

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»
Кафедра ботаники

Е.В. Антонова, И.М. Морозова

БОТАНИКА: АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Пособие

*Рекомендовано Учебно-методическим объединением
по естественнонаучному образованию в качестве пособия
для студентов учреждения высшего образования,
обучающихся по специальности 1-31 01 01 «Биология
(по направлениям)», направление специальности 1-31 01 02-02
«Биология (научно-педагогическая деятельность)»*

*Витебск
ВГУ имени П.М. Машерова
2014*

УДК 581.4+581.8(075.8)

ББК 28.56я73

A72

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 4 от 20.02.2014 г.

Авторы: доценты кафедры ботаники ВГУ имени П.М. Машерова, кандидаты биологических наук **Е.В. Антонова, И.М. Морозова**

Рецензенты:

доцент кафедры ботаники Белорусского государственного университета, кандидат биологических наук *Т.А. Сауткина*;
доцент кафедры ботаники и физиологии растений УО «БГСА»,
доктор биологических наук *С.В. Лазаревич*

Антонова, Е.В.

A72 Ботаника: анатомия и морфология растений : пособие / Е.В. Антонова, И.М. Морозова. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2014. – 236 с.

ISBN 978-985-517-431-9.

Пособие включает основные вопросы по анатомо-морфологическим особенностям строения вегетативных и репродуктивных органов высших (главным образом цветковых) растений, предметный указатель, программные вопросы. В темах дается материал по экологической анатомии и радиоэкологии. Данное учебное издание предназначено для студентов биологических специальностей, абитуриентов, учащихся при подготовке к олимпиадам.

УДК 581.4+581.8(075.8)

ББК 28.56я73

ISBN 978-985-517-431-9

© Антонова Е.В., Морозова И.М., 2014

© ВГУ имени П.М. Машерова, 2014

ПРЕДИСЛОВИЕ

Пособие по ботанике предназначено для студентов специальностей биологического профиля дневного («Биология», «Биоэкология», «Биология и химия») и заочного отделений («Биоэкология»).

Учитывая неодинаковое количество часов, отводимое на изучение той или иной темы на разных специальностях, авторы ограничились перечнем изучаемых тем.

Данное издание расширено иллюстрациями из зарубежных учебников, авторскими схемами и таблицами. Это поможет лучше разобраться в предлагаемом материале, сконцентрировать внимание на узловых вопросах. При возрастающей роли самостоятельной работы подобного рода учебное издание создаст у студентов четкую систему знаний о целостном растительном организме, его микро- и макроструктуре, адаптационных особенностях, изменениях в ходе индивидуального развития, способах размножения, что позволит понять строение и жизнь цветкового растения в динамике.

В конце пособия размещены предметный указатель и программные вопросы, которые поспособствуют улучшению самостоятельной подготовки материала. Оно вызовет интерес у учителей, школьников, абитуриентов.

Авторы выражают искреннюю благодарность *Тамаре Александровне Сауткиной*, кандидату биологических наук, доценту кафедры ботаники Белорусского государственного университета; *Святославу Всеволодовичу Лазаревичу*, доктору биологических наук, доценту кафедры ботаники и физиологии растений Белорусской государственной сельскохозяйственной академии за внимательное прочтение рукописи и конструктивные замечания по содержанию пособия, что, несомненно, повысило качество излагаемого материала.

ВВЕДЕНИЕ В БОТАНИКУ КАК НАУКУ

Цель: сформировать представление о ботанике как науке и учебной дисциплине, рассмотреть основные направления изучения растений на современном этапе и в историческом плане.

ПЛАН

- I. Ботаника как наука. Основные разделы и перспективы развития современной ботаники.
- II. Краткий очерк истории ботаники. Роль зарубежных и отечественных ученых в развитии ботаники. Ведущие ботанические научные учреждения.
- III. Значение растений.

I. Ботаника как наука. Основные разделы и перспективы развития современной ботаники. Одним из разделов биологии, науки 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, быстро расширились, стали самостоятельными дисциплинами (схема 1). Это:

1. **Морфология растений** – учение о внешнем строении тела растения и его органов. Сам термин «морфология» предложил И.В. Гёте (1817).

2. **Эмбриология** исследует закономерности образования и развития зародыша растения, т.е. изучает начальные этапы онтогенеза растения. Основателем эмбриологии растений считают Р. Броуна (1773–1858), впервые наиболее полно и правильно описавшего строение семязачатка до его оплодотворения.

3. Изучением внутреннего микроскопического строения растительных организмов занимается **анатомия растений**. Ее основателями считаются итальянский ученый М. Мальпиги (1628–1694) и английский исследователь Н. Грю (1641–1711).

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

Понятно, что успехи ботанической науки тесно связаны с достижениями в смежных дисциплинах (с физикой, биохимией). Каждая эпоха предъявляет свои требования к науке. Если в XVI–XVII вв. –

описание растений и их классификация, то в настоящее время ботаника развивается в экологическом направлении.

4. Развитие микроскопической техники дало возможность появиться **цитологии**, изучающей строение клетки и ее составных частей. Сейчас, учитывая, что изучение клеток приобрело в значительной мере экспериментальный характер, за рубежом ее называют «**биология клетки**».

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

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

На стыке генетики и систематики растений возникла и получила развитие **кариосистематика**. В 60-е годы XX века сформировалась **хемосистематика**, позднее оформилось отдельное направление – **геносистематика**.

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

8. **География растений** исследует особенности распространения растений на Земле и устанавливает закономерности этого распространения в настоящее время и в прошлом.

9. Растительные сообщества изучает **фитоценология**.

10. Предмет **сравнительной флористики** – **конкретные флоры**.

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

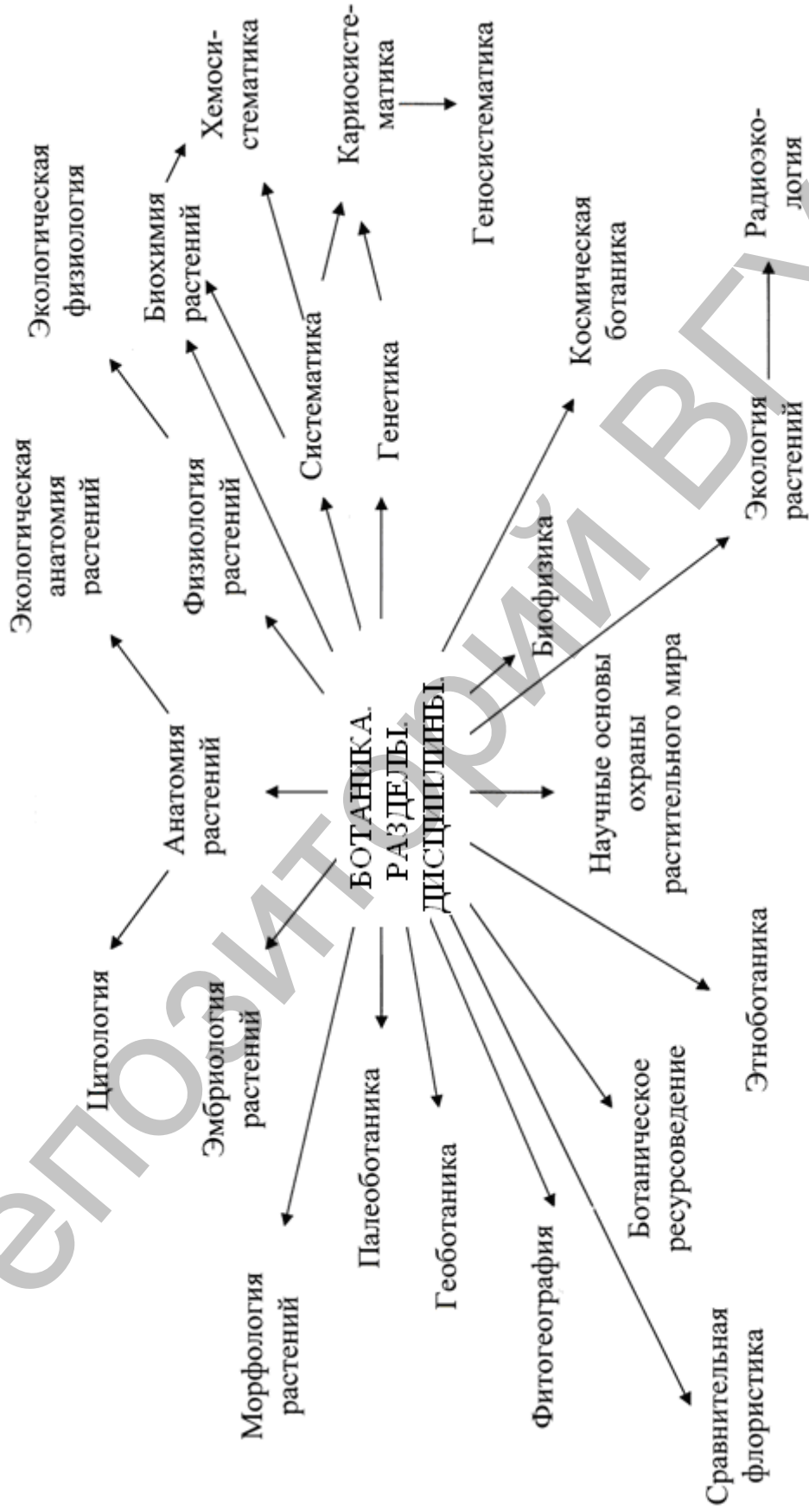
12. **Экология растений** выясняет отношения организмов с окружающей средой и другими организмами.

Ведутся исследования в области **радиоэкологии**. Наиболее интенсивно в последнее время в связи с аварией на Чернобыльской АЭС отечественными 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 направлением природоохранной деятельности в целом.

Таким образом, современная ботаника представляет собой комплекс биологических наук о растениях (систематика, геоботаника, физиология и биохимия растений и т.д.).

Многообразие ботаники



II. Краткий очерк истории ботаники. Роль зарубежных и отечественных ученых в развитии ботаники. Ведущие ботанические научные учреждения. Возникновение ботаники связано с использованием различных растений человеком, что обусловило появление сведений о растениях сначала в устной, затем в письменной форме. Первые датируемые упоминания о растениях содержатся в клинописных табличках Древнего Востока. Изучение растений в древности преследовало главным образом чисто практические цели, связанные с медициной и сельским хозяйством. Литературно оформленные сведения о растениях дошли до нас в сочинениях древнегреческих ученых IV–III веков до н.э. – Аристотеля и его ученика Теофраста (371–286 гг. до н.э.). Имя Теофраст – божественный оратор – дал своему ученику Аристотель, оценивая его выдающийся дар красноречия. Это имя навсегда сохранилось за ученым. В сочинениях Теофраста содержатся разнообразные сведения о многих растениях, дается их описание, указывается географическое распространение. Теофраста К. Линней назвал «отцом ботаники».

Прогрессивные взгляды в науке в период средневековья принадлежат А. Великому (1193–1280). Это самый выдающийся ботаник после Теофраста и до А. Цезальпино.

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

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

Знаменитый итальянский ботаник и мыслитель А. Цезальпино (1519–1603) создал первую научную систему растительного царства.

Английский ученый Дж. Рей (1623–1705) разделил растения на однодольные и двудольные, впервые в ботанике дал определение вида.

Роль реформатора ботаники сыграл великий шведский 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.

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

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

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

В.Л. Комаров (1869–1945) – основоположник морфолого-систематического метода.

А.Л. Тахтаджян (1910–2009) – видный ученый-систематик, ботаник-эволюционист.

Ведущие научные учреждения Беларуси – Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича (ИЭБ), Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларуси (ЦБС НАНБ) в Минске. В России – Ботанический институт им. В.Л. Комарова (БИН) в Санкт-Петербурге, Главный ботанический сад (ГБС) в Москве.

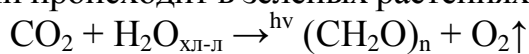
III. Значение растений:

– значение растений в природе:

1. Космическая роль растений.

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

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



Результаты фотосинтеза важны для существования жизни на Земле, а значит, и для человека:

- 1) «консервирование» солнечной энергии;
- 2) образование свободного кислорода и сахаров.

Зеленые растения в процессе фотосинтеза используют солнечную энергию и запасают ее «впрок». Сущность этого явления раскрывает 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».

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.

2. Выделяемый растениями O_2 защищает биосферу от коротких ультрафиолетовых лучей, которые губительны для всего живого на Земле. 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.

3. Растения предотвращают накопление в атмосфере избытка CO_2 .

4. Существенно влияют на климат, формируют температурный режим планеты: за счет значительного поглощения CO_2 произошло уменьшение парникового эффекта, снижение температуры до современного

уровня. Ослабление скорости ветра, зимней стужи, снижение жары.

5. Растения играют ведущую роль в круговороте минеральных и органических веществ, что обеспечивает непрерывное существование жизни на Земле.

6. Принимают активное участие в формировании почв. Предотвращают эрозию почв, закрепляют овраги и горные склоны.

7. Обуславливают накопление воды на поверхности Земли, способствуют образованию болот, поддерживают полноводие рек.

8. Способствуют задержанию снега.

9. Очищают воздух от пыли и газов.

10. Выделяют в атмосферу вещества (фитонциды), которые губительно влияют на болезнетворные бактерии;

– значение растений в жизни человека:

1. Используются в пищу: хлебные злаки, овощи, плодовые растения, зерно-бобовые, масличные, сахаристые растения. Кормовые травы – домашним животным.

2. Растения как источник витаминов. Лекарственные растения.

3. Декоративное значение.

4. Защищают человека от промышленных шумов.

5. Технические растения используются в промышленности как сырье: прядильные (волокнистые); дубильные растения; эфиромасличные; каучуконосные; растения, из которых получают краски; в производстве бумаги, искусственного шелка.

6. Древесина как строительный материал.

7. Залежи полезных ископаемых – каменный и бурый уголь, сланцы, торф, которые образовались в результате фотосинтетической деятельности растений, служат человеку топливом.

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

Растения, тело которых расчленено на листья, стебель 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.

Исходя из главенствующей роли цветковых в создании растительного покрова Земли, их первостепенного хозяйственного значения, необходимо знать макроструктуру и микроструктуру цветковых растений.

РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА

Цель: изучить особенности структурной организации типичной растительной клетки, специфику органоидов, разнообразие эргастических веществ, деление клетки.

ПЛАН

- I. История изучения клеточного строения растений.
- II. Разнообразие клеток в связи со специализацией.
- III. Отличия клеток растений от клеток животных.
- IV. Современные представления о строении растительной клетки.
- V. Элементы экологической анатомии растений.
- VI. Включения. Клеточная оболочка.
- VII. Тотипотентность (омнипотентность) клетки растений. Метод культуры тканей.
- VIII. Ядро. Деление клетки.
- IX. Онтогенез растительной клетки.

I. История изучения клеточного строения растений. Основой для изучения всех живых существ является **клеточная теория**, сформулированная М. Шлейденом и Т. Шванном в первой половине XIX в., сущность которой состоит в том, что все организмы построены из клеток. Позднее Р. 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 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 Янсонами первого светового микроскопа.

Впервые клеточное строение растения наблюдал и описал Р. Гук (1665). Он же впервые использовал термин «клетка».

Микроскопы характеризуются степенью увеличения изображения и разрешающей способностью, т.е. минимальным видимым расстоянием между двумя точками.

Микроскопия является основным методом цитологии и гистологии, используется для получения увеличенного изображения клеток, тканей и анатомических структур и последующего анализа. Микроскопирование проводится на препаратах, которые могут быть прижизненными и фиксированными. Детальное изучение клеток и тканей проводится на фиксированных объектах.

В середине XX века появилось мощное приспособление для изучения клетки – электронный микроскоп, что вызвало настоящую революцию в биологической науке. В электронном микроскопе разрешение приблизительно в 500 раз больше, чем в световом (рис. 1–2).

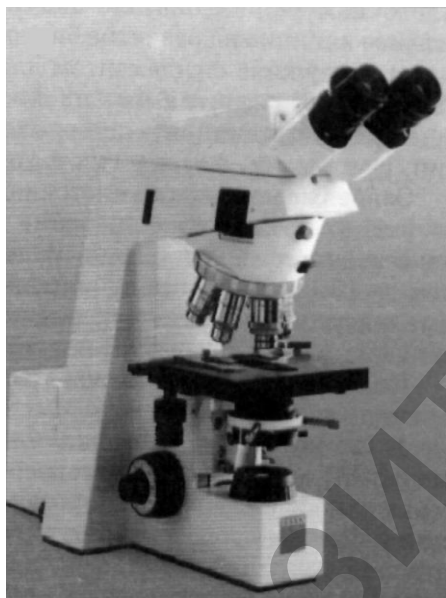


Рис. 1. Световой микроскоп.

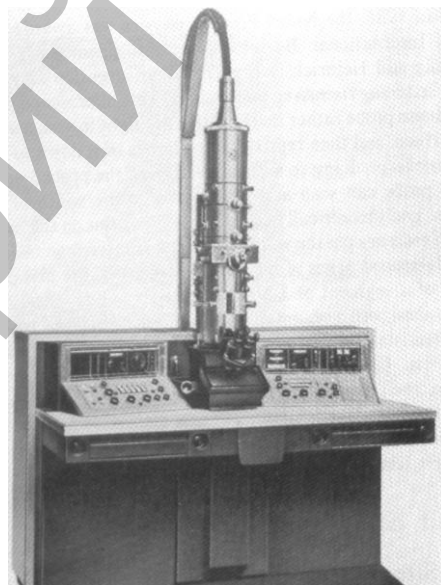


Рис. 2. Электронный микроскоп.

В *трансмиссионном* (просвечивающем) *электронном микроскопе* электроны проходят через образец, поэтому для изучения нужны очень тонкие срезы, т.к. электроны легко рассеиваются или поглощаются исследуемым объектом.

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. Разрешающая способность электронного микроскопа 0,1 нм. В нем видны биологические мембраны (толщина 6–10 нм), рибосомы, микротрубочки.

В *лазерных микроскопах* изображение строится с помощью потока физически однородных фотонов с небольшой длиной волны. Лазерная микроскопия отличается высокой разрешающей способностью, точностью фокусировки и возможностью изучения живой клетки в ее развитии. Современные микроскопы обеспечиваются цифровыми компьютерными анализаторами изображений, что позволяет проводить высокоточный количественный анализ препаратов.

II. Разнообразие клеток в связи со специализацией. Выполнение любой функции основывается на ее общих свойствах клетки. Та или иная черта, присущая всем клеткам, у специализированной клетки развивается особенно сильно и обеспечивает выполнение клеткой ее специфической функции. Общие черты, без которых невозможно выполнение этой функции, в клетке сохраняются, а остальные могут утратиться. Специализация в фотосинтезе ведет к появлению в клетках хлоропластов (мезофилл листа, замыкающие клетки устьиц). Специализация в функции запасаания питательных веществ может привести к увеличению размеров клеток, появлению в них очень крупных вакуолей (мякоть сочных плодов).

Функция мертвых клеток связана с их оболочкой; протопласт нужен лишь до тех пор, пока он создает оболочку; после этого он отмирает, и вся клетка состоит только из неживой оболочки.

Клетки, специализированные в механической функции, имеют утолщенные оболочки (колленхима, склеренхима). Специализация в проводящей функции связана с удлинением клеток, утратой протопласта, изменениями в оболочках клеток на стыках, благодаря которым полости смежных клеток сообщаются (ксилема). Для клеток, специализированных в защитной функции, характерны многообразные изменения внешних стенок, наличие волосков, способность вырабатывать защитные вещества (эпидермис). Стенки пробки в основном паренхимные, оболочки пропитаны суберином и заполнены воздухом, что делает их водо- и воздухо непроницаемыми, теплоизолирующими, а также прочными.

Таким образом, в зависимости от характера специализации одни черты строения и работы клетки развиты очень сильно, другие, напротив, мало развиты или вовсе отсутствуют.

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.

Если разрастание клеток происходит в одном направлении, то 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 (см – 10^{-2} м, мкм – 10^{-6} м, мм – 10^{-3} м, нм – 10^{-9} м).

В крупных по размерам клетках содержатся вода и запасные вещества (в клубне картофеля, мякоти плодов). 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 многоклеточного организма образуются из одной клетки – зиготы. Поэтому, как бы ни были специализированы клетки, они 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 водорослевых предков.

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

III. Отличия клеток растений от клеток животных. 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 (рис. 3–4).

Тем не менее растительные клетки имеют свои отличительные черты:

- 1) сформированные клетки растений, в отличие от клеток животных, имеют постоянную форму благодаря наличию клеточной оболочки;
- 2) рост растяжением;
- 3) более крупные размеры;
- 4) наличие вакуолей, которые являются не только резервуаром для продуктов метаболизма, но и участвуют в осмотических явлениях;
- 5) наличие пластид, благодаря которым осуществляется преобразование солнечной энергии в химическую, что делает клетку автотрофной;

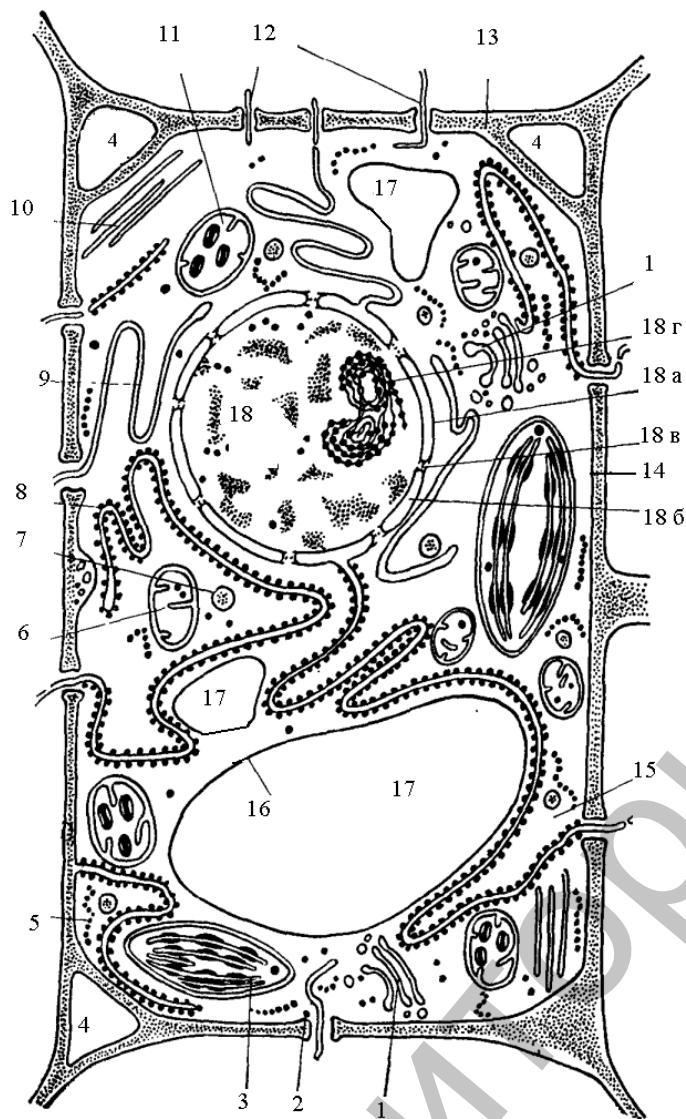


Рис. 3. Схема строения растительной клетки:

1 – аппарат Гольджи; 2, 5 – рибосомы; 3 – хлоропласт; 4 – межклеточное пространство; 6 – митохондрия; 7 – лизосома; 8 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 9 – гладкая эндоплазматическая сеть; 10 – микротрубочки; 11 – пластида; 12 – плазмодесмы, проходящие сквозь оболочку; 13 – клеточная оболочка; 14 – плазмалемма; 15 – гиалоплазма; 16 – тонопласт; 17 – вакуоли; 18 – ядро: 18а – наружная мембрана ядра; 18б – перинуклеарное пространство; 18в – ядерная пора; 18г – ядрышко.

б) в клетке высших растений нет центриолей, исключение составляют клетки некоторых мхов и некоторых папоротников.

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

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

Эукариотическая растительная клетка – это живая, сложная, саморегулирующаяся, осмотическая система (схема 2).

Каждая клетка представляет собой замкнутую единицу, окруженную плазматической мембраной.

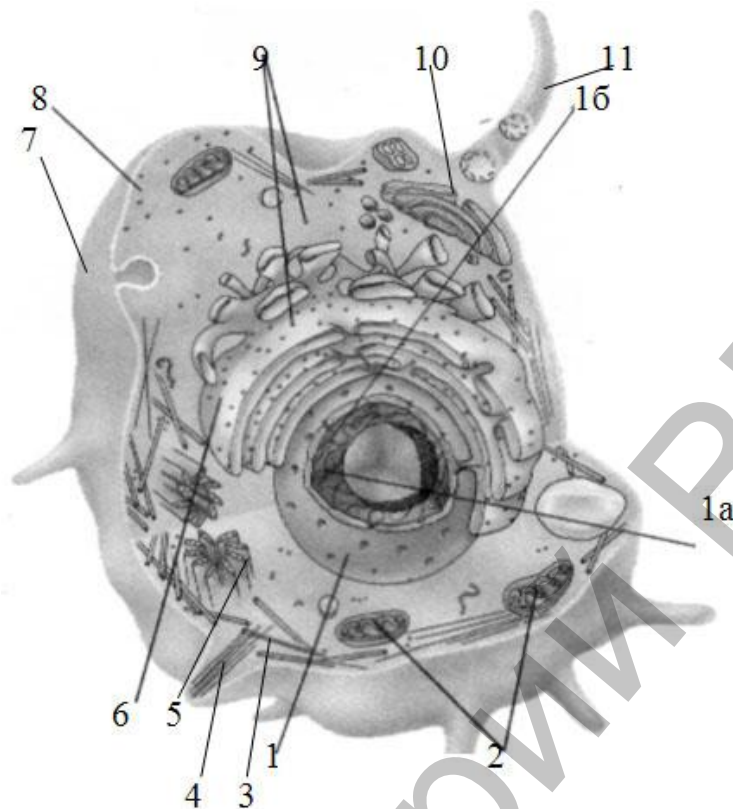


Рис. 4. Строение животной клетки:

1 – ядро: 1а – нуклеоплазма; 1б – хроматин; 2 – митохондрии; 3 – микротрубочки; 4 – микрофиламенты; 5 – центриоль; 6 – шероховатый эндоплазматический ретикулум; 7 – цитоплазматическая мембрана; 8 – гиалоплазма; 9 – рибосомы; 10 – аппарат Гольджи; 11 – жгутик.

Протопласт (протоплазма)

Термин впервые ввел Я. Пуркинье для обозначения содержимого клеток зародышевых тканей животных (1839). Х. Моль назвал протоплазмой содержимое растительных клеток. Ф.Э. Шульце в 1861 г. сделал важное заключение о тождестве протоплазматического содержимого животных и растительных клеток как общего носителя жизненных свойств.

Протопласт – живая часть клетки. Он состоит из цитоплазмы и ядра, а цитоплазма – из основного вещества или цитоплазматического матрикса – гиалоплазмы – и находящихся в ней 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. Около 3% составляют минеральные вещества, остальное – органические вещества, в основном

4 типа органических соединений: белки, углеводы, липиды и нуклеиновые кислоты. Причем до 70% из веществ приходится на белки.

В гиалоплазме обнаружена **микротрабекулярная система**. Это трехмерная решетка, построенная из тонких белковых нитей (d 3–6 нм), заполняющих всю клетку. Компоненты цитоплазмы «подвешены» к этой микротрабекулярной решетке (рис. 5).

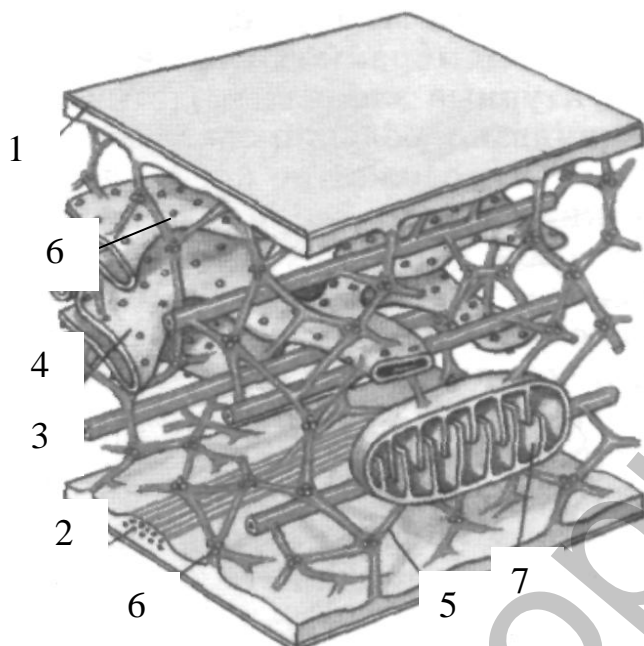


Рис. 5. Цитоскелет:

- 1 – цитоплазматическая мембрана;
- 2 – микрофиламенты;
- 3 – микротрубочки;
- 4 – эндоплазматический ретикулум;
- 5 – микротрабекулы;
- 6 – рибосомы;
- 7 – митохондрия.

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 М. Корти в 1772 г. у харовых водорослей.

Одной из характерных черт цитоскелета растягивающихся растительных клеток является наличие только кортикальных (лат. *cortex* – кора) микротрубочек, прикрепленных к плазмалемме. Микротрубочки в первую очередь ответственны за ориентацию откладываемых цел-

люлозных микрофибрилл клеточной оболочки, определяющих направление роста, за детерминацию формы клетки и ориентацию цитокинеза, т.е. морфогенез. В большей степени растительные микротрубочки выполняют опорную функцию, могут участвовать в движении цитоплазмы. 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** (рис. 3). Рибосомы видны в электронном микроскопе 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.

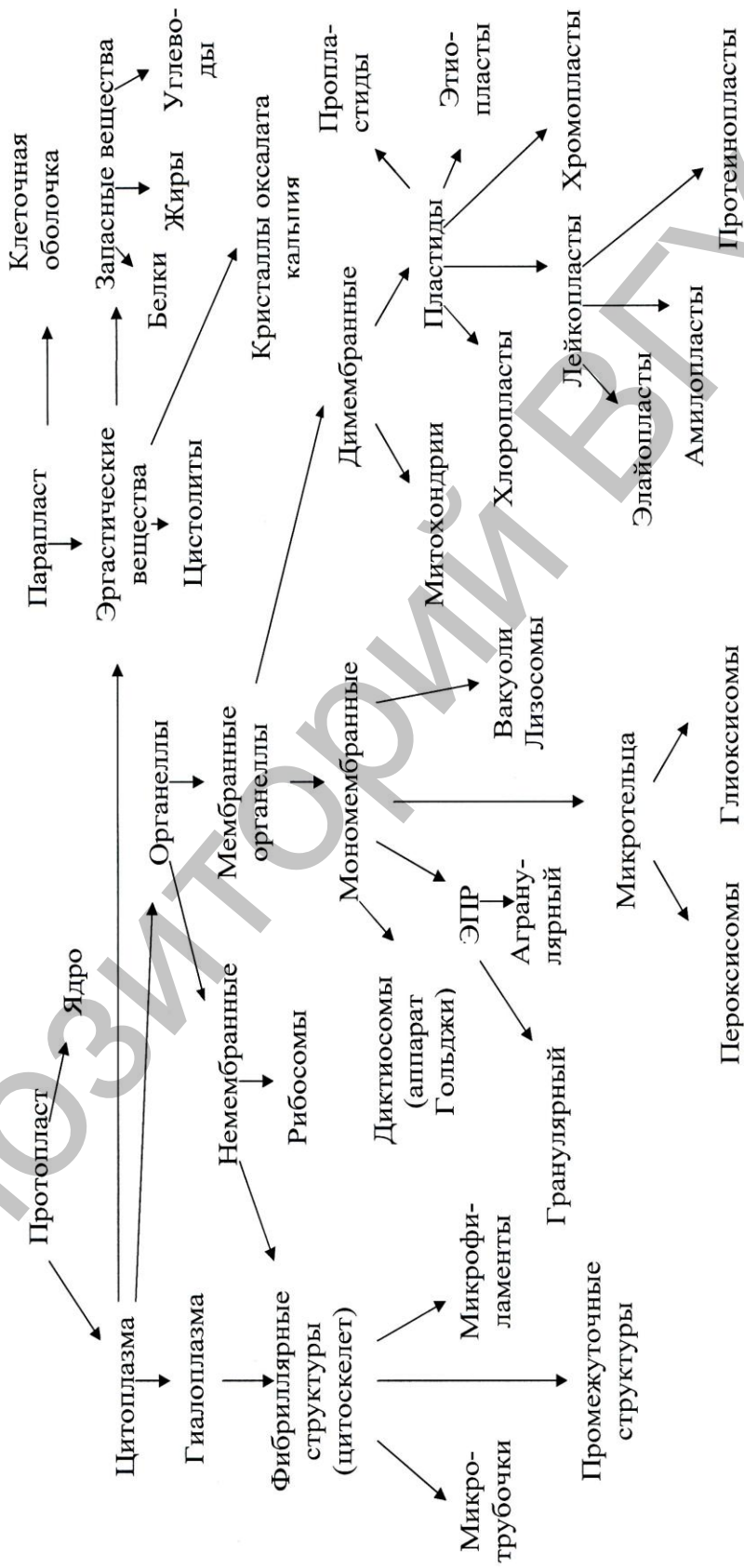
Рибосомы располагаются не только среди основной массы цитоплазмы и ядра, но и в хлоропластах и митохондриях. Рибосомы хлоропластов и митохондриальные рибосомы относятся к 70S типу, имеют несколько меньшие размеры, чем схожи с бактериальными рибосомами. Принципы структурной организации рибосом:

а. 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 крупнее.

Строение растительной клетки

РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА



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 асимметричную 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 стабилизирует рибосомы и может 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, ди- и полиамины.

По химическому составу рибосома представляет собой рибонуклеопротеид. В 70S рибосомах белок составляет около 35–40% от сухой массы, остальные 60–65% 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 ответственен 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;

б. принцип множественности рибосомальных белков, т.е. рибосома имеет большое разнообразие белков в своем составе;

с. принцип рибонуклеопротеидного таяжа;

д. принцип укладки рибонуклеопротеидного таяжа 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. Множество рибосом образуют полисомы, в которой они нанизаны на нить матричной РНК.

Эукариотическая клетка разделена многочисленными внутренними мембранами на реакционные пространства – компарменты, 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 – плазмалеммой.

Средняя толщина мембраны 7,5 нм. Биологическая мембрана состоит из билипидного слоя, в котором гидрофобные части фосфолипидов направлены внутрь, и из крупных белковых молекул (рис. 6).

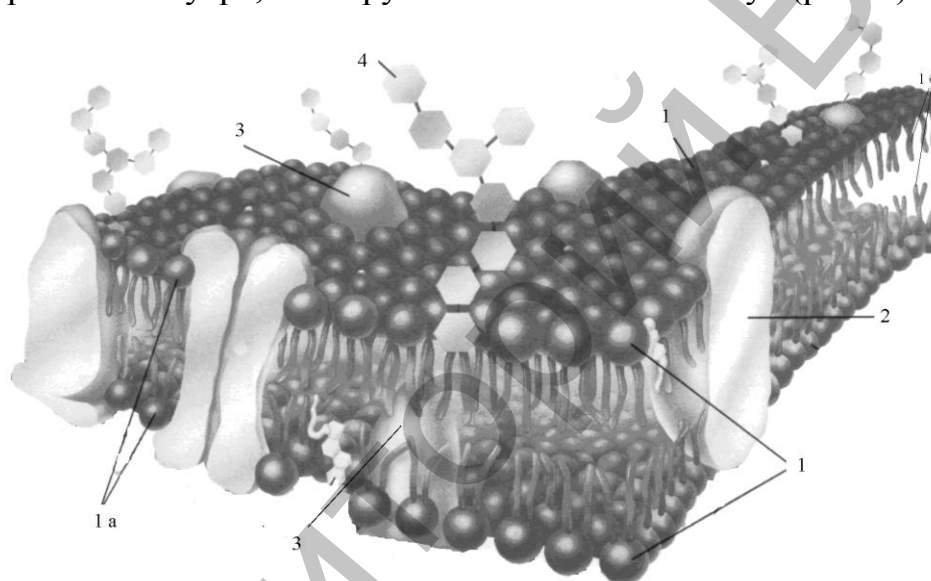


Рис. 6. **Схема строения цитоплазматической мембраны:**
1 – билипидный слой; 1а – гидрофильные головки; 1б – гидрофобные хвосты; 2 – интегральный белок; 3 – полуинтегральный белок; 4 – углеводная цепочка.

Глобулярные белки, погруженные в бислой, называют интегральными, или туннельными. 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 плазмалемме и тонопласте; ферменты, уча-

ствующие 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+} 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 разных биохимических реакций, часто противоположных по направлению. Мембраны окружают и органеллы клетки.

Мономембранные органеллы

Эндоплазматический ретикулум (ЭПР) – сложная система уплощенных мембранных мешочков (цистерн) в виде трубочек и пластинок. ЭПР образует единое целое с наружной мембраной ядра (рис. 3, 7).

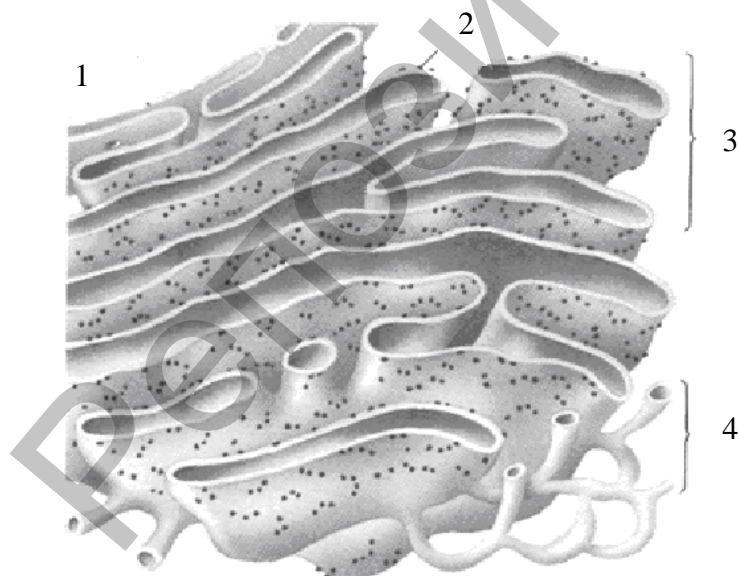


Рис. 7. Строение эндоплазматического ретикулума:

- 1 – наружная ядерная мембрана;
- 2 – рибосомы;
- 3 – гранулярный (шероховатый) ЭПР;
- 4 – агранулярный (гладкий) ЭПР.

