодиями.

Явление, когда плод может развиваться без оплодотворения и образования семян, – партенокарпия. Распространена среди видов с большим количеством семязачатков в плоде (банан, томат, дыня, ананас).

У одних видов партенокарпия возможна без опыления (перец, томат, цитрусовые), у других опыление необходимо как стимулирующий фактор (орхидеи). Бессемянные плоды могут развиваться в результате нарушения развития зародышей (персик, виноград, вишня). В последнем случае поскольку развитие семян инициируется оплодотворением, то такие плоды не являются типично партенокарпическими.

Партенокарпию вызывают искусственно при помощи ауксинов (томат, перец, тыква) и гиббереллинов (ростовые вещества) (абрикос, персик, вишня).

Изучение партенокарпических плодов привело к выводу о необходимости для их развития наличия молодых семязачатков.

Развитие плода регулируется как внутренними, так и внешними факторами.

Стадии развития плода в онтогенезе

Первая стадия связана с развитием пестика.

Вторая – с фазой опыления, когда пыльца при прорастании выделяет биологически активные вещества, способствующие увеличению количества клеток. Затем наступает более продолжительная стадия растяжения клеток.

На стадии, наступающей после оплодотворения, созревающее в завязи семя вырабатывает ростовые вещества (ауксины, гиббереллины, цитокинины и др.), стимулирующие дальнейшее развитие плода. Окончательный размер плода определяется количеством, размером клеток, межклетников в сочной паренхиме. Так, в яблоках воздушными полостями занято 25% объема.

Некоторые ученые рассматривают стадию созревания плода как один из процессов старения.

Раздел ботаники, изучающий плоды, – карпология. Начало научной карпологии было положено в конце XVIII в. в трудах Гертнера.

В наше время значительный вклад в изучение плодов внесла Р.Е. Левина, работавшая в Ульяновском государственном педагогическом институте.

Морфологическая классификация плодов

Учитываются размещение и тип объединения плодолистиков (карпелл), природа стенки плода, количество семян, плод является вскрывающимся или нет.

Стенку плода называют перикарпием, что в узком смысле слова относится к созревшей стенке завязи, а в широком смысле слова – сочетание перикарпия и внеплодолистиковой ткани.

Часто в перикарпии видны слои: экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Эти термины имеют чисто описательный характер и не имеют отношения к онтогенезу слоев. Например, у плода вишни – это тонкий блестящий наружный слой, у плодов цитрусовых – желтый или оранжевый железистый слой – флаведо.

Мезокарпий у вишни – мякоть плода, у цитрусовых – беловатый рыхлый слой (альbedo), который лежит непосредственно под желтым.

В плодах вишни, персика, абрикоса, сливы эндокарпий – твердая косточка, образованная склереидами, окружает единственное семя.

Иногда экзокарпий, мезокарпий, эндокарпий слабо отличаются, что связано с деформацией и сдавливанием клеток при созревании плода.

По свойствам тканей стенок плода выделяют сочные плоды и сухие.

Сухие плоды

1) Околоплодник может быть пленчатый, тонкий, мезокарпий представлен двумя – тремя слоями клеток, в зрелом плоде тяжело определить организацию такого околоплодника.

2) В кожистом околоплоднике наблюдается мощное развитие волокон, ориентированных вдоль оси плода.

3) Для склерефицированного околоплодника характерно развитие механических элементов, их лигнификация.

Сухие вскрывающиеся плоды

Сухие вскрывающиеся плоды обычно многосемянные. Эти плоды развиваются или из одного плодолистика (листовка, боб) или из нескольких (коробочка, стручок).

Способы вскрывания (раскрывания) очень разнообразные. Если завязь образовалась из одного плодолистика, разрыв может проходить продольно: 1) по шву вдоль линии смыкания краев плодолистика, 2) по спинной части плодолистика, 3) по шву и спинной части плодолистика одновременно. В синкарпных плодах раскрывание проходит по шву между двумя плодолистиками (септицидное вскрывание). Вскрывание по спинной части плодолистиков (локулицидное) обнажает отдельные гнезда завязи. Некоторые плоды вскрываются поперек по окружности, охватывающей все плодолистики (кольцевое вскрывание) или отдельными отверстиями (парицидное вскрывание).

Сухие вскрывающиеся коробочковидные плоды – это листовка, коробочка, боб, стручок, стручочек.

Листовка – плод, образованный одним плодолистиком и вскрывающийся по шву (сутурально). Чаще листовка представляет собой не целый плод, а только плодик, т.е. является частью многолистовки.

Наиболее эволюционно примитивной считается сухая спиральная многолистовка. Она встречается, например, у купальницы, калужницы. Часто встречается цикличная многолистовка, например, у спиреи, рябинника. В цикличных многолистовках плодолистики могут частично срастаться друг с другом в базальной части.

В некоторых эволюционных рядах многолистовка преобразуется в однолистовку. Такой плод известен у некоторых видов живокости.

Боб развивается из верхней завязи, образованной одним плодолистиком. Он вскрывается по шву от краев плодолистика и по средней жилке, т.е. в отличие от листовки вскрываются с образованием двух створок. Напряжение в тканях плода, создаваемое в процессе высыхания, у некоторых растений так велико, что разделившиеся створки боба скручиваются. Это вызвано неодинаковой ориентацией микрофибрилл клеточной оболочки в слоях склеренхимы перикарпия – пологими спиралями в одних слоях и крутыми – в других. Таким образом, с морфогенетической точки зрения

боб более специализированный плод, чем листовка.

Коробочка состоит из нескольких плодолистиков и раскрывается либо створками, либо отверстиями, либо образует крышечки.

Особый тип коробочки – **стручок**. Он состоит из двух плодолистиков со сросшимися краями и ложной перегородки, которая развивается из плацент и делит гнездо завязи на две части. Если продольные размеры стручка не намного превышают поперечные, тогда его называют **стручочком**.

Стручки и стручочки свойственны капустным (крестоцветным).