Цистерны ЭПР с двух сторон от клеточной оболочки соединены между собой десмотрубочкой, состоящей из спирально расположенных белковых субъединиц. Десмотрубочка (греч. *desma* – связка) образует центральную часть плазмодесмы. **Плазмодесмы** – цитоплазма-

тические тяжи, пронизывающие плазмалемму, клеточную оболочку и соединяющие цитоплазму данной клетки с цитоплазмой соседних клеток. Диаметр плазмодесмы от 20 до 100 нм.

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.

На ЭПР есть ГЭРЛ-участки (Гольджи – Эндоплазматический Ретикулум – Лизомосы) (рис. 8А). ГЭРЛ-участки связаны с аппаратом Гольджи. На этих участках образуются выросты к стареющей пластиде (рис. 8Б). Вовнутрь выделяются гидролазы, разрушающие пластиду.

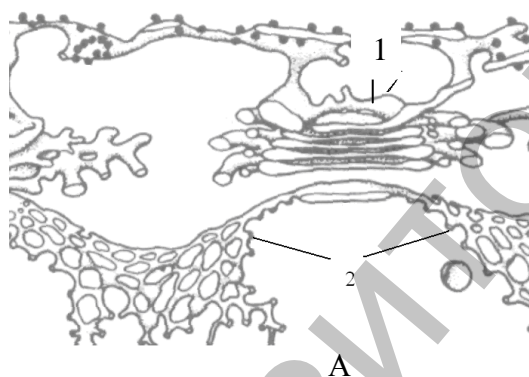


Рис. 8А. ГЭРЛ-участки на ЭПР:
1 – диктиосомы; 2 – ГЭРЛ.

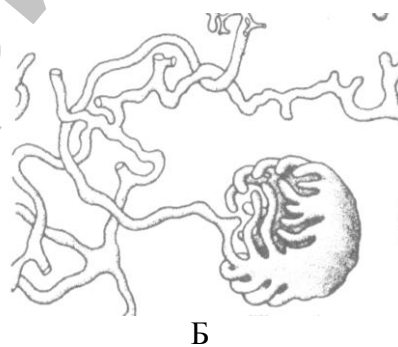


Рис. 8Б.
Выросты на ГЭРЛ-участках к стареющей пластиде.

Сферосомы – это округлые органоиды диаметром около 0,5 мкм, которые иногда называют липидными каплями, поскольку в них хранятся запасные жиры и обнаруживаются липолитические ферменты. Сферосомы образуются из просферосом следующим образом. Вырост от ЭПР отщуровывает пузырьки диаметром 15–20 нм, внутри которых находится однородная строма. Это просферосомы. Через некоторое время мембрана их расслаивается и тогда состоит из одного слоя липидных молекул, а в центре остаются стромовые структуры. Несколько сферосом могут сливаться и образовывать липидные капли. Сферосомы вместе с глиоксисомами и митохондриями участвуют в превращении жирных кислот в сахара.

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 (рис. 9).

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 (лат. *proximus* – ближайший), или образующей, – происходит добавление новых цистерн (лат. *distalis* – находящийся в более отдаленном положении от центральной точки). 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 происходят конденсация и видоизменение этого продукта.

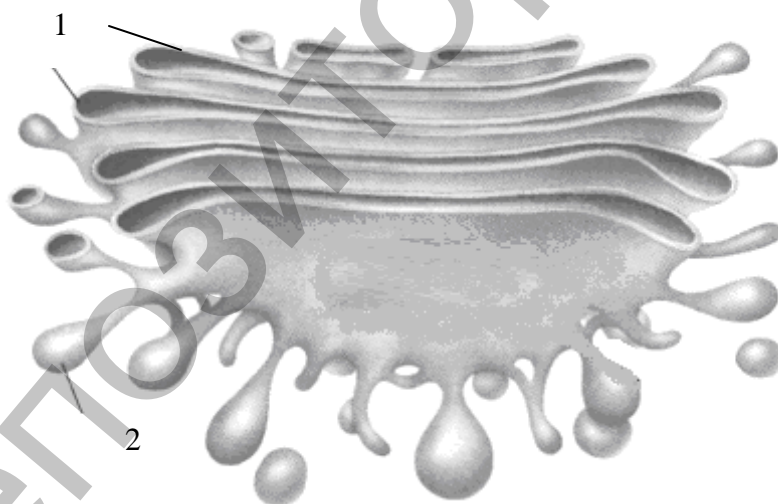


Рис. 9. Строение аппарата Гольджи:
1 – цистерны; 2 – пузырьки Гольджи.

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.

К **микротельцам** (диаметр 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.

Глиоксисомы характерны для семян растений, запасующих жиры. В глиоксисомах находятся ферменты глиоксилатного цикла (это последовательности реакций, связанных с превращением жирных кислот до глюкозы).

Лизосомы – мелкие сферические мембранные мешочки диаметром от 0,2 до 2,0 мкм.

С участием лизосом происходит разрушение протопласта при формировании трахеид и члеников сосудов, лубяных и древесинных волокон, лизигенных вместилищ эфирных масел.

Лизосомы бывают первичными и вторичными. Первичные образуются при отщеплении пузырьков от эндоплазматического ретикулума и комплекса Гольджи. Они содержат ферменты в неактивном состоянии. Вторичные лизосомы образуются в результате автофагии – процесса, в ходе которого клетка уничтожает не нужные ей структуры. Количество лизосом, их распределение и свойственный им набор ферментов варьируют в зависимости от условий, в которых находятся клетки.

Лизосомы наполнены различными гидролитическими ферментами – протеазами, липазами, нуклеазами и др. 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).

Иногда вакуоль выполняет функции лизосом. **Вакуоли** – это типичные органоиды растительной клетки; полости в цитоплазме растительных клеток, окруженные тонопластом и заполненные водным раствором солей, 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 кальция);
- терпеноиды;
- эфиры.

Неорганические вещества:

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

Поскольку вакуоли образуются в результате обмена веществ, то их форма, размеры 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. 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 плазмалемма отличаются. В тонопласте есть насосы (ионные насосы – присутствующие в мембранах специализированные белки, транспортирующие растворенные вещества через мембранный барьер с использованием энергии), перекачивающие H^+ из цитоплазмы в вакуоль, что и способствует поддержанию рН цитоплазмы на определенном уровне. Такой контроль жизненно важен, т.к. регулирующие метаболизм ферменты

сконцентрированы главным образом в цитоплазме, а активность ферментов зависит от рН.

Вакуоль отвечает за осмотические явления клетки.

Осмоз – диффузия воды через полупроницаемую мембрану, вызванная разностью концентраций веществ по обе стороны мембраны. 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 вакуоли 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 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. Тургорное давление – давление, оказываемое протопластом клетки на клеточную стенку, т.е. возникает при насыщении клетки водой.

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. Осмотическое давление – давление, которое необходимо приложить к раствору, чтобы привести его в равновесие с чистым растворителем, отделенным от него полупроницаемой мембраной. Потеря тургора вызывает завядание растения.

Недостаток воды или помещение клетки в гипертонический раствор приводит к плазмолизу – сокращению объема вакуоли и отделению протопласта от оболочки (рис. 10).

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.

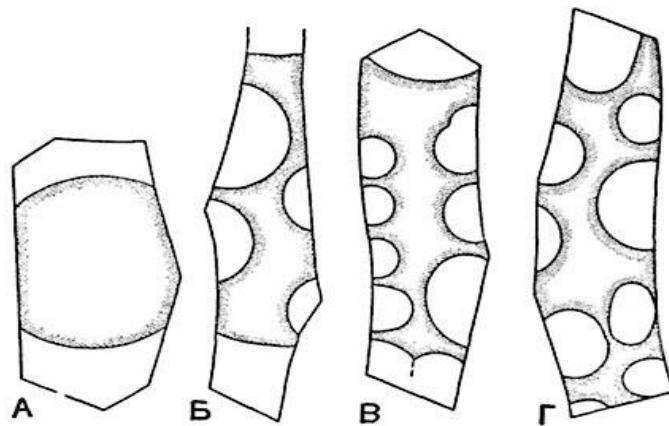


Рис. 10. **Различные формы плазмолиза:** А – выпуклый плазмолиз; Б – вогнутый плазмолиз; В, Г – судорожный плазмолиз.

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

Димембранные органеллы

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

Внешняя мембрана гладкая, внутренняя образует много выростов – крист (рис. 11). На поверхности крист расположены грибовидные частицы – АТФ-сомы, катализирующие образование АТФ. АТФ-сома имеет округлую головку диаметром около 10 нм и ножку длиной до 4 нм. Относительная площадь внутренней мембраны в 3–4 раза меньше, чем таковая у животной клетки.

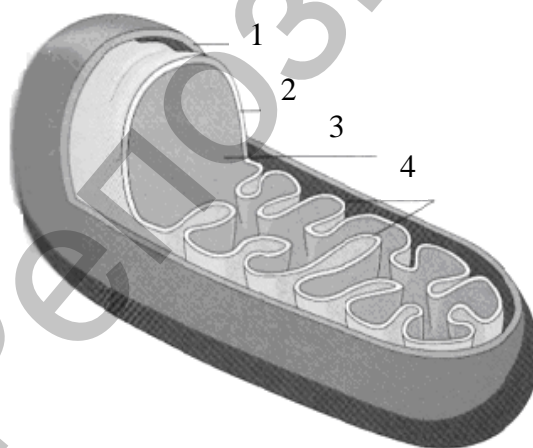


Рис. 11. **Строение митохондрии:**

- 1 – наружная мембрана;
- 2 – внутренняя мембрана;
- 3 – матрикс;
- 4 – кристы.

На внутренней мембране расположены окислительно-восстановительные ферменты, катализирующие биохимические реакции, связанные с аэробным дыханием клетки. В этих реакциях выделяется большое количество энергии, используемое для синтеза АТФ.

Между внешней и внутренней мембранами митохондрии имеется перимитохондриальное пространство, которое является местом скопления протонов. Процесс образования АТФ в результате переноса протонов через мембрану получил название окислительного фосфорилирования.

В матриксе митохондрий содержатся кольцевые молекулы ДНК, размещенные в нуклеоидах, собственные РНК, белок и собственные рибосомы. В матриксе также располагаются ферментные системы окисления ди- и трикарбоновых кислот, ряд систем синтеза липидов, аминокислот, ДНК. Гены митохондрий совместно с генами ядра контролируют структуру и функции митохондрий. Некоторые гены митохондрий могут автономно кодировать образование митохондриальных р-РНК.

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 **пластид**. Первые сведения о пластидах встречаются в работах А. Левенгука (1676). Значительный вклад в изучение пластид внесли К.А. Тимирязев, Т.Н. Годнев. Пластиды водорослей называют хроматофорами. Хроматофоры могут быть звездчатой, лентовидной формы. Пластиды значительно крупнее митохондрий. Форма и размеры пластид очень разнообразны. Зрелые пластиды классифицируют на основе содержащихся в них пигментов.

Пигменты, участвующие в процессах фотосинтеза, принадлежат к трем классам: хлорофиллы; каротиноиды; у цианобактерий, красных водорослей – 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 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 багрянков 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 тилакоиды: этиопласты преобразуются в хлоропласты.

Хлоропласты по форме напоминают линзу диаметром 5–8 мкм, толщина около 1 мкм. Количество хлоропластов в клетке может быть от 20 до 100. Внутренняя мембрана хлоропласта образует уплощенные замкнутые впячивания – тилакоиды, которые имеют форму дисков. Основная структурная единица хлоропластов – тилакоид. Несколько тилакоидов, лежащих друг над другом, образуют грану (рис. 12А и 12Б).

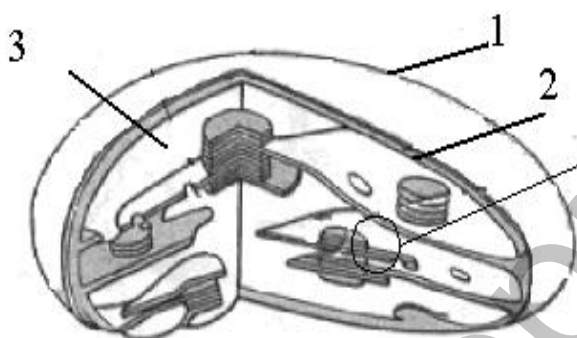


Рис. 12А. **Схема строения хлоропласта:** 1 – наружная мембрана; 2 – внутренняя мембрана; 3 – строма.



Рис. 12Б. **Трехмерная модель организации тилакоидов.**

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 имеется одно или несколько небольших зернышек первичного ассимиляционного крахмала.

Есть синтез первичный и вторичный. При первичном синтезе органические вещества образуются из минеральных. Таким процессом является фотосинтез, при котором CO_2 и H_2O – исходный материал для образования органических веществ. Первый видимый продукт фотосинтеза – крахмал, называемый в соответствии со своим происхождением 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 гидролизуется до сахаров и транспортируется в другие части растения.

Лейкопласты – бесцветные пластиды (рис. 13). В них происходит вторичный синтез веществ и откладываются запасные вещества. Лейкопласты, запасующие 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. Встречаются лейкопласты в клетках сердцевины стебля, семенах, корнях, клубнях, корневищах, т.е. в клетках органов, спрятанных от действия солнечного света.

Хромопласты (греч. *chroma* – цвет) – пигментированные пластиды (рис. 14). Яркая окраска плодов, некоторых лепестков, корнеплодов, листьев осенью обусловлена каротиноидами, сконцентрированными в хромопластах. В хромопластах осуществляется 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 зубчатой, игловидной, серповидной, пластинчатой 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).

Хромопласты образуются из хлоропластов. При этом разрушаются ламеллярные структуры, хлорофилл; каротиноиды собираются в строме пластид в виде глобул или, как их называют, пластоглобул.

Относительно эволюционного происхождения пластид ученые считают, что, возможно, хлоропласты, как и митохондрии, возникли от прокариотических клеток, которые нашли «убежище» в более крупных гетеротрофных клетках – предшественниках эукариот. Бактерии, имевшие возможность применять 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 собственные симбиотические органеллы от неблагоприятных внешних воздействий.

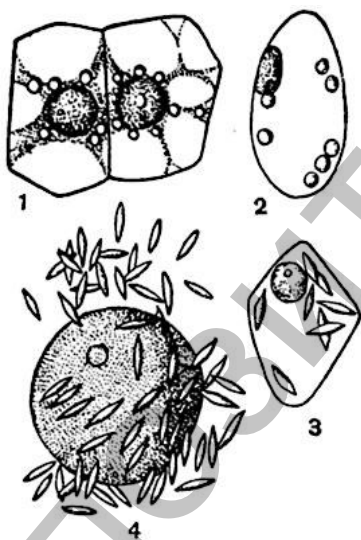


Рис. 13. Лейкопласты: 1 – в клетках кожицы; 2–3 – в клетках семени; 4 – в клетках корня (изображенное ядро с лейкопластами подле него).

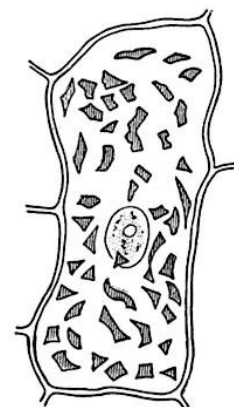
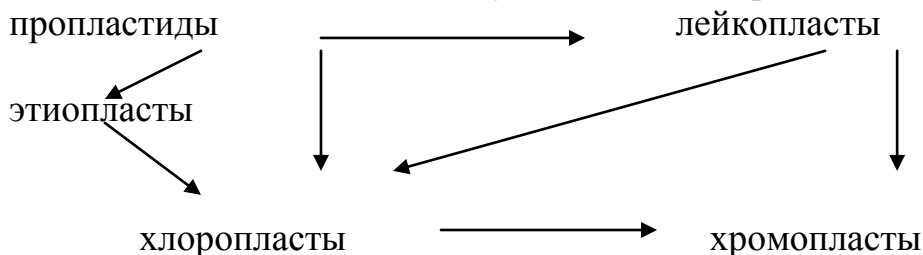


Рис. 14. Хромопласты в клетке лепестка венчика настурции большой (*Tropaeolum majus*).

Онтогенетические связи между пластидами отражены в схеме:



V. 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.

VI. Включения. Клеточная оболочка. 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 (рис. 17). 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. Он 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 (рис. 15).

Возникновение слоистости объясняется чередованием двух углеводов – амилозы (линейные молекулы) и амилопектина (разветвленные молекулы). Амилоза лучше растворяется в воде, чем амилопектин. 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. Слои вокруг центра крахмалообразования откладываются равномерно, как у злаков, бобовых, возникает концентрическая слоистость. Слои крахмала откладываются вокруг центра неравномерно (с одной стороны интенсивнее, а с другой – слабее), как у картофеля, образуются крахмальные зерна с эксцентрической слоистостью.

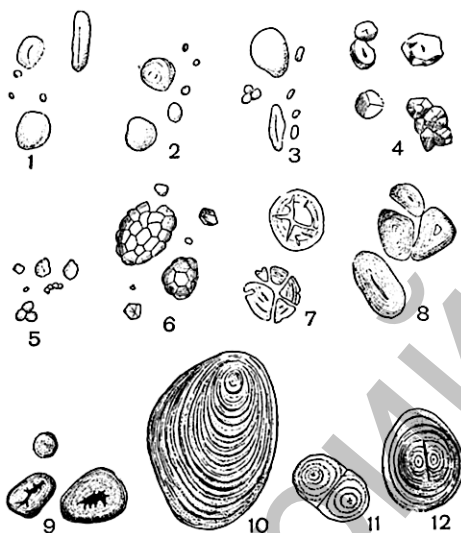


Рис. 15. Крахмальные зерна (1–9 – семян; 10–12 – клубня):
 1 – пшеницы; 2 – ржи; 3 – ячменя; 4 – кукурузы; 5 – гречихи; 6 – овса;
 7 – пшеницы (в проросших зерновках); 8 – гороха; 9 – фасоли; 10–12 – клубня картофеля (10 – простое; 11 – сложное; 12 – полусложное крахмальное зерно).

Когда в амилопласте закладывается один центр крахмалообразования, то возникают простые крахмальные зерна; если два и более – сложные. Под давлением сложные крахмальные зерна 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 являются 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. Растительные жирные масла имеют жидкую консистенцию и отличаются низкой температурой плавления. Липидные капли обычно размещаются в гиалоплазме, хлоропластах, митохондриях, не имеют мембраны, но могут быть покрыты белком.

Запасные белки (рис. 16) относятся к категории простых белков – протеинов в отличие от сложных белков – протеидов, составляющих основу протопласта.

Карбонат кальция и кремнезем могут быть в форме цистолитов (греч. *цистис* – пузырь, *литос* – камень). Это кистевидные образования, возникающие на выростах клеточной оболочки, так называемой целлюлозной ножке, в сторону протопласта. Характерны для растений семейств крапивные, тутовые (рис. 17).

Будучи солями, кристаллы играют важную роль в поддержании осмотического давления и кислотно-щелочного равновесия в клетке.

Эпидермис, несущий кристаллы в своих клетках, становится блестящим, в результате чего сильнее отражает солнечные лучи, предохраняя растения от перегрева и, следовательно, от излишнего испарения.

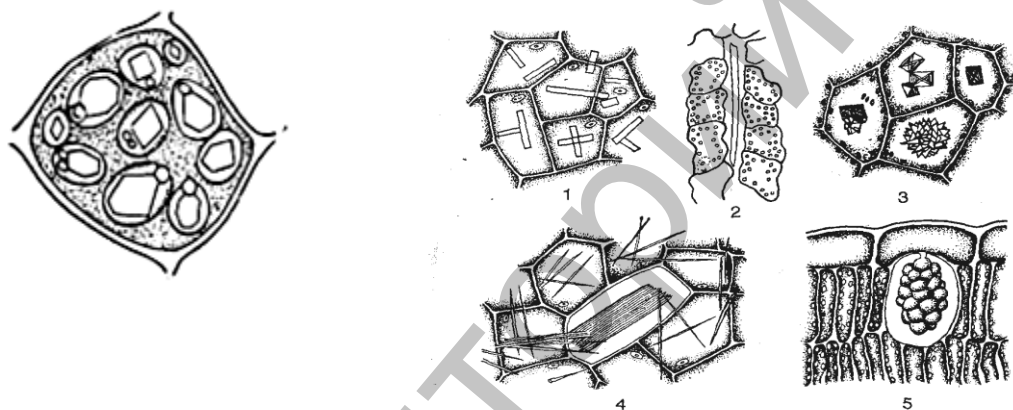


Рис. 16. Алейроновые зерна в клетках эндосперма семени клещевины (*Ricinus communis*).

Рис. 17. Кристаллы минеральных солей в клетках: 1 – одиночные кристаллы в чешуе лука (*Allium cepa*); 2 – стилоиды в мезофилле ириса (*Iris sp.*); 3 – призмы и друзы в черешках бегонии (*Begonia rex*); 4 – рафиды в листьях традесканции виргинской (*Tradescantia virginiana*); 5 – цистолит в коже инжира (*Ficus carica*).

Кристаллы часто классифицируют как экскреторные вещества. Однако часть кальция повторно включается в обмен веществ.

Один из признаков, характеризующих именно растительную клетку, – это наличие оболочки.

Клеточная оболочка – это структурное образование, которое располагается по периферии клетки за пределами плазмалеммы, 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 на начальном этапе 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 и расположением мономеров в молекулах. Гемицеллюлозы могут быть и запасными веществами, т.к. легко гидролизуются на маннозу и галактозу. Гемицеллюлозы придают клеточной оболочке дополнительную прочность, но не препятствуют ее росту. Пектины скрепляют, склеивают оболочки соседних клеток.

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 (рис. 18). Микрофибриллы, переплетаясь, образуют макрофибриллы. Прочность макрофибрилл сравнивается с прочностью стальной проволоки.

Образование клеточной оболочки при цитокинезе

Источником полисахаридного материала, который служит матриксом оболочки, являются диктиосомы.

Клеточная пластинка, состоящая из аморфных пектиновых веществ, образуется путем слияния пузырьков аппарата Гольджи, которые оседают в экваториальной плоскости фрагмопласта. Фрагмопласт – структура в экваториальной плоскости делящейся клетки, образуемая остатками соединительных нитей митотического веретена между двумя ядрами в телофазе митоза. Фрагмопласт является основой формирования клеточной стенки между дочерними клетками. 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.

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.

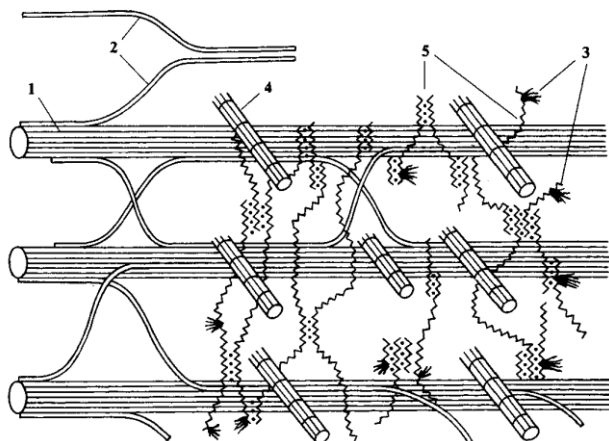


Рис. 18. Структура клеточной стенки:

- 1 – микрофибриллы целлюлозы;
- 2 – гемицеллюлоза;
- 3 – углеводсодержащий полимер;
- 4 – белок;
- 5 – пектиновые вещества.

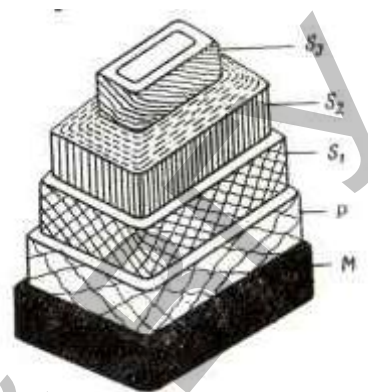


Рис. 19. Модель строения оболочки: М – межклеточное вещество; Р – первичная стенка; S – вторичная стенка: S₁ – внешний слой; S₂ – центральный слой; S₃ – внутренний слой.

Рост оболочки в толщину происходит наложением нового материала над уже имеющимся или включением нового материала в имеющуюся структуру. Рост растяжением связан с разрыхлением структуры оболочки – процессом, который регулируется содержанием фитогормона 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, постепенно переходят к более вертикальному (рис. 19). 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.

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 (рис. 19). Такой процесс называется вторичным утолщением оболочки, а сама оболочка называется вторичной.

Вторичная оболочка выполняет в основном механическую функцию. Обычно она встречается в клетках опорных тканей. Химический состав вторичной оболочки иной, чем первичной. Во вторичной оболочке 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 одревесневают.

В стенках соседних клеток друг против друга образуются поры. Пора – перерыв во вторичной оболочке, такое место, где в онтогенезе не откладывается вторичная оболочка (рис. 20).

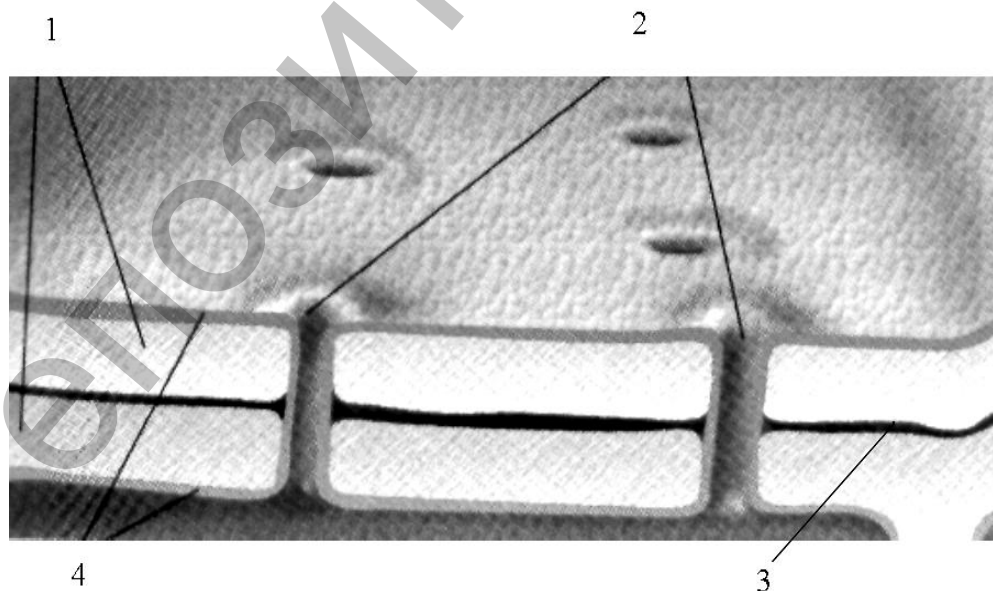


Рис. 20. Строение клеточной стенки:

1 – оболочки двух соседних клеток; 2 – поровые каналы; 3 – срединная пластинка; 4 – цитоплазматические мембраны.

Каждая пора, входящая в состав данной пары пор (пара 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.

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. Так образуются окаймленные поры (рис. 21). 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. Ветвистые поры образуются при уменьшении внутренней окружности растущей оболочки в результате слияния соседних поровых каналов (рис. 32).

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.

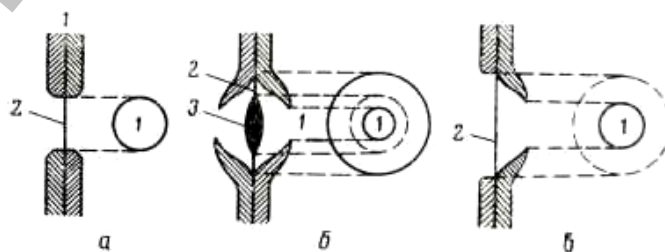


Рис. 21. Типы пор в стенках: а – простая; б – окаймленная; в – полуокаймленная; 1 – отверстие поры; 2 – мембрана; 3 – торус.

Отложение кремнезема характерно для клеток кожицы и волосков осок, злаков, хвощей. Твердость стеблей и листьев служит средством защиты от поедания животными, понижает кормовые качества этих растений. Поэтому осоки и злаки косят до цветения, после которого сено грубеет.

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).

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 кутикуле оптические свойства. 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.

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.

VII. Тотипотентность (омнипотентность) клетки растений. Метод культуры тканей. 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 Ф. Габерландт высказал мысль, что все живые растительные клетки тотипотентны, т.е. каждая из них обладает потенциальной возможностью стать любой другой растительной клеткой. Но ученый не смог это практически осуществить. Данная гипотеза была доказана исследованиями К. Стюарда и его сотрудниками в 1958 г. Им впервые удалось *in vitro* получить целое растение моркови из одной клетки флоэмной паренхимы.

Сам факт возможности изменения во времени состояния клетки: переход от дифференциации в условиях материнского растения к де-

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

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

Ценность метода культуры тканей 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.

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 микроспор позволяет сохранить ценные генотипы.

VIII. Ядро. Деление клетки. Ядро – обязательная часть живой клетки всех эукариотических организмов. Ядро растительной клетки открыл Р. Броун. Классические труды (1890–1905) по выяснению роли ядра в жизни клетки принадлежат русскому ботанику И. Герасимову. 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 со-

стоянии не имеют оформленного 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. Двухядерными 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 высших 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 ядро занимает центральное положение. По мере старения клеток оттесняется вакуолью и смещается к оболочке.

Ядро эукариотической клетки окружено двумя мембранами: внутренней и наружной (рис. 3, 22). Между ними находится перинуклеарное пространство. Внутренняя мембрана агранулярного типа. Наружная мембрана гранулярная: к ней прикрепляются рибосомы. В некоторых местах эта мембрана объединяется с ЭПР (рис. 7).

Мембраны 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 в виде кольца, состоящего из окружающих пору глобулярных телец, связанных фибриллами. 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 ее состав входят 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.

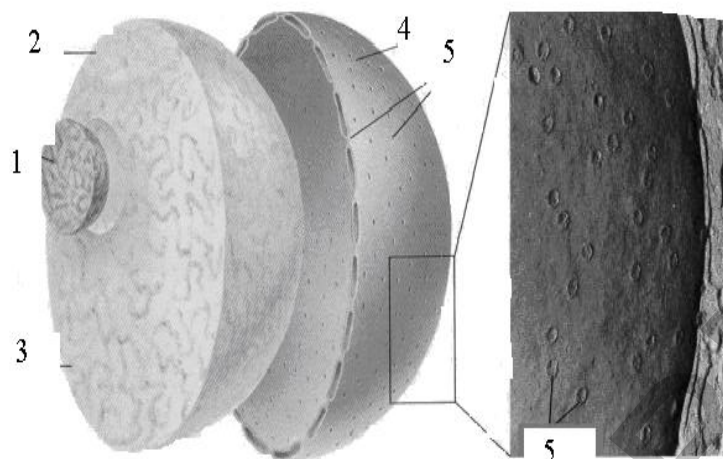


Рис. 22. **Строение ядра:** 1 – ядрышко; 2 – нуклеоплазма; 3 – хроматин; 4 – мембраны ядра; 5 – ядерные поры.

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 В. Вальдейером в 1888 году. Количество их для клеток каждого вида постоянно. Диплоидный набор хромосом ($2n$) характерен для соматических клеток, например, гороха – $2n=14$, подсолнечника – $2n=34$. Половые клетки, или гаметы, содержат только половину количества хромосом, характерную для соматических клеток организма. Количество хромосом в гаметах называют гаплоидным набором хромосом.

Клетки, имеющие более двух наборов хромосом, – полиплоидные. Приставки три-, тетра- и так далее показывают, во сколько раз увеличено количество хромосом, то есть степень пloidности: $3n$ – триплоид, $4n$ – тетраплоид, $5n$ – пентаплоид и т.д. У растений полиплоидия встречается гораздо чаще, чем у животных. Растения-полиплоиды характеризуются крупными размерами, повышенным содержанием ряда веществ, устойчивостью к неблагоприятным факторам окружающей среды и другими хозяйственно полезными качествами. Такие растения 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. Некоторые садовые цветы (хризантемы, георгины) также полиплоидные.

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

Одна из первых попыток создания схемы строения хромосом принадлежит Н.К. 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, не имеющая белковых телец. Она отделяет от остальной части хромосомы спутник. Вокруг вторичной перетяжки в ядре формируется ядрышко.

Ядрышко – сферическая структура внутри ядра. М. 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.

Амитоз, или прямое деление клетки, осуществляется путем перешнуровки ядра, а затем и цитоплазмы. Увеличенное ядро, не изменяя своей структуры, делится на две или много частей, при этом сохраняются мембраны ядра и ядрышко. В подавляющем большинстве случаев деление ядра не сопровождается делением цитоплазмы, в результате чего образуются двуждерные или многоядерные клетки. В отличие от митотического деления при амитозе не образуется митотического аппарата и отсутствует спирализация хромосом. Образовавшиеся клетки способны к дальнейшей жизнедеятельности, дифференциации, но не способны к размножению вследствие нарушения хромосомного набора. У высших растений амитозом делятся клетки высокоспециализированных тканей органов, связанных с запасанием питательных веществ, например, клубней картофеля.

Деление клеток эукариот включает митоз и цитокинез.

Митоз (греч. *mitos* – нить), кариокинез, непрямо́е деление – деление ядра, в результате которого образуются 2 дочерние клетки с материнским набором хромосом, – основной способ деления эукариотических клеток.

Цитокинез включает деление цитоплазматической части клетки с образованием дочерних клеток.

Биологическая роль митоза состоит в одинаковом распределении наследственного материала 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 деления.

В процессе митоза выделяют несколько стадий: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 23). В профазе хромосомы укорачиваются, утолщаются и распределяются более упорядоченно. В конце профазы мембраны ядра и ядрышко исчезают.

В метафазе хромосомы окончательно обособляются и собираются в экваториальной плоскости. 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 мембраны 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.



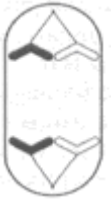

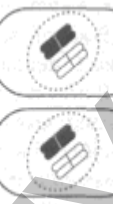



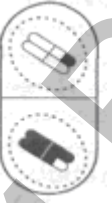
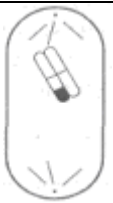







Тип деления		Профаза	Метафаза	Анафаза	Телофаза	Интерфаза
МИТОЗ						
		2n4c	2n4c	2n2c	2n2c	2n4c
МЕЙОЗ	I деление					
		2n4c	2n4c	n2c	n2c	
	II деление					
		n2c	n2c	nc	nc	
						
		n2c	n2c	nc	nc	

Рис. 23. Сравнительная схема митоза и мейоза

(на примере одной пары гомологичных хромосом).

Обозначения: n – плоидность; c – количество хроматина.

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

Далее следует процесс деления цитоплазмы – цитокинез.

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;

3) периклинальный: перегородка закладывается под углом к поверхности.

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

Мейоз (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 (рис. 23).

У растений мейоз – основа образования 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. Каждая гомологичная хромосома 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) (рис. 23). 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 анафазе I начинается движение гомологичных хромосом к противоположным полюсам клетки. 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 – спирализация хромосом ослабляется, они удлиняются и вновь становятся невидимыми.

Далее следует интерфаза. Но у многих организмов интерфаза отсутствует. Затем в каждой из дочерних клеток происходит второй этап мейоза. Во втором этапе также выделяют стадии: профаза II, метафаза II, анафаза II, телофаза II. 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, каж-

дая с уменьшенным вдвое (гаплоидным) количеством хромосом, а благодаря кроссинговеру и с новыми, отличными от родительских, типами хромосом.

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

IX. Онтогенез растительной клетки. Все живые клетки, какую бы специальную функцию они ни выполняли в организме, прежде всего должны обеспечивать собственную жизнь. Клетки поглощают питательные вещества, перерабатывают их, добывая энергию и строя собственное тело, дышат, освобождаются от ненужных веществ, реагируют на изменения внешних условий, перестраивая свою жизнедеятельность, растут. Все эти процессы у разных клеток осуществляются сходно и с помощью однотипных структур, общих по плану строения не только для разных растительных клеток, но и для клеток растений и животных.

С момента образования и до отмирания клетки проходят определенный путь развития.

В начале происходит процесс новообразования клеток путем их деления. Образовавшиеся в результате деления клетки мелкие, расположены плотно, оболочка тонкая, богатая пектином, мало клетчатки. В цитоплазме развит ЭПР, много рибосом. Далее клетки увеличиваются в объеме путем растяжения. Протопласт вакуолизируется. Мелкие многочисленные вакуоли сливаются, их количество сокращается. Цитоплазма становится более жидкой. Затем 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 после отмирания продолжают функционировать. Тонкостенные клетки после отмирания протопласта сплющиваются под давлением соседних клеток и постепенно рассасываются. Этот процесс называется облитерацией (лат. *obliteratio* – прекращение).

Известно, что соседние клетки как бы сцементированы срединной пластинкой. При помощи некоторых веществ она разрушается – клетки разъединяются. Процесс разъединения клеток в результате разрушения срединной пластинки называют мацерацией (лат. *macero* – размягчаю). Впервые метод мацерации для изучения строения расти-

тельных клеток применил немецкий ботаник П. 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.

В процессе роста клеток наблюдается частичная мацерация, когда срединная пластинка разрушается по углам клеток. В результате тургорного давления соседние клетки в этих местах округляются, образуются межклетники. Межклетники подобного типа называют схизогенными. Некоторые межклетники возникают путем растворения, распада целых клеток. Это лизигенные межклетники. Межклетники обоих типов могут служить вместилищем разнообразных продуктов секреции.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Цель: сформировать представление о разнообразии растительных тканей, изучить их структурные и функциональные особенности, размещение в теле растения.

ПЛАН

- I. Растительные ткани: определение, классификация.
- II. Меристемы.
- III. Покровные ткани.
- IV. Механические ткани.
- V. Проводящие ткани.
- VI. Выделительные структуры.
- VII. Всасывающие ткани.
- VIII. Ткани, регулирующие прохождение веществ.
- IX. Основные (паренхимные) ткани.

I. Растительные ткани: определение, классификация. Термин «растительная ткань» принадлежит английскому ученому Н. 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, специализированных для выполнения определенных функций и занимающих определенное место в теле растения (табл.). 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) 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, вторичные, третичные. Всегда сложные.
3. Механические, или арматурные. Первичные и вторичные. Простые.
4. Проводящие. Первичные и вторичные. Сложные.

Таблица

Растительные ткани				
Название ткани	Классификация тканей по признакам			
	Состав	Происхождение (время образования)	Форма клеток	Состояние протопласта
Меристемы (образовательные)	Простые	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Первичные: положение в теле растения (апикальные; интеркалярные; латеральные: прокамбий, перицикл, маргинальные (краевые)); спорогенные ✓ Вторичные (раневые; латеральные: камбий, феллоген) 	Паренхимные, слабо прозенхимные (прокамбий, камбий)	Живые
Покровные	Сложные	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Первичные (эпидерма, ризодерма). ✓ Вторичная (перидерма). ✓ Третичная (ритидом) 	Паренхимные	Живые (эпидерма). Мертвые (феллема, ритидом)
Механические	Простые	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Первичные (колленхима, склеренхима). ✓ Вторичные (склеренхима) 	Паренхимные (склереиды, пластинчатая колленхима). Слабо прозенхимные (угловая, рыхлая колленхима). Прозенхимные (волокна)	Живые (колленхима) Мертвые (склеренхима)
Проводящие	Сложные	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Первичные. ✓ Вторичные 	Прозенхимные	Живые (флоэма). Мертвые (ксилема)
Всасывающие (абсорбционные)	Простые	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Первичные 	Паренхимные	Живые (ризодерма, гидропоты). Мертвые (веламен)
Выделительные структуры	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Простые (железистые волоски, пищеварительные железки, клейкие волоски). ✓ Сложные (гидатоды) 	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Экзогенные (железистые волоски, нектарники, гидатоды). ✓ Эндогенные (кристаллоносные, слизевые, масляные клетки; лизигенные полости (рис. 40); схизогенные ходы; млечники (рис. 46) 	В основном паренхимные	Живые
Ткани, регулирующие прохождение веществ	Простые	Первичные	Паренхимные	Живые. Мертвые (экзодерма)
Основные	Простые	Первичные	Паренхимные. Слабо прозенхимные (некоторые аэренхимные)	Живые

5. Выделительные. Первичные и вторичные. Простые, встречаются и сложные.

6. Всасывающие. Первичные, не часто вторичные. Простые.

7. Ткани, регулирующие прохождение веществ, или граничные (пограничные). Первичные. Простые.

8. Основные (паренхимные) ткани.

8а. Ассимиляционные (хлоренхима). В основном первичные. Простые.

8б. Аэренхимы. Первичные и вторичные. Простые, редко сложные.

8в. Запасающие. Первичные и вторичные. Простые, редко сложные.

II. 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 первичными и вторичными. Первичные – это 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 первичной меристемы либо из постоянной ткани, например, из паренхимы или из кожицы. Из вторичной меристемы развиваются соответственно вторичные ткани. Благодаря деятельности вторичной меристемы увеличиваются масса и размеры растения, но качественно новых органов не образуется.

У однодольных растений (класс *Liliopsida, Monocotyledoneae*) есть только первичные меристемы. У двудольных (класс *Magnoliopsida, Dicotyledoneae*) – первичные и вторичные.

По размещению в теле растения выделяют меристемы:

1. Апикальные (лат. *apex* – верхушка). Расположены на апексах главной и боковых осей растения (рис. 24). Обеспечивают рост растения в длину. Ткани первичные, простые, 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. В краевых частях листовой пластинки растущих листьев находится *маргинальная*,

или *краевая*, меристема. Хорошо развита у двудольных покрытосеменных. Обеспечивает рост листа в ширину.

3. Интеркалярные (лат. *intercalaris* – вставочный). Образуются в результате неравномерной дифференциации апикальной меристемы и в итоге сохраняются в междоузлиях, в основаниях листьев. Первичные.

4. Раневые. Образуются в местах поранения растения. Возникают из постоянных тканей, следовательно, вторичные. Раневые меристемы дают начало каллусу – особой ткани, состоящей из однородных паренхимных клеток, прикрывающих место повреждения. Каллюсообразовательная способность растений используется в практике вегетативного размножения растений черенками и прививками. Образование каллуса – необходимое условие культуры тканей растения на искусственных средах.

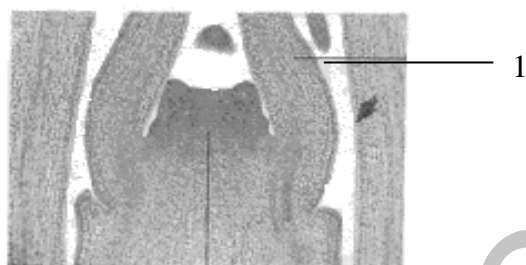
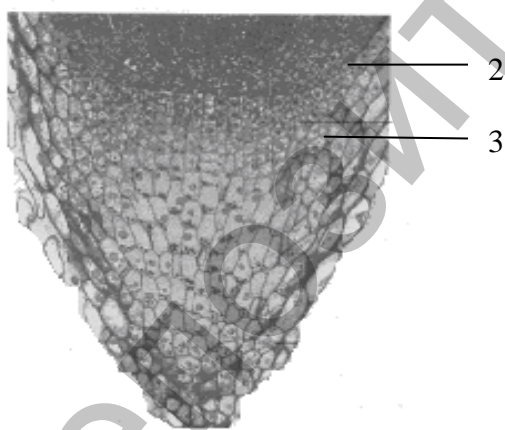


Рис. 24. Апекс побега
и апекс корня:

- 1 – молодой лист;
- 2 – апикальная меристема корня;
- 3 – корневой чехлик.



У покрытосеменных растений при формировании цветка в пыльниках и семязачатках пестиков развиваются *спорогенные* меристемы.

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.

Конусы нарастания побегов голосеменных и покрытосеменных растений отличаются от таковых высших споровых отсутствием четко выраженных инициалей и тенденцией к расположению клеток апикальной меристемы несколькими слоями. В 1868 г. немецкий ботаник Дж. Ганштейн выявил в конусе нарастания покрытосеменных три слоя клеток, названных им гистогенами. В современной ботанике предложенные Дж. Ганштейном термины применяют к гистогенам корня.

В результате деления инициалей 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.

Выделяют следующие гистогены:

1) протодерма. Клетки паренхимного типа. Дифференцируется в первичную покровную ткань – эпидерму;

2) прокамбий. Клетки прозенхимные. Дифференцируется 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, запасающие). 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 (запасающую ткань). В корне преобразования такие же, но колончатая основная меристема отсутствует.

III. Покровные ткани. **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 кожицу), вторичную покровную ткань – перидерму и третичный покровный комплекс – ритидом (корку). По составу покровные ткани – сложные.

Эпидерма

Эпидерма покрывает молодые побеги, листья, репродуктивные органы. Обычно однослойна, реже – многослойна. Дифференцируется из протодермы. Состоит из основных эпидермальных клеток, клеток устьичного аппарата, трихом (рис. 25–28). Основные эпидермальные клетки могут быть таблитчатой формы, содержат живые протопласты. Всю полость клетки может занимать одна крупная вакуоль, которая выполняет функцию линзы, т.е. направляет солнечные лучи в глубже расположенные ткани. 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 в клеточной оболочке откладывается кремнезем.

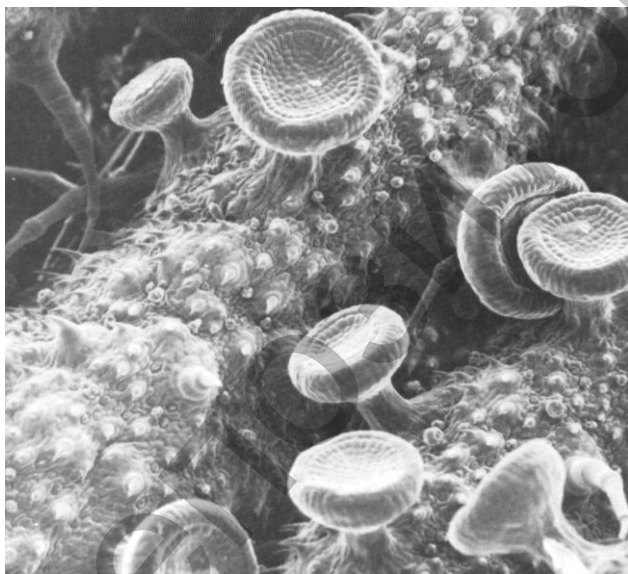


Рис. 25. Многоклеточные трихомы листа.

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 (см. с. 39).

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

Устьице представляет собой образование из двух специализированных эпидермальных клеток, которые называют замыкающими, и устьичной щели между ними, которая является межклетником (рис. 26). У некоторых растений устьица ограничены клетками, отличающимися по форме от основных эпидермальных клеток. Это побочные клетки.

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

У покрытосеменных растений при развитии устьиц материнская клетка (меристемоид) замыкающих клеток образуется в результате неравного деления протодермальной клетки и является меньшей из двух образовавшихся дочерних клеток. Эта меньшая клетка делится и образует две замыкающие клетки. 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. Одновременно формируются околоустьичные клетки.

По способу образования в онтогенезе растения выделяют 3 типа устьичных аппаратов:

1) **перигенный**: меристемоид в результате деления образует только пару замыкающих клеток (ирис, пеларгония);

2) **мезогенный**: меристемоид дает начало и замыкающим, и всем околоустьичным клеткам (злаки, гвоздичные, крестоцветные);

3) **мезо-перигенный**: меристемоид дает начало замыкающим клеткам устьица и хотя бы одной побочной клетке. Другие околоустьичные клетки образуются из иных меристематических клеток.

Изучением устьичных аппаратов занимается стоматография (греч. *стома* – устьице).

На основании количества побочных клеток и их расположения относительно длинной оси устьичной щели выделяют следующие типы устьичного аппарата (рис. 27):

1) **анацитный**, или **аномацитный** (греч. *аномас* – беспорядочный). Побочные клетки не отличаются от основных эпидермальных клеток. Встречается у растений из сем. Лютиковые, Гераниевые;

2) **анизоцитный** (греч. *анизас* – неровный): три побочные клетки окружают замыкающие. Причем одна из побочных клеток отличается по размерам от других: либо больше, либо меньше остальных. Найден у цветковых растений сем. Крестоцветные (капуста), Толстянковые (очиток, молодило);

3) **парацитный**: побочные клетки расположены параллельно замыкающим и устьичной щели. Характерен для покрытосеменных растений сем. Мареновые (подмаренник, ясменник), растений сем. Маревые, Мятликовые (злаки). Встречается у хвощей, папоротников, гнетовых;

4) **диацитный**: две околоустьичные клетки расположены перпендикулярно длинной оси устьица. Характерен для покрытосеменных растений сем. Губоцветные (мята, шалфей), сем. Гвоздичные (гвоздика, звездчатка). Встречается у папоротников (нефролепис);

5) тетрацитный: устьице окружено четырьмя симметрично расположенными околоустьичными клетками: две из них параллельны устьичной щели, а две другие примыкают к полюсам замыкающих клеток. Встречается у однодольных растений (традесканция);

6) актиноцитный (греч. *актинос* – луч): побочные клетки радиально расходятся от замыкающих. Встречается только у цветковых.

Замыкающие клетки однодольных – узкие в средней части и расширенные на обоих концах. У двудольных, как правило, почковидной (бобовидной) формы. Вогнутые, обращенные к щели оболочки клеток утолщены сильнее, чем выпуклые оболочки. За счет кутикулярных выростов устьичная щель имеет вид воронковидно расширенного на концах канала. Наружное расширение перед входом в щель – передний дворик, внутреннее, за щелью, – задний дворик.

Замыкающие клетки могут размещаться на одном уровне с основными эпидермальными клетками либо выступать над ними, либо располагаться глубже. В последнем случае устьица называют погруженными.

Количество и распределение устьиц варьирует в зависимости от вида растения и условий жизни. Количество устьиц на 1 мм² поверхности – от нескольких десятков до нескольких сотен.

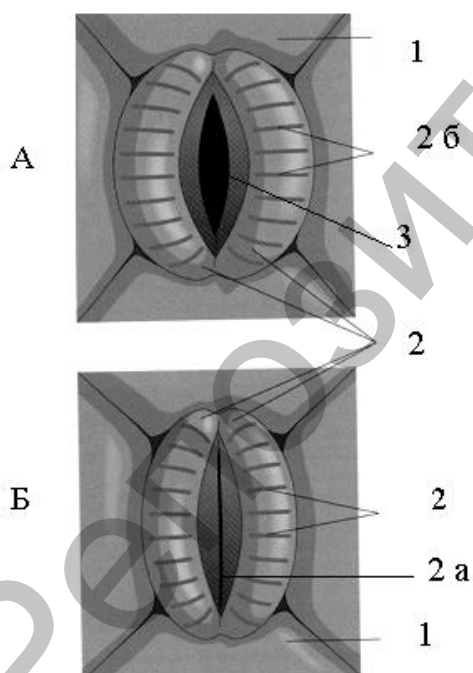


Рис. 26. Строение устьичного аппарата двудольных:

- А – устьичный аппарат открыт.
 Б – устьичный аппарат закрыт.
 1 – побочные эпидермальные клетки;
 2 – замыкающие клетки устьиц;
 2а – утолщенная клеточная оболочка;
 2б – микрофибриллы оболочки;
 3 – устьичная щель.

По расположению устьиц различают листья эпистоматические, гипостоматические, амфистоматические. Эпистоматические листья характерны для водных растений, у которых листья плавают на поверхности воды (кувшинка белая (*Nymphaea alba*), кубышка желтая (*Nuphar lutea*)). У них устьица находятся на верхней стороне листа. Гипостоматические листья располагаются горизонтально. Устьица

у таких листьев формируются на нижней стороне листа, тем самым уменьшается испарение воды из расположенных под эпидермисом тканей. У амфистоматических листьев устьица расположены по всей поверхности (лук репчатый (*Allium cepa*), очиток едкий (*Sedum acre*)).

Первые сведения о механизме работы устьиц даны в работах С. Швенденера (1881), который доказал, что в основе функции устьиц лежит тургор замыкающих клеток. Работа устьиц – сложный физиологический процесс.

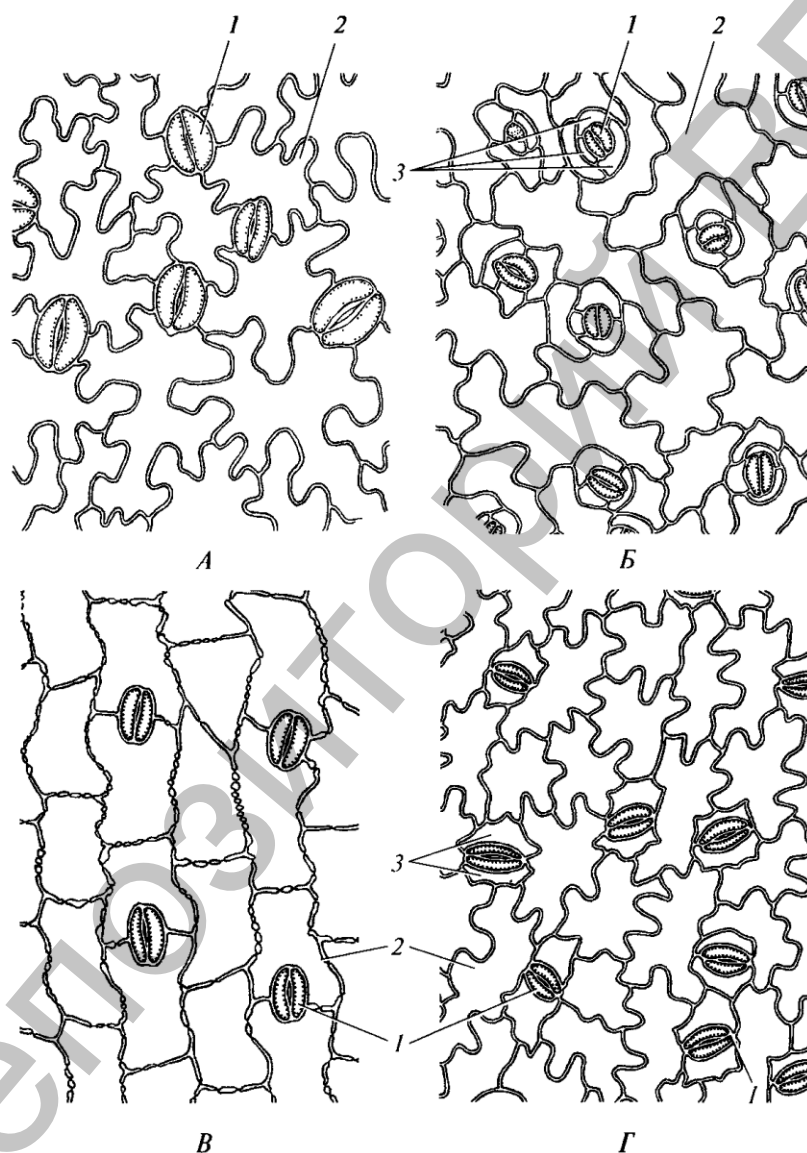


Рис. 27. Основные типы устьичного аппарата: А – анацитный; Б – анизотный; В – диацитный; Г – парацитный; 1 – замыкающие клетки; 2 – основные клетки эпидермы; 3 – побочные клетки.

Немаловажную роль в открывании и закрывании устьиц играет структура оболочек замыкающих клеток. Дорсальная оболочка (удаленная от устьичной щели) тоньше, более эластична, чем другая, ок-

ружающая устьичную щель, и поэтому в первую очередь реагирует на изменение тургорного давления. В оболочках замыкающих клеток микрофибриллы целлюлозы ориентированы радиально (рис. 26). Таким образом, величину устьичной щели контролирует ряд морфологических и физиологических факторов. Устьица работают в автоматическом режиме.

Трихомы (греч. *трихома* – волос) – разнообразные по форме, строению, функциям выросты клеток эпидермы (рис. 25, 28). 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.

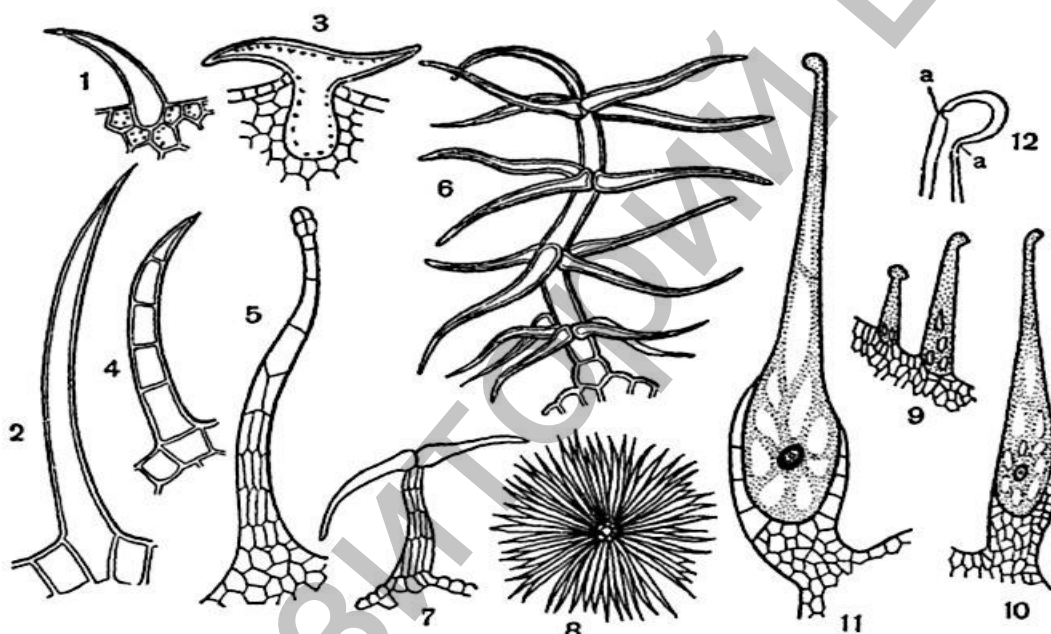


Рис. 28. **Различные формы волосков:** 1–2 – подмаренник (*Galium*); 3 – хмель (*Humulus*); 4 – наперстянка (*Digitalis*); 5 – камнеломка (*Saxifraga*); 6 – коровяк (*Verbascum*); 7–8 – лох (*Elaeagnus*); 9–12 – жгучий волосок крапивы (*Urtica*); а – обламывающаяся верхушка волоска.

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

Железистые трихомы являются элементами выделительных (секреторных) структур, 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 одним из систематических признаков растения.

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 осевых органах двудольных покрытосеменных и голосеменных растений.

Перидерма образуется в чешуях зимующих почек, развивается на поверхностях обнажающихся после опадения листьев и ветвей, на корнях, корневищах, реже на плодах. Раневая перидерма образуется при развитии защитных слоев вокруг поврежденных тканей. Перидерму формирует пробковый камбий – **феллоген**. Место заложения феллогена:

- 1) образуется из клеток эпидермы (рябина, калина, ива, груша);
- 2) закладывается в клетках под эпидермой (вишня, дуб, липа);
- 3) формируется в толще коры (можжевельник, смородина, жимолость);
- 4) образуется из клеток перицикла и паренхимы протофлоэмы (например, виды сем. Вересковые).

Феллоген относится ко вторичной латеральной меристеме. Стоит из прямоугольных клеток, каждая из которых образует радиальный ряд производных, переходящих снаружи в клетки пробки, или **феллемы** (греч. *phellos* – пробка), а внутрь – 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 оболочек. Жировое вещество (суберин) встречается в виде пластинки, покрывающей исходную первичную целлюлозную оболочку. 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, эпидерму заменяет перидерма. Побеги, покрытые перидермой, защищены от потери влаги, температурных колебаний и проникновения болезнетворных микроорганизмов, способны к перезимовке. Развитие пробки оказывает прямое влияние на сохранность клубней картофеля и корнеплодов в период роста и хранения.

Однако внутренним частям осевых органов, как и всем метаболически активным тканям, необходим газообмен. При наличии перидермы этот газообмен осуществляется через чечевички (рис. 29).

Чечевички – такие участки перидермы, где феллоген, более активный, чем в других местах, образует ткань с многочисленными межклетниками. Чечевички закладываются под устьицами. Рыхлая ткань, которая откладывается феллогеном чечевички наружу, называется выполняющей.

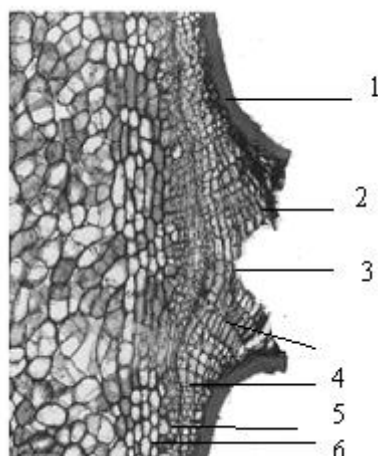


Рис. 29. Строение чечевички:

- 1 – остатки эпидермы;
- 2 – разорванный замыкающий слой;
- 3 – выполняющая ткань;
- 4 – феллема;
- 5 – феллоген;
- 6 – феллодерма.

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**. Ее формирование 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, сохранившегося 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** (рис. 30).

В ритидоме есть чечевички. Феллоген чечевичек ритидома менее активен, чем феллоген чечевичек перидермы.

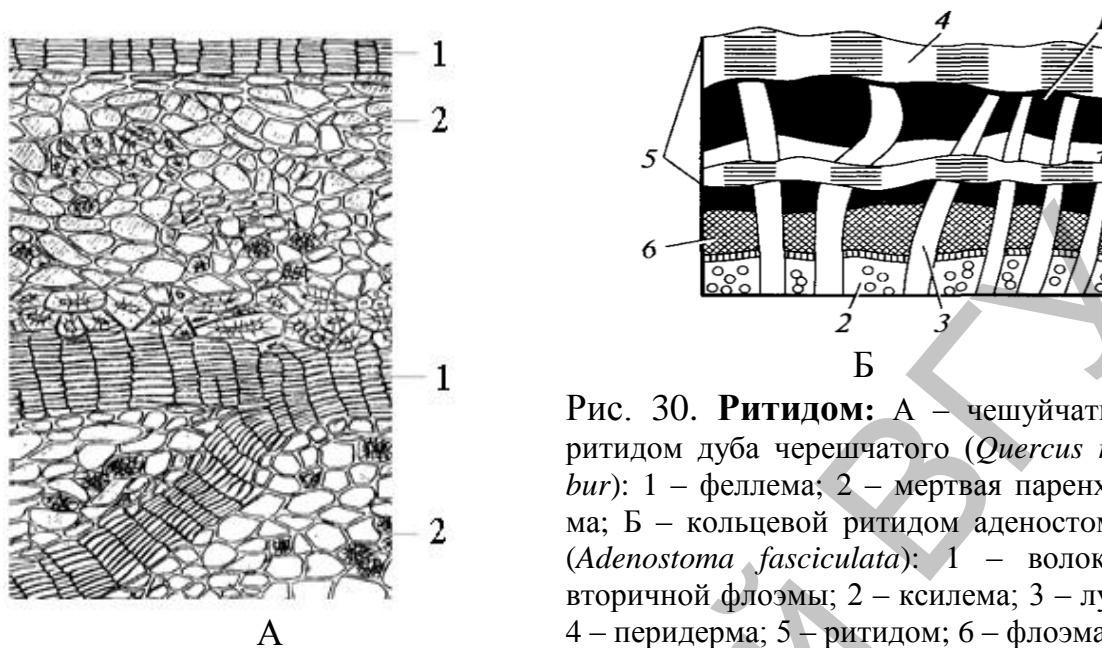


Рис. 30. Ритидом: А – чешуйчатый ритидом дуба черешчатого (*Quercus robur*): 1 – феллема; 2 – мертвая паренхима; Б – кольцевой ритидом аденостомы (*Adenostoma fasciculata*): 1 – волокна вторичной флоэмы; 2 – ксилема; 3 – луч; 4 – перидерма; 5 – ритидом; 6 – флоэма.

Феллоген может закладываться кольцом по всей окружности стебля и каждое новое кольцо почти параллельно предыдущему. У такого ритидома слои пробки и отмершей основной паренхимы, склеренхимы чередуются правильными рядами. Это кольцевой (или кольчатый) ритидом. Подобная третичная покровная ткань характерна для стеблей можжевельника, винограда. Чаше феллоген закладывается отдельными пластинками. Тогда такими же пластинками образуется и пробка (феллема). Новые перидермы закладываются в виде отдельных перекрывающихся фрагментов. Образуется чешуйчатый ритидом. Он покрывает стебли дуба, клена, липы, сосны.

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

IV. Механические 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 в состоянии тургора обуславливают упругость. По мере развития органов в них появляются специализированные механические ткани.

В стебле механические ткани располагаются по периферии либо отдельными участками, либо сплошным кольцом. В корне механические ткани сосредоточены в центре. Механические ткани простые, по происхождению первичные и вторичные. Одна из отличительных черт клеток механических тканей – утолщенные оболочки.

Типы механических тканей:

Колленхима
клетки живые,
оболочки неравномерно
утолщены,
первичная ткань

Склеренхима
клетки мертвые,
оболочки равномерно утолщены,
первичная и вторичная ткань

Колленхима

Колленхима содержит живой протопласт. Функции арматурной ткани колленхима выполняет только в состоянии тургора. В зависимости от характера утолщения оболочек и соединения клеток между собой различают угловую, пластинчатую и рыхлую колленхиму (рис. 31). Только рыхлая колленхима имеет межклетники.

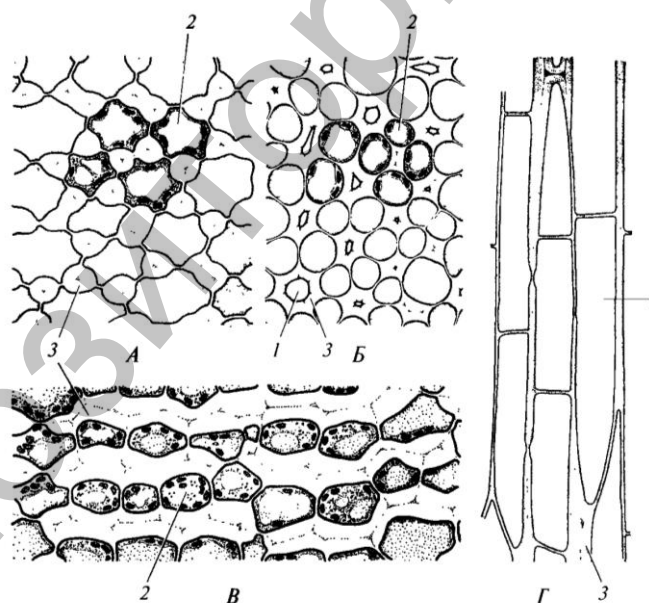


Рис. 31. Колленхима на поперечном (А–В) и продольном (Г) срезах:
А – угловая колленхима тыквы (*Cucurbita pepo*); Б – рыхлая колленхима белокопытника гибридного (*Petasites hybridus*); В – пластинчатая колленхима бузины черной (*Sambucus nigra*); Г – угловая колленхима шалфея блестящего (*Salvia sclarea*); 1 – межклетник; 2 – протопласт; 3 – утолщенный участок клеточной стенки.

Для колленхимы характерно периферическое размещение: обычно непосредственно под эпидермой. В листовых пластинках – над и под проводящими пучками. Колленхима приспособлена для выполнения функции опоры именно растущих листьев и стебля. Поче-

му? Благодаря живому протопласту и неравномерно утолщенным оболочкам клетки колленхимы не препятствуют росту органов, в которых они расположены. Вероятно, в процессе эволюции колленхима возникла из паренхимной ткани.

Склеренхимные клетки подразделяются на две группы – склереиды и волокна.

Склереиды

Склереиды представляют собой в основном мертвые во взрослом состоянии клетки, близкие по форме к паренхимным, с толстыми слоистыми оболочками и простыми разветвленными порами.

Склереиды классифицируются по форме следующим образом:

– брахисклереиды, или каменные клетки, приблизительно изодиаметрические (рис. 32);

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



Рис. 32. Склереиды под микроскопом.

– 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 разветвленные простые поры. Размещаются склереиды одиночно (идиобластично) или группами (агломеративно) (рис. 32).

Склереиды встречаются в стеблях, листьях, плодах, семенах.

Волокна

Волокна – сильно вытянутые прозенхимные клетки с заостренными концами. Волокна, входящие в состав флоэмы (луба), – лубяные, достигают значительной длины. Волокна древесины (ксилемы) – древесинные, или волокна либриформа, короче лубяных. Поры лубяных волокон косонаправленные, древесинных – прямые.

Рост склереид и волокон, который происходит путем их внедрения в межклетники, носит название *интрузивного* роста, в противоположность *согласованному* росту, когда не нарушаются контакты между соседними клетками.

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. Волокна из листовых влагалищ многих пальм используются при производстве щеток, канатов, циновок, сетей.

V. 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 корней к листьям движется восходящий или транспирационный ток водных растворов солей, который осуществляется по трахеальным элементам ксилемы. Нисходящий, ассимиляционный ток органических веществ направляется от листьев к корням, точкам роста побега, цветкам, семенам, осуществляется по ситовидным элементам флоэмы.

Первичные проводящие ткани дифференцируются из клеток прокамбия, встречаются у однодольных и двудольных, находятся в листьях, молодых побегах, корнях. Только у двудольных возникают вторичные ткани, которые дифференцируются из камбия.

Ксилема

Гистологический состав:

- 1) трахеальные элементы. Функция: проведение 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: оба вида трахеальных элементов, волокна и паренхимные клетки. Однако первичная ксилема, как и первичная флоэма, не имеет сердцевинных 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 объединены, что граница между ними может быть проведена лишь приблизительно.

Протоксилема дифференцируется в тех частях первичного тела растения, которые полностью еще не закончили рост и дифференциацию, и подвергается определенному воздействию со стороны окружающих тканей. 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 позже. 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 больший диаметр.

Дифференциация трахеальных элементов

В дифференцирующихся трахеальных элементах сохраняется живой протопласт, который имеет полный набор органелл, включая вакуоли (рис. 34). Ядро 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.

У трахеальных элементов в зрелом состоянии протопласт разрушается (рис. 33–34). Остатком автолизированного протопласта трахеального элемента является бородавчатый слой, который служит одной из таксономических характеристик древесины. Трахеальный элемент 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.

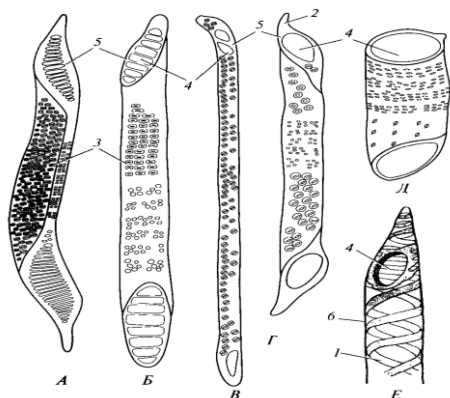


Рис. 33. Членики сосудов со сложными лестничными (А–Б) и эфедроидными (В) и простыми (Г–Е) перфорационными пластинками: 1 – вторичная оболочка; 2 – «клювик»; 3 – окаймленная пора; 4 – перфорация; 5 – перфорационная пластинка; 6 – первичная оболочка.

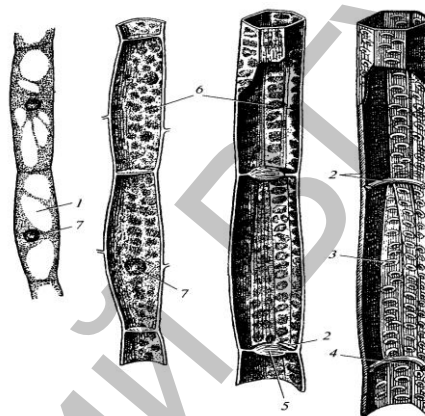


Рис. 34. Развитие члеников сосуда: 1 – вакуоль; 2 – вторичная стенка; 3 – окаймленная пора; 4 – перфорация; 5 – разрушающаяся первичная клеточная стенка; 6 – формирующаяся пора; 7 – ядро.

Продольные ряды члеников, связанных перфорациями, называются сосудами. 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) кольчато-спиральные;
- 4) лестничные (возникли из спиральных при плотном заложении и частичном срастании витков спирали).

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 боль-

шинства 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.

Флоэма

Флоэма – проводящая питательные вещества ткань сосудистых растений. Флоэма менее долговечна, чем ксилема. Обычно флоэма занимает периферическое положение в стебле и корне. Поэтому она претерпевает значительные изменения при увеличении окружности осевых органов. 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. Ситовидные элементы протофлоэмы растягиваются и скоро перестают функционировать, со временем они полностью облитерируются. Метафлоэма дифференцируется позже, имеет большее количество ситовидных элементов, и они шире, чем протофлоэмные.

Наиболее специализированные к проведению веществ – ситовидные элементы. Проводящие элементы представлены ситовидными клетками и ситовидными трубками.

Ситовидные клетки более древние и примитивные проводящие элементы, чем ситовидные трубки. Ситовидные клетки свойственны архегониальным растениям, кроме мхов. Это живые, прозенхимные высокоспециализированные элементы флоэмы, по которым идет отток ассимилятов. В ситовидных клетках сохраняются тонкие первичные оболочки, пронизанные многочисленными плазмодесменными каналами, расположенными группами. В процессе развития каналы расширяются, находящиеся в них плазмодесмы часто разрываются, и в смежных стенках соседних клеток образуются сквозные отверстия. Участок оболочки (при рассмотрении напоминает сито), пронизанный небольшими отверстиями, через которые проходят плазмодесмы, называется ситовидным полем. Клетки, в стенках которых находятся си-

товидные поля, – ситовидные. Впервые они были описаны Т. Гартгом в 1837 г. В этих клетках ситовидные поля расположены на продольных стенках.

У споровых архегониальных растений с ситовидными клетками функционально связаны паренхимные клетки, в которых содержатся крупные ядра, многочисленные митохондрии, рибосомы. Такие паренхимные клетки находятся среди клеток тяжелой продольной паренхимы. У голосеменных они могут быть как в тяжелой паренхиме, так и в лучевой. Впервые их описал Э. Страсбургер в конце XIX в. и назвал эти клетки альбуминовыми (белковыми). В онтогенезе ситовидные и альбуминовые клетки образуются из *разных* клеток меристем.

В ходе эволюции более пологим становился скос стенок ситовидных клеток. На завершающем этапе эволюции конечная стенка ситовидной клетки стала горизонтальной. Укорочение клеток сопровождалось увеличением их диаметров, сокращением количества ситовидных полей на продольных (боковых) стенках и сохранением их на конечных стенках. Эти структурные преобразования привели в итоге к появлению второго типа проводящих элементов – ситовидных трубок, свойственных только покрытосеменным растениям.

Ситовидная трубка представляет собой однорядный продольный тяж клеток, называемых *члениками*, конечные стенки которых превращены в ситовидные пластинки (рис. 35). Ситовидная пластинка отличается от ситовидного поля крупными отверстиями. Ситовидные пластинки могут быть простыми (имеют по одному ситовидному полю) и сложными (ситовидных полей несколько и они расположены в один ряд). Сложные ситовидные пластинки всегда расположены наклонно к продольной оси членика и являются более примитивными. Простые ситовидные пластинки обычно расположены более или менее поперечно. Наиболее высокоспециализированные ситовидные элементы имеют простые ситовидные пластинки с крупными отверстиями на горизонтальных стенках и незначительное количество ситовидных полей на продольных стенках.

Членики ситовидной трубки и *сопровождающие* их специализированные *паренхимные* клетки, называемые клетками-спутницами, развиваются из *одной* инициальной клетки.

По одной или несколько клетки-спутницы расположены вдоль каждого членика ситовидной трубки, составляя с ним устойчивый комплекс. Ситовидные трубки выполняют транспортную функцию, а клетки-спутницы играют роль катализаторов, принимают участие в обмене растворенных веществ и транспорте их в ситовидные элементы, а также выполняют секреторную функцию.

Таким образом, возможность передвижения по флоэме продуктов фотосинтеза основана на тесном взаимодействии ситовидных эле-

ментов и специализированных паренхимных клеток (сопровождающих клеток, клеток Страсбургера). После прекращения деятельности ситовидных трубок сопровождающие клетки отмирают, а клетки Страсбургера у многих растений остаются живыми и функционируют в качестве запасующих.