Дробные плоды

Дробные плоды распадаются продольно по перегородкам на доли (мерикарпии), соответствующие отдельному плодолисту.

В более специализированных дробных плодах каждый мерикарпий представляет собой семя, полностью замкнутое в окружающем его участке околоплодника, как у мальвовых. В простейших случаях дробные плоды мало отличаются от вскрывающихся плодов.

Широко известный дробный плод – **двукрылатка** клена, которая развивается из верхней завязи. После растрескивания плода крылатки опадают не сразу, а некоторое время висят на проводящих пучках.

Наиболее специализированный дробный плод – **вислоплодник** сельдерейных (зонтичных), который развивается из полунижней завязи. Такой плод распадается на два мерикарпия в плоскости срастания плодолистиков. Некоторое время мерикарпии висят на двураздельной колонке, представляющей собой сутуральные участки двух соседних плодолистиков.

Особый тип верхнего распадающегося плода представляет собой **ценобий**. Ценобий распадается не только септицидно (в плоскости срастания плодолистиков), но и по ложной перегородке, перпендикулярной плоскости срастания плодолистиков. Таким образом, ценобий распадается на количество долей, вдвое превышающее количество плодолистиков. Доля ценобия получила название **зрема**.

Если в плоде формируются перегородки, разделяющие плод на отдельные камеры, полностью изолированные друг от друга, и плод легко распадается на отдельные членики, разносимые ветром или водой, то такие плоды называются **членистыми**.

Биологическое значение дробных и членистых плодов в том, что семя защищено околоплодником не только в период созревания, но и после отделения от материнского организма.

Сухие нескрывающиеся плоды

Сухие нескрывающиеся плоды развиваются из завязи, в которой созревает только одно семя, хотя семязачатков может быть больше одного. По своей структуре перикарпий таких плодов похож на семенную кожуру. Настоящая семенная кожура у таких плодов облитерируется (семянка у As-

teraceae) или сливается с перикарпием (зерновка у Poaceae).

Семянка (у Asteraceae) развивается из нижней завязи и является нижним плодом.

Практически определить верхний или нижний плод можно по локализации рубцов от околоцветника, тычиночных нитей относительно основы плода. Если рубцы размещаются у основания плода, плод верхний, если у верхушки – плод нижний.

Семянка, околоплодник которой имеет кожистый или перепончатый крыловидный вырост, как у вяза, называется **крылаткой**.

Плод злаков – **зерновка**. Покровные слои зерновки – это перикарпий и остатки семенной кожуры. Под ними – алейроновый слой с запасами липидов и белков. Алейроновый слой – место синтеза ферментов, необходимых для инициации прорастания. Алейроновый слой окружает крахмалистый эндосперм, занимающий до 83% массы всего плода, и зародыш.

Орех имеет деревянистый околоплодник (лещина). Плюска, окружающая орех лещины обыкновенной, образована прицветниками, сохраняющими листовой характер.

Орешек отличается от ореха меньшими размерами (липа).

Желудь отличается от ореха кожистым неодревесневающим околоплодником и более сложным происхождением плюски. Плюска желудя происходит в результате срастания укороченных осей редуцированного соцветия с многочисленными чешуевидными прицветниками.

Орех, орешек, желудь, крылатка, семянка и зерновка по морфологической классификации относят к ореховидным плодам.

Сочные плоды

Сочные плоды как и сухие образуются из одноплодолистикового или многоплодолистикового гинецея. Сочными могут стать не только стенка, но и другие части плода: плаценты и перегородки в многогнездных завязях.

С эволюционной точки зрения возникновение сочного плода рассматривается как сравнительно новый признак. Считается, что первоначально сочным был только вырост внутреннего слоя перикарпия, который проникал в гнездо завязи между семенами. Позже весь перикарпий преобразовался в сочную запасающую ткань, привлекающую животных, распространяющих семена.

Плод citrusовых – **гесперидий** или **померанец** – развивается из верхней завязи и состоит приблизительно из 10 плодолистиков. Перегородки между гнездами завязи – это выросты эндокарпия и мезокарпия. Плодолистики в зрелом плоде легко разделяются по внутреннему слою паренхимы перегородок. В эндокарпии образуются мешочки с соком, целиком заполняющие гнезда завязи. Таким образом, съедобная мякоть плодов citrusовых образована сильно разросшимися и заполненными соком волосками внутреннего эпидермиса плодолистиков.

Тыквина развивается из нижней завязи. Граница между плодолистиковыми и внеплодолистиковыми тканями не видна. Семена погружены в паренхимную ткань.

Плод банана образуется из верхней завязи. В его состав входят три плодолистика. Есть семяносные и партенокарпические плоды. В начале цветения структура завязи семяносных и партенокарпических плодов одинакова. Затем семязачатки партенокарпических плодов дегенерируют и гнезда завязи заполняются мякотью, которая развивается из перикарпия и перегородок. Мякоть богата крахмалом. В семяносной разновидности банана зрелые семена заполняют гнезда завязи почти целиком, а мякоти образуется мало. Кожура легко отделяется от плода благодаря аэренхиме.

Ягода томата имеет два плодолистика. Перикарпий, перегородки и крупные плаценты сочные. Причем плаценты заполняют большую часть полости завязи. Ткань плацент внедряется между семязачатками. По мере созревания эта часть плацентарной ткани разрушается и становится студенистой.

Для большинства культурных сортов характерна многокамерность плода. Это особенность плодов возникает в результате увеличения количества плодолистиков благодаря срастанию нескольких цветков. Таким образом, многокамерный плод томата, строго говоря, является соплодием.

Яблоко развивается из нижней завязи. Его мякоть образована внеплодолистиковой частью плода (цветочной трубкой или гипантием). Гипантий – расширенное цветоложе, с которым срастаются основания частей околоцветника и андроцея. Яблоко представляет собой синкарпную многолистовку, обросшую мясистой тканью цветочной трубки. При этом дифференцируется и околоплодник: эндокарпий становится твердым и выстилает гнезда плода, наружные ткани плодолистика становятся мясистыми и сливаются с тканями цветочной трубки.