В онтогенезе протопласт ситовидного элемента претерпевает глубокие изменения (рис. 36). У семенных растений ядро дегенерирует. Рибосомы исчезают, ЭПР становится гладким. Количество ЭПР сокращается по мере созревания ситовидной трубки. Диктиосомы в зрелых трубках 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.

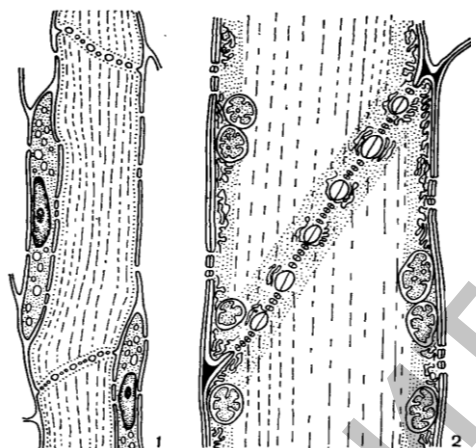


Рис. 35. Структура ситовидных трубок флоэмы: 1 – расположение ситовидных элементов: клетки-спутницы рядом с ситовидными трубками; 2 – фрагмент продольного среза с ситовидными трубками (район ситовидной пластинки).

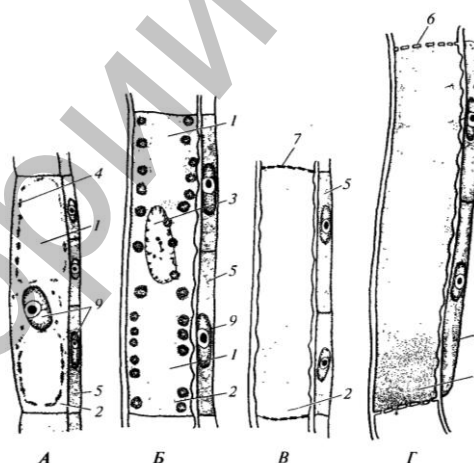


Рис. 36. Развитие ситовидной трубки (А–Г): 1 – вакуоль; 2 – дифференцирующийся членик ситовидной трубки; 3 – деградирующее ядро; 4 – «слизевые тела» (Ф-белок); 5 – сопровождающая клетка; 6 – ситовидная пластинка; 7 – формирующаяся ситовидная пластинка; 8 – почти зрелый членик ситовидной трубки; 9 – ядро.

Чем более старый ситовидный элемент, тем больше в нем откладывается каллозы, выстилающей отверстия ситовидных полей. Каллоза – полисахарид из спирально закрученных цепей остатков глюкозы. Каллоза сужает просвет отверстий, но не прерывает плазмодесмы. Крупные отложения каллозы, закрывающие поверхность ситовидного поля или всей ситовидной пластинки, называют мозолистым телом.

Такие ситовидные элементы утрачивают способность к проведению веществ и отмирают.

У ряда травянистых растений совокупность ксилемы, флоэмы, механических тканей и паренхимы составляет сосудисто-волоконистые пучки.

По взаимному расположению флоэмы и ксилемы выделяют несколько типов проводящих пучков.

В радиальных пучках молодых корней ксилема чередуется с флоэмой, т.к. находятся на разных радиусах, не соприкасаются друг с другом и разделены паренхимой. Радиальный пучок входит в состав центрального цилиндра и проходит через середину корня. Число лучей ксилемы зависит от генетической природы растений. Например, у моркови, свеклы, капусты и других двудольных ксилема радиального пучка имеет только два луча. У яблони и груши их может быть 3–5, у тыквы и бобов – ксилема четырехлучевая, а у однодольных – многолучевая. Радиальное расположение лучей ксилемы имеет приспособительное значение. Оно сокращает путь воды от всасывающей поверхности корня к сосудам центрального цилиндра.

В концентрических пучках одна из тканей полностью окружает другую. Если ксилема расположена вокруг флоэмы, пучок называется *амфивазальным* (греч. *amphi* – вокруг, лат. *vas* – сосуд). Такие пучки встречаются у некоторых однодольных (корневища ландыша, ириса). Если ксилема окружена флоэмой, пучок называется *амфикрибральным*. Такие пучки характерны для корневищ папоротников. Реже концентрические пучки встречаются у двудольных (клещевина).

В коллатеральных, или бокобочных, пучках, ксилема и флоэма прилегают друг к другу.

По наличию или отсутствию камбия различают открытые и закрытые пучки.

Закрытые коллатеральные проводящие пучки характерны для листьев и стеблей однодольных покрытосеменных. В них отсутствует камбий. Флоэма и ксилема располагаются бок о бок. Так, у пшеницы пучки образуются из прокамбия и имеют первичные флоэму и ксилему. Во флоэме отсутствуют лубяная паренхима и лубяные волокна. Между сосудами метаксилемы в один–три ряда расположена мелкоклеточная склеренхима с утолщенными стенками, которые по мере развития стебля пропитываются лигнином. По обе стороны от сосудов протоксилемы располагаются клетки древесинной паренхимы. Вокруг проводящего пучка стебля пшеницы располагается склеренхимная обкладка, лучше развитая со стороны протоксилемы и протофлоэмы. У кукурузы, проса в листьях вокруг закрытых проводящих пучков располагается обкладка их крупных клеток хлоренхимы.

Открытые коллатеральные пучки характерны для стеблей двудольных. Наличие слоя камбия между флоэмой и ксилемой, а также отсутствие склеренхимной обкладки вокруг пучков обеспечивают их длительный рост в толщину. В ксилемной и флоэмной частях таких пучков есть клетки проводящей, основной и механической тканей.

Открытые коллатеральные пучки могут быть образованы двумя путями:

1) это пучки, первично образуемые прокамбием. Затем в них из клеток основной паренхимы развивается камбий, производящий вторичные элементы флоэмы и ксилемы. В результате пучки будут сочетать гистологические элементы первичного и вторичного происхождения. Подобные пучки характерны для многих травянистых цветковых растений класса Двудольные, имеющих пучковый тип строения стебля (бобовые, розоцветные);

2) открытые коллатеральные пучки могут быть образованы только камбием и состоять из ксилемы и флоэмы вторичного происхождения, как у травянистых двудольных с переходным типом анатомического строения стебля (астровые), а также у корнеплодов типа свеклы.

В стеблях растений ряда семейств (тыквенные, пасленовые, колокольчиковые) встречаются открытые биколлатеральные пучки, где ксилема с двух сторон окружена флоэмой. При этом участок флоэмы, обращенный к поверхности стебля, развит лучше внутреннего, а камбий располагается между ксилемой и наружной флоэмой (рис. 37).

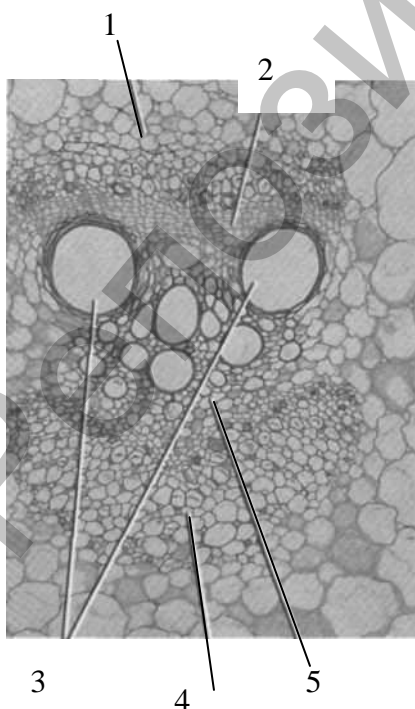


Рис. 37. Поперечный срез проводящего пучка из стебля тыквы:

- 1 – наружная флоэма;
- 2 – камбий;
- 3 – крупные сосуды вторичной ксилемы;
- 4 – внутренняя флоэма;
- 5 – первичная ксилема.

Сосудисто-волокнистые пучки пронизывают все органы растения и обеспечивают выполнение разнообразных физиологических функций.

VI. Выделительные структуры. Жизнь растений представляет собой генетически детерминированную совокупность биохимических реакций. В этих реакциях образуется большое разнообразие побочных продуктов, которые могут удаляться из растения разными способами: при отмирании и отделении ветвей и участков корневищ, при опадании листьев и сдувании наружных слоев корки, в результате деятельности специализированных структур внешней и внутренней секреции. Образование и выделение побочных продуктов метаболизма имеет многообразное приспособительное значение:

- привлечение насекомых-опылителей. В цветках яблони, огурца и других энтомофильных перекрестноопылителей образуется нектар, привлекающий пчел;
- отпугивание травоядных животных (тмин, крапива);
- защита от бактерий и грибов, разрушающих древесину (ель);
- выделение в атмосферу летучих соединений, что способствует очищению воздуха от болезнетворных микроорганизмов;
- регулирование испарения воды в результате выделения летучих эфирных соединений, которые уменьшают прозрачность и теплопроводность воздуха около поверхности листа (хвойные породы);
- регулирование водного режима посредством гидатод, расположенных по краю листовой пластинки (земляника, капуста);
- регулирование солевого режима клеток (марь, лебеда);
- внеклеточное переваривание добычи у насекомоядных растений за счет выделения протеолитических ферментов (росянка, альдрованда);
- минерализация органических остатков в почве благодаря выделению корнями специальных ферментов;
- изменение химического состава почвы, а также регулирование видового состава почвенной микрофлоры под влиянием корневых выделений;
- регулирование взаимодействия растений в фитоценозе посредством и корневых, и побеговых выделений.

Выделяемые растениями вещества весьма разнообразны. Многие растения выделяют воду (земляника, капуста), соли (марь, лебеда), моносахариды, органические кислоты (одуванчик, цикорий), нектар (липа, гречиха), эфирные масла (мята, роза), бальзам (пихта), смолы (сосна, ель), каучук (гевея, коксагыз), слизи (корневой чехлик, набухающие семена), пищеварительные ферменты (росянка, жирянка), ядовитые жидкости (крапива, борщевик).

По месту локализации различают ткани внутренней (рис. 38, 40, 46) и наружной секреции. В процессе эволюции, вероятно, внутренние выделительные ткани возникали из ассимиляционных и запасающих, а наружные – связаны с покровными тканями.

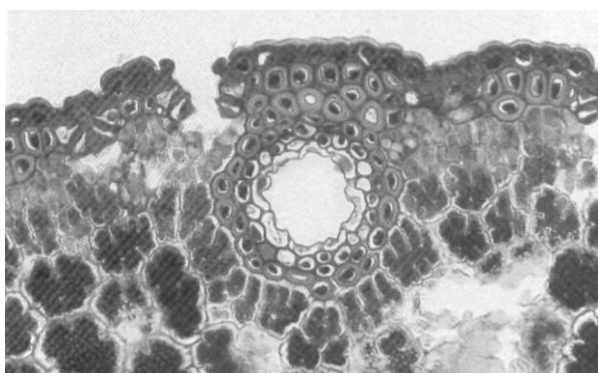


Рис. 38. Смоляной канал (фрагмент поперечного среза хвоинки).

Клетки железистых волосков во время секреции имеют плотную цитоплазму, но вакуоли очень мелкие. Обилия митохондрий не наблюдается. В клетках волосков отмечены тельца Гольджи и ЭПР, много плазмодесм.

Наружные выделительные структуры. Железистые трихомы

имеют головку одно- или многоклеточную (клетки головки и продуцируют секрет) и ножку из нежелезистых клеток (рис. 39) или одной клетки.

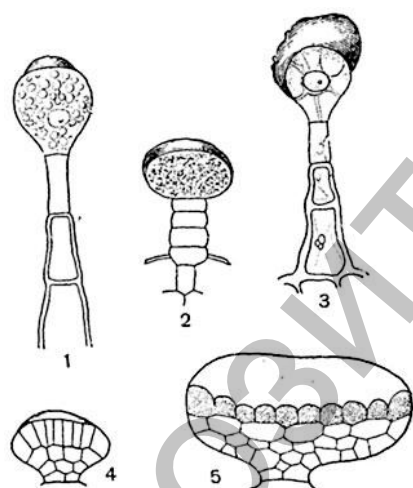


Рис. 39. Железистые волоски: 1–3 – листового черешка пеларгонии (*Pelargonium zonale*); 4–5 – листовой пластинки черной смородины (*Ribes nigrum*); 1 и 2 – секрет (эфирное масло), вырабатываемый верхней клеткой волоска, приподнял кутикулу; 3 – эфирное масло выступило после разрыва кутикулы наружу; 4 и 5 – волоски, секрет которых был удален спиртом.

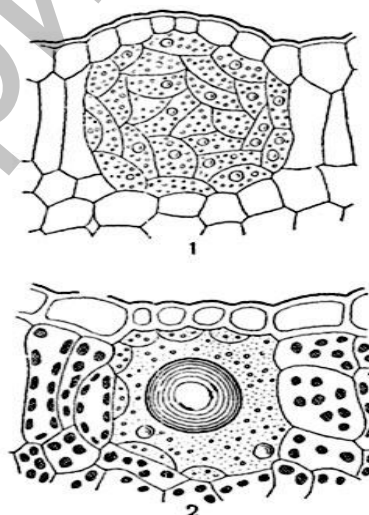


Рис. 40. Лизигенное вместилище выделений ясенца белого (*Dictamnus albus*) на поперечных разрезах через лист: 1 – в клетках вместилища начинается образование капель эфирного масла; 2 – оболочка и протопласты большинства клеток вместилища растворились, эфирное масло слилось в каплю.

Так, клетки головки эфирно-масличных железок имеют хорошо развитый агранулярный эндоплазматический ретикулум. 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.

Пельтатные железки имеют вид кубка на ножке (рис. 39). В их образовании принимают участие не только клетки эпидермы, но и слои клеток, лежащие под эпидермой.

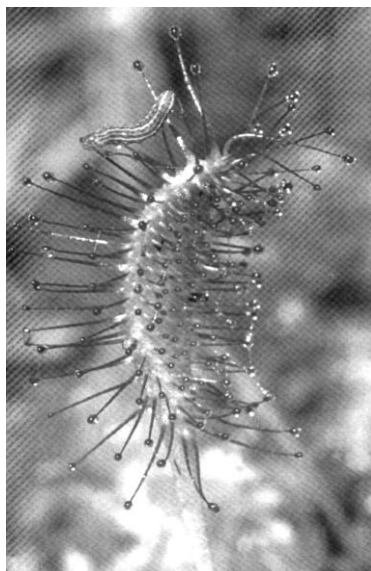


Рис. 41. Пищеварительные железки у росянки круглолистной (*Drosera rotundifolia*).

Жгучие волоски крапивы (рис. 28). Пузыревидный конец волоска погружен в эпидермальные клетки, которые возвышаются над поверхностью. Когда волосок соприкасается с кожей, верхушка 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 (рис. 41). Каждая железка выделяет округлую капельку слизистого секрета. Это делает лист клейким. Чем больше пытается вырваться 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, их функция – обеспечение защитного покрытия покоящихся почек.

Нектарники выделяют сахаристую жидкость – нектар (рис. 42). Секреторные клетки в нектарниках имеют плотную цитоплазму, мелкие вакуоли, многочисленные митохондрии с хорошо развитыми кристами, ЭПР. К секреторной ткани близко подходит проводящая. Между относительным количеством флоэмы в проводящей ткани, снаб-

жающей 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.

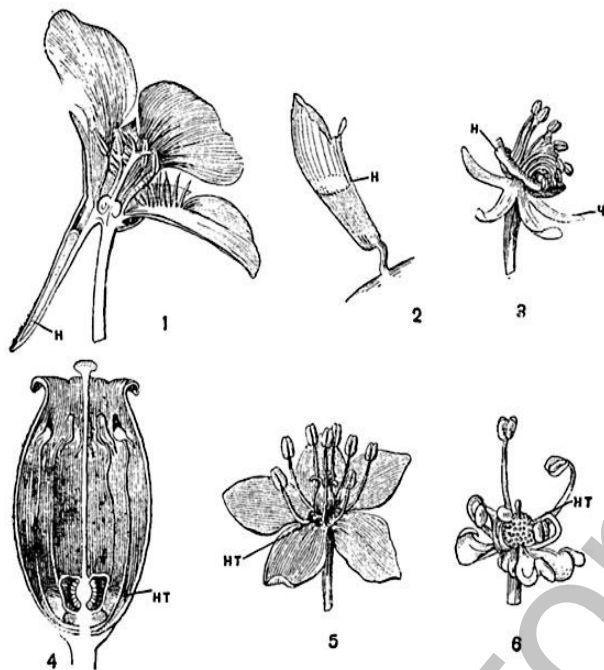


Рис. 42. Нектарники в цветках:

1 – продольный разрез цветка настурции: *n* – нектар в шпорце; 2 – лепесток в цветке зимовника (*Helleborus*), превращенный в нектарник: *n* – уровень нектара; 3 – цветок резеды, лепестки удалены: *ч* – чашелистики, *n* – нектарник; 4 – продольный разрез цветка вереска (*Erica cinerea*): *нт* – нектарники; 5 – цветок гречиши: *нт* – нектарники; 6 – цветок зонтичного *Peucedanum* с каплями нектара на поверхности нектарника: *нт* – нектарный диск у основания столбиков.

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 (рис. 43А). От соседних клеток эпитема ограничена более толстостенными клетками обкладки. Вода, поступающая из ксилемы проводящего пучка, проходит через эпитему и покидает лист через всегда открытые водяные устьяца (рис. 43Б).

VII. Всасывающие ткани. Ризодерма (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.

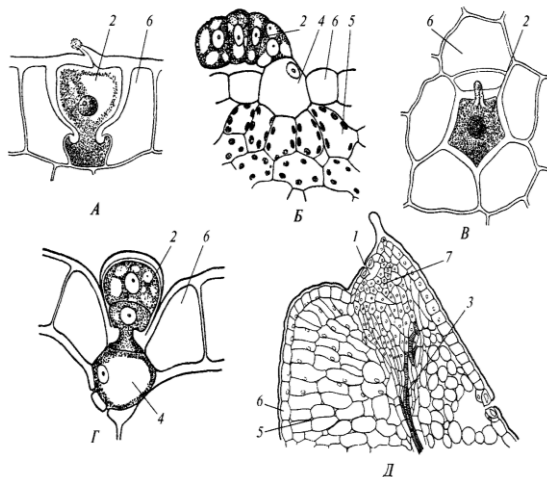


Рис. 43А. Гидатоды на срезе (А, Б, Г, Д) и с поверхности эпидермы (В): А, В – у гонокариума грушевидного (*Gonocaryum pyriforme*); Б – у фасоли многоцветковой (*Phaseolus multiflorus*); Г – у перца черного (*Piper nigrum*); Д – у камнеломки язычковой (*Saxifraga lingulata*): 1 – водяное устье; 2 – гидатода; 3 – ксилема; 4 – собирающаяся клетка гидатоды; 5 – хлоренхима; 6 – основная эпидермальная клетка; 7 – эпитема.

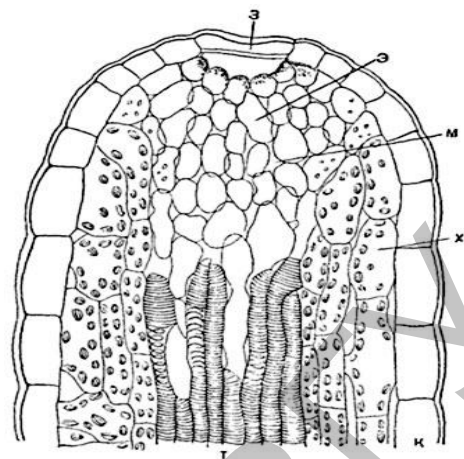


Рис. 43Б. Продольный разрез через гидатоду зубчика листа первоцвета китайского (*Primula sinensis*): т – трахеиды; м – межклетники; х – клетки с хлорофилловыми зернами; к – кожица; з – одна из двух замыкающих клеток водяного устья, разрезанного продольно; э – паренхима.

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 (рис. 44).

Установлено, что у одного четырехмесячного растения ржи около 14 млрд корневых волосков с суммарной длиной более 10000 км и площадью поглощения 401 м². Такая большая поверхность позволяет им эффективно поглощать воду и растворенные в ней минеральные вещества.

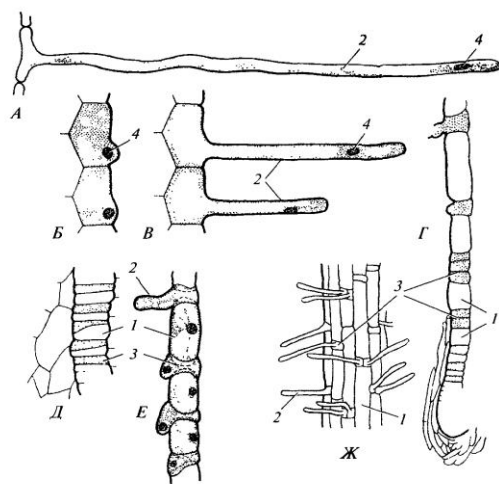


Рис. 44. Ризодерма: А – молодой корневой волосок; Б, В – развитие корневых волосков; Г – дифференциация трихобластов и атрихобластов в ризодерме; Д, Е – дифференциация трихобластов и атрихобластов и корневых волосков; Ж – групповое расположение корневых волосков; 1 – атрихобласт; 2 – корневой волосок; 3 – трихобласт; 4 – ядро.

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. Он состоит из мертвых клеток со вторичными утолщениями клеточных оболочек в форме многочисленных узких полос, очень гигроскопичных. Благодаря наличию в оболочках многочисленных пор и сквозных отверстий веламен, как губка, капиллярным путем всасывает дождевую воду, а также конденсирующуюся атмосферную влагу. Он выполняет и функцию механической защиты, и предохраняет растение от потери воды.

На нижней поверхности листьев, 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 ткань стебля или корня растения хозяина. Клетки базального слоя мелкие, без межклетников. Наружная стенка клеток имеет систему микроворсинок (рис. 45). Похожее строение имеет базальный слой щитка зародыша злаков.

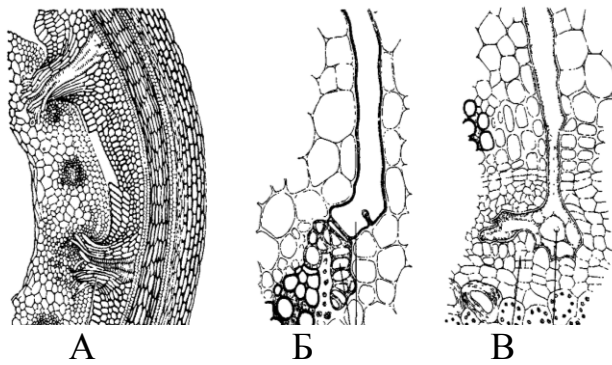


Рис. 45. Гаустория повилики европейской (*Cuscuta europaе*) (А), ее клетки, контактирующие с проводящими элементами ксилемы (Б) и флоэмы (В) хозяина.

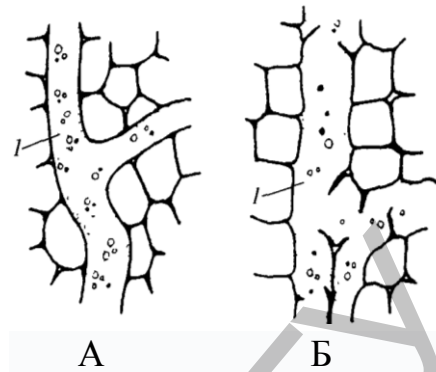


Рис. 46. Нечленистый (А) и членистый (Б) млечники: 1 – млечник.

VIII. Ткани, регулирующие прохождение веществ. Ткани, регулирующие прохождение веществ, берут начало 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 суберинизироваться. Такая опробковевшая экзодерма становится самым наружным защитным слоем при разрушении ризодермы (у однодольных растений).

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 (рис. 47).

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 невозможно, т.к. путь перекрыт барьером – пояском Каспари. Среди толстостенных клеток эндодермы сохраняются живые клетки с тонкими стенками. Это пропускные клетки. Образуются они обычно напротив ксилемы. Через них осуществляется связь между

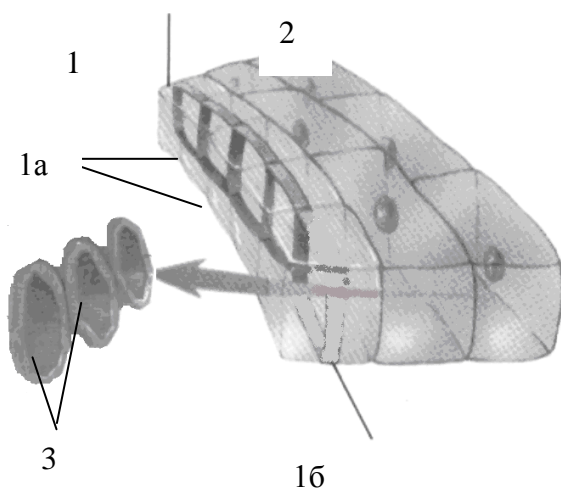


Рис. 47. Пояски Каспари в клетках эндодермы:

1 – эндодерма;
 1а – клетки с поясками Каспари;
 1б – пропускные клетки;
 2 – кора;
 3 – клетки цилиндра.

первичной корой и центральным цилиндром (рис. 48). Поскольку поглощающая поверхность корня значительно превосходит суммарную площадь сечения пропускных клеток эндодермы, при этом возникает корневое давление, которое является одним из механизмов поступления воды в стебель, лист и репродуктивные органы.

У голосеменных и двудольных растений образованием поясков Каспари завершается дифференциация эндодермы. У однодольных на внутренней поверхности первичных оболочек клеток откладывается кроме суберина толстая вторичная оболочка, которая со временем одревесневает. Наружные оболочки клеток почти не утолщаются.

Эндодерма входит также в состав коры молодого стебля. У некоторых травянистых покрытосеменных она, как и в корне, может иметь пояски Каспари. Кроме того, в молодых стеблях эндодерма может быть представлена крахмалоносным влагалищем. Таким образом, эндодерма может регулировать транспорт воды в растении и запасать питательные вещества.

IX. Основные (паренхимные) ткани. Основные (паренхимные) ткани составляют большую часть тела растения. Занимают участки между тканями и присутствуют во всех вегетативных и репродуктивных органах. Состоят из разнообразных по форме (округлых, цилиндрических, эллиптических) живых паренхимных тонкостенных клеток. Из клеток основной паренхимы образуются различные анатомические комплексы:

- сердцевина стебля, способная запасать питательные вещества;
- сердцевинные лучи древесины, по которым осуществляется радиальный транспорт веществ;

- горизонтальная паренхима, или сердцевинные лучи вторичной коры, расположенные между участками флоэмы и связанные с радиальным транспортом веществ;
- вертикальная паренхима, входящая в состав вторичной флоэмы, где она может запасать питательные вещества;
- основная паренхима в составе коры корня первичного анатомического строения, а также проводящих пучков у двудольных покрытосеменных.

Помимо транспорта воды и растворенных в ней веществ, а также их запасаения основную паренхиму отличает способность к дедифференциации и формированию вторичных образовательных тканей – камбия и пробкового камбия. В естественных условиях это обеспечивает переход ко вторичному анатомическому строению корня и стебля, образование перидермы и корки, а также раневых меристемы и перидермы. В биотехнологии подобная особенность используется для микроразмножения растений.

По выполняемой функции различают следующие типы основных тканей: ассимиляционная, аэренхима, запасающая.

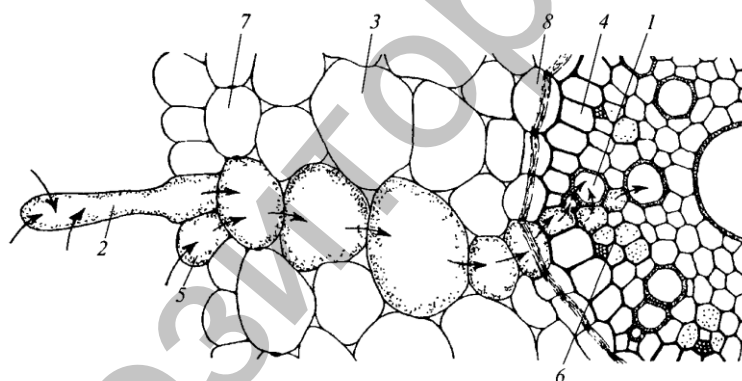


Рис. 48. Схема движения поглощенного раствора по корню

от ризодермы до ксилемы радиального пучка: 1 – ксилема;

2 – корневой волосок; 3 – паренхима; 4 – перицикл; 5 – ризодерма;

6 – флоэма; 7 – экзодерма; 8 – эндодерма.

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. Хлоренхиму листьев называют мезофиллом. Он может быть однородным, состоящим из одинаковых клеток (рис. 38), – складчатая хлоренхима, или дифференцированным на столбчатый мезофилл и губчатый (рис. 49).

Столбчатый мезофилл называется также палисадной тканью. Клетки столбчатого мезофилла вытянуты в направлении, перпендикулярном поверхности органа. Располагаются ровными рядами. Межклетники маленькие и не везде есть. Клетки губчатого мезофилла имеют округлые или лопастные очертания и расположены рыхло. Наибольшей фотосинтетической активностью и интенсивным участием в газообмене характеризуется столбчатый мезофилл, в котором хорошо

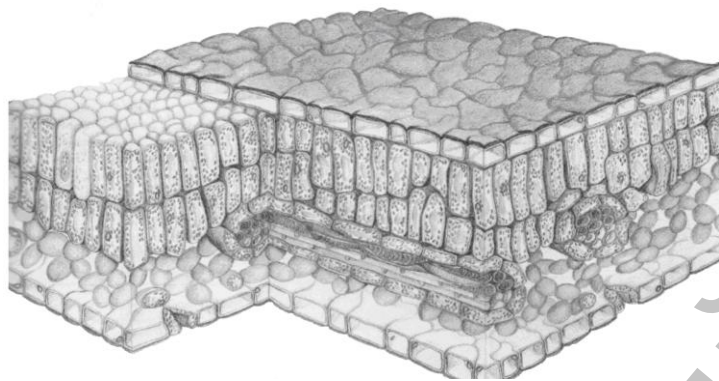


Рис. 49. Мезофилл листа двудольного растения.

развита система межклетников, сообщающихся с устьицами.

Для водных и наземных растений, обитающих при избыточном увлажнении, характерна специализированная воздухоносная ткань – **аэренхима**. Воздух, содержащийся в межклет-

никах аэренхимы, используется для дыхания, водным растениям придает плавучесть. Аэренхима служит и для транспорта газов, и как резервуар кислорода. Некоторая часть кислорода диффундирует из корня в почву и способствует улучшению неблагоприятных почвенных условий, участвуя в окислении токсических веществ.

На ранних стадиях развития практически все ткани состоят из плотно сомкнутых многогранных клеток, которые впоследствии немного округляются. При дальнейшем росте клеток в местах их расхождения образуются межклетники, которые увеличиваясь, могут соединяться в длинные межклетные ходы, составляющие сложную сеть, или формировать крупные воздухоносные полости.

По способу образования межклетники составляют три группы:

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

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

3) рексигенные (когда межклетники образуются в результате неравномерного роста частей органа, что приводит к разрыву клеток). Если такие межклетники возникают в сердцевине, стебель становится полым, как у многих злаков, зонтичных.

Часто среди клеток аэренхимы размещаются склереиды.

Аэренхима встречается в лепестках многих растений. Если клетки не содержат пигментов, как у кувшинки, некоторых сортов роз, такие лепестки имеют снежно-белый цвет, т.к. содержащийся в межклетниках воздух отражает весь спектр падающих на цветок солнечных лучей. При отмирании клеток содержимое их вакуолей инфильтруется в межклетники, вытесняя находившийся в них воздух. Лепестки становятся прозрачными.

Запасающие ткани

К системе тканей основной паренхимы принадлежит также запасающая ткань. У однолетников ее немного, у многолетников она хорошо развита в корневищах, луковицах, встречается в обычных стеблях и корнях. Запасные вещества откладываются в сердцевине и первичной коре, в клетках паренхимы флоэмы и ксилемы. Запасающая ткань составляет большую часть околоплодников сочных плодов. В семенах запасные вещества сосредоточены либо в зародыше, как у Бобовых, Крестоцветных, Тыквенных, либо в триплоидном эндосперме или диплоидном перисперме.

Живые клетки, запасающие органические вещества, изодиаметрические, многогранные или округлые. Особенности их строения связаны с тем, где локализуются накапливаемые ими вещества – в вакуолях, гиалоплазме, пластидах, оболочках.

В вакуолях накапливаются водорастворимые углеводы: моносахариды, представленные чаще глюкозой и фруктозой, дисахариды (сахароза) и некоторые полисахариды. Моносахариды и дисахариды содержатся в клетках плодов винограда, персика, арбуза; сахарозой богаты корнеплоды сахарной свеклы. Из полисахаридов инулин характерен для запасающих тканей подземных органов сложноцветных.

В мелких вакуолях клеток запасающих тканей семян может накапливаться запасной белок – алейрон. При созревании семени, сопровождающимся его обезвоживанием, белок осаждается, образуя аморфную массу, окруженную тонопластом в виде высохшей пленочки. Так формируется алейроновое, или протеиновое, зерно. Иногда в нем встречаются разные включения. У некоторых зонтичных в алейроновых зернах находятся кристаллы оксалата кальция. При прорастании семя активно поглощает воду, которая поступает и в алейроновое зерно, способствуя его растворению. В итоге на месте этого зерна образуется вакуоль.

Из запасающих органоидов клетки важное значение имеют амилопласты – разновидность лейкопластов, осуществляющих вторичный синтез крахмала из водорастворимых сахаров, образующихся вследствие гидролиза ассимиляционного крахмала, создаваемого хлоропластами, и перемещающихся по флоэме. Крупные крахмальные зерна

(145 мкм) характерны для запасающей ткани клубней картофеля (рис. 50), мелкие (4–6 мкм) встречаются в клетках эндосперма риса.

У некоторых растений лейкопласты накапливают белок – протеин. Такие пласты называют протеинопластами. Они находятся, например, в клетках луковицы безвременника.

Из других органоидов функцию запаса выполняют сферосомы – мелкие шаровидные тельца, в образовании которых участвует гладкая эндоплазматическая сеть. Сферосома, накапливающая липиды, или жиры, окружена липопротеидной мембраной.

Гиалоплазма накапливает жиры – сложные эфиры глицерина и жирных кислот. Жирные капли внешне сходны со сферосомами, но, в отличие от них, не ограничены мембраной и могут сливаться, заполняя промежутки между органоидами клетки. Жир наиболее калориен из всех запасных веществ. Около 90% покрытосеменных содержат жиры в качестве основного продукта запаса семян, в которых они нередко составляют 70% сухого веса.

В семенах растений, произрастающих в странах с умеренным климатом (лен, подсолнечник), в семенах тропических растений (кочосовая пальма) преобладают жидкие жиры.

Клетки запасающих тканей могут быть хранилищами не одного, а нескольких типов органических веществ. Например, семена гороха содержат крахмал и алейрон.

В оболочках нередко откладывается гемицеллюлоза, что приводит к их значительному утолщению. Если гемицеллюлоза содержится во вторичной оболочке, то в клетках видны крупные простые поры, как в эндосперме купены. Если гемицеллюлоза находится в первичной оболочке, как в эндосперме хурмы, то стенки клеток пронизаны многочисленными порами, через которые проходят плазмодесмы (рис. 51).

Наряду с органическими веществами клетки могут запасать воду. В одних случаях клетки, содержащие воду, тонкостенные, живые, с крупными вакуолями, в других случаях – мертвые, с одревесневшими оболочками.

Водозапасающая ткань, состоящая из живых клеток, нередко развивается в листьях и располагается в несколько слоев непосредственно под эпидермой. Эти клетки могут быть производными эпидермы, как в листьях фикуса, или основной меристемы. В последнем случае водозапасающая ткань составляет гиподерму. Многослойная гиподерма характерна для листьев бромелий, ананаса. При подсыхании листа клетки теряют воду, объем их уменьшается, боковые (антиклинальные) стенки сморщиваются. Потеря воды гиподермой отражается на толщине листовой пластинки, которая становится тоньше. При восстановлении запаса воды клетки гиподермы возвращаются в исходное состояние.

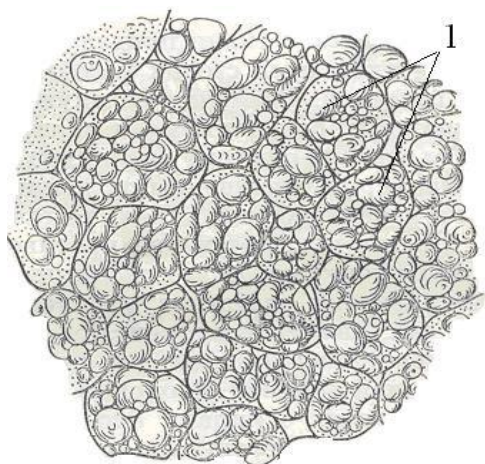


Рис. 50. Запасаящая паренхима клубня картофеля (*Solanum tuberosum*): 1 – крахмальные зерна.

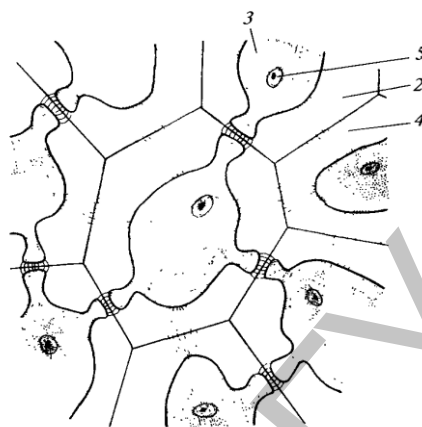


Рис. 51. Запасаящая паренхима эндосперма хурмы восточной (*Diospyros kaki*): 2, 4 – гемичеселлюлозная оболочка; 3 – протопласт; 5 – ядро.

К водозапасающей относят ткань, клетки которой содержат слизь, хорошо удерживающую влагу. Слизь образуется либо в вакуолях, как у кактуса, либо в результате ослизнения всего протопласта.

Мертвые запасаящие клетки представляют собой крупные трахеиды своеобразной формы. Их оболочки имеют спиральные или сетчатые утолщения и многочисленные поры. Такие трахеиды обычно контактируют с проводящими трахеидами, из которых они получают воду.

Таким образом, запасаящие ткани и отдельные клетки имеют неодинаковое происхождение.