У груши характерным элементом мякоти плода являются склереиды.

Яблоко, ягода, тыквина, гесперидий – это сочные многосемянные плоды.

Костянка – это сочный односемянный плод, который развивается из одного плодолистика околопестичных цветков.

У малины отдельные костяночки образуют на выпуклом цветоложе сборный плод. Каждая костяночка имеет каменистый эндокарпий состоящий из удлиненных согнутых склереид по разному ориентированных в разных слоях. Сочная мякоть – это паренхимный мезокарпий. На экзокарпии есть эпидермальные волоски, которые в зрелом плоде удерживают костяночки вместе.

Мы рассмотрели морфологическую классификацию плодов.

Морфогенетическая классификация плодов учитывает их эволюционное развитие. Современные морфогенетические классификации осно-

ваны главным образом на типе гинецея. По этой классификации различают апокарпные и ценокарпные плоды.

Апокарпные плоды

Наиболее эволюционно примитивными среди апокарпных плодов считаются многолистówki.

Отдельная часть полимерного апокарпного плода, которая развивается из одного пестика – плодик.

Редукция плодолистиков привела к появлению однолистówki. При уменьшении количества семязачатков на плодолистике до одного и потере способности к вскрыванию плодов из многолистówek возникали многоорешки, а при дальнейшей редукции количества карпелл – одноорешки.

Итак, в эволюционных преобразованиях апокарпных плодов наблюдаются тенденции: от поликарпии к монокарпии; от многосемянности к односемянности; от сутурального вскрывания (по брюшному шву) до дорзального (по средней жилке) или к вскрыванию двумя створками; от вскрывающихся при созревании плодов к невскрывающимся.

Усиление склерификации эндокарпия с одновременной суккулентизацией мезокарпия могло привести к возникновению из многоорешка многокостянки и далее – однокостянке. Начало костянкам могли дать и плоды типа листówek (особенно сочных) при уменьшении в них количества семязачатков и склерификации эндокарпия.

Апокарпные однокостянки свойственны сливе, вишне, персику. Сухая однокостянка (миндаль) – результат вторичного видоизменения перикарпия, когда до созревания плода сухим становится и мезокарпий.

Производным от листówki считается боб.

Ценокарпные плоды

Ценокарпные плоды развиваются из цветков, гинецей которых состоит из нескольких сросшихся плодолистиков.

Синкарпные плоды

Верхние коробочки у белены, тюльпана, льна, дурмана, подорожника, нижние – у ириса, иван-чая.

Особый вид синкарпной коробочки – **кузовок** *Plantago*. Вскрывание плода обусловлено образованием в околоплоднике поперечной кольцевой трещины так, что верхняя часть кузовака отпадает в виде крышечки.

С нижней синкарпной коробочки образовался особый тип плода – **гранатина**. Околоплодник сухой, вскрывается неправильными трещинами, семенная кожура мясистая.

При суккулентизации отдельных частей перикарпия из синкарпной коробочки возникли сочные плоды: ягода (верхняя у томата, нижняя – у черники, брусники, клюквы), яблоко (нижний плод у яблони, груши, ряби-

ны), померанец (верхний у лимона, апельсина).

Сухие односемянные плоды – желудь, орех.

Из синкарпного гинецея возможно образование дробных плодов, ценобиев.

Паракарпные плоды

Наиболее примитивной среди плодов считается коробочка. Верхняя у ивы, фиалки, мака, нижняя – у растений семейства орхидные.

Удлиненная коробочка двучленного паракарпного гинецея – стручок. От многосемянного вскрывающегося стручка образовались плоды, распадающиеся на односемянные членики (дикая редька). Есть капустные с нескрывающимися ореховидными стручками – свербига.

Производными от паракарпных коробочек считается зерновка (верхний плод у злаков); семянка (верхняя у конопли, крапивы, пушицы, нижняя – у астровых (подсолнечник, одуванчик); ягода (верхняя у белокрыльника, нижняя у смородины, крыжовника). Близкий к паракарпным ягодам плод тыква (у арбуза, дыни, огурца).

Лизикарпные плоды

Исходной в этой группе плодов считаются коробочка. У некоторых гвоздичных в основе лизикарпной коробочки сохраняются радиальные перегородки, соответствующие количеству плодолистиков.

Редукция количества семязачатков привела к возникновению односемянных лизикарпных плодов (грыжник, дивала), которые иногда сохраняют способность к вскрыванию.

Плоды гречишных – семянки – развиваются из верхнего лизикарпного двух-трехчленного гинецея. Плоды односемянные, сухие. Околоплодник кожистый, а семенная кожура тонкая, редуцированная.

Сочный лизикарпный плод – нижняя ягода у полупаразитического растения омелы.

Биологическое значение распространения плодов и семян понятно для растительных организмов, ведущих прикрепленный образ жизни. В дальнейшем семена, односемянные плоды, плодики, мерикарпии, эремы будем называть обобщающим термином – **диаспора**.

При рассеивании диаспор вид удерживает занятую территорию и расширяет ее. При этом подвергаются отбору формы, наиболее приспособленные к новым местам обитания.

Автохорные растения

Автохорные растения те, которые рассеивают диаспоры без специальных агентов-распространителей. Среди них есть виды, у которых диаспоры опадают под действием силы тяжести. Такие диаспоры имеют боль-

шую массу, у них нет придатков, способствующих летучести, нет сочных частей, привлекающих животных. Отделение от материнского растения происходит по мере созревания. К барохорам можно отнести и геокарпные растения, плоды которых зарываются в землю и там созревают (арахис, некоторые виды клевера).

Среди автохоров есть виды, активно разбрасывающие семена при вскрывании плодов, – автомеханохоры. Это герани, караганник, некоторые гвоздичные. При этом механизмы вскрывания плодов связаны с неравномерным сокращением разных слоев перикарпия при его высыхании или насыщении клеток отдельных его слоев водой.

Интересную группу составляют растения – баллисты, или «метатели», которые откидывают диаспоры в результате колебаний плодоножек.

Аллохорные растения

Аллохорные растения рассеивают диаспоры при участии факторов внешней среды: ветра (анемохория), животных (зоохория), текучих вод (гидрохория).

Большую группу среди аллохоров составляют анемохорные растения. Диаспоры анемохоров имеют малую массу и придатки, позволяющие планировать в воздухе. Диаспоры разносятся ветром по снежному насту, по поверхности воды или почвы.

Диаспоры гидрохоров имеют приспособления против намачивания водой (восковой слой, густое коротковолосистое опушение) и приспособления, повышающие плавучесть (воздушные полости, слизевые чехлы).

Экзозоохория, т.е. перенесение диаспор на поверхности тела животных, связана с такими приспособлениями, как липкие, цепкие придатки.

При эндозоохории плоды и семена поедаются животными (птицами, млекопитающими). Зародыши надежно защищены твердой частью околоплодника или семенной кожурой и поэтому остаются жизнеспособными в выбросах животных. Такая «обработка» диаспор в желудочно-кишечном тракте ускоряет прорастание семян и повышает их всхожесть. Проростки обеспечиваются определенными дозами органического удобрения.

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Цель: показать особенности воспроизведения и размножения растительных организмов с эволюционной точки зрения.

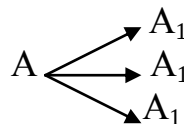
ПЛАН

1. Определение размножения и воспроизведения.
2. Типы размножения.
3. Характеристика бесполого размножения.
4. Характеристика полового размножения. Типы полового процесса.
5. Понятие о жизненном цикле, чередовании поколений.
6. Примеры некоторых жизненных циклов растений.
7. Биологическое значение разносторонности.
8. Эволюционное преимущество семенных растений.

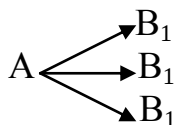
Одна из основных особенностей живых организмов – это способность размножаться, т.е. производить новое поколение особей того же вида. В процессе размножения происходит передача генетического материала от родительского поколения следующему поколению, что обеспечивает воспроизведение признаков не только данного вида, но и конкретных родительских особей. Для вида смысл размножения состоит в замещении тех его представителей, которые гибнут, что обеспечивает непрерывность существования вида. При подходящих условиях размножение дает возможность увеличить общую численность вида.

Некоторые особи не достигают репродуктивной стадии в результате болезней, повреждения или поедания животными или гибнут по разным другим причинам. Поэтому вид может сохраняться только при условии, когда каждое поколение будет давать больше потомков, чем было родительских особей, участвующих в размножении. Таким образом, **размножение** растений – способность организма производить себе подобных с увеличением их количества. **Воспроизведение** – это образование особей с признаками, характерными для вида.

В эволюционном плане у животных произошло совмещение во времени и в пространстве размножения и воспроизведения. Материнский организм образует несколько дочерних организмов:



У растений за материнским появляется поколение, имеющее черты, отличные от исходных особей:



Осуществляется размножение, но нет воспроизведения. Затем организмы В дают поколение А₁, похожее на материнский организм. На

этом этапе осуществляется воспроизведение, но нет размножения.

В основе процесса размножения лежит способность клеток к делению и дифференциации.

Существуют два основных типа размножения: бесполое и половое.

При бесполом размножении потомки происходят от одного организма без слияния гамет. Мейоз в процессе бесполого размножения не происходит, и потомки идентичны родительским особям. У растений есть много способов бесполого размножения – от развития неоплодотворенной яйцеклетки до разделения родительского организма на отдельные части. Но во всех случаях новые растения образуются в результате митоза и поэтому идентичны родителям.

Типы бесполого размножения: размножение спорами и вегетативное.

Вегетативное размножение

Вегетативное размножение – это естественное или искусственное отделение от материнского растения его специализированных или неспециализированных частей, способных к самостоятельному существованию и развитию.

В основе неспециализированного вегетативного размножения лежит свойство растительных организмов восстанавливать утраченные части тела – регенерировать. Например, нить многоклеточной водоросли спирогиры может разрываться на части в любом месте. Каждая из частей растет и образует новую особь.

У высших растений лист может регенерировать и восстановить весь организм. Например, листья очитка (*Sedum*).

Это естественное вегетативное размножение.

Существует и искусственное вегетативное размножение, связанное с хирургическим вмешательством человека. Это размножение черенками – частями растения, которые в подходящих условиях образуют корни, листья и регенерируют в самостоятельные растения. Чаще используют стеблевые черенки.

Еще один способ искусственного вегетативного размножения – это размножение отводками. Отводки – молодые побеги, которые в средней части прижимают к почве, немного обкапывают для образования придаточных корней. Верхушка побега должна быть направлена вверх. Обычно такой способ используют для размножения ягодных кустарников.

Искусственное вегетативное размножение – это и деление куста. Деление куста проводят так, чтобы каждый участок имел корневую систему. Так размножаются флоксы.

Продольное разделение каудекса (каудекс – нижние, многолетние, иногда одревесневевшие части побегов травянистых растений со стержневой корневой системой) и корневой системы в результате отмирания тканей в их центральной части называется партикуляцией. При наличии

придаточных корней дочерние особи способны к самостоятельному существованию. Поэтому партикуляцию рассматривают как один из видов вегетативного размножения.

Одним из способов искусственного вегетативного размножения является прививка. Она заключается в пересадке части побега или почки одного растения на нижнюю часть побега другого растения. Чтобы произошло срастание, место прививки связывают. Успех прививки зависит от совпадения камбиев. Преимущество этого способа в том, что он позволяет сочетать в одном растении желаемые признаки двух разных видов и дает возможность быстро и в большом количестве получать новые комбинации.