Строение тканей и их расположение в теле растения подчинено принципу максимальной физиологической активности.

ОРГАНОГРАФИЯ

Цель: изучить особенности строения вегетативных и репродуктивных органов растений, раскрыть связь строения органа с выполняемыми функциями.

Органография – раздел морфологии, в котором описываются органы 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 репродуктивные органы (схема 3).

Вегетативные органы образуют систему побега и корневую систему (рис. 52). Элементом корневой системы является корень.

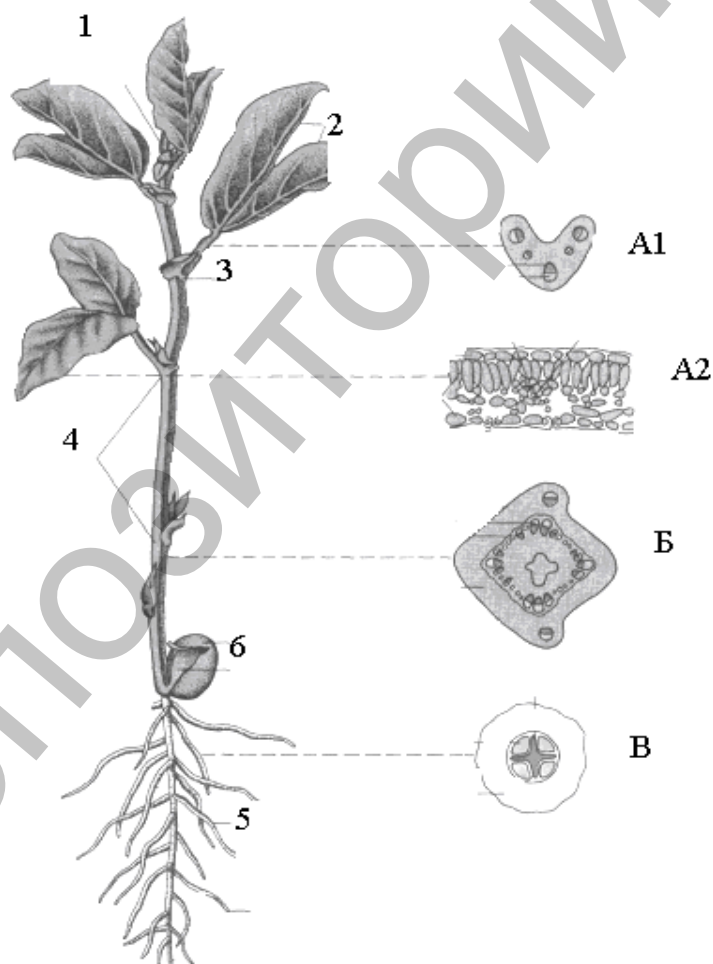
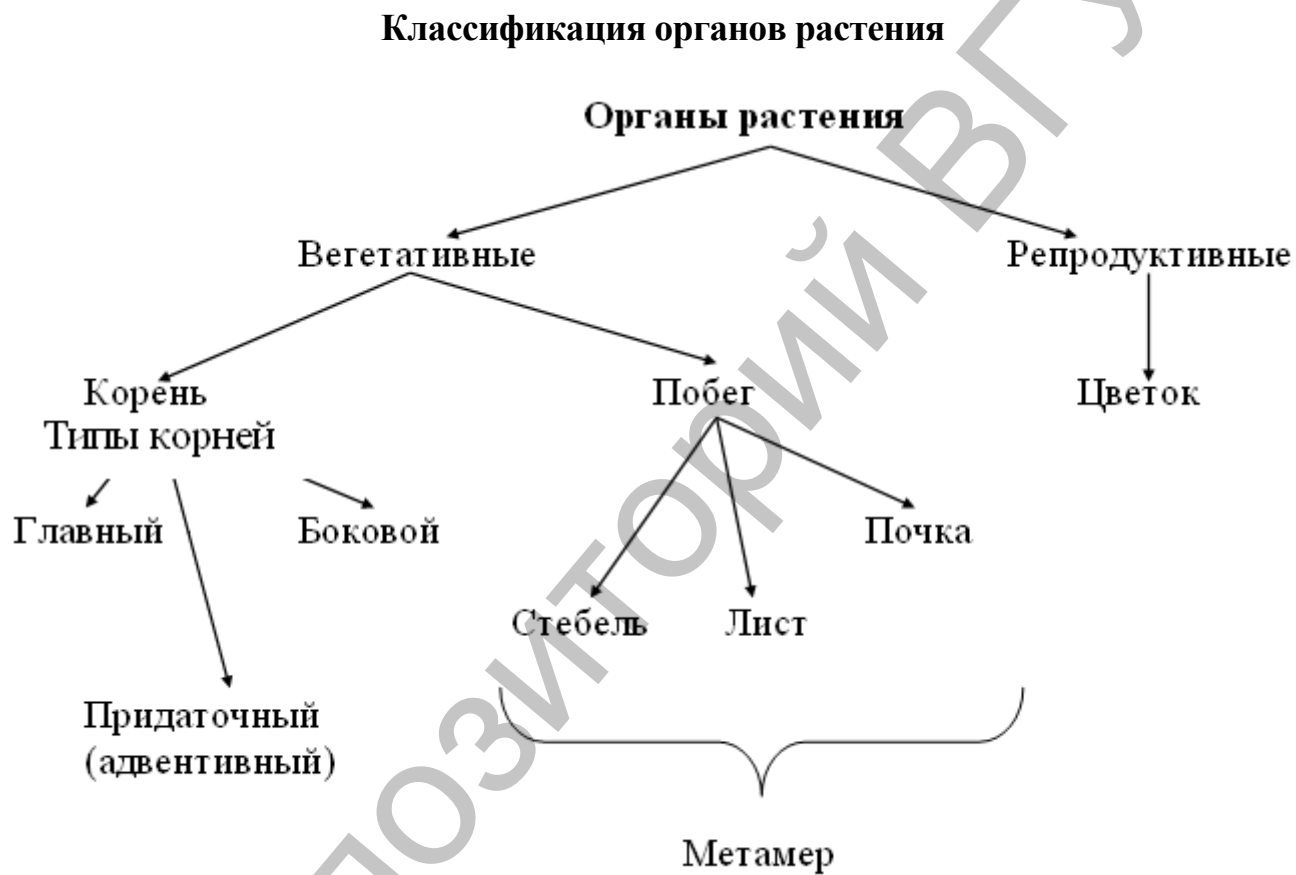


Рис. 52. Строение молодого растения конских бобов (*Faba vulgaris*):

1 – верхушечная почка; 2 – листья; 3 – узел; 4 – междоузлие;

5 – корневая система; 6 – семядоли.

Показаны поперечные срезы вегетативных органов: А – листа (А1 – черешок – рахис сложного листа, А2 – листовая пластинка); Б – стебля; В – корня.



КОРЕНЬ

Цель: изучить особенности строения корня, многообразие корневых систем.

ПЛАН

- I. Понятие о корне. Функции корня. Зоны корня.
- II. Корневой чехлик. Его роль.
- III. Апекс корня.
- IV. Первичное строение корня.
- V. Образование боковых корней.
- VI. Переход ко вторичному строению корня. Вторичная структура корня.
- VII. Экологический аспект вторичного роста корня.
- VIII. Корневые системы. Дифференциация корней в корневых системах. Эволюционные уровни корневых систем.
- IX. Метаморфозы корневых систем.
- X. Симбиоз корня.

I. Понятие о корне. Функции корня. Зоны корня. Корень в процессе эволюции, вероятно, возник позже побега, происходит от ризоидов первых наземных растений – риниофитов.

Корень – это вегетативный орган, обладающий положительным геотропизмом, способный относительно неограниченно нарастать в длину и не несущий листьев, почек, цветков. Разные части корня выполняют неодинаковые функции (схема 4) и характеризуются определенными морфологическими особенностями. Эти части получили название зон. Вертикальные зоны молодого корня: зона деления, зона роста или растяжения, зона поглощения или всасывания и зона проведения (рис. 53).

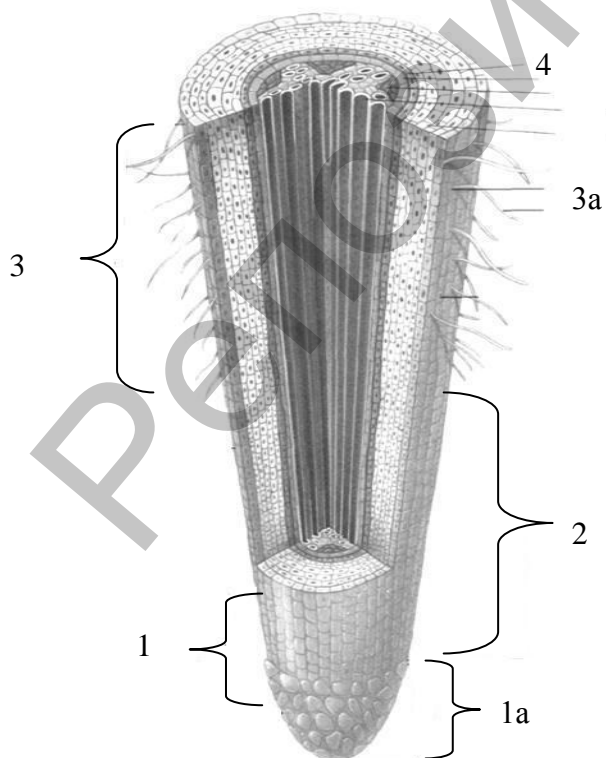
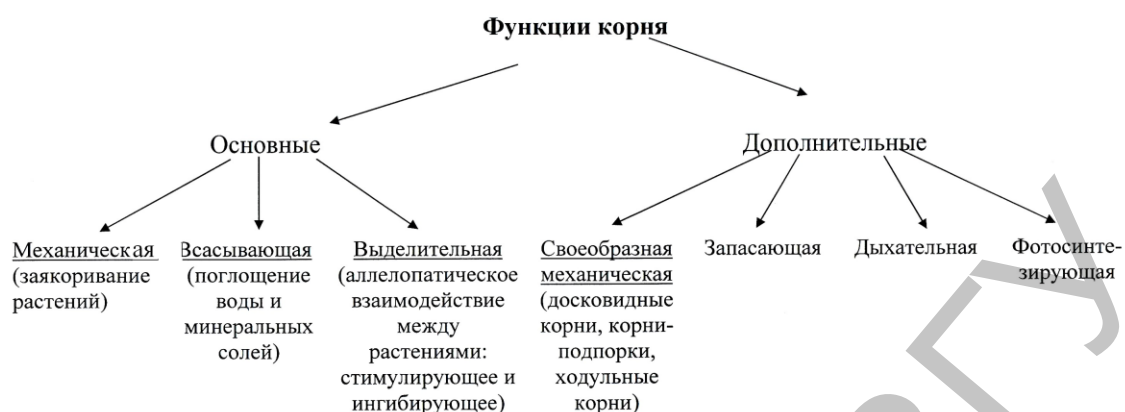


Рис. 53. Зоны молодого корня:

- 1 – зона деления, прикрытая корневым чехликом (1a);
- 2 – зона роста;
- 3 – зона всасывания и 4 – зона проведения;
- 3a – корневые волоски.



II. Корневой чехлик. Его роль. Снаружи апикальная меристема прикрыта корневым чехликом (рис. 54). Живые паренхимные клетки чехлика продуцируют слизь. Слизистое вещество представляет собой сильно гидратированный полисахарид пектиновой природы. Оно накапливается в пузырьках диктиосом, которые, сливаясь с плазмалеммой, высвобождают его в пространство между плазмалеммой и клеточной оболочкой. Затем слизь выходит на поверхность клеточной оболочки.

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 высыхания, создает благоприятные условия для поселения полезных бактерий.

По мере роста корня клетки на периферии чехлика слущиваются. Продолжительность жизни клеток от возникновения до слущивания зависит от длины чехлика, вида растения, почвенной структуры.

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

III. Апекс корня. 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 открытый тип апикальной меристемы, который, вероятно, является филогенетически примитивным. Во втором типе каждая из трех частей, т.е. центральный цилиндр, первичная кора и корневой чехлик, имеют свои собственные инициали. Это закрытый тип апикальной меристемы.

Инициали, ответственные за организацию клеточного роста на первых стадиях, снижают митотическую активность на последующих стадиях роста корня. Вместо них митотическую активность проявляют клетки, расположенные несколько глубже в корне. Эти наблюдения послужили поводом для формирования теории покоящегося центра в апикальной меристеме. Согласно этой теории, самые дистальные клетки корня (дистальный – наиболее удаленная от центральной точки часть органа: нижняя часть 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, поврежденных экспериментально, покоящийся центр способен восстанавливать меристему. Это значит, что покоящийся центр играет существенную роль в формировании структуры и развитии корня.

Особенностью апекса корня является размещение продольных рядов клеток, берущих начало в апикальной меристеме (рис. 54).

Слои апикальной меристемы корня (гистогены):

- 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.

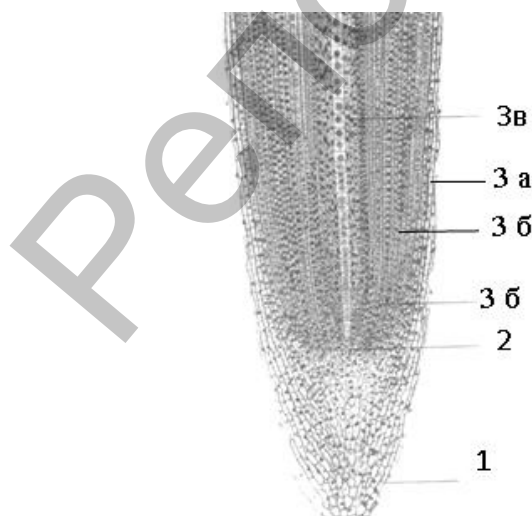


Рис. 54. Апекс корня:

- 1 – корневой чехлик;
- 2 – инициали;
- 3 – гистогены:
- 3а – дерматоген;
- 3б – периблема;
- 3в – плерома.

IV. Первичное строение корня. Первичная кора дифференцируется на уровне зоны растяжения. В зоне поглощения на долю первичной коры приходится большая часть поперечного сечения (рис. 55).

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

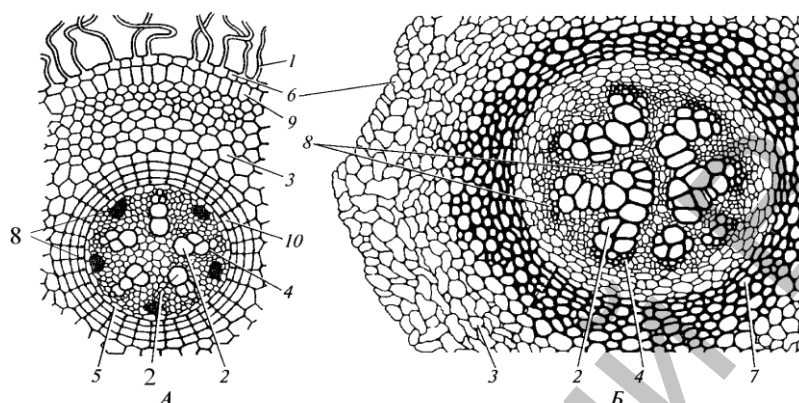


Рис. 55. Первичное строение корня в зоне всасывания у двудольного растения (А) и плауна (*Lycopodium sp.*) (Б), поперечные срезы: 1 – корневой волосок; 2 – метаксилема; 3 – кортикальная паренхима; 4 – протоксилема; 5 – перицикл; 6 – ризодерма; 7 – склеренхима; 8 – флоэма; 9 – экзодерма; 10 – эндодерма.

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

Экзодерма не выражена у споровых архегониальных растений. Типичной эндодермы нет у плаунов. У представителей остальных систематических групп высших растений экзодерма может иметь разное строение.

Первичная кора однодольных сохраняется на протяжении всей жизни корня. В корне однодольных клетки эпibleмы отмирают, слущиваются, экзодерма располагается на поверхности корня в зоне проведения.

Центр корня занимает центральный осевой цилиндр – стела. Центральный осевой цилиндр состоит из перицикла и радиального проводящего пучка (см. с. 70), в котором радиальные тяжи первичной флоэмы чередуются по кругу с радиальными тканями первичной ксилемы. 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.

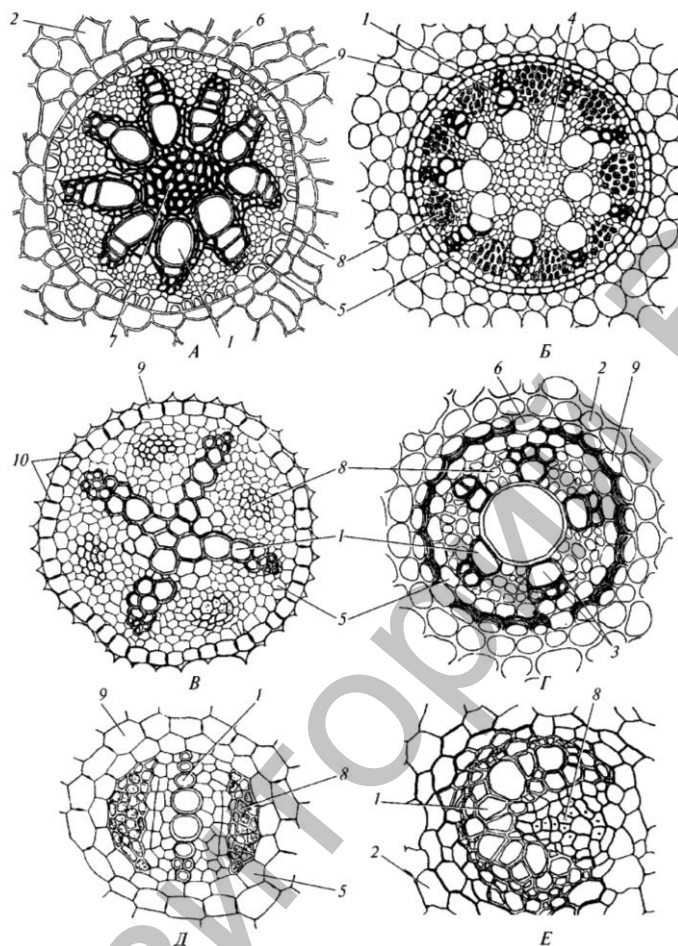


Рис. 56. Поперечные срезы стел и фрагменты первичной коры корней: А – полиархный корень со склеренхимной сердцевинкой у чемерицы белой (*Veratrum album*); Б – полиархный корень с паренхимной сердцевинкой у айра болотного (*Acorus calamus*); В – тетраархный корень у лютика (*Ranunculus* sp.); Г – пентархный корень у лука (*Allium ascalonicum*); Д – диархный корень у свеклы (*Beta vulgaris*); Е – монархный корень у плауна топяного (*Lycopodiella inundata*): 1 – ксилема; 2 – кортикальная паренхима; 3 – трахеальный элемент метаксилемы; 4 – сердцевинная паренхима; 5 – перицикл; 6 – пропускная клетка; 7 – склеренхима; 8 – флоэма; 9 – эндодерма; 10 – пояски Каспари.

Под перициклом закладываются клетки прокамбия, которые дают начало первичной флоэме, позднее – первичной ксилеме. Первые элементы протофлоэмы закладываются экзархно, т.е. в наружной части прокамбия. Между группами этих элементов также экзархно закладываются элементы протоксилемы с кольчатыми и спиральными утолщениями оболочек. Дальнейшее развитие этих тканей осуществляется центростремительно: с внутренней стороны от элементов про-

тофлоэмы и протоксилемы дифференцируются более широкопросветные элементы метафлоэмы и метаксилемы.

Тяжи ксилемы и флоэмы равномерно распределены по окружности центрального цилиндра. Количество тяжелой ксилемы всегда равно количеству тяжелой флоэмы, но у разных растений подобные числа варьируют. В связи с этим различают корни *монархные*, имеющие по одному тяжу ксилемы и флоэмы; *диархные* – с двумя тяжами каждой из проводящих тканей; *триархные*; *тетрархные* (считаются первичными); *пентархные*. Если тяжей проводящих тканей много, стела *полиархная*.

Монархные корни встречаются крайне редко. Распространены диархные корни. Полиархные корни свойственны однодольным.

От особенностей расположения элементов метаксилемы зависит общий вид центрального цилиндра на поперечном срезе корня (рис. 56).

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.

V. Образование боковых корней. Боковые корни возникают на периферии центрального цилиндра на разных расстояниях от апикальной меристемы. Так как закладываются они в глубоко расположенных тканях корня, их происхождение называют эндогенным (с греч. рождающийся внутри) (рис. 57). Боковые корни голосеменных и покрытосеменных закладываются в перицикле. Клетки перицикла, участвующие в образовании боковых корней, – корнеродная дуга. Несколько слоев клеток зачатка бокового корня может образовывать 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.

Зачаток корня проходит через первичную кору. На ранних стадиях развития этот зачаток формирует корневой чехлик. Со временем центральные цилиндры бокового и родительского корня объединяются между собой.

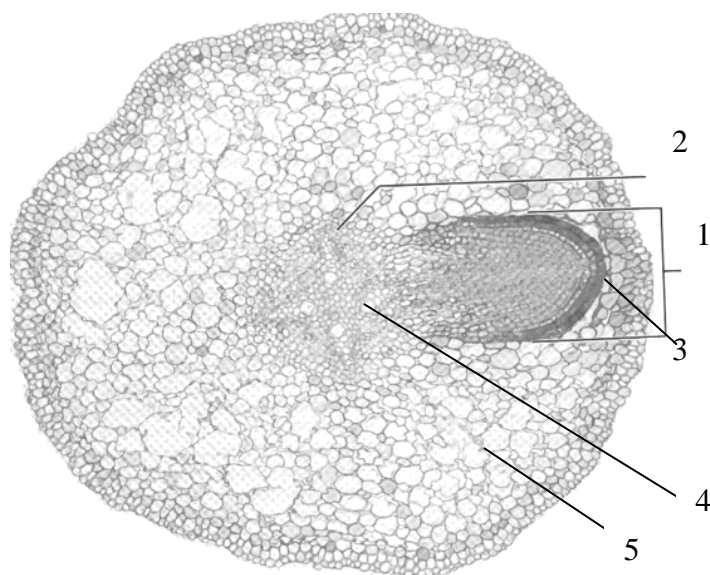


Рис. 57. Образование боковых корней:

- 1 – образующийся корень;
- 2 – перицикл;
- 3 – эндодерма;
- 4 – центральный цилиндр главного корня;
- 5 – коровая паренхима.

VI. Переход ко вторичному строению корня. Вторичная структура корня. 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, который заложился под первичной флоэмой, откладывает к центру клетки вторичной ксилемы, к периферии – клетки вторичной флоэмы. Так образуются открытые коллатеральные проводящие пучки. Их формируется столько, сколько было лучей первичной ксилемы. Первичная метаксилема сохраняет центральное положение и видна в виде звездочки.

При вторичном строении корня первичные ткани не функционируют как проводящие элементы. Ток веществ в обоих направлениях осуществляется по вторичным тканям (рис. 58).

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

Вторичные изменения происходят не только в центральном цилиндре. В наружной части перицикла берет начало феллоген и откладывает наружу феллему, а внутрь – многослойную феллодерму. Первичная кора отодвигается наружу, разрывается и сбрасывается вместе

с эндодермой. Таким образом, корни двудольных, имеющих вторичное строение, покрыты перидермой.

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

VII. Экологический аспект вторичного роста корня. Важный экологический аспект вторичного роста корня представляет собой способность корней различных растений одного и того же вида к естественному срастанию. Там, где корни контактируют, 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 вырубятся, то пни еще долго остаются живыми. Срастание корней способствует быстрой передаче инфекции от одного дерева к другому.

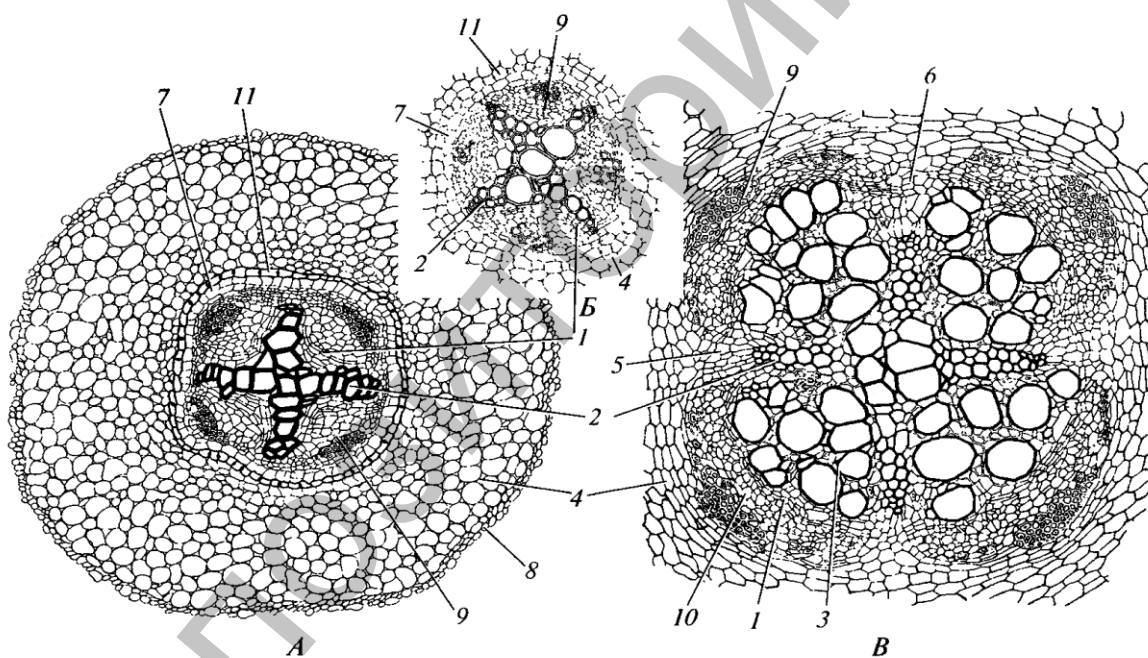


Рис. 58. Начало вторичного утолщения корня бобов конских (*Faba vulgaris*): А – заложение камбия в радиальном пучке; Б – формирование камбия в периклике; В – проводящая система на стадии вторичного строения; 1 – камбиальная дуга; 2 – первичная ксилема; 3 – вторичная ксилема; 4 – паренхима; 5 – первичный луч; 6 – межпучковый камбий; 7 – перикликл; 8 – ризодерма; 9 – первичная флоэма; 10 – вторичная флоэма; 11 – эндодерма.

VIII. Корневые системы. Дифференциация корней в корневых системах. Эволюционные уровни корневых систем. Корневую систему понимают как совокупность всех корней растения. Образование корневой системы происходит благодаря ветвлению корней.

Боковыми называются корни, образующиеся на корнях. Корни, возникшие на других вегетативных частях, являются придаточными, или адвентивными (лат. *adventicus* – пришлый, чуждый).

В зависимости от типа корней, которые входят в корневую систему растения, различают корневые системы стержневого и мочковатого типа (рис. 59). Стержневая корневая система всегда аллоризная (греч. *allos* – другой). Она состоит из хорошо выраженного главного корня и боковых корней. В состав такой корневой системы могут входить придаточные корни. Корневая система, в которой главный корень быстро отмирает или степень своего развития не отличается от многочисленных придаточных и массы боковых корней, называется мочковатой, или гоморизной (греч. *homo* – равный). Гоморизная корневая система может быть *первичной*, когда главный корень не развивается (у споровых архегониальных растений), и *вторичной* (у большинства однодольных и некоторых двудольных (подорожник) растений).

Дифференциация корней в корневых системах проявляется в разных формах (рис. 59).

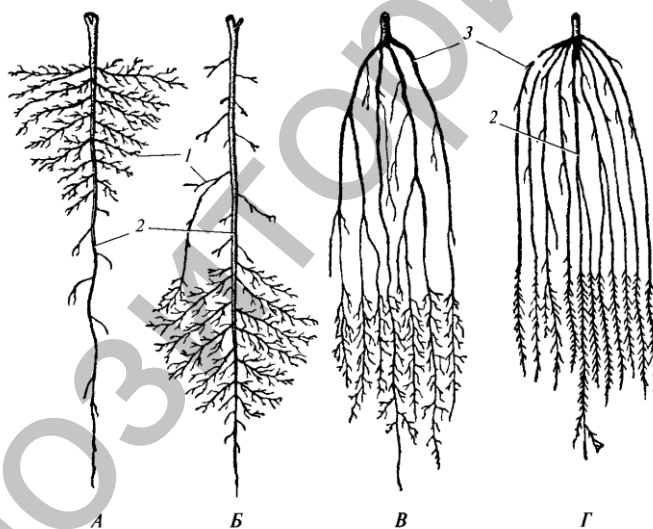


Рис. 59. Аллоризная стержневая (А, Б) и вторично гоморизная мочковатая корневая система, возникающая вследствие отмирания (В) или относительно слабого развития главного корня (Г) и мощного развития придаточных корней:

1 – боковой корень; 2 – главный корень; 3 – придаточный корень.

В особую группу выделяют корни, возникающие в апикальных меристемах высших споровых растений. Предполагают, что они являются самой архаичной группой корней и сохраняют 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 существуют три эволюционных уровня корневых систем:

1. Корневые системы высших споровых представлены исключительно системами апицигенных корней, последовательно сменяющими 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.

2. Корневая система голосеменных отличается наличием главного корня. Придаточные корни на побегах не получили у голосеменных заметного развития. Специализированные и метаморфозированные корни единичны.

3. Корневая система покрытосеменных характеризуется развитием метаморфозов и корней с узкой специализацией. Механизмы обновления разнообразны и эффективны.

IX. Метаморфозы корневых систем. Метаморфозы (греч. *metamorphosis* – превращение) – это совокупность анатомических и морфологических признаков, выработанных в процессе эволюции, наследственно закрепленных и вызванных изменением физиологических функций, что приводит к перестройкам органа, системы органов или организма в целом (схема 5).

I. Метаморфозы, связанные с выполнением дополнительных функций:

- 1) дыхательные корни;
- 2) воздушные корни эпифитов;
- 3) ходульные корни;
- 4) корни подпорки;
- 5) ассимилирующие корни (рис. 60).

II. Метаморфозы с преобладающей функцией запасаания веществ (рис. 61):

- 1) корнеплоды;
- 2) корневые шишки.

Корнеплоды образуют двулетние растения (редька, репа, редис, морковь, петрушка, свекла). В первый год жизни растение вегетирует, образуется корнеплод. На второй год формируются цветки, плоды, семена. Значит, корнеплод является органом запаса веществ, что позволяет растению перенести период покоя и завершить развитие на следующий год.



Рис. 60. **Ассимилирующие корни чилима (*Trapa natans*):** 1 – ассимилирующий корень; 2 – лист; 3 – стебель; 4 – сосущий корень.

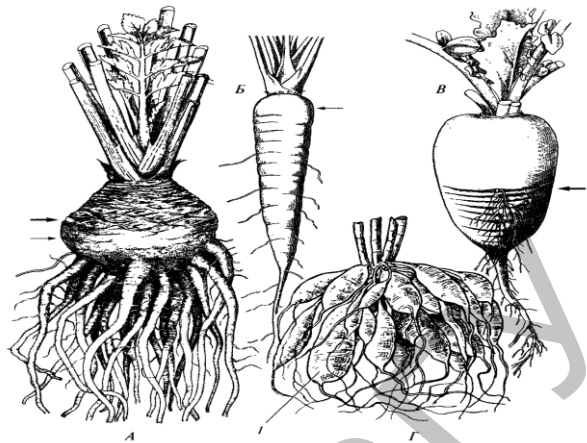


Рис. 61. **Запасающие корни:** А, Б, В – корнеплоды сельдерея душистого (*Apium graveolens*), моркови посевной (*Daucus carota*) и редьки посевной (*Raphanus sativus*): Г (1) – корневые шишки георгины (*Dahlia* sp.). Простая стрелка указывает на границу между гипокотилем и главным корнем, двойная – на границу между гипокотилем и побегом.

Морфологически корнеплоды – сложные образования, состоящие из главного корня, гипокотилия (подсемядольного колена) и укороченного стебля, несущего розетку листьев. У моркови большую часть корнеплода составляет главный корень. У столовой свеклы, редиса, редьки, репы запасные вещества сосредоточены в гипокотиле.

Анатомически исходным для всех корнеплодов является диархный корень с широкой первичной корой. Вторичное утолщение, как у большинства двудольных, начинается рано, сопровождаясь отмиранием и сбрасыванием первичной коры и развитием на поверхности корня перидермы. Камбий образует два крупных коллатеральных пучка и два широких паренхимных луча. Корнеплоды различаются соотношением объемов вторичных ксилемы и флоэмы. У моркови, петрушки флоэмы больше, чем ксилемы. У редьки, редиса ксилемы больше, чем флоэмы. Обе ткани богаты сочной паренхимой.

В корнеплоде свеклы после образования двух коллатеральных пучков и двух паренхимных лучей камбий прекращает деятельность. Дальнейшее утолщение осуществляется работой добавочных камбиев. Первичный добавочный камбий закладывается в перицикле. Наружный слой образующихся клеток превращается в феллоген, внутренний – в добавочный камбий. Его клетки производят меристематическую ткань, наружный слой которой дает начало вторичному добавочному камбию, а внутренний, отложив слои паренхимных клеток, формирует коллатеральные пучки и межпучковую паренхиму. После окончания

работы этого камбия активируется второй добавочный камбий, образующий наружу третий добавочный камбий, а внутрь – коллатеральные пучки и паренхиму. Добавочных камбиев может быть до 25. Дополнительные кольца камбия образуют открытые коллатеральные проводящие пучки. Чем дальше кольцо от первого камбиального кольца, тем больше запасующей паренхимы оно продуцирует (рис. 62).

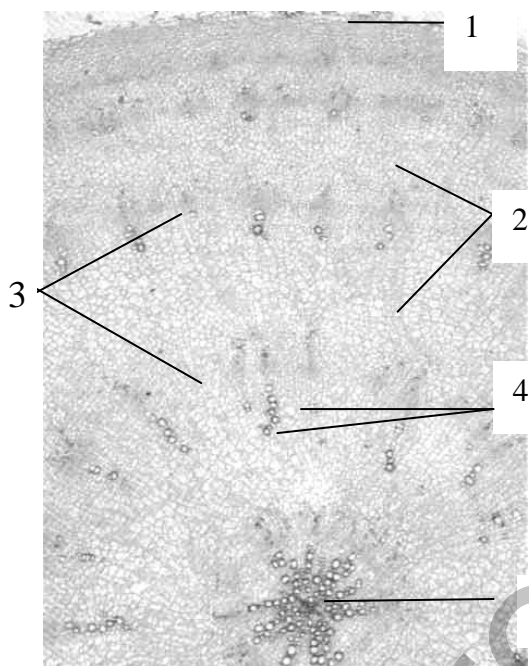


Рис. 62. Поперечный срез корня сахарной свеклы (*Beta vulgaris* var. *saccharifera*) с дополнительными слоями камбия:

- 1 – перидерма;
- 2 – запасующая паренхима;
- 3 – дополнительные слои камбия;
- 4 – проводящие пучки;
- 5 – остатки первичной ксилемы.

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

У некоторых растений запасующие корни формируются из боковых и придаточных корней в виде корневых шишек. Корневые шишки однодольных у любки (*Platanthera*) бескамбиальные, имеют первичное строение; двудольных у георгины (*Dahlia*) – камбиальные, имеют вторичное строение (рис. 61).

У растений влажного тропического леса распространены досковидные опорные корни. Корни напоминают доски. В то время как ходоульные 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, которые прилегают к стволу дерева. 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. Неред-

ко досковидные корни используют для промышленных целей. Так, досковидные корни произрастающего в Индонезии дерева *Koompassia excelsa* идут на изготовление обеденных столов.

Древесина досковидных корней часто тверже, чем остальная древесина того же дерева. 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.

Многообразие метаморфозов связано с исходной мультифункциональностью вегетативных органов и способностью растений наиболее активно реализовать те функции, которые лучше всего обеспечивают их приспособление к исторически сложившимся условиям обитания вида.

Х. Симбиоз корня. Рост растений чаще всего лимитирует недостаточное обеспечение их фиксированным азотом. Азот в форме стабильной молекулы N_2 составляет около 80% атмосферы. Перед фиксацией (восстановлением N_2 до аммиака NH_3) эта молекула должна расщепиться. Фиксация азота осуществляется свободноживущими бактериями, которые используют органическое вещество почвы. Некоторые бактерии поселяются на корнях высших растений. Растение «привлекает» бактерии при помощи органических корневых выделений. Микроорганизмы же в свою очередь обеспечивают растение фиксированным азотом. Такая взаимопользная ассоциация двух организмов называется симбиозом. Чаще всего корни бобовых 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 *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. Эта нить проникает глубоко в корень. Результатом такого проникновения бактерий является сильное разрастание клеток мезодермы корня, что приводит к образованию клубеньков (рис. 63). Бактерии размещаются во внутренней части клубенька, меняют свою форму, превращаются в бактериоиды, интенсивно размножаются и образуют бактериоидную ткань. Эта 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.

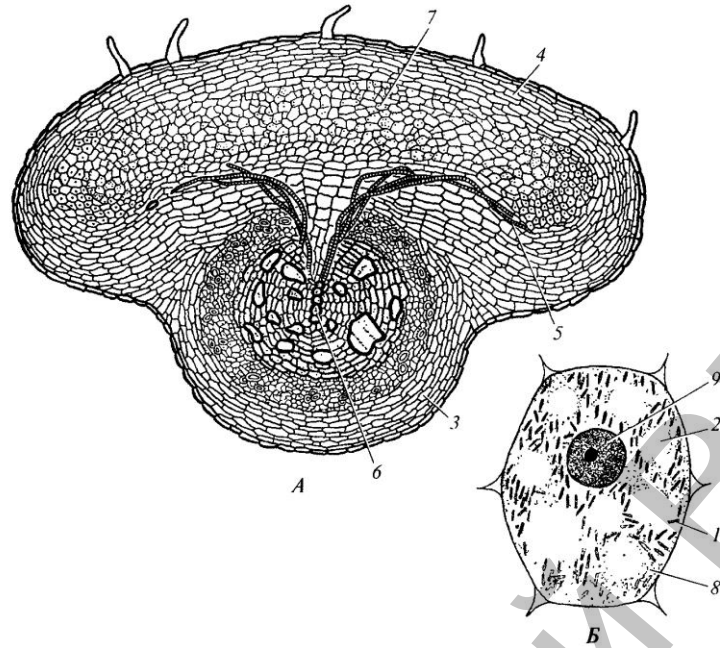


Рис. 63. Корневой клубенек бобового на поперечном срезе (А) и клетка с бактериоидами из клубенька бобов конских (*Faba vulgaris*) (Б): 1 – бактериоид; 2 – вакуоль; 3 – корень; 4 – клубенек; 5 – проводящая ткань клубенька; 6 – радиальный проводящий пучок корня; 7 – ткань с бактериоидами; 8 – цитоплазма; 9 – ядро.

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

Микоризные грибы играют важную роль в минеральном питании сосудистых растений. Значительна роль микоризы в поглощении и переносе фосфора.

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) экто-эндомикориза: гриб покрывает весь кончик корня густым чехлом и проникает в межклетники (рис. 64);

2) эндомикориза: гриб внедряется внутрь клеток корня (рис. 65).

Эктомикориза характерна для определенных семейств деревьев и кустарников (Сосновые, Ивовые, Буковые). Формируется эктомикориза на молодых корнях. Эктомикоризные корни короткие, разветвленные и выглядят разбухшими. У таких корней развитие корневых волосков подавлено. Функцию корневых волосков выполняют гифы.

Эндомикоризные корни по форме похожи на обычные корни, 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.

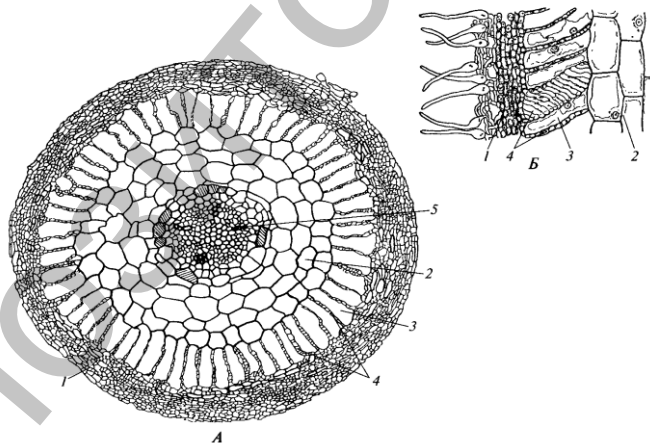


Рис. 64. **Микоризные корни:** А – поперечный срез корня бука лесного (*Fagus sylvatica*); Б – фрагмент корня дуба черешчатого (*Quercus robur*) в продольном сечении; 1 – оплетающие корень гифы гриба; 2 – кортикальная паренхима; 3 – ризодерма; 4 – гифы, оплетающие отдельные клетки ризодермы; 5 – стела корня.

Для вересковых (*Ericaceae*) характерна эрикоидно-арбутоидная 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 растениям поселяться на кислых, бедных питательными веществами почвах.

Встречается еще специфическая эндомикориза орхидных (рис. 65Б). Семена орхидных в природе прорастают только при наличии соответствующих грибов.

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

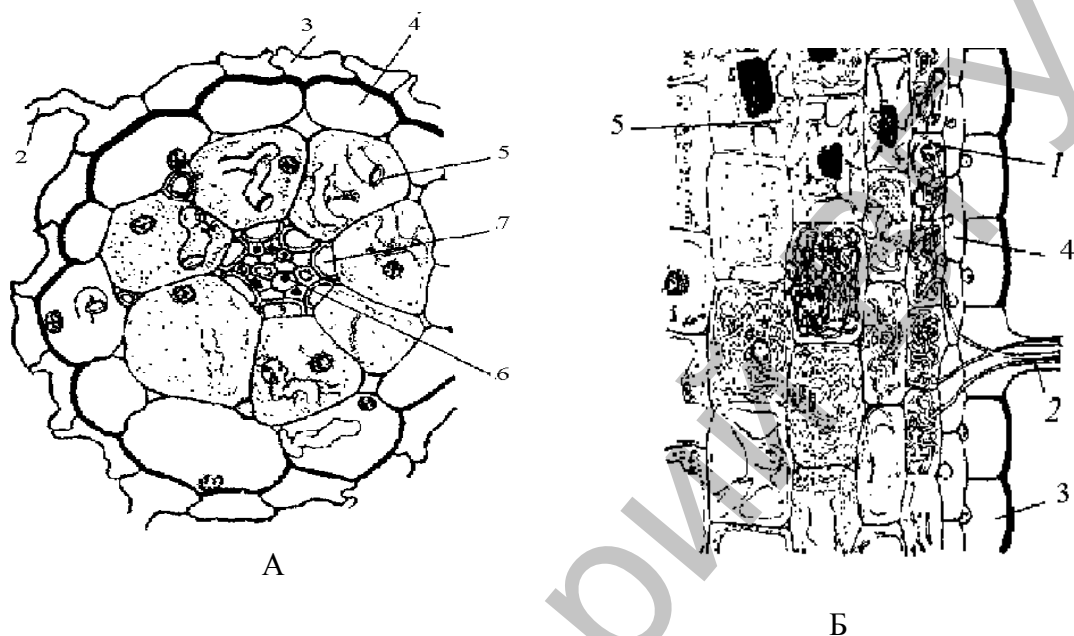


Рис. 65. Эндомикоризные корни (схема): А – поперечный срез корня щучки дернистой (*Deschampsia caespitosa*); Б – продольный срез периферии кортекса любки зеленоцветной (*Platanthera chlorantha*); 1 – гифы гриба; 2 – корневой волосок, через который вырастают гифы гриба; 3 – ризодерма; 4 – экзодерма; 5 – зона кортекса, заселенная грибом; 6 – стела корня; 7 – эндодерма.

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 почве.

ПОБЕГ

Цель: изучить строение и многообразие стеблей, листьев, почек; расширить представление о метаморфозах органов растений.

ПЛАН

- I. Понятие о побеге.
- II. Апекс побега.
- III. Первичное строение стебля.
- IV. Стебель однодольных.
- V. Вторичный рост стебля. Типы стебля.
- VI. Стебель древесных растений.
- VII. Лист. Линии эволюции листа.
- VIII. Морфология листа.
- IX. Анатомическое строение листовой пластинки.
- X. Экологическая анатомия листа.
- XI. Онтогенез листа.
- XII. Понятие о стеле. Классификация стел.
- XIII. Листорасположение. Его типы и закономерности.
- XIV. Нарастание и ветвление.
- XV. Почка. Классификация почек.
- XVI. Метаморфозы побега.

I. Понятие о побеге. Побег представляет собой целостную структурно-функциональную систему, способную к разнообразным видоизменениям, что связано с его мультифункциональностью и лабильностью в разных условиях существования. Побег, как и корень, является вегетативным органом растения. Главная внешняя черта, отличающая побег от корня, – это олиственность побега. Структурные элементы побега: стебель, лист, почка (схема 3). Узел – место прикрепления листа к стеблю. Участок стебля между соседними узлами – междоузлие (рис. 52). Внутренний угол между листом и стеблем – пазуха листа. Каждый повторяющийся элемент побега (узел с листом и почкой в пазухе этого листа и междоузлие) образует метамер. Побег, таким образом, состоит из серии метамеров, т.е. имеет метамерное строение.

II. Апекс побега. Строение апикальной меристемы побега сложнее, чем в корне. 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 (рис. 24).

В меристеме конусов нарастания побегов папоротников, хвощей, плаунов инициальные клетки хорошо выражены. Чаще всего инициальная клетка одна (рис. 66). Она отличается от остальных клеток апикальной меристемы более крупными размерами и имеет форму трехгранной пирамиды, выпуклое основание которой обращено наружу. Эта клетка расположена на самой верхушке конуса нарастания. У некоторых папоротников и плаунов инициальных клеток от двух до пяти. Очертания их продольных сечений трапецевидные. Конусы нарастания побегов голосеменных и покрытосеменных, типы апекса перечислены на с. 53.

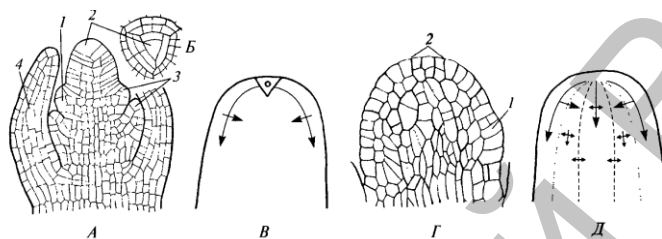


Рис. 66. Строение апексов побегов хвоща (*Equisetum sp.*) (А–В) и плауна (*Lycopodium sp.*) (Г–Д). Продольный срез апекса (А, Г), внешний вид сверху (Б) и схемы направлений делений клеток (В, Д): 1 – зачаток листа; 2 – инициаль/и; 3 – инициаль листового примordia; 4 – растущий лист.

Вегетативный апекс побега большинства цветковых построен по типу туники–корпуса. Туника (лат. оболочка) включает наружные слои клеток, делящихся антиклинально (перпендикулярно к поверхности). Корпус (лат. тело) – центральная группа клеток под туникой, делится в разных плоскостях, образуя основной объем побега. Корпус и каждый слой туники имеют свои собственные инициали. У двудольных в основном двуслойная туника, у однодольных – однослойная, реже двуслойная.

В то время как концепция туники–корпуса способствует пониманию расположения и роста клеток в самой апикальной меристеме, распознавание различных по характеру зон клеток в прилегающих к ней областях помогает выявить роль меристемы в дифференциацию тканей и структурных элементов побега. Наличие в апикальной меристеме зон, имеющих различные цитологические характеристики, объясняет цитогистологическая зональность.

Клетки зоны центральных материнских клеток 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 апикальных инициалей и центральных материнских кле-

ток. По периферии центральных материнских клеток находится слой, называемый 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 бугорка связано с изменением направления делений клеток, которому предшествует изменение ориентации микротрубочек в периферических слоях цитоплазмы. Осмотическое давление также влияет на рост примордия.

В период активного роста апикальная меристема побега образует листовые примордии (лат. *primordium* – первоначало) 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.

С появлением зачатков листьев наблюдается вакуолизация клеток, что 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.

III. Первичное строение стебля. 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.

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 основной 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 тяжелой 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 влагилицем. 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. Перимедуллярная зона особенно хорошо выражена у древесных растений.

IV. Стебель однодольных. У однодольных исходным является пучковый тип строения стебля, т.е. прокамбий залегает тяжами. Вторичная меристема – камбий – никогда не возникает, и поэтому отсутствуют вторичные проводящие ткани. Даже при утолщении стебель образован только первичными тканями.

В отличие от двудольных у многих однодольных под конусом нарастания закладывается особая *меристема первичного утолщения*. Боковые части этой меристемы, находящиеся на уровне самых молодых листовых зачатков, состоят из клеток, расположенных радиальными рядами. У кукурузы меристема первичного утолщения функционирует не очень активно. У рогоза она производит наружу большое количество клеток, в результате чего листовые зачатки приподнимаются и располагаются на одном уровне с конусом нарастания. У пальм листовые зачатки приподняты над конусом нарастания. Благодаря активности этой меристемы верхняя часть побега приобретает значительную толщину. Основание побега утолщается незначительно.

У многих однодольных растений нет четкой границы между первичной корой и стелой. У некоторых злаков, кроме кукурузы (рис. 67), стебель полый, с хорошо выраженными узлами, называется соломиной. Соломина характеризуется сильным развитием механической ткани, которая образует кольцо на периферии стебля. Может быть частичная лигнификация оболочек живых паренхимных клеток. У зрелых растений хлоренхима разрушается, и соломина приобретает золотисто-желтую окраску.

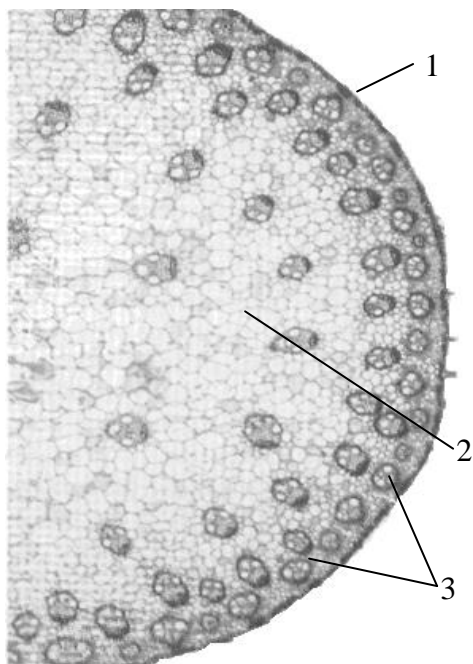


Рис. 67. Строение стебля однодольных: кукурузы сахарной (*Zea mays*): 1 – эпидерма; 2 – паренхима; 3 – закрытые коллатеральные пучки.

детерминированы задолго до начала камбиальной деятельности. В зависимости от места образования участки камбия называются пучковым или межпучковым камбием.

У травянистых двудольных растений выделяют три типа вторичного анатомического строения стебля: пучковый, промежуточный, непучковый.

При развитии стебля пучкового типа пучковый камбий образует вторичную ксилему и флоэму, межпучковый камбий производит только паренхиму, которая образует первичные сердцевинные лучи, и соединяет сердцевину с периферическими участками стебля. Пример: кирказон крупнолистный (*Aristolochia macrophylla*).

При образовании стебля промежуточного типа четко выраженных сердцевинных лучей нет. Межпучковый камбий кроме паренхимы образует дополнительные коллатеральные пучки, которые располагаются между основными пучками и отличаются от них меньшими размерами и отсутствием над ними механической ткани перициклического происхождения. При продолжительном действии камбия вторичных пучков становится все больше. Они разрастаются, сливаются между собой. Пример: подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus*).

При переходе ко вторичному строению стебель непучкового типа образуется, когда в стебле, имеющем первичное строение, прокамбий закладывается в виде сплошного кольца. Тогда из прокамбия образуется сплошное кольцо камбия и, соответственно, сплошное кольцо вторичной ксилемы и флоэмы. От сердцевины к периферии стебля идут однорядные тяжи паренхимы, функция которых такая же, как и сердцевинных лучей. Пример: лен посевной (*Linum usitatissimum*).

При переходе ко вторичному анатомическому строению перичкл часто превращается в склеренхиму. Первичная кора претерпевает незначительные изменения.

Формы стебля на поперечных срезах травянистых растений представлены на рис. 68.

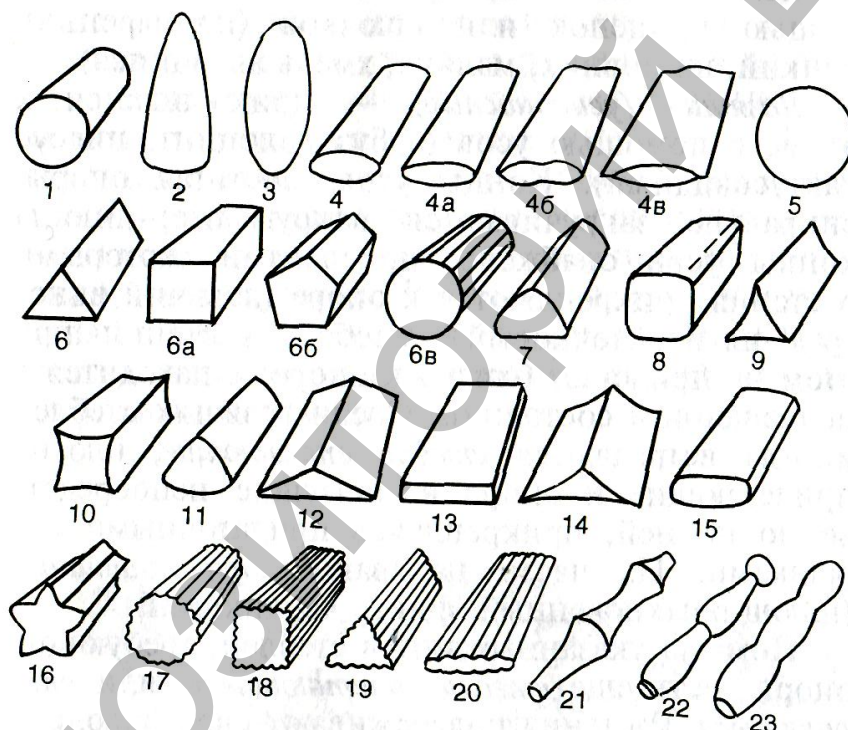


Рис. 68. **Основные формы стебля:** 1 – цилиндрический; 2 – конический; 3 – веретеновидный (вальковатый); 4 – сплюснутый (эллиптический); 4а – сплюснутый (линзообразный); 4б – сплюснутый (с выемкой посередине); 4в – сплюснутый (обоюдоострый); 5 – шаровидный (сферический); 6 – угловатый (трехгранный); 6а – угловатый (четырёхгранный); 6б – угловатый (пятигранный); 6в – угловатый (многогранный); 7 – тупотреугольный; 8 – тупочетырёхугольный; 9 – вогнутотреугольный; 10 – вогнуточетырёхугольный; 11 – выпуклотрёхугольный; 12 – сплюснутотрёхугольный; 13 – сплюснуточетырёхугольный; 14 – сплюснутовогнутотрёхугольный; 15 – сплюснутовыпуклочетырёхугольный; 16 – ребристый; 17–20 – бороздчатый; 21 – узловатый; 22 – членистый; 23 – четковидный.

VI. Стебель древесных растений. У древесных и кустарниковых двудольных, а также у хвойных вторичные утолщения продолжают много лет, стволы у некоторых видов достигают несколько метров в диаметре. Утолщения связаны с деятельностью длительно функционирующего камбия. Клетки камбия сильно вакуолизированы. Состав цитоплазмы клеток камбия изменяется по сезонам.

В камбиальной зоне или камбиальном кольце встречаются две формы клеток: вытянутые в вертикальном направлении веретеновидные клетки (инициали) и вытянутые в горизонтальном направлении шаровидные 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 высокоспециализированными, 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 вовнутрь 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 транспорт питательных веществ осуществляется по симпласту.

И, наконец, по межклетникам осуществляется газообмен.

Древесина

Древесина образуется камбием и нарастает в центробежном направлении. Так как в умеренной 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) (рис. 69).

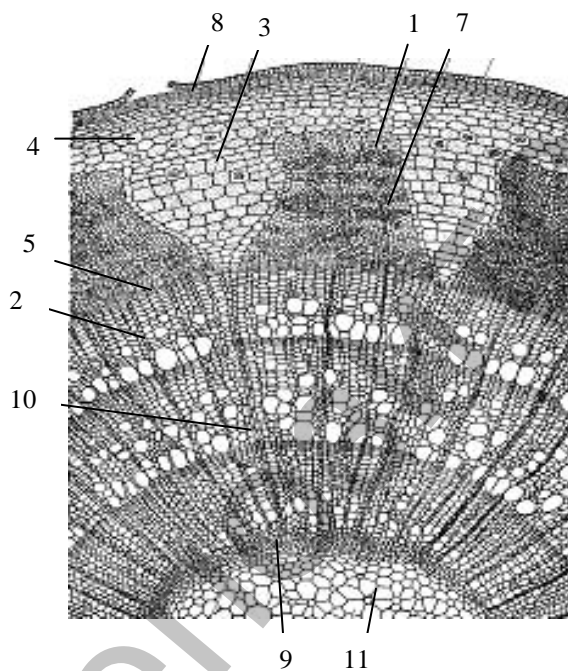


Рис. 69. **Строение трехлетнего стебля липы сердцевидной (*Tilia cordata*) на поперечном срезе:** 1 – волокна вторичной флоэмы; 2 – вторичный луч; 3 – дилатирующий во флоэме луч; 4 – паренхима коры; 5 – камбий; 6 – древесина (ксилема); 7 – вторичная флоэма; 8 – феллема; 9 – перимедулярная зона; 10 – первичный луч; 11 – паренхимная ткань (сердцевина).

По размещению сосудов в годовом приросте (годичном кольце) 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 годичному кольцу, 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 запасующую функции, то и в ее состав входят кроме элементов ксилемы механическая ткань в виде склеренхимы и запасующая 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 продвинутых в эволюционном плане растений есть специализированная механическая ткань (склеренхима: волокна либриформа). 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 – ксилемные, или древесинные, волокна, 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 запасующую и частично проводящую роль. Клетки паренхимы живые. Размещается древесная паренхима горизонтальными и вертикальными рядами. Горизонтальные ряды образуют сердцевинные лучи. Вертикальные ряды образуют собственно древесную паренхиму.

Если древесная паренхима рассеяна по всему годичному кольцу, то это диффузная паренхима. Характерна для древесины липы, дуба, груши. Если древесная паренхима размещается вокруг сосудов, это паратрахеальная паренхима. Например, древесина ясеня, клена. По внешней границе годового прироста располагается терминальная паренхима. Пример: древесина ивы, лиственницы, магнолии.

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 древе-

сина – заболонь. В заболони закупоривание сосудов тилами происходит только в ответ на поранения и инфекции.

Древесина хвойных растений

Особенность ее строения – это отсутствие сосудов. Трахеальные элементы 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 сплюснены в радиальном направлении, толстостенные. У сосен (рис. 70) 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.

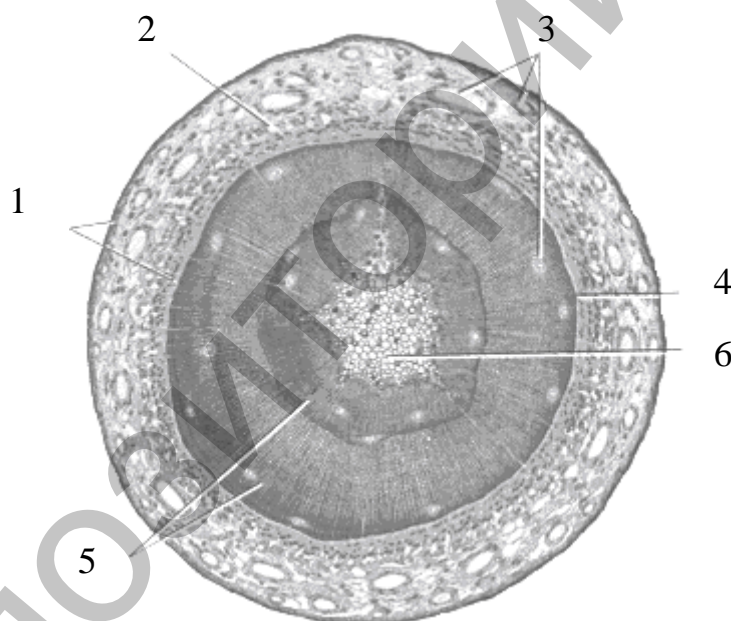


Рис. 70. Поперечный разрез стебля сосны: 1 – кора; 2 – вторичная флоэма; 3 – смоляные ходы; 4 – камбий; 5 – вторичная ксилема; 6 – сердцевина.

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.

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 рас-

тения. 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 оболочек. У хвойных она более плотная и темная, чем окружающая ткань. Ее трахеиды короче, чем трахеиды нормальной древесины.

Вторичная кора

Вторичная кора объединяет все ткани снаружи от камбия (в отличие от первичной коры, которая формируется при дифференциации клеток первичной меристемы).

В состав вторичной коры входят вторичная флоэма, склеренхима (лубяные волокна и каменистые клетки), основная паренхима. Совокупность механических элементов называют твердым лубом, проводящие элементы флоэмы и основная паренхима образуют мягкий луб (рис. 71).

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 во вторичной коре расширяются и напоминают треугольник, вершина которого направлена в сторону камбия. Такая паренхима называется дилатационной (лат. *dilatatio* – расширение). Дилатационная паренхима предохраняет луб от разрыва при росте стебля в толщину (рис. 71).

У хвойных вторичная флоэма имеет более простое строение. В лубе голосеменных гистологические элементы размещаются равномерно и, конечно, присутствуют смоляные каналы (рис. 70).

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.

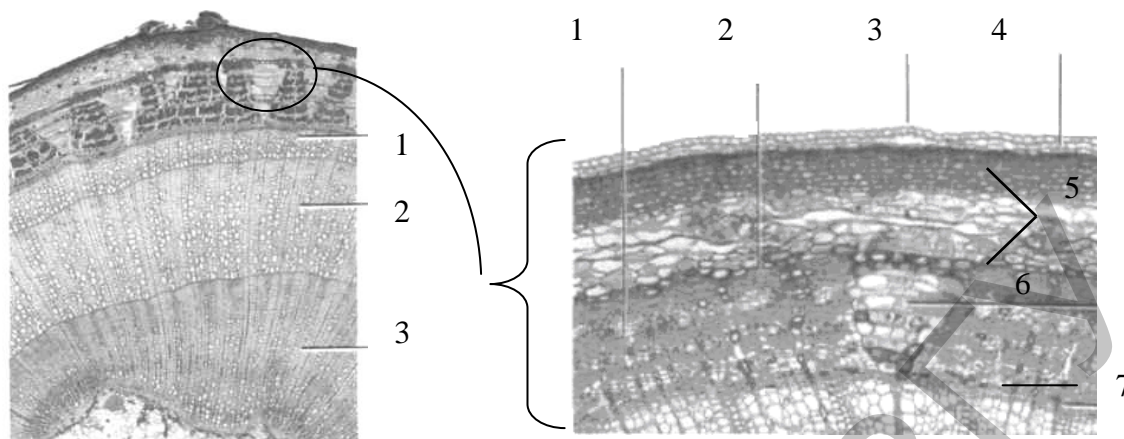


Рис. 71А. Поперечный срез стебля липы:

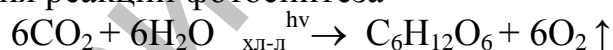
- 1 – самое молодое годовичное кольцо;
- 2 – ранняя древесина;
- 3 – поздняя древесина.

Рис. 71Б. Фрагмент коры:

- 1 – вторичная флоэма;
- 2 – волокно вторичной флоэмы;
- 3 – остатки эпидермы;
- 4 – перидерма;
- 5 – первичная кора;
- 6 – дилатированный флоэмный луч;
- 7 – камбий.

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

Из уравнения реакции фотосинтеза



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

Вся эволюция листа 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. Из современных растений представителями микрофильной линии эволюции являются плаунообразные.

По макрофильной линии эволюции лист возник в результате сплющивания, размещения теломов в одной плоскости и последующего объединения их в одно целое (рис. 72). При этом была утеряна

способность к длительному верхушечному нарастанию и ветвлению. Макрофильная линия эволюции характерна для папоротникообразных и других таксонов высших споровых и семенных растений.

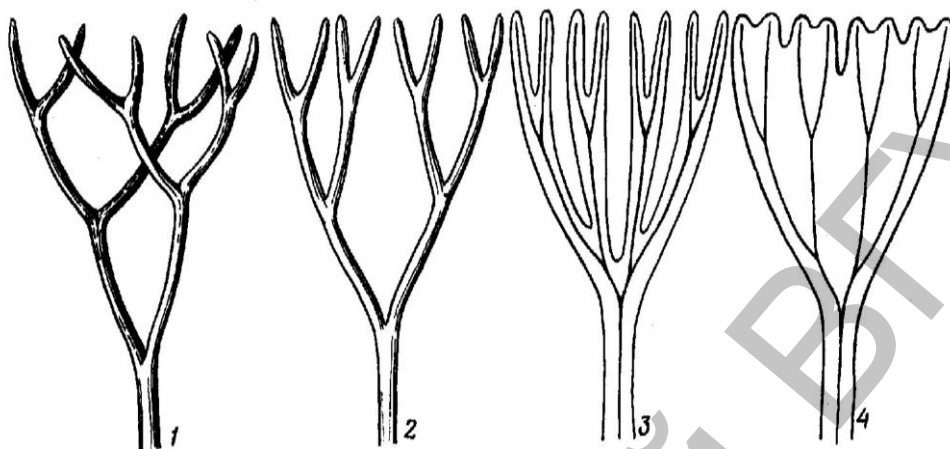


Рис. 72. Схема возникновения плоского листа из группы теломов:
1–4 – последовательные этапы.

VIII. Морфология листа. Сформированный лист обычно состоит из листовой пластинки, черешка, основания листа (рис. 73). Черешок – узкая стеблевидная часть листа между листовой пластинкой и узлом побега, при помощи которой лист ориентируется в пространстве и размещается наиболее благоприятно относительно света. В черешке хорошо развиты проводящие и механические ткани. При листопаде у древесных растений в черешке формируется отдельный слой.

Самая нижняя часть листа, сочлененная со стеблем, называется основанием листа.

Оно может принимать разнообразную форму, а в виде небольшого утолщения называется листовой подушечкой. Чаще при основании листа имеются разной формы и размера парные боковые выросты – прилистники. Они могут быть листовидными и служить дополнительной ассимилирующей поверхностью (рис. 73). Игловидные прилистники выполняют функции защиты растения. Встречаются чешуевидные, пленчатые прилистники. В процессе эволюции наблюдается редукция прилистников, и у эволюционно молодых растений они рано опадают или вообще отсутствуют.

У некоторых злаков, зонтичных (сельдерейных) основание листа разрастается и образует замкнутую или незамкнутую трубку – влагалище листа (рис. 73). У осоковых – замкнутое листовое влагалище. Влагалище листа способствует длительному сохранению интеркалярной меристемы и служит средством дополнительной опоры побега.

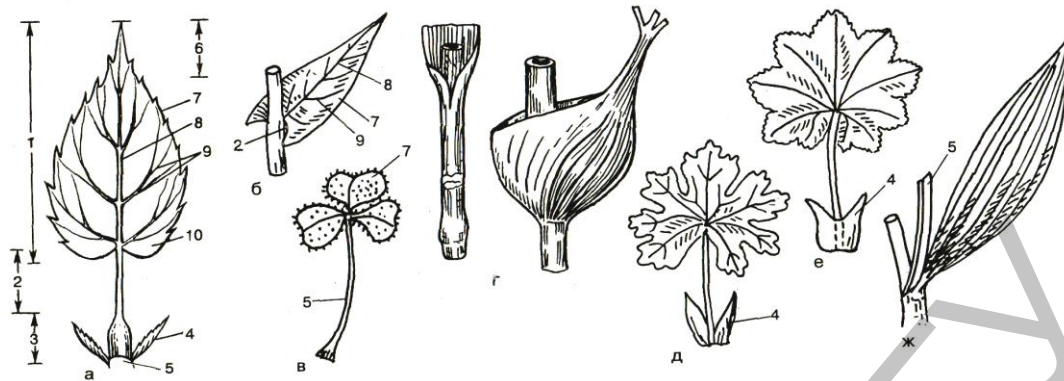


Рис. 73. Части листа: а – черешковый; б – сидячий (2 – основание листовой пластинки); в – с подушечкой у основания (5 – рахис, 7 – край листочка); г – с влагалищем; д – со свободными прилистниками; е – с приросшими прилистниками; ж – с пазушными прилистниками (5); 1 – листовая пластинка; 2 – черешок; 3 – основание листа; 4 – прилистники; 5 – основание листа; 6 – верхушка листовой пластинки; 7 – край листовой пластинки; 8 – средняя жилка; 9 – боковые жилки; 10 – основание листовой пластинки.



Рис. 74. Листья с прилистниками, раструбом, «ушками»: 1 – дуб; 2 – липа; 3 – черемуха; 4 – земляника; 5 – горох; 6 – чина; 7 – полынь – чернобыльник; 8, 8а – гречишка; P – раструб; Y – «ушки».

В местах перехода влагалища в листовую пластинку образуются язычки и ушки. Ушки в виде двух бесцветных выростов охватывают стебель, не срастаясь с ним, повышают прочность прикрепления листа к стеблю. Язычок в виде пленочки, оторочки, волосков плотно прилегает к стеблю, препятствуя попаданию воды внутрь влагалища, защищает находящуюся в основании междоузлия зону интеркалярного роста. Размеры, строение язычков и ушек имеют диагностическое значение. Характерны для представителей злаковых (мятликовых). Так, у овса хорошо развит язычок, у ячменя – ушки.

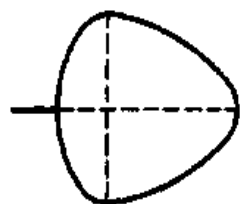
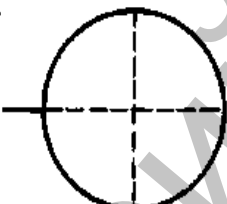
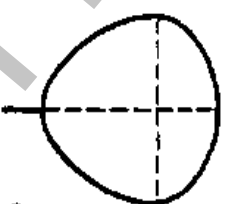
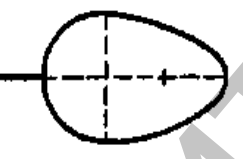
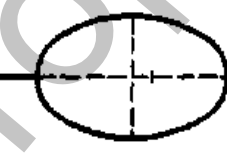
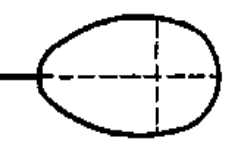

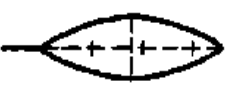
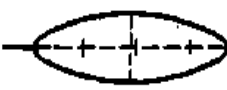
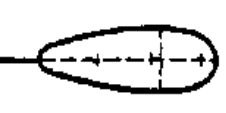
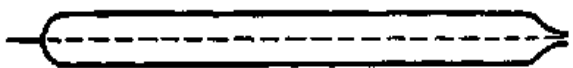
	Наибольшая ширина находится ближе к основанию листа	Наибольшая ширина находится посередине листа	Наибольшая ширина находится ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или превышает ее очень мало	 Широкояйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину в 1/2 – 2 раза	 Яйцевидный	 Эллиптический	 Обратнояйцевидный
Длина превышает ширину в 3-4 раза	 Узкояйцевидный	 Ланцетный  Продолговатый	 Обратно-узкояйцевидный
Длина превышает ширину более чем в 5 раз	 Линейный		

Рис. 75. Обобщенная схема форм листьев.

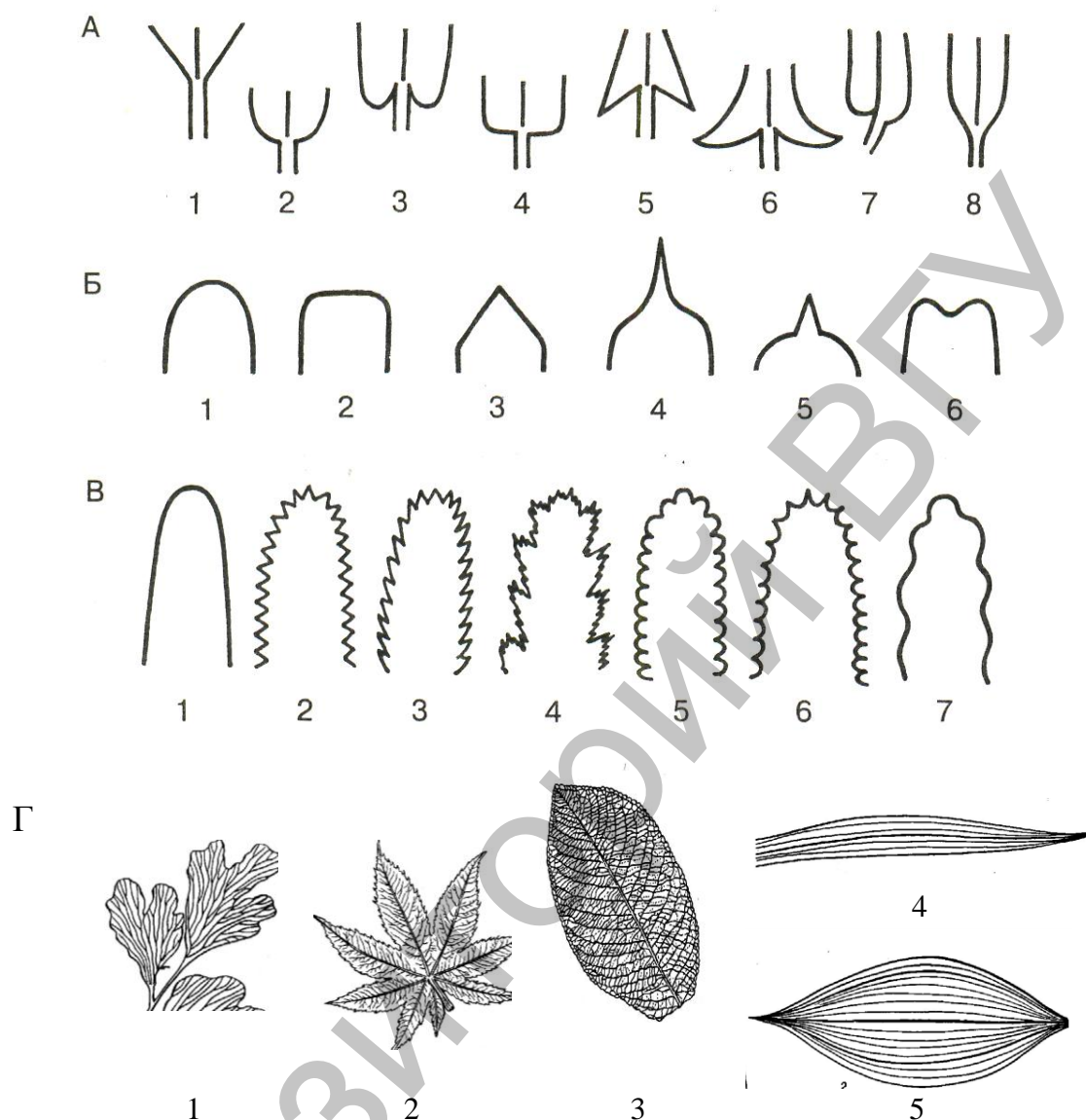


Рис. 76. Морфологические признаки листа: А – форма основания листовой пластинки: 1 – клиновидная; 2 – округлая; 3 – сердцевидная; 4 – усеченная; 5 – стреловидная; 6 – копьевидная; 7 – неравнобокая; 8 – суженная. Б – форма верхушки листовой пластинки: 1 – тупая; 2 – усеченная; 3 – острая; 4 – заостренная; 5 – остроконечная; 6 – выемчатая. В – край листовой пластинки: 1 – цельнокрайний лист; 2 – зубчатый; 3 – пильчатый; 4 – двоякопильчатый; 5 – городчатый; 6 – выемчатый; 7 – волнистый. Г – жилкование листовой пластинки: 1 – дихотомическое; 2 – пальчатое; 3 – перистое (сетчатое); 4 – параллельное; 5 – дуговидное.