К искусственному размножению относится и метод культуры тканей.

Итак, увеличение количества особей данного вида растений происходит за счет отделения жизнеспособных частей вегетативного тела растения, или неспециализированных или специализированных.

Специализированное вегетативное размножение осуществляется структурами, предназначенными для этой цели: луковицами, клубнями, клубнелуковицами, корневищами, столонами, усами.

Ряд последующих друг за другом поколений наследственно однородных организмов (или отдельных клеток в культуре), которые образуются в результате вегетативного размножения от одного общего предка, и есть клон.

Могут образовываться выводковые почки. Пример, *Bryophyllum*. По краям листа видны молодые растеньица. Из выводковой почки развивается растение, повторяющее в онтогенезе все фазы развития растения, выросшего из семени.

У *Allium sativa* в соцветии зонтик вместо цветков закладываются выводковые почки, напоминающие луковички.

Характерной особенностью и специализированного, и неспециализированного вегетативного размножения является то, что в потомстве полно и точно воспроизводятся свойства и признаки материнского растения. Эта особенность сближает вегетативное и споровое размножение.

Размножение спорами

Спора – это одноклеточная репродуктивная единица микроскопических размеров, состоящая из небольшого количества цитоплазмы и ядра.

Споры содержат запасные питательные вещества – капли масла, белок, крахмал, сахар. Снаружи споры покрыты более менее плотной оболочкой.

Образование спор наблюдается у бактерий, простейших, у представителей всех групп зеленых растений и всех групп грибов.

По степени подвижности выделяют зооспоры и апланоспоры. Зооспоры имеют от 2 до 8 жгутиков, при помощи которых активно передвигается в воде. Значит, зооспоры образуют водные растения.

Споры наземных растений без жгутиков, не способны к активному движению и переносятся ветром. Такие неподвижные споры называются апланоспоры.

По количеству хромосом выделяют митоспоры (образовались в результате митоза и имеют $2n$ набор хромосом) и мейоспоры (образовались в результате мейоза и имеют n набор хромосом). У низших растений мейоспоры являются зооспорами, митоспоры – апланотипа. У высших мейоспоры всегда апланотипа.

Споры могут быть разными по своему типу и функции и образуются или в обычных вегетативных клетках материнского организма или в специальных многоклеточных структурах – спорангиях. Это образование специальных органов размножения является особенностью спорового размножения в отличие от вегетативного, при котором новые особи развиваются из вегетативных органов.

Итак, спорангий. Центральная часть его представлена тканью – археспорием, которая дает начало спорам. Слой, окружающий археспорий, – тапетум. Функция клеток тапетума – питание недифференцированного археспория. После образования спор клетки тапетума разрушаются, т.к. расходятся на формирование оболочек спор. За тапетумом ближе кнаружи размещается фиброзный слой. Клетки фиброзного слоя имеют неравномерные утолщения вторичной оболочки. При созревании спор клетки фиброзного слоя способствуют разрыву стенки спорангия и разбрасыванию спор.

Обычно споры образуются в большом количестве и имеют малую массу, что облегчает их распространение ветром. В результате малых размеров спора содержит минимальное количество запасных веществ. Из-за того, что многие споры не попадают в подходящие места для прорастания, потери спор очень большие. Но достоинство спор в возможности быстрого размножения и расселения видов.

Таким образом, спора – это клетка, которая может развиваться в целый организм без объединения с другой клеткой, и в какой-то степени способствует расселению вида.

Итак, бесполое размножение возникло под влиянием отбора и существует, когда требуется единообразие популяций. Но его ограничивает свойство популяций приспосабливаться к изменяющимся условиям среды.

Важное биологическое значение для эволюции вида имело именно половое размножение.

При половом размножении потомство получается в результате слияния генетического материала гаплоидных ядер, которые содержатся в специализированных половых клетках – гаметах. При оплодотворении гаплоидные гаметы сливаются и образуют диплоидную зиготу, из которой в процессе развития получается зрелый организм.

Гаметы, в отличие от мейоспор, могут развиваться только после

слияния друг с другом.

Гаметы служат связующим звеном между данным поколением и последующим.

Типы полового процесса:

1. Хологамия: в качестве гамет выступают обычные одноклеточные организмы, которые копулируют между собой (копуляция – слияние двух гамет или неспециализированных половых клеток). Встречается у одноклеточных водорослей. Эволюционно примитивный тип полового размножения.

2. Изогамия: все гаметы идентичны. Хотя половые клетки отличаются по размерам от вегетативных, но копулируют морфологически одинаковые клетки.

Дальнейший шаг вперед в эволюционном плане изогамии – это появление гетероталлизма. *Гетероталлизм* – раздельнополость у некоторых водорослей и грибов, которая не отражается внешне на строении вегетативных или половых клеток, но гаметы образуются на разных экземплярах, которые условно обозначают + и - . Гаметы одного организма не копулируют между собой. Значит, при гетероталлизме гаметы разных особей подобны морфологически, но отличаются физиологически.

3. Анизогамия или гетерогамия: гаметы отличаются по величине и поведению. Меньшая по размерам гамета – мужская, больших размеров – женская. И мужская, и женская гаметы подвижные.

Изогамия и анизогамия характерна для разных видов хламидомонад.

3а. При крайней форме анизогамии – оогамии – подвижная мужская гамета подплывает к неподвижной женской.

Женская гамета (макрогамета или яйцеклетка) – крупная, неподвижная клетка, в которой содержится некоторый запас питательных веществ. Греч. oon – яйцо. Отсюда название процесса – оогамия. Встречается у высших растений.

Мужские гаметы (микрогаметы) – мелкие, подвижные клетки с одним или несколькими жгутиками. Эти клетки называют сперматозоидами.

3б. Разновидность оогамии – сифоногамия – оплодотворение при помощи пылевой трубки. Подвижность теряют мужские гаметы. Эти неподвижные мужские гаметы называют спермиями. Спермии к яйцеклетке доставляются с помощью пылевой трубки (сифонас). Сифоногамия встречается у голосеменных и покрытосеменных растений.