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

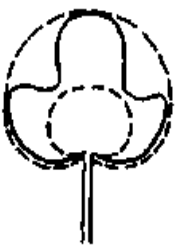

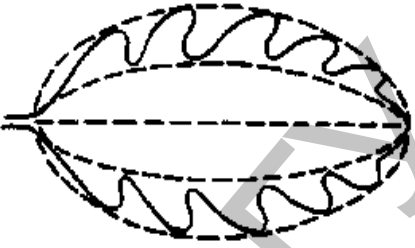

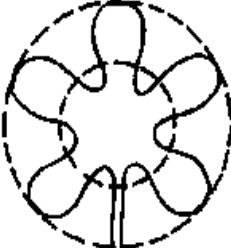
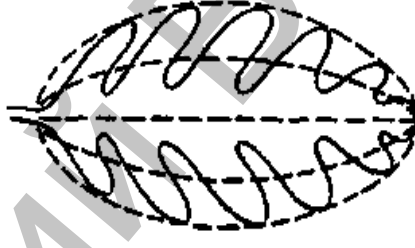

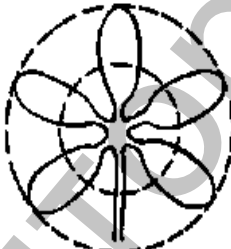
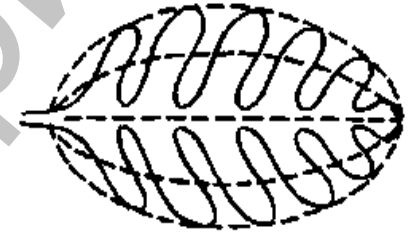


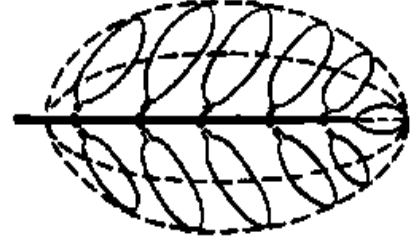
		Тройчато- (трех)	Пальчато-	Перисто-
Простые листья	Лопастный (меньше чем до полови- ны ширины полу- пластинки)			
	Раздельный (глубже половины ширины полу- пластинки)			
	Расчлененный (до основания)			
	Сложные листья (листочки на черешочках с сочленениями)			

Рис. 77. Типы расчленения пластинки простого листа.

Основная часть листа – листовая пластинка (рис. 75–78). В результате неравномерного освещения верхней и нижней сторон листа пластинка большинства двудольных растений 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 (рис. 79).



Рис. 78. **Сложные листья:** 1 – тройчатосложный; 2 – пальчатосложный; 3–4 – парно-перистосложный; 5 – непарно-перистосложный; 6 – прерывчато-перистосложный; 7 – дважды-перистосложный; 8 – трижды-перистосложный.

IX. Анатомическое строение листовой пластинки. Как корень и стебель, лист состоит из покровной, проводящей и основной тканей. В качестве покровной ткани у него сохраняется эпидерма.

Устьица в основном встречаются на нижней поверхности листа (см. с. 56–57). 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 (рис. 80). 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 (см. с. 81). В листьях встречаются склереиды разных размеров и очертаний. У чая, камелии они находятся в мезофилле. У двудольных мезофилл дифференцированный. Палисадный мезофилл размещается к верхней стороне пластинки, губчатый – к нижней (рис. 79). У однодольных средней полосы (пшеница, овсяница и др.) мезофилл более или менее однородный.

Проводящие пучки листа называются жилками, а система их распределения и взаимосвязь – жилкование. Особенности расположения проводящих пучков в листовых пластинках обуславливают разные типы жилкования, которое может быть дихотомическим, параллельным, дуговидным, пальчатым и перистым (рис. 76).

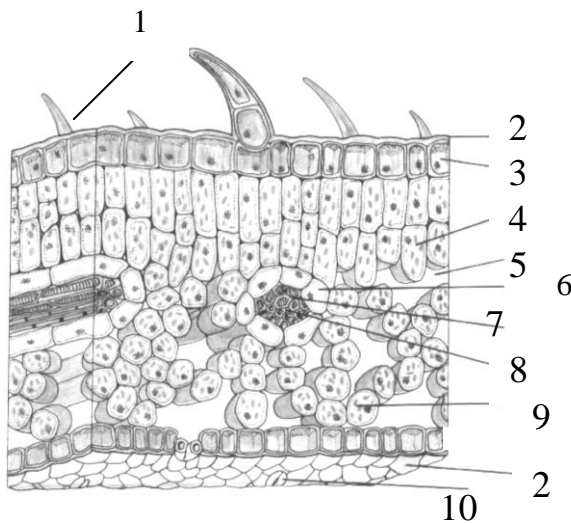


Рис. 79. Разрез листа:

- 1 – волоски эпидермы;
- 2 – кутикула;
- 3 – верхний эпидермис;
- 4 – палисадный мезофилл;
- 5 – межклеточное пространство;
- 6 – обкладка пучка;
- 7 – ксилема;
- 8 – флоэма;
- 9 – губчатый мезофилл;
- 10 – устьице.

В зависимости от того, как жилки более высоких порядков ветвления связаны между собой, различают 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 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, и каждая из них – 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 – комиссу-

ральными 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 клеточеспутников.

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 злаков склеренхима ассоциирована с пучками. У выходцев из сухих субтропиков и тропиков (кукуруза, просо, сорго и др.) клетки паренхимы, расположенные вокруг проводящих пучков, имеют большие размеры, содержат большое количество хлоропластов, образуют ассимиляционные обкладки пучков (рис. 80).

Обкладки простираются до окончаний проводящих пучков. Благодаря обкладке значительно увеличивается поверхность контактов между мезофиллом и проводящими тканями.

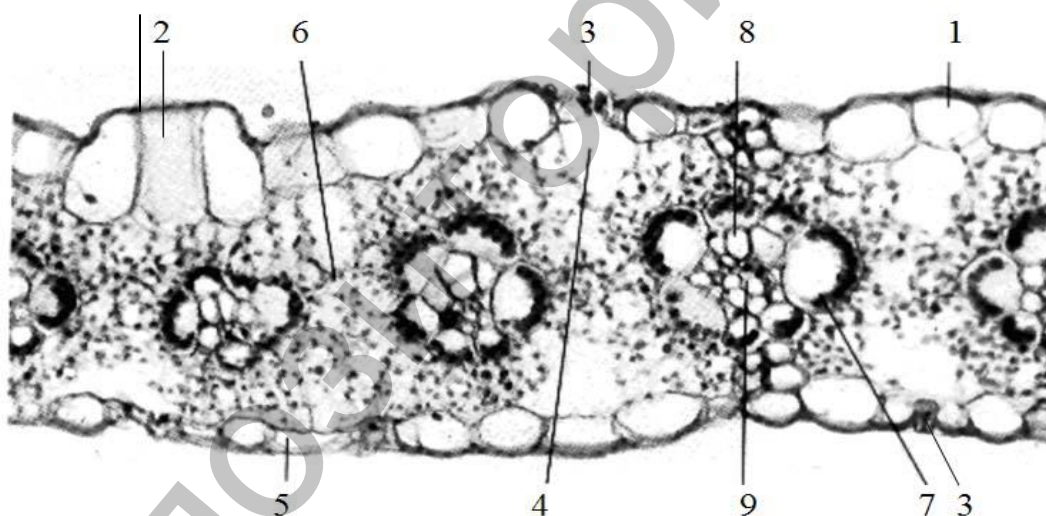


Рис. 80. **Строение листа кукурузы:** 1 – верхний эпидермис; 2 – моторные (двигательные) клетки; 3 – устьице; 4 – подустьичная полость; 5 – нижний эпидермис; 6 – мезофилл; 7 – клетки обкладки; 8 – ксилема; 9 – флоэма.

Колленхима, встречающаяся только у двудольных растений, обычно располагается в виде субэпидермальных тяжей против наиболее крупных проводящих пучков и средней жилки, иногда, как у фикуса, тяжи этой ткани примыкают к проводящим пучкам сверху и снизу.

Ткань, ассоциирующаяся с крупными жилками, возвышается над поверхностью листа и образует выступы. Участок ткани, заключенный между выступами жилок, называют интеркостальной зоной (лат. *costa* – ребро).

Листья голосеменных менее разнообразны по структуре, чем листья покрытосеменных. На примере анатомического строения хвоинки сосны можно проследить приспособленность к перенесению низких температур зимой и способность к жизни в течение нескольких лет. Хвоинка сосны обыкновенной имеет толстостенную эпидерму с мощной кутикулой и глубоко погруженными устьицами (рис. 81). 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 (рис. 38, 81).

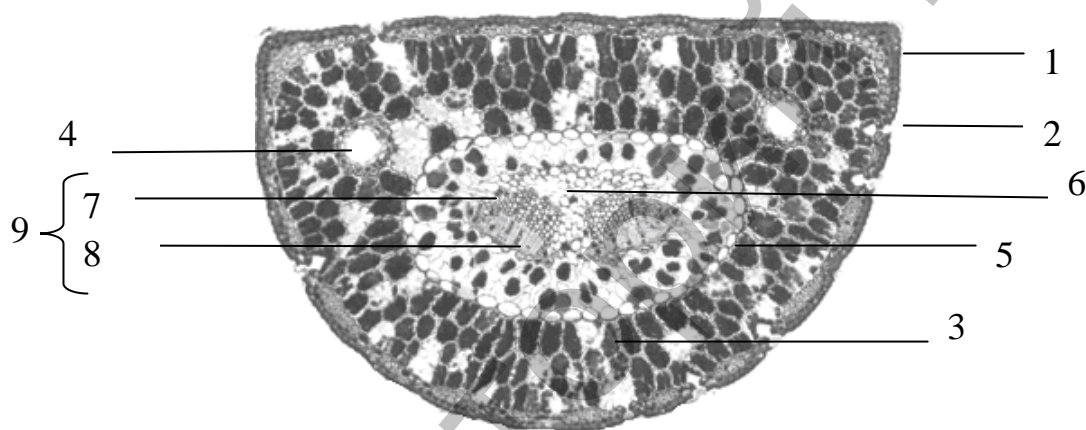


Рис. 81. Поперечный разрез хвоинки сосны: 1 – эпидерма; 2 – устьице; 3 – складчатый мезофилл; 4 – смоляной ход; 5 – эндодерма; 6 – трансфузионная ткань; 7 – ксилема; 8 – флоэма; 9 – проводящий пучок.

В центре хвоинки находятся проводящие пучки. Обычно два, реже один. Между пучками – склеренхима. 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 субериновую пластинку на более поздних. В зрелом состоянии клетки эндодермы имеют вторичные лигнифицированные оболочки.

Х. Экологическая анатомия листа. Анатомическое строение листовой пластинки выявляет пластичность. Строение изменяется в зависимости от условий существования и размещения листьев на растении. Так, клетки северных растений менее вакуолизированы, имеют круп-

ные хлоропласты. В строме выявляется много крахмальных зерен. Тилакоидная система хлоропластов развита слабее. Численность митохондрий в 2–2,5 раза выше (см. с. 32). ЭПР и аппарат Гольджи развиты сильнее. Подобные особенности субмикроскопического строения клеток мезофилла растений Севера характеризуются как важные адаптивные признаки, способствующие выживанию растений в суровом климате.

У растений, приспособленных к дефициту влаги, холоду, отмечаются утолщенные клеточные оболочки, особенно в эпидерме. Над эпидермой – толстый слой кутикулы. С поверхности кутикула покрыта воском, от чего зависит сизоватый оттенок листьев. Устьица погружены в углубления, выстланные эпидермальными волосками. Так, устьица листа ковыля, степного злака, расположены лишь на верхней стороне и притом на боковых сторонах бороздок. При свертывании листа происходит сужение бороздок, в результате чего устьица оказываются в защищенном от иссушающего влияния внешней среды положении. 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. Такой слой значительно превышает толщину мезофилла и предохраняет живые ткани от высыхания. Волоски способны улавливать влагу воздуха ночью и улучшать водный режим растения. Листья и стебель лебеды раскидистой умеренной зоны покрыты многочисленными пузыревидными волосками в виде 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 растений близких таксономических единиц при расселении в разных экологических условиях приобретают неодинаковое развитие и носят приспособительный характер.

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

Помимо температуры, влажности еще один важный абиотический фактор – свет, на который растение реагирует структурными изменениями. Листья, развивающиеся на прямом солнечном свете, мельче, но толще теневых в результате развития палисадного мезофилла (рис. 82).

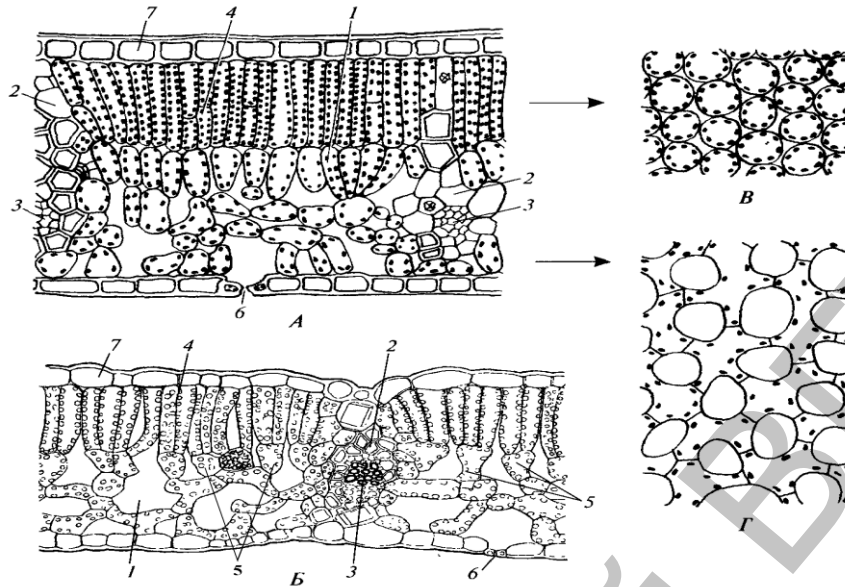


Рис. 82. Строение листовой пластинки светового (А) и теневого (Б) листьев в поперечном сечении и палисадная (В) и губчатая (Г) хлоренхима у бука европейского: 1 – губчатая хлоренхима; 2 – обкладка проводящего пучка; 3 – проводящий пучок; 4 – палисадная паренхима; 5 – собирательные клетки; 6 – устьице; 7 – эпидерма. Собирательные клетки находятся в мезофилле листа некоторых растений, расположены под палисадной паренхимой, имеют воронкообразную форму. Более широкая их сторона прикасается к двум–трем палисадным клеткам, более узкая, нижняя, примыкает к одной из нижележащих клеток, прилегающих к проводящему пучку.

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

XI. Онтогенез листа. В онтогенезе листа закладываются в форме небольших бугорков как боковые выросты апикальной меристемы. В образовании листового бугорка принимают 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 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 непродолжительный. За ростом апекса и краев пластинки следует интеркалярный рост (рис. 83–86). Развитие лис-

товой 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. Если такой перетяжки 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.

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

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.

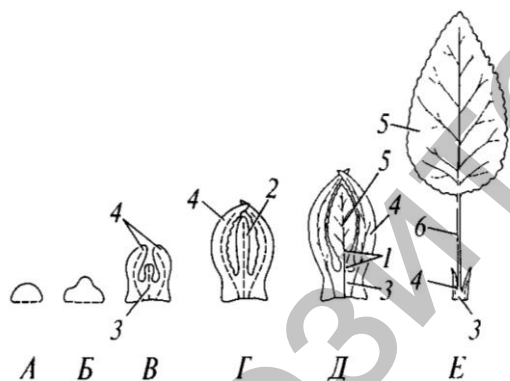


Рис. 83. Последовательные стадии развития листа (А–Д) и взрослый лист (Е): 1 – дифференцирующийся черешок; 2 – листовая ось; 3 – основание листа; 4 – прилистник; 5 – пластинка листа; 6 – черешок.

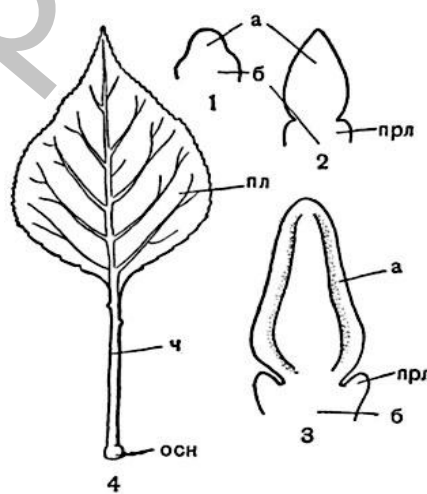


Рис. 84. Развитие простого листа сливы (*Prunus domestica*): 1–3 – стадии развития листа; 4 – развитый лист; а – верхняя часть; б – нижняя часть листового примордия; прл – прилистники; ч – черешок листа; пл – пластинка; осн – основание листа.

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

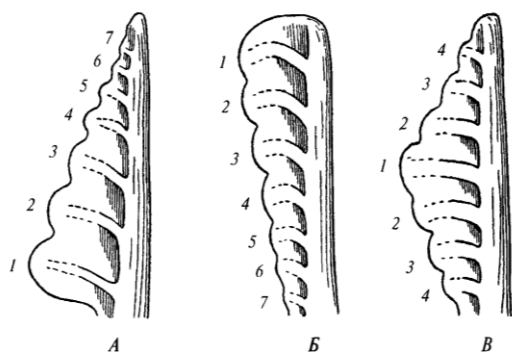


Рис. 85. Типы формирования листовой пластинки: А – акропетальный; Б – базипетальный; В – дивергентный. Цифры обозначают порядок появления элементов пластинки.

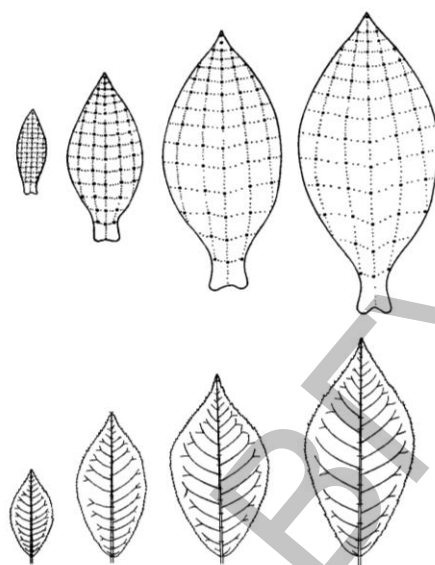


Рис. 86. Поверхностный рост пластинки листа.

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 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 живут от двух до шести и более лет.

В каменистых пустынях юго-западной Африки произрастает вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*). Это дерево-карлик имеет длинный корень, толстый и короткий ствол (до 50 см высотой и до 1 м толщиной) и два крупных листа, сохраняющихся в течение всей жизни (до 2000 лет). Листья достигают 2–3 метров 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 (22200 устьиц на 1 см²).

В любых случаях продолжительность жизни листьев значительно меньше продолжительности жизни осевых органов растения.

Активное отделение листьев от ветвей без повреждения ее живых тканей называется опадением. Сезонный листопад деревьев – результат 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 (рис. 87).

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. Утрачивается цементирующая способность срединной пластинки (отчасти в результате удаления из нее кальция), происходит ферментативное разрушение клеточных оболочек, приводящее к отделению клеток друг от друга.

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.

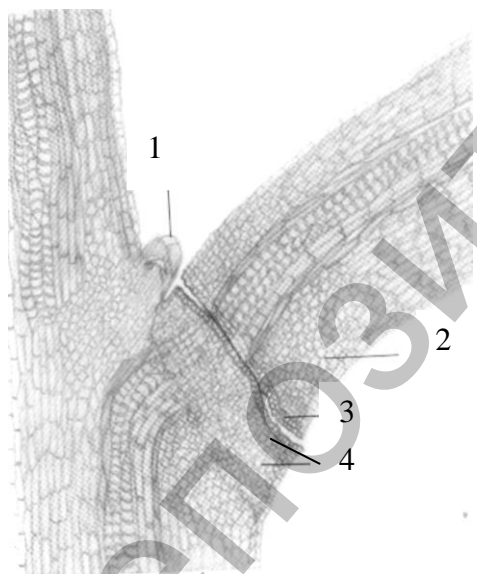


Рис. 87. **Образование отделительного слоя:**

- 1 – пазушная почка;
- 2 – черешок;
- 3 – отделительный слой;
- 4 – защитный слой суберинизированных клеток.

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. В осевом цилиндре формируется паренхимная зона – листовая лакуна, или листовая щель. Количество листовых следов и листовых лакун разное.

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

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

ХII. Понятие о стеле. Классификация стел. Лакуны, сердцевина, межпучковые зоны, проводящая система и расположенный по периферии проводящей системы перцикл составляют осевую часть 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 простотела. 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 (рис. 88). В одном случае стела образует глубокие выросты в сторону коры и на поперечном срезе имеет форму звезды. Это актиностела (плаун редкий, древние представители отдела Плауновидные). У плауна булавовидного ксилема расчленена на тяжи. Флоэма окружает тяжи ксилемы снаружи и находится в промежутках между ними. Такой тип стелы – плектостела (греч. *plektos* – сплетенный).

Второй, биологически более перспективный путь развития – это появление паренхимной сердцевинки в центре стелы. Это сифоностела (греч. *siphōn* – трубка). Характерна для папоротников. Модификации сифоностелы: эктофлоидная (флоэма снаружи от ксилемы); амфифлоидная сифоностела (и наружная, и внутренняя флоэма); диктиостела (вид сетчатой трубки). 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. *dictyon* – сеть). Это диктиостела.

Еще больше паренхиматизирована стела современных цветковых. Стела, представляющая собой систему проводящих тяжей и межпучковых зон, – эвстела (греч. *eu* – хороший). У хвощей формируется модификация эвстелы, характеризующаяся своеобразием прохождения проводящих пучков по стеблю. Стелу хвощей называют артростелой (лат. *arthrus* – членистый). Перикакла в ней нет.

У однодольных листовые следы доходят до центра стебля, затем отклоняются к периферии. Поэтому на поперечном сечении стебля пучки кажутся разбросанными без всякого порядка. Название стелы однодольных – атактостела (греч. *ataktos* – беспорядочный). Для нее характерна высокая степень паренхиматизации, когда каждый листовой след «погружен» в паренхиму.

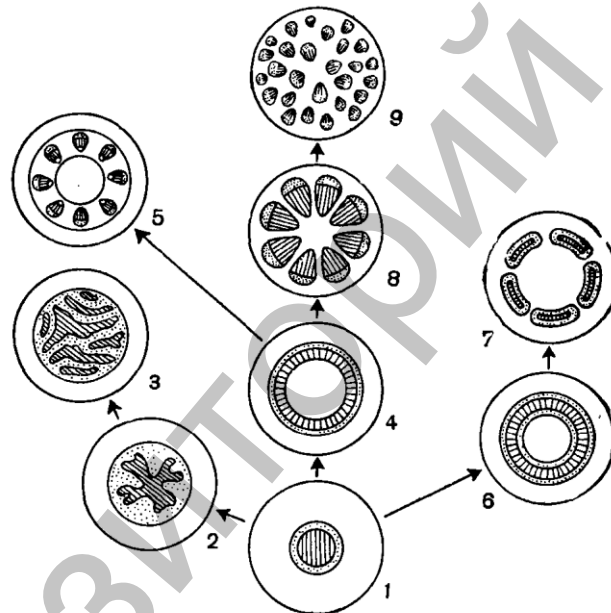


Рис. 88. **Схема эволюции стелы:** 1 – протостела; 2 – актиностела; 3 – плектостела; 4 – эктофлойная сифоностела; 5 – артростела; 6 – амфифлойная сифоностела; 7 – диктиостела; 8 – эвстела; 9 – атактостела.

Стелярная теория полезна в сравнительных и филогенетических исследованиях сосудистых растений.

ХIII. Листорасположение. Его типы и закономерности. Изучению вопросов листорасположения посвятили труды многие ученые: Ш. Бонне (1754), С. Швенденер (1878), Л. Плантефоль (1946–1948), Ю. Урманцев (с 1963 г.).

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 Леонардо из Пизы, более известного как Фибоначчи (сын Боначчо): 0, 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.).

Продольные ряды листьев побега – ортостихи (греч. *orthos* – прямой, *stychos* – линия). 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 (рис. 89).

При круговом филлотаксисе, чтобы узнать, сколько ортостих, нужно количество листьев в круге умножить на два. Например, если 3 листа в круге умножить на 2, получим 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, но разных листовых циклов): 13 и 26, 14 и 27, 15 и 28...

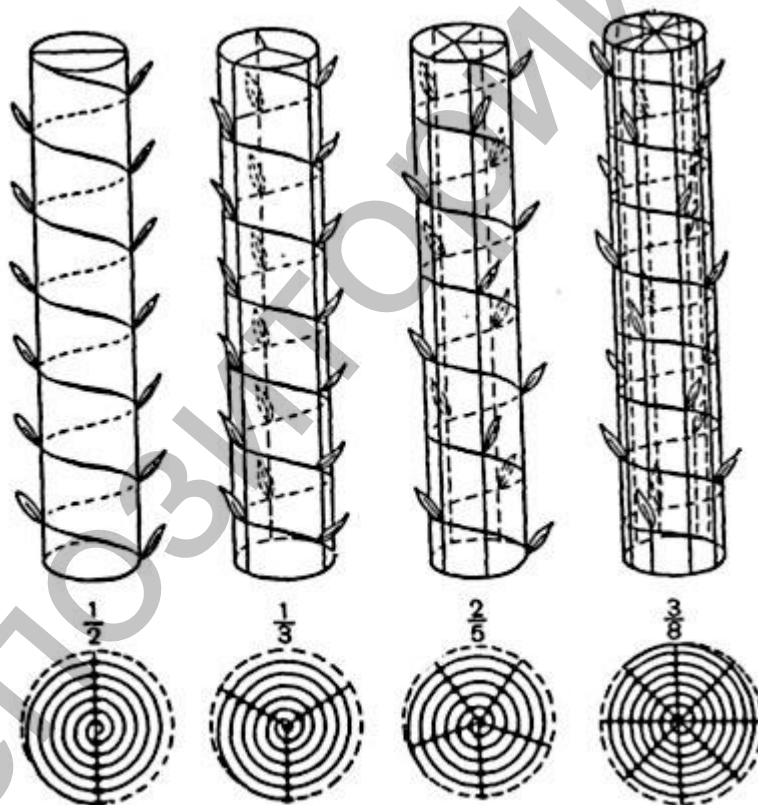


Рис. 89. Спиральное листорасположение в $1/2$, $1/3$, $2/5$ и $3/8$.

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

Угол дивергенции между последовательными листовыми зачатками составляет $138^\circ 27'$ и измеряется в плоскости, перпендикулярной продольной оси побега. Этот угол легче увидеть при разглядывании побега с его верхушки. Итак, угол дивергенции – угол между направ-

лениями расхождения из центра ближайших по времени появления примордиев (листьев).

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. Это значит 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, расположенными 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 до конца не поняты.

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

Нарастание – 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, тогда мы говорим о моноподиальной системе нарастания. В этом случае формируется типичная пирамидальная крона дерева, как у ели. Моноподиальное нарастание встречается у дуба, клена, а у травянистых растений – одуванчика, подорожника.

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 обгоняет главный побег. Через некоторое время апикальная меристема этого побега отмирает, а его вновь обгоняет боковой побег и т.д. Такая система нарастания, для которой характерен обгон, называется симподиальной. Свойственна тополи, березе, липе, багульнику, бруснике и другим растениям. 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. Суть апикального доминирования 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 обгоняет одна боковая, образуется монохазильная побеговая система. Если верхушечная почка отмирает, а обгон 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 полихазии.

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 (рис. 90).

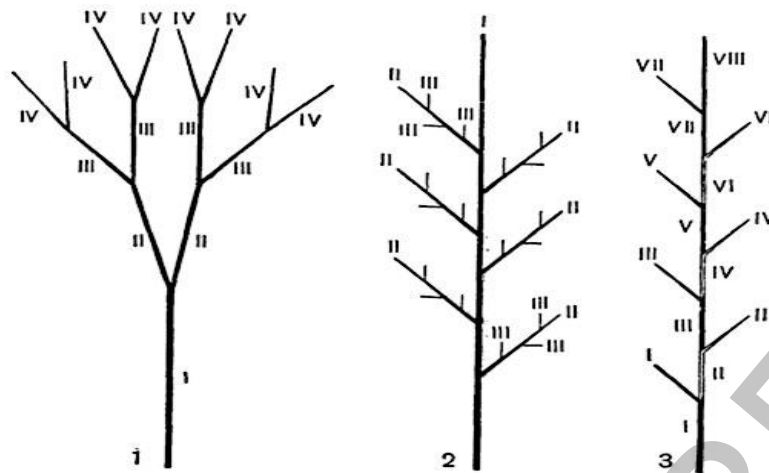


Рис. 90. **Схема ветвления:** 1 – верхушечное дихотомическое; 2–3 – боковое.
Нарастание: 2 – моноподиальное; 3 – симподиальное. Одинаковыми цифрами обозначены оси (ветви) одного и того же порядка.

Дихотомическое ветвление свойственно водорослям, встречается у мхов, плаунов. 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. Для наземных же 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 подобного 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 дихоподиум (рис. 91).

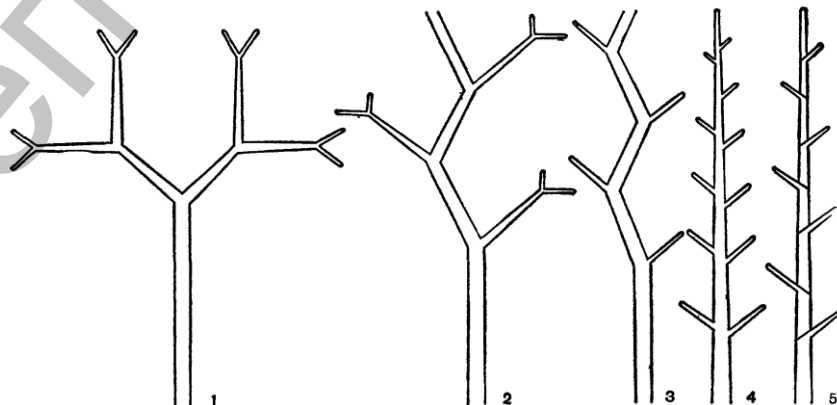


Рис. 91. **Схема эволюции ветвления высших растений:**
 1 – равная дихотомия (изотомия); 2 – неравная дихотомия (анизотомия);
 3 – дихоподий; 4 – моноподий; 5 – симподий.

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. Оно может быть рыхлокустовым, плотнокустовым и корневищным.

Рыхлокустовое кущение характерно для культурных полевых (пшеница, рожь) и луговых злаков (овсяница, тимофеевка). У них в подземной части растений междоузлия не удлиняются, поэтому стеблевые узлы с почками и редуцированными листьями оказываются сближенными. Совокупность этих узлов в агрономии называют узлом кущения. Из почек узла кущения развивается несколько боковых побегов, которые отходят от побега первого порядка под большим углом. В очередном подземном узле боковые побеги принимают почти вертикальное положение и выходят на поверхность на некотором расстоянии от побега первого порядка. Это приводит к образованию рыхлого куста, в котором побег первого и несколько побегов второго порядка хорошо развиты, практически не угнетают один другого, формируют большую массу надземных органов и отличаются высокой зерновой продуктивностью. В благоприятных условиях у рыхлокустовых злаков возможно образование побегов третьего порядка, которые значительно отстают в росте и обычно не переходят в генеративную фазу развития.

У плотнокустовых злаков и осок боковые побеги второго порядка отходят от узла кущения под малым углом, почти параллельно оси главного побега, что приводит к усилению конкуренции между побегами за свет, воду, элементы почвенного питания. По этой причине луговые злаки с плотным кущением, например луговик дернистый и белоус торчащий, отличаются низкой продуктивностью зеленой массы и склонностью к образованию кочек.

При корневищном кущении боковые побеги образуются из почек, расположенных на длинном гипогенном корневище. Такое кущение встречается у пырея ползучего, осоки волосистой, сныти огородной и обеспечивает высокую эффективность вегетативного размножения. 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 плотное или рыхлое кущение.

XV. Почка. Классификация почек. Почка – зачаточный побег, метамерная система. На оси закладываются 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. Роль:

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

II. Наличие или отсутствие почечных чешуй:

- 1) открытые почки, когда специальных чешуй нет. Встречаются у мятликовых, цитрусовых;
- 2) закрытые почки, когда есть специализированные почечные чешуи. Характерны для деревьев (береза, дуб, яблоня), кустарников (лещина, смородина), некоторых многолетних трав (грушанка, копытень).

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. Количество почечных чешуй:

От 1 (у ивы (*Salix*)), 2 (у липы (*Tilia*)) до 40 (у дуба (*Quercus*)).

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

IV. Происхождение почечных чешуй:

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

Почечный прилистниковый покров, образованный из слабо видоизмененных прилистников, характерен для видов рода Лириодендрон, или Тюльпанное дерево (*Liriodendron*); у видов родов Ива (*Salix*), Тополь (*Populus*); у бука лесного (*Fagus sylvatica*) 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 Яблоня (*Malus*), черемуха обыкновенная (*Padus racemosa*) и др.).

Почечный покров, образованный чешуями из сравнительно мало видоизмененных листьев, называется листовым. Он характерен для волчегонника обыкновенного (*Daphne mezereum*), черники (*Vaccinium myrtillus*) и др.

V. Продолжительность существования почечных чешуй. Почечный покров называется:

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

2) опадающим, когда он сбрасывается сразу после распускания листьев, например, у бука лесного (*Fagus sylvatica*), конского каштана обыкновенного (*Aesculus hippocastanum*);

3) остающимся, когда он представлен еще продолжительное время после распускания листьев, например, у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), ели европейской (*Picea abies*).

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

Различают следующие основные типы почкосложения:

1) створчатое, если края соседних листьев сближены или иногда соприкасаются; при этом листья могут быть вогнутыми, и тогда почкосложение 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 обертывает все остальные полностью или почти полностью;

4) полуобъемлющее, или полуохватывающее, если наружный лист и следующий за ним обертывают последующие примерно до 1/2.

VII. Состояние пластинки каждого листа в почке называется листорсложением.

Различают следующие основные типы листорсложения (рис. 92):

1) плоское, если лист распрямлен, т.е. находится в том же состоянии, в котором он будет после раскрытия почки, например, у хвойных;

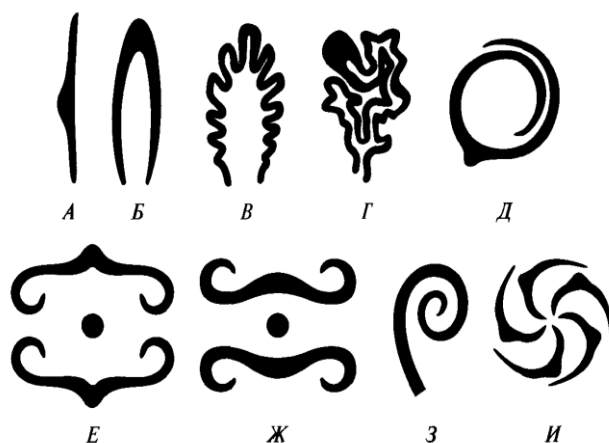


Рис. 92. Основные типы листосложения. Диаграммы очертаний молодых листьев в почке при плоском (А), сложенном (Б), складчатом (В), скомканном (Г), трубчатом (Д), завернутом (Е), отвернутом (Ж), улиткообразном (З) и закрученном (И) типах листосложения.

2) сложенное, если лист сложен пополам по средней жилке, например, у видов родов Липа, Шиповник;

3) складчатое, если лист образует продольные складки, т.е. сложен в виде гармошки, например, у видов родов Ольха, Клен;

4) смятое, или скомканное, если складки и неровности в листе идут в разных направлениях, например, у видов рода Ревень;

5) свернутое, или трубчатое, если лист по продольной оси свернут в трубку, например, у вишни обыкновенной (*Cerasus vulgaris*);

6) завернутое, если края листа завернуты к его верхней поверхности, например, у видов рода Тополь;

7) отвернутое, если края листа заворачиваются к нижней поверхности, например, у видов рода Ива;

8) улиткообразное, 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 видов рода Барвинок, Горечавка.

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

IX. Заложение, или происхождение, почек:

1) экзогенные: дифференцируются несколько ниже зоны инициального кольца;

2) эндогенные, когда образуются из перицикла, камбия, паренхимы сердцевинных лучей.

X. Расположение 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 скрытость почек обусловлена рядом причин, из которых наиболее распространены следующие. Почки скрыты:

1) под конусовидным возвышением листового рубца (чубушник венечный (*Philadelphus coronarius*));

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

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

4) под сильно развитой листовой подушечкой (актинидия колумикта (*Actinidia kolomicta*), бархат амурский (*Phellodendron amurense*));

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

6) 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. Положение почек относительно стебля:

1) прижатые или 2) отклоненные.

XIII. Внешний вид. Почка чаще всего бывает шаровидной или почти шаровидной, яйцевидной, эллиптической, конической или конусовидной, веретеновидной.

XIV. Величина. Почки могут быть крупными или мелкими, длинными или короткими, широкими или узкими.

При этом верхушка почки может быть тупой, притупленной, острой, 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*) или же усажены железистыми волосками (у рододендрона желтого (*Rhododendron luteum*)).

XVII. Период 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.

Так как дерево каждый год нарастает в толщину, то спящие почки формируют каждый год все новые метамеры, и поэтому всегда расположены близко от поверхности ствола. Ежегодно по мере нарастания на толщину годичного прироста они оставляют в древесине ветвей или ствола почечные следы. Для спящих почек характерно ветвление, часто очень сильное, в результате чего они размещаются в основании ствола группами.

XVIII. Расположение почек в пазухе листа (рис. 93):

1) может находиться одна почка – одиночный тип;

2) несколько почек расположены по кругу. Это пазушные почки коллатерального типа;

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

Самый уязвимый период – это разворачивание побега из почки.

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

- утрату 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 радиостойчивость сосны по сравнению с периодом осеннего покоя снизилась в 1,7–3,0 раза.