Гаметы образуются в гаметангиях. Процесс образования гамет – гаметогенез. Процесс формирования гаметангиев – гаметангиогенез. Женские гаметы образуются у низших растений (водоросли) в оогониях, у высших растений за исключением цветковых – в архегониях (греч. arche – начало, gonos – рождение), мужские гаметы в антеридиях (греч. anthos – цветущий).

Оогоний обычно состоит из одной клетки, реже (у харовых водорослей) – многоклеточный.

Архегоний – многоклеточное образование колбачковидной формы. Верхняя часть – шейка, нижняя расширенная – брюшко. В брюшке располагается яйцеклетка. Над ней – брюшная канальцевая клетка. Вход в брюшко закрывают не менее трех шейковых клеток. При созревании яйцеклетки шейковые клетки разрушаются, образуется слизь, помогающая движению мужских гамет по закону хемотаксиса. Наружные клетки архегония стерильны и образуют однослойную стенку.

Антеридии более разнообразные по форме и по строению: от многоклеточных у высших споровых растений до одноклеточных.

Мужские гаметы, созревшие в антеридиях, могут достигнуть яйцеклетки только при наличии капельно-жидкой среды. Наличие ее – обязательное условие для осуществления процесса оплодотворения во всех группах растительных организмов, за исключением семенных растений. Бесполое размножение не имеет потребности в воде. Это обстоятельство способствовало выживанию растений – первых поселенцев суши. Когда растения затапливались водой, выживало и обеспечивало существование вида половое поколение. При отсутствии воды, когда половой процесс невозможен, существование вида поддерживалось бесполом поколением. Как видим, половое и бесполое размножение дополняют друг друга. Поэтому большинству видов свойственно чередование поколений. Чередование поколений сыграло важную роль в освоении суши зелеными растениями.

Последовательность стадий развития, через которые проходят представители данного вида от зиготы одного поколения до зиготы последующего, называют *жизненным циклом*. В некоторых случаях жизненный цикл включает два и более поколений, отличающихся по морфологии и способу размножения, – явление, которое называют *чередованием поколений*.

Диплоидное поколение, которое образует споры, – *диплобионт* (у водорослей), *спорофит* (у наземных растений). Гаплоидное поколение, которое развивается из спор в результате митозов и образует гаметы, – *гапобионт* (у водорослей), *гаметофит* (у наземных растений).

Чередование поколений связано со сменой ядерных фаз – гаплоидной и диплоидной. Диплоидный спорофит (A) образует (R) гаплоидные споры (n). Из них вырастает гаметофит (B), продуцирующий гаплоидные гаметы. При слиянии гамет диплоидный набор хромосом восстанавливается в зиготе, из которой снова вырастает диплоидный спорофит (A₁).

Если в жизненном цикле гаплоидное и диплоидное поколения приблизительно одинаковые по размеру и сложности строения, то цикл называется *изоморфным*. Если они очень отличаются, – *гетероморфным*. У водорослей встречаются изоморфные и гетероморфные жизненные циклы. Для наземных растений характерно гетероморфное чередование поколе-

ний. Оба поколения развиваются или независимо как самостоятельные особи, или одно поколение «поселяется» на другом. Так, в жизненном цикле мхов доминирует гаметофит. Он независим в питании и обычно крупнее спорофита, который структурно может быть более сложным и развивается на зеленом гаметофите. У сосудистых растений, наоборот, доминирует спорофит, который намного крупнее и сложнее гаметофита. Гаметофит почти во всех группах растений зависит в своем питании от спорофита.

Диплоидия позволяет получать больше наследственной информации и лучше регулировать проявление генетического материала организма в ходе его развития. Поэтому спорофит сосудистых растений – это крупное, сложное и независимое в отношении питания поколение.

И, как мы уже подчеркивали, одна из эволюционных тенденций наземных высших растений за исключением мхов – это усиление доминирования спорофита и подавление гаметофита.

Рассмотрим некоторые жизненные циклы растений.

1. Цикл развития улотрикса.

Неблагоприятные условия эта водоросль переносит в стадии зиготы. В зиготе происходит редукционное деление, в результате образуются зооспоры, которые, поплавав, закрепляются на субстрате, прорастают в нитчатую водоросль. Нижняя клетка – ризоидальная. В клетках водоросли в результате митоза образуются изогаметы, которые отличаются физиологически. Следовательно, для улотрикса характерно явление гетероталлизма. После слияния гамет образуется зигота $2n$. Таким образом, для улотрикса характерен цикл развития без чередования поколений, но есть чередование ядерных фаз. Это гаплобионтный вариант.

2. Цикл развития фукуса.

В цикле доминирует диплобионт – сама водоросль $2n$. Редукционное деление происходит перед образованием гамет. После оплодотворения образующаяся зигота прорастает и образует новый диплобионт. Цикл развития фукуса – диплобионтный вариант.

3. Цикл развития красных и бурых водорослей – пример правильного чередования поколений (гаплобионта и диплобионта).

Цикл развития папоротника *Dryopteris filix-mas*.

Взрослое растение – спорофит. От корневища отходят листья – вайи, скрученные вначале улиткообразно. На 5-10 год жизни на нижней поверхности вайи образуются группы скученно расположенных спорангиев – *сорусы*. В сорусах сотни спорангиев находятся на ножках. Снаружи спорангии покрыты производным листа – покрывальцем – *индузием*, который защищает от высыхания. После мейоза в спорангиях образуется несколько десятков миллионов спор, которые после рассеивания при благоприятных условиях прорастают в гаметофит – сердцевидный заросток размером с

копеечную монету, толщиной всего в один слой клеток. Зеленый, не зависимый в своем питании заросток имеет апикальную выемку. От нижней поверхности гаметофита к субстрату отходят ризоиды, закрепляющие заросток в почве и поглощающие воду и минеральные вещества.

На нижней поверхности гаметофита ближе к апикальной выемке находятся архегонии. Их брюшко погружено в ткань заростка. Антеридии также находятся на нижней поверхности гаметофита, но ближе к ризоидам. В антеридиях образуются многочисленные микрогаметы со жгутиками и пучками ресничек. При созревании сперматозоидов при достаточной влажности антеридии лопаются, сперматозоиды освобождаются, заплывают в шейку архегония. В его брюшке происходит оплодотворение. Образовавшаяся зигота прорастает в спорофит. Некоторое время молодой спорофит питается за счет гаметофита, но быстро начинает синтезировать для поддержания своего независимого существования. После укоренения молодого спорофита в почве гаметофит разрушается.

Это жизненный цикл равноспорового папоротника.

Эволюция шла от равноспоровости к разносторовости.

Цикл развития разносторовых папоротников рассмотрим на примере *Salvinia natans*. Это небольшое (до 15 см) водное растение, обычно встречается в озерах. Имеет 3 листа: 2 обычных плавают, один погружен в воду и рассечен на сегменты, подобные на тонкие корни.

У основания подводного листа находятся шаровидные замкнутые сорусы, а в них – спорангии разного размера: в одних – в небольшом количестве крупные мегаспорангии, в других – многочисленные мелкие микроспорангии. В мегаспорангиях полное развитие проходит только одна мегаспора, в микроспорангиях образуется 64 микроспоры. Редукционное деление происходит во время образования спор. Сорусы со спорангиями зимуют на дне водоемов. Ближе к весне индузий перезимовавшего соруса разрушается и спорангии всплывают. Многочисленные антеридии прорастают через стенку микроспорангия, а из мегаспоры развивается небольшой зеленый веерообразный заросток, который прорывает стенку мегаспорангия. После оплодотворения из зиготы формируется зародыш, из которого вырастает взрослое растение сальвинии. Некоторое время зародыш питается за счет женского гаметофита.

Биологическое преимущество разносторовости перед равноспоровостью заключается в том, что гаметофит развивается внутри споры и развитие это происходит за счет тех питательных веществ, которые содержатся в готовом виде в споре, особенно обильно – в мегаспоре. Большой запас питательных веществ в мегаспоре создает благоприятные условия для развивающегося гаметофита.

Прогрессивную линию эволюции высших растений продолжают семенные растения. По сравнению со споровыми они представляют более высокий уровень организации растений, т.к. главным для расселения вида

является качественно новое образование – семя.

Главное эволюционное преимущество семенных растений перед споровыми состоит в том, что половой процесс у них не зависит от капельно-жидкой среды. Благодаря такой возможности семенные растения расселились по всей Земле и стали господствующей группой растений.

У семенных растений происходит дальнейшее совершенствование и еще большее преобладание в жизненном цикле спорофита и дальнейшая редукция гаметофита, существование которого полностью зависит от спорофита.

Мы говорили, что спора – это одноклеточная структура. Семя – это многоклеточное образование. В борьбе за существование на суше появление семени имело большое эволюционное значение, т.к. внутри его, в отличие от споры, уже содержится зародыш нового спорофита. Семя имеет существенное преимущество перед спорой и в том, что содержит значительный запас питательных веществ.

Все семенные растения являются разноспоровыми. Споры у них двух типов: микроспоры и мегаспоры. Микроспоры дают начало мужскому гаметофиту, мегаспоры – женскому.

Мегаспоры семенных растений развиваются в семязачатках. Снаружи семязачатка – интегументы. Центральная часть семязачатка – нуцеллус (видоизмененный мегаспорангий). Часть клеток нуцеллуса – археспорий – дает начало материнским клеткам спор, из которых развиваются мегаспоры. Мегаспоры семенных растений, в отличие от мегаспор высших споровых растений, постоянно находятся внутри мегаспорангия. В нем же развивается женский гаметофит и осуществляется оплодотворение. Из оплодотворенной зиготы образуется зародыш, а семязачаток после оплодотворения преобразуется в семя.

Таким образом, внутри семязачатка происходят: 1) развитие мегаспоры, женского гаметофита; 2) оплодотворение; 3) развитие зародыша. Все это обеспечивает независимость оплодотворения от капельно-жидкой среды, его автономность.

Внутреннее оплодотворение, развитие зародыша внутри семязачатка и появление новой, эффективной единицы расселения – семени, представляет собой главное биологическое преимущество семенных растений. Если при размножении спорами каждый раз образуется их большое количество, то семян во много раз меньше. В семени содержится зародыш – маленький новый спорофит с корешком и почечкой. Первые стадии его развития в семени обеспечены достаточным запасом питательных веществ. Снаружи семя защищено семенной кожурой, сохраняющей его от высыхания и механических повреждений. Все это показывает, что семя – более надежная единица расселения, чем спора.

Жизненный цикл голосеменных (на примере сосны).

Спорофит – дерево с моноподиальной системой побегов. Сосна – растение однодомное.

В мае у основания молодых побегов образуются мужские шишки. В центре шишки – ось – это укороченный спороносный побег, на котором по спирали располагаются пленчатые микроспорофиллы. На нижней стороне микроспорофиллов находятся по два микроспорангия – пыльцевых мешка. В них происходит микроспорогенез. Вначале образуются диплоидные материнские клетки спор, из которых в результате мейоза развиваются гаплоидные микроспоры. Далее происходит процесс микрогаметогенеза, в результате которого спор преобразуется в пыльцевое зерно – мужской гаметофит. Сначала внутри микроспоры происходят два последовательных митотических деления, и образуется две маленькие проталлиальные клетки и одна большая антеридиальная клетка. В таком виде будущее пыльцевое зерно переносится ветром в конце мая – начале июня на семязачаток.

Женские шишки возникают на верхушках побегов этого года. Молодая шишка красного цвета, состоит из оси, на которой по спирали плотно расположены кроющие чешуи, в пазухах которых расположены семенные чешуи. На верхней стороне семенной чешуи формируются два семязачатка. В процессе эволюции хвойных происходит постепенное срастание кроющей и семенной чешуи, в результате чего обычно доминирует семенная чешуя и почти полностью исчезает кроющая.

Мегаспорангиогенез:

На чешуе вначале образуется меристематический бугорок, его базальная часть – халаза. Вокруг халазы закладывается и разрастается интегумент, на вершине остается микропиле.

Мегаспорогенез:

В нуцеллусе выделяется археспориальная клетка, дающая начало материнской клетке спор. В результате редукционного деления материнской клетки спор образуется 4 гаплоидные мегаспоры, из которых функционирует или халазальная, или микропиллярная, а у эволюционно примитивных голосеменных могут прорасти и медиальные клетки. Теперь начинается

Мегагаметогенез:

Функционирующая мегаспора значительно увеличивается в размерах и в ней путем митотических делений начинает развиваться женский гаметофит. После образования определенного количества ядер в цитоплазме возникает большая центральная вакуоль. Ядра, располагающиеся в постенном слое цитоплазмы, облекаются цитоплазмой, образуются клеточные оболочки. В результате возникает гаплоидный эндосперм (у покрытосеменных он триплоидный), который представляет собой редуцированное тело женского гаметофита. На вершине эндосперма из его периферических клеток формируются архегонии с крупными яйцеклетками.

Пыльца попала на семязачаток. Оплодотворение происходит на сле-

дующий год, когда сформируется зрелая яйцеклетка. В будущем пыльцевом зерне проталлиальные клетки разрушаются. Антеридиальная клетка митотически делится на маленькую генеративную и большую по размерам сифоногенную клетку. Сифоногенная клетка образует пыльцевую трубку. Генеративная клетка делится и образует стерильную клетку и сперматогенную. Сперматогенная клетка путем митоза дает начало двум мужским гаметам – спермиям, чем и завершается микрогаметогенез. Так микроспора преобразуется в пыльцевое зерно.

Спермий по пыльцевой трубке попадает к семязачатку, сливается с яйцеклеткой, образуется первое диплоидное ядро спорофита. После оплодотворения семенные чешуи сближаются, плотно прилегают друг к другу. По внешнему виду – это зеленая, фотосинтезирующая шишка второго года.

По мере созревания семени чешуи шишек одревесневают, изменяют окраску до коричневой.

После созревания семени чешуи расходятся (это в шишках третьего года), семена высыпаются.

Так осуществляется чередование поколений и смена ядерных фаз у голосеменных растений.

Наиболее продвинутые в эволюционном плане именно покрытосеменные (цветковые) растения. Они в значительной степени обязаны своим успехом адаптациям, касающимся полового размножения. Главные адаптации в области размножения – это образование семени и плодов, обеспечивающих питание и защиту зародышам и способствующих расселению растений, отсутствие свободноплавающих гамет и крайняя редукция полового гаметофитного поколения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бавтуто Г.А., Еремин В.М. Ботаника: Морфология и анатомия растений. Мн., 1997. – 375 с.
2. Васильев А.Е. и др. Ботаника: Морфология и анатомия растений. М., 1988. – 480 с.
3. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология. В 3-х т. М., 1990.
4. Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. М., 1983. – 552 с.
5. Даддингтон К. Эволюционная ботаника. М., 1972. – 308 с.
6. Жизнь растений. В 6-ти т. М., 1974-1982.
7. Калинин Ф.Л., Сарнацкая В.В., Полищук В.Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений. Киев, 1980. – 488 с.
8. Кисилева Н.С. Анатомия и морфология растений. Мн., 1976. – 320 с.
9. Левина Р.Е. Плоды. Саратов, 1967. – 216 с.
10. Лемеза Н.А., Лисов Н.Д. Клетка – основа жизни. Мн., 1997. – 168 с.
11. Парфенов В.И., Якушев Б.И., Мартинович Б.С. и др. Радиоактивное загрязнение растительности Беларуси (в связи с аварией на Чернобыльской АЭС). Мн., 1995. – 582 с.
12. Проблемы ботаники на рубеже XX – XXI веков. Тез. Докл., представленных II (X) съезду Русского бот. об-ва (26-29 мая 1998, Санкт-Петербург). Т. 1. СПб., 1998. – 398 с.
13. Программы:
 - пед. институтов. Сб. № 12. М., 1986. – С. 5-15, 31-34.
 - по биологическим дисциплинам. Мн., 2000. – С. 13-18.
 - курса «Ботаника. Анатомия и морфология растений». – Мн., 1998. – 24 с.
14. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. В 2-х т. М., 1990.
15. Савуткіна Т.А. і інш. Марфалогія і анатомія раслін. Мн., 1997. – 103 с.
16. Словарь ботанических терминов / Под общ. ред. Дудки И.А. Киев, 1984. – 308 с.
17. Современные проблемы анатомии растений. Материалы междунар. Конф. Брест, 1996.
18. Спирин А.С., Гаврилова Л.П. Рибосома. М., 1971. – 256 с.
19. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.-Лн., 1964. – 236 с.
20. Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. В 5-ти т. М.-Лн., 1956-1985.
21. Хржановский В.Г. Курс общей ботаники. М., 1976. – 272 с.
22. Эзау К. Анатомия семенных растений. В 2-х кн. М., 1980. – 560 с.
23. Яковлев Г.П., Челомбитко В.А. Ботаника. М., 1990. – 367 с.
24. Ботанический журнал.
25. Весці АН РБ. Сер. Біял. навук.
26. РЖ 04В «Ботаника».

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Введение.....	3
2. Растительная клетка.....	8
3. Ткани.....	35
4. Корень.....	56
5. Побег.....	65
6. Соцветия.....	94
7. Цветок.....	99
8. Семя. Проростки.....	116
9. Плоды.....	123
10. Воспроизведение и размножение растений.....	133
11. Литература.....	144