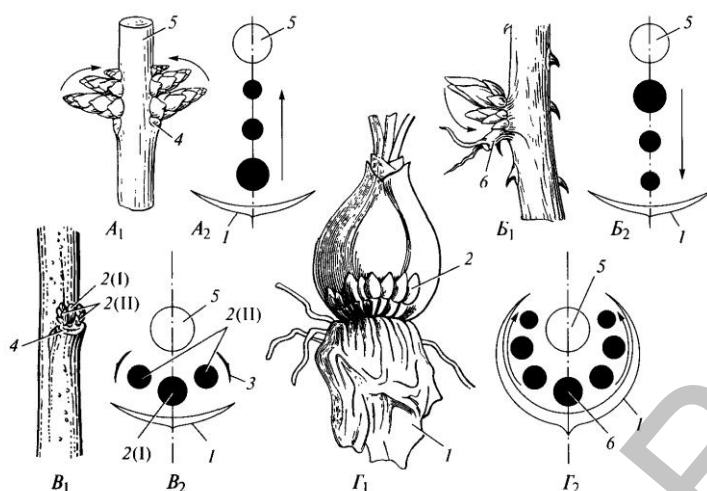


Рис. 93. Типы расположения пазушных почек: А₁–А₂ – сериальные восходящие у жимолости обыкновенной (*Lonicera xylosteum*); Б₁–Б₂ – сериальные нисходящие у ежевики обыкновенной (*Rubus caesius*); В₁–В₂ – псевдоколлатеральные у волчьего лыка (*Daphne mezereum*); Г₁–Г₂ – коллатеральные у лука гадючьего (*Muscari botryoides*): 1 – кроющий лист; 2 – пазушная почка; 2(I) – пазушная почка первого порядка; 2(II) – пазушная почка второго порядка, развившаяся в пазухе профилла почки первого порядка; 3 – профилл. Профилл (лат. *pro* – перед, до, раньше): 1) как и предлистья, нижние листья растения иной формы, чем все остальные; 2) первый лист побега (особенно у злаков; 4 – рубец от опавшего листа; 5 – стебель; 6 – черешок кроющего листа; стрелками показан порядок образования пазушных почек: черные круги – пазушные почки; А₁, Б₁, В₁, Г₁ – внешний вид; А₂, Б₂, В₂, Г₂ – диаграммы.

XVI. Метаморфозы побега. Побег, как и корень, – пластичный орган. В специфических условиях существования побег выполняет иные функции, в результате чего изменяется его внешнее и внутреннее строение. В одних случаях метаморфозу подвергается весь побег (схема 5), в других – часть побега. Последнее явление в природе наиболее распространено и связано с повышенной лабильностью организма. Часто метаморфоз побега обусловлен функциями размножения. Для вегетативного размножения служат усы, плети, клубни, луковицы, корневища. Все они отличаются морфологически. Но основной 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, остаются рубцы от отмерших листьев. Из пазушных почек образуются ответвления корневища и надземные побеги. На междоузлиях, ближе к узлам, закладываются придаточные корни (рис. 94).

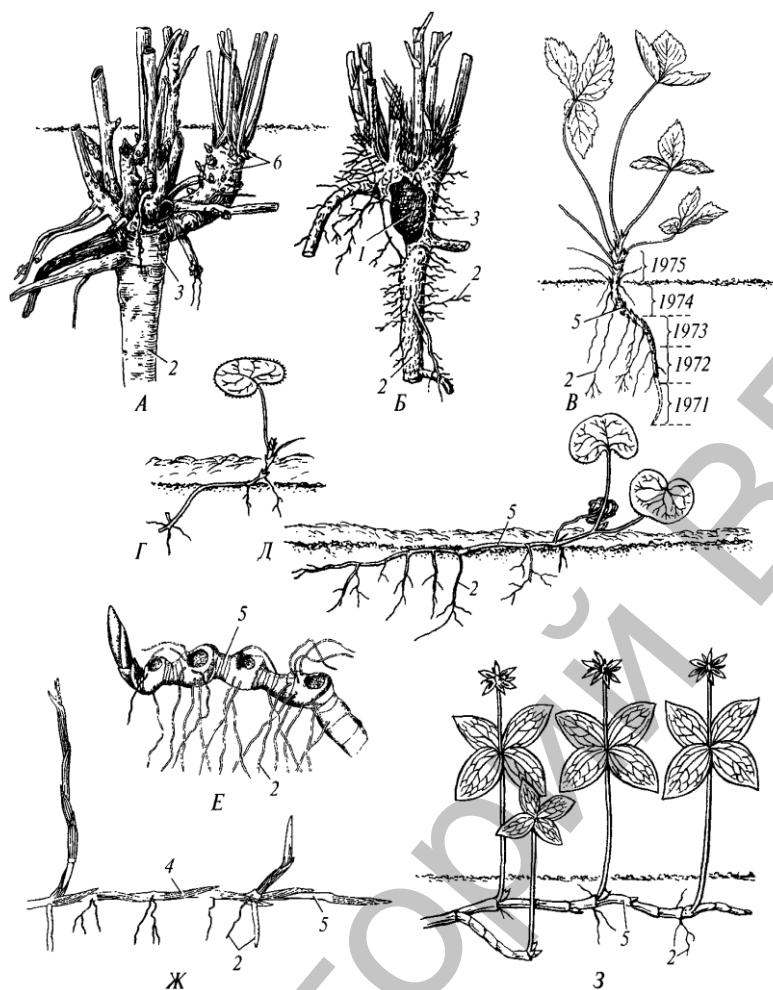


Рис. 94. **Каудекс:** Молодой каудекс (А) люпина многолистного (*Lupinus polyphyllus*) и отмирающий каудекс (Б) василька шероховатого (*Centaurea scabiosa*). **Каудекс** – нижние, многолетние, иногда одревесневшие части побегов травянистых растений со стержневой корневой системой.

Корневища: формирующиеся эпигеогенные корневища земляники лесной (*Fragaria vesca*) и копытня европейского (*Asarum europaeum*): у земляники корни втягивают первоначально ортотропный побег в почву (В), у копытня побег полегает и засыпается опадом (Г, Д). Укороченное корневище купены многоцветковой (*Polygonatum multiflorum*) (Е) и ползучее корневище осоки острой (*Carex acuta*) (Ж). Гипогеогенное корневище вороньего глаза четырехлистного (*Paris quadrifolia*) (З): 1 – дупло в каудексе; 2 – корень; 3 – каудекс; 4 – катафилл; 5 – корневище; 6 – почки.

Катафиллы (греч. *kata* – вниз): 1) чешуйки (видоизмененные листья), выполняющие функции защиты вегетативных почек на подземных стеблях, корневищах, клубнях; 2) промежуточные или недоразвитые формы листа, лишенные пластинки.

Корневище характеризуется по следующим признакам:

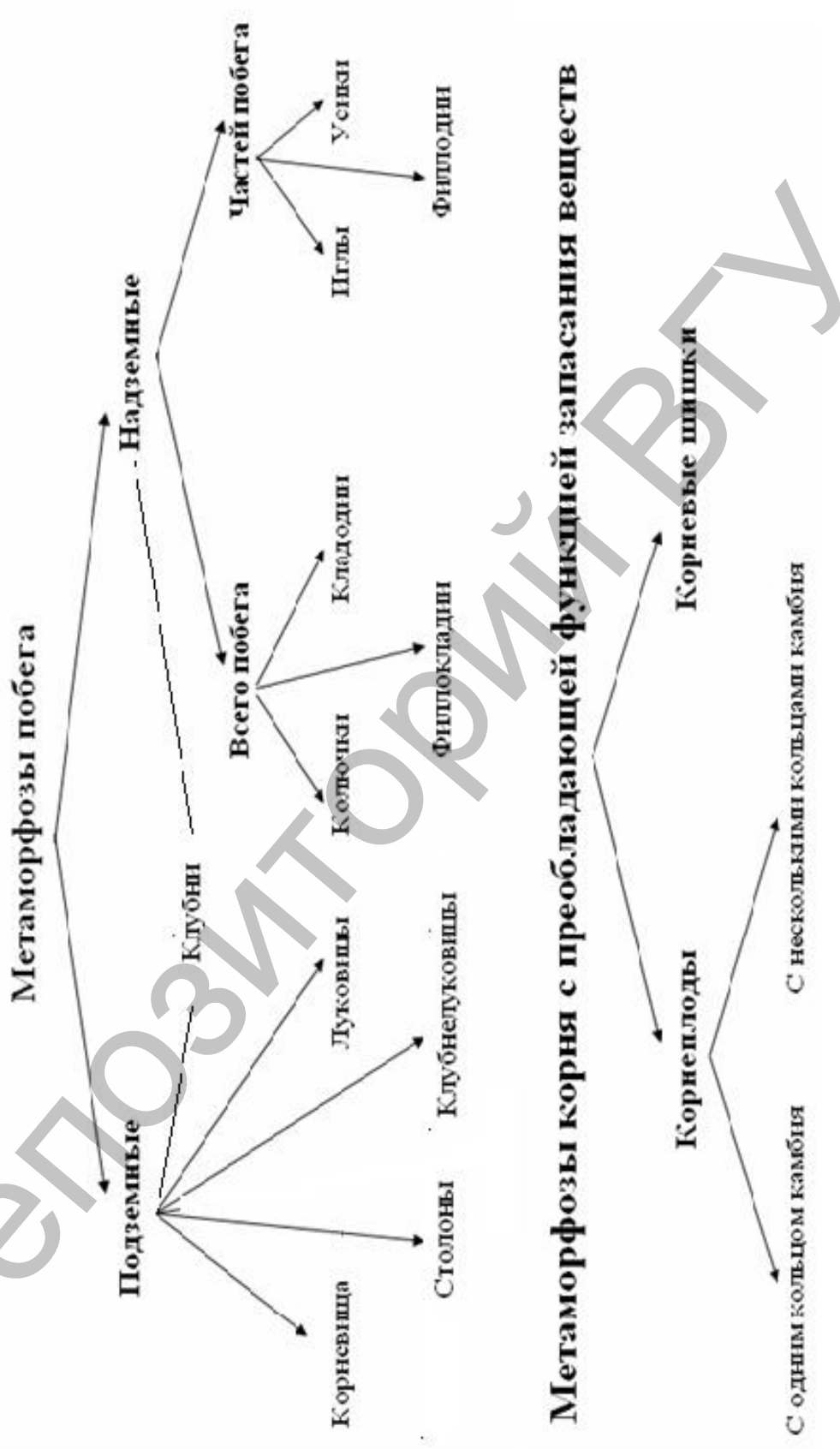
- 1) направлению роста: вертикальное, горизонтальное, косое;
- 2) степени разветвления: простое или разветвленное;
- 3) длине: короткое, длинное;
- 4) толщине: тонкое, толстое;
- 5) окраске.

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*) достигает 10–15 см, у пырея ползучего (*Elytrigia repens*) он составляет 20–30 см, у иван-чая узколистного (*Chamaenerion angustifolium*) – 85–100 см, у некоторых видов рода Белокопытник (*Petasites*) – 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*) при глубокой посадке образуют вверх растущие побеги, которые, достигнув оптимальной глубины, изменяют характер роста, располагаясь горизонтально к поверхности почвы; если корневище 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 опадают только после выхода побега на поверхность почвы. В других случаях верхушка растущего побега изогнута крючком или завитком. Среди частиц почвы прокладывает путь 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.

Некоторые метаморфозы вегетативных органов



Подземные клубни образуются на подземных столонах, а не на корнях (рис. 95). Столоны – тонкие побеги с удлинненными 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.

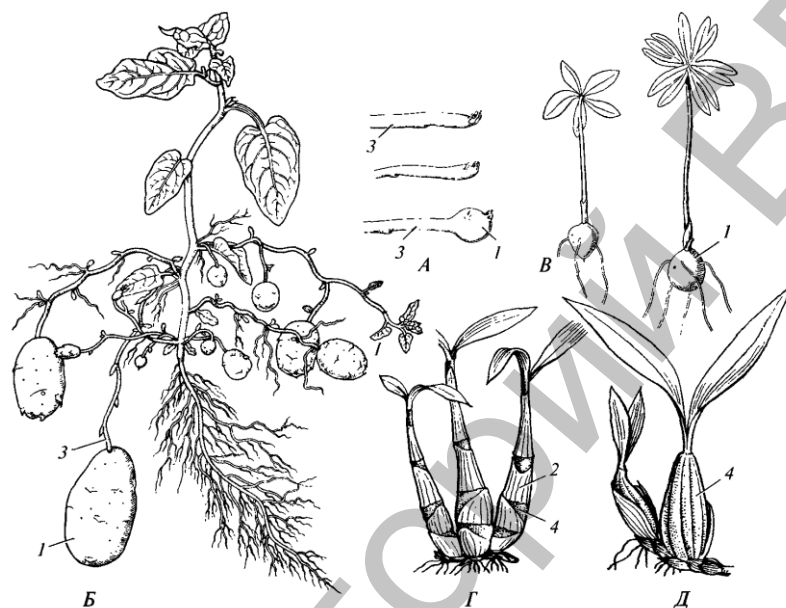


Рис. 95. **Клубни.** Стадии развития (А) и сформировавшиеся (Б) стеблевые клубни картофеля (*Solanum tuberosum*); гипокотильный клубень эрантиса зимнего (*Eranthis hyemalis*) на разных стадиях развития (В); многочленный туберидий дендробиума Кинга (*Dendrobium kingianum*) (Г) и одночленный туберидий целогине повислой (*Coelogyne flaccida*) (Д): 1 – клубень; 2 – пленчатый покров туберидия из отмерших листьев; 3 – стolon; 4 – туберидий.

Туберидии (лат. *tuber* – шишка; лат. *tuberculum* – клубенок, бугорок) – подземные клубни, образующиеся у многих представителей сем. *Orchidaceae*.

На верхушке тонкого белого stolона возникает вздутие с хорошо развитой запасующей паренхимой. При формировании клубней чешуевидные листья stolонов опадают и на их месте остаются листовые рубцы, или бровки. В пазухах бровок находятся верхушечные и боковые почки, именуемые глазками. Проводящие ткани подходят к каждому глазку. На верхушке клубня глазки более сучены, чем в его нижней части, отходящей от stolона. Молодые клубни, как и stolоны, покрыты эпидермисом, а затем по мере их созревания первичная покровная ткань замещается пробкой.

В противоположность клубню луковица имеет небольшую стеблевую часть – донце, от которого отходят придаточные корни. Узлы луковицы сближены. У видоизмененного листа разрастается основа-

ние, в котором откладываются запасы питательных веществ. Листовая пластинка остается неразвитой. В пазухах видоизмененного листа находятся почки, из которых развиваются цветоносные побеги и дочерние луковички-детки. По сущности луковицы – это большие почки, в которых листья видоизменяются в мясистые чешуи и запасают питательные вещества (рис. 96). Наружные чешуи пленчатые, сухие и охватывают всю луковицу. Количество чешуй может варьировать. Луковица может состоять из одной чешуи (кандык сибирский (*Erythronium sibiricum*)), из двух или четырех (виды рябчика (*Fritillaria*)), из многих чешуй (виды нарцисса (*Narcissus*), пролески (*Scilla*)).

По строению и расположению чешуй луковицы бывают:

1) черепитчатые. Чешуи узкие, соприкасаются только краями или слегка прикрывают соседние (рядом расположенные) (лилия (*Lilium*)) (рис. 96);

2) туникатные, или концентрические. Каждая чешуя, срастаясь краями, полностью охватывает последующую, в результате чего чешуи вложены одна в другую (рис. 96);

3) полутуникатные. Чешуи, охватывая последующую наполовину или более, не срастаются своими краями (пролеска).

Между основными типами имеются переходные.

По степени сложности луковицы бывают простыми (лук репчатый) и сложными. В сложной луковице под общей сухой чешуей располагается много луковичек. У чеснока каждая из боковых почек с прикрывающей ее сочной чешуей и окруженная сухой защитной чешуйкой представляет собой зубок. Зубки располагаются на донце и с поверхности покрыты несколькими рядами сухих широких чешуй.

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

Клубнелуковица внешне напоминает луковицу, т.к. покрыта пленчатыми чешуями (рис. 96). Основание стебля сильно развито, где и 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 (*Crocus*), Шпажник (*Gladiolus*), Безвременник (*Colchicum*).

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 ве-

гетационного периода формируется новая клубнелуковица, несущая зачатки листьев и в значительной степени сформированные цветки.

Итак, подземные видоизмененные побеги: корневища, столоны, клубни, луковицы, клубнелуковицы.

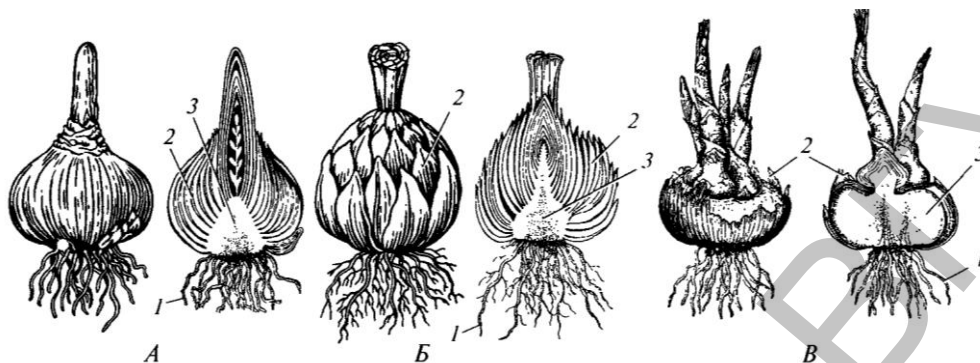


Рис. 96. Туникатная (А) луковица гиацинта восточного (*Hyacinthus orientalis*); имбрикатная (Б) луковица лилии кудрявой (*Lilium martagon*); клубнелуковица (В) шафрана весеннего (*Crocus vernus*): 1 – придаточные корни; 2 – листья; 3 – стебель. Имбрикатная (лат. *imbricatus* – черепитчатый) (черепитчатая луковица) – луковица, состоящая из узких чешуй, не охватывающих друг друга и не имеющих общего покрова.

Своеобразными ползучими побегами являются плети, усы. Они представляют собой плагиотропные побеги, возникающие в пазухах низовых листьев. Плагиотропные побеги (греч. *plagios* – поперечный, *tropos* – направление) – побеги, ориентированные параллельно к поверхности субстрата. Обычно плети тонкие, стелющиеся по земле; имеют более или менее удлиненные междоузлия; укореняясь верхушкой, образуют розетку листьев. Из розетки возникают новые плети. Плети недолговечны (существуют не более одного вегетационного периода). С отмиранием междоузлий розетки становятся самостоятельными особями (рис. 97).



Рис. 97. Плети и усы: А – плети у зеленчука (*Galeobdolon luteum*); Б – усы у земляники (*Fragaria vesca*): 1 – плеть; 2 – профилл (см. с. 142); 3 – ус.

Плети имеют хорошо развитые листья, усы – листья более или менее редуцированные (земляника лесная (*Fragaria vesca*), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*), камнеломка усатая (*Saxifraga flagellaris*)).

Усики служат для прикрепления к опоре. Усики могут быть простыми (Огурец (*Cucumis*), Переступень (*Bryonia*)) и разветвленными (ветвистыми). Двураздельные усики характерны для арбуза обыкновенного (*Citrullus lanatus*), многораздельные – для некоторых видов рода Тыква (*Cucurbita*). Усики могут быть стеблевого происхождения (виноград) и листового происхождения (бобовые).

Кладодии (греч. *clados* – побег, ветвь) – видоизмененные побеги, принимающие сплюсненную форму листа и сохраняющие способность к продолжительному росту и ветвлению (рис. 98).

Филлоклады отличаются от кладодиев тем, что для них характерен ограниченный рост, т.е. филлоклады достигают определенного размера и больше не растут (рис. 98). На филлокладиях образуются чешуевидные листья и цветки. Пример растения с филлокладиями – иглица (*Ruscus*). Распространена в Крыму, на Кавказе.



Рис. 98. **Метаморфизированные фотосинтезирующие побеги:**
 А – филлоклады филлянтуса красивого (*Phyllanthus speciosus*); Б – кладодии кармихелии южной (*Carmichaelia australis*): 1 – лист; 2 – плод; 3 – стебель; 4 – филлокладий; 5 – цветок.

От филлокладиев следует отличать филлодии. Филлодий – выросший и уплощенный черешок листа, принявший на себя все функции последнего. Пример: австралийские акации (рис. 99).

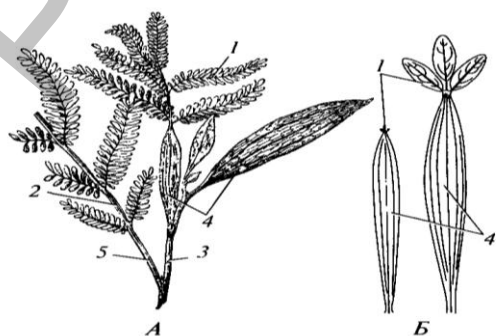


Рис. 99. **Филлодии акации чернокоричневой (*Acacia melanoxylon*) (А) и кислицы иглицевидной (*Oxalis rusciformis*) (Б):** 1 – пластинки листьев; 2 – рахис; 3 – стебель; 4 – филлодий; 5 – черешок.

Защитную функцию выполняют 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. 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 запасания воды, – суккуленты. Примеры: кактусы, агавы, очитки (рис. 100).



Рис. 100. Метаморфизированные запасующие надземные побеги. Запасующий ассимиляты кочан капусты (*Brassica oleracea*) (Б) и запасующие воду побеги листового суккулента хавортии извилистой (*Haworthia tortuosa*) (Г) и стеблевых суккулентов с нормально развитыми листьями молочая буйволова (*Euphorbia bubalina*) (А), с редуцированными до колючих прилистников листьями молочая латексоносного (*Euphorbia resinifera*) (В) и с практически полностью редуцированными листьями астрофитума многоточечного (*Astrophytum myriostigma*) (Д): 1 – кочерыга; 2 – лист; 3 – почка кочана; 4 – прилистники; 5 – стебель; 6 – соцветия.

Видоизмененные органы имеют адаптивное значение. При этом достигается наиболее эффективное использование жизненного пространства.

СОЦВЕТИЯ

Цель: раскрыть многообразие, значение соцветий.

ПЛАН

- I. Соцветия как специализированная часть побеговой системы. Морфологические признаки соцветий.
- II. Определение соцветия. Подходы к изучению соцветий.
- III. Простые соцветия.
- IV. Сложные соцветия.
- V. Биоэкологическое значение соцветий.
- VI. Происхождение и эволюция соцветий.

I. Соцветия как специализированная часть побеговой системы. Морфологические признаки 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 расходуются на формирование верхушечных цветков – тогда соцветия называют закрытыми, определенными, ограниченными (колокольчик раскидистый, таволга вязолистная). У других – апикальные меристемы продолжают формировать все новые и новые цветки – тогда соцветия называют открытыми, неопределенными, неограниченными (живучка, пикульник (губоцветные)).

В одних случаях в открытых соцветиях верхушечные меристемы продолжают активную деятельность на сформированных соцветиях (крестоцветные), в других – преобразуются в небольшой придаток (ландыш, гиацинт). У ряда растений от апикальной меристемы остается маленький бугорок, и 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:

- 1) особенности поведения апикальной меристемы: соцветия открытые и закрытые;
- 2) характер олиственности.

Если прицветники имеют вид типичных листьев, соцветие называют фрондозным (купена, фиалка трехцветная, вербейник монетчатый). У брактеозных соцветий прицветники представляют собой че-

шуи – брактее (ландыш, хохлатка, грушанка). Если прицветники вообще отсутствуют, соцветия эбрacteозные, голые (крестоцветные: ярутка);

3) 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);

4) 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 – у тропических растений редко открытые). Только сложные.

II. Определение соцветия. Подходы к изучению соцветий.

К. Линней (1751) понимал под соцветием определенную закономерность цветорасположения. В настоящее время соцветием называют видоизмененную систему побегов с цветоносными верхушками, более или менее обособленную от вегетативной части растения.

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. Так как 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 течение всей жизни нарастает, формируя новые сходные между собой структурные блоки – модули.

Подходы 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 (рис. 101).

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 В. Тролля в конце 60-х годов XX столетия.

Ученый предлагает сосредоточить внимание на изучении структурных особенностей всей цветоносной осевой системы, развивающейся за период цветения из почки возобновления. Такая трактовка объекта исследования обладает

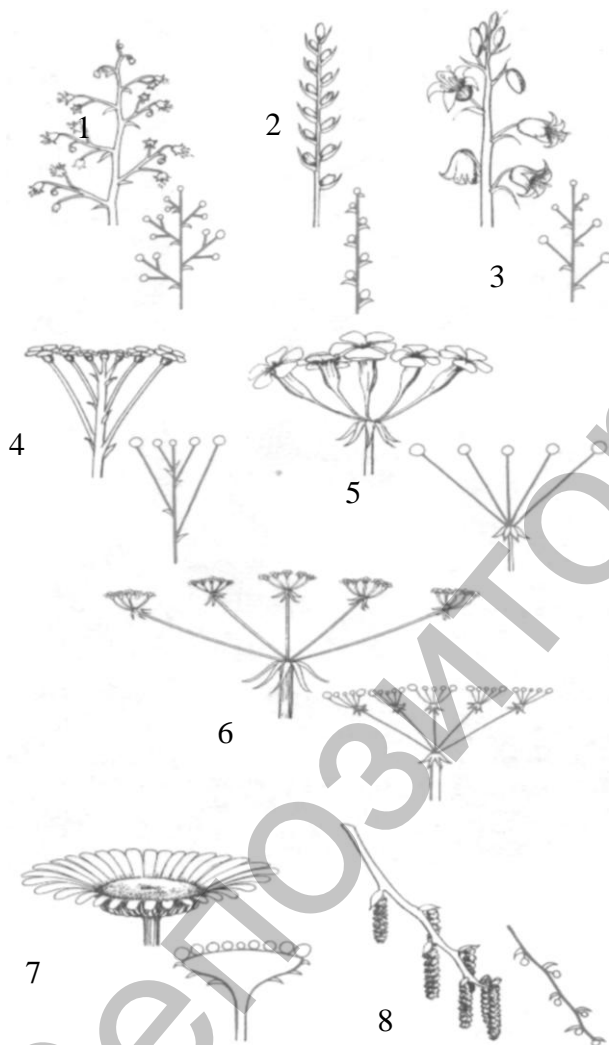


Рис. 101. Схемы некоторых соцветий: 1 – метелка; 2 – простой колос; 3 – кисть; 4 – щиток; 5 – простой зонтик; 6 – сложный зонтик; 7 – корзинка; 8 – сережка.

ет большей универсальностью, чем соответствующие рассуждения в рамках физиономического подхода.

Согласно В. Троллю, практически во всякой цветоносной 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 – цветоносная односезонная осевая система. Сам объект исследования получает в рамках типологического подхода особое название: совокупность главной оси цветоносной 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.

Еще один подход к изучению соцветий – *ритмологический*. Он связан с изучением ритма развития побеговой системы растения в целом, с чередованием периода роста и покоя в развитии побегов и с соотношением между недолговечными и скелетными участками осей. На современном этапе разрабатывается *филогенетическая* классификация. Существует *экологическая* классификация соцветий.

При описательной классификации соцветий учитывают два основных признака: характер ветвления и способ нарастания осей. Соцветия делятся на простые и сложные.

III. Простые соцветия. Простые соцветия всегда рацемозные (ботрические, моноподиальные), открытые и закрытые, фрондозные, брактеозные, эбрактеозные. С эволюционной точки зрения, возможно, 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.

Колос: цветки не имеют цветоножек (сидячие), располагаются по спирали, прицветники в виде брактеей.

Початок: сидячие цветки по спирали или по кругам. Главная ось паренхиматизирована. Брактеозное или эбрактеозное.

Головка: цветки сидячие или на цветоножках. Брактеозное. Паренхиматизирована верхняя часть главной оси.

Корзинка: дисковидная паренхиматизация главной оси, на которой расположены сидячие цветки. Как и в головке, все оси укорочены. Имеется обертка из стерильных листьев, в пазухах которых нет ни цветков, ни боковых ветвей. 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 в 1751 г. К. Линней.

IV. Сложные соцветия:

I. Сложные рацемозные соцветия:

1) двойные сложные 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 общее (главное) соцветие и элементарное, или парциальное, соцветие (дель);

2) метелка отличается большей степенью разветвления осей в нижней части соцветия.

II. Цимозные соцветия (симподиальные) (рис. 102).

Если обгон 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 перерастание происходит по извилистой линии, когда боковые оси появляются поочередно с двух сторон, образуется соцветие извилина. Например: очиток (*Sedum*), представители сем. *Solanaceae*, *Boraginaceae*.

Извилины и завиток – монохазильные цимойды.

Если главная ось заканчивается цветком или апикальная меристема отмирает, а главную ось обгоняют две оси, то соцветия называют дихазий.

Если главная ось завершается цветком или верхушечная меристема отмирает, а перерастание происходит по трем или более осям, то соцветие – плейохазий. Он возникает из дихазия в результате увеличения количества боковых осей. В отличие от метелки терминальный цветок в плейохазии распускается первым.

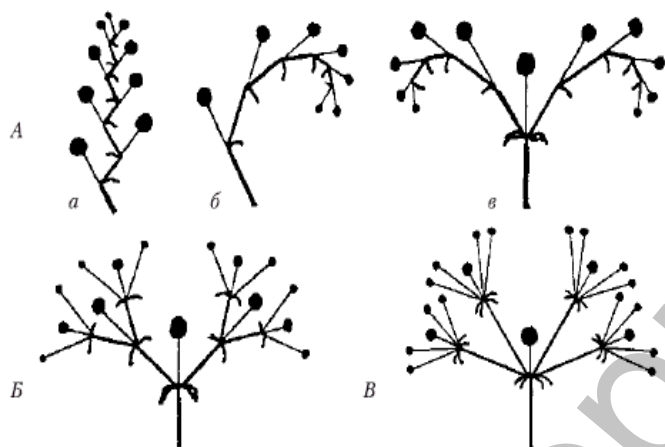


Рис. 102. Типы цимозных соцветий.

А. Монохазии:
а – извилины;
б – завиток;
в – двойной завиток.
Б. Дихазий.
В. Плейохазий.

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 рацемозными. Например: кистевидный тирс.

IV. Агрегатные соцветия.

Отличаются от двойных соцветий тем, что тип общего (главного) соцветия не совпадает с типом парциального (элементарного) соцветия.

Название агрегатного соцветия дается следующим образом. Вначале называют тип общего соцветия, затем – парциального. Например, главное соцветие – метелка, парциальное – колос. Агрегатное: метелка колосков. Общее – щиток, элементарное – корзинка. Агрегатное: щиток корзинок.

V. Биоэкологическое значение соцветий. 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. Для соцветий же 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.

VI. Происхождение и эволюция соцветий. Исходной формой размещения цветков является их одиночное положение на верхушке вегетативных побегов. Из терминального возникает в ряде случаев пазушное расположение цветков. По словам Д. Паркина, 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, утратили вегетативные листья и в конце концов образовалась пазушная цветоножка с одним терминальным цветком. Л.И. Челаковский считал исходным в эволюции соцветий тирсоидный тип.

ЦВЕТОК

Цель: проиллюстрировать многообразие цветков, изучить анатомию цветка.

ПЛАН

- I. Определение цветка.
- II. Морфология цветка.
- III. Андроцей.
- IV. Типы и эволюция гинецея. Эволюция плацентации.
- V. Формулы и диаграммы цветка.
- VI. Анатомия цветка. Процессы, происходящие в пыльнике. Палинология.
- VII. Типы семязачатков. Процессы, происходящие в семязачатках.
- VIII. Цветение. Опыление. Образование и рост пыльцевых трубок. Процесс двойного оплодотворения покрытосеменных.

I. Определение цветка. 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. 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).

II. Морфология цветка. Несмотря на огромное разнообразие цветков по окраске, размерам, деталям строения, выделяют общую схему строения цветка (рис. 103).

Цветок размещается на цветоножке стеблевого происхождения. Если цветоножка укорочена или отсутствует, цветок сидячий.

Цветоножка – часть побега между цветком и прицветничком.

Прицветничек – лист на цветоножке.

Прицветник – лист на оси соцветия.

Осевая часть цветка, на которой располагаются все его элементы, – цветоложе. Цветок представляет собой совокупность стерильных (лат. *sterilis* – бесплодный) и фертильных (лат. *fertilis* – плодородный) частей, расположенных на цветоложе.

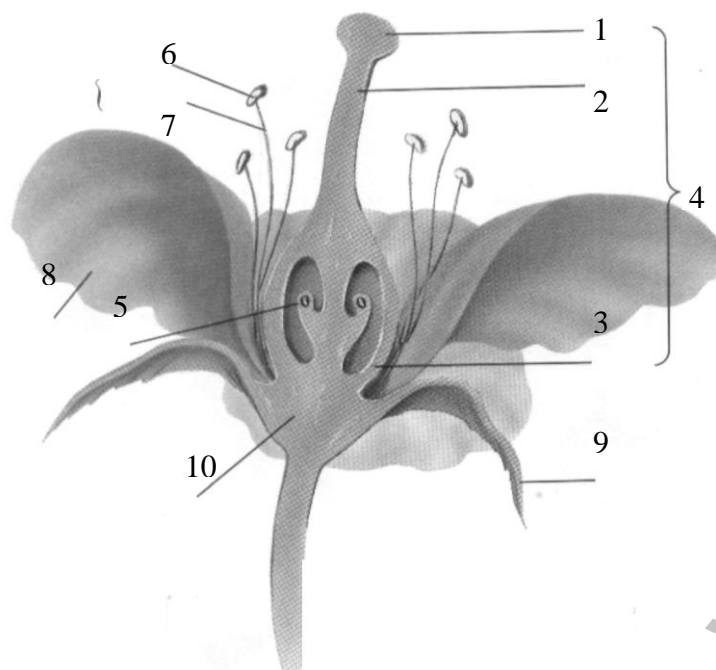


Рис. 103. **Строение цветка.**

Фертильные части:

- 1 – рыльце;
- 2 – столбик;
- 3 – завязь;
- 4 – пестик;
- 5 – семяпочка;
- 6 – пыльник;
- 7 – тычиночная нить.

Стерильные части:

- 8 – лепесток;
- 9 – чашелистик;
- 10 – цветоложе.

Части цветка размещаются на цветоложе 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 гемциклический. Эволюционно примитивный – спиральный, или ациклический, цветок. Если через ось можно провести только одну вертикальную плоскость, разделяющую цветок на две половинки, цветок зигоморфный.

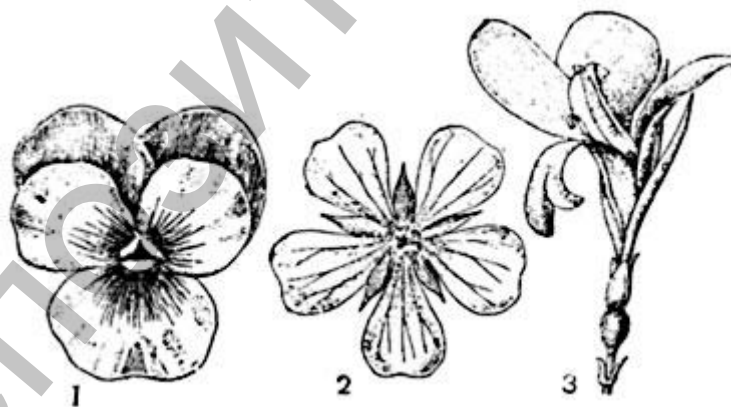


Рис. 104. **Симметрия цветка:** 1, 3 – асимметричный; 2 – актиноморфный цветок.

Если через ось цветка можно провести более двух вертикальных плоскостей, цветок правильный, или актиноморфный (рис. 104).

Цветки, через которые нельзя провести ни одной плоскости симметрии, асимметричные.

Цветоложе может быть сильно вытянутым (магнолия, мышехвостник), конусовидным (малина), выпуклым, плоским, вогнутым, кубковидным (рис. 105а).

Если цветоложе выпуклое или плоское, завязь верхняя, цветок подпестичный (рис. 105б).

Цветоложе вогнутое, сростается со стенкой завязи, завязь нижняя: цветок надпестичный. Цветок околопестичный: завязь средняя. Если срастание происходит наполовину, завязь полунижняя, цветок полунадпестичный.

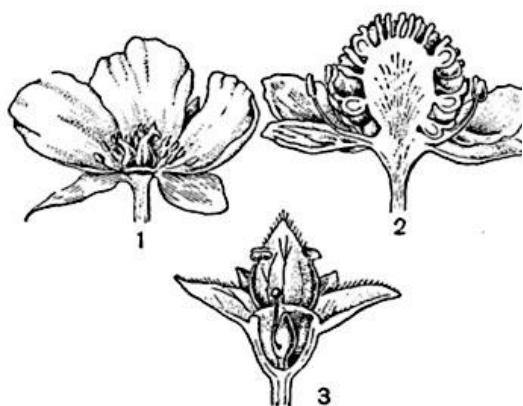


Рис. 105а. **Форма цветоложа:** 1 – плоское (пион); 2 – выпуклое (лютик); 3 – вогнутое (манжетка).

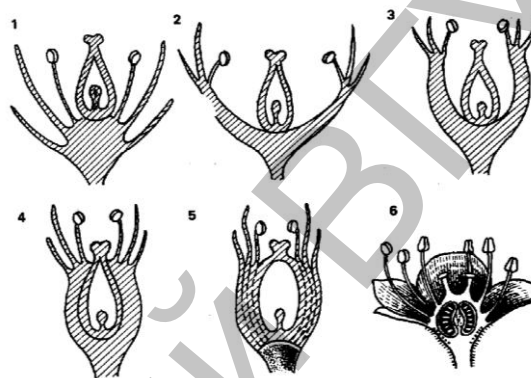


Рис. 105б. **Положение завязи в цветке:** 1 – верхняя; 2–3 – средняя; 4–5 – нижняя; 6 – полунижняя.

По мнению А. Тахтаджяна, термин «нижняя завязь» неудачный, т.к. морфологически плодолистики всегда располагаются выше околоцветника и тычинок. Получается, что завязь всегда «верхняя». Поэтому ученый 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) или по кругам (калужница). Это гомохламидный околоцветник. Если один круг листочков чашечковидного околоцветника, как у лебеды, крапивы, вяза, то околоцветник гаплохламидный (монокламидный). Цветок может быть и без околоцветника – ахламидный (рис. 106).

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 особенностей трубки различают трубчатую, колокольчиковидную, воронковидную чашечки.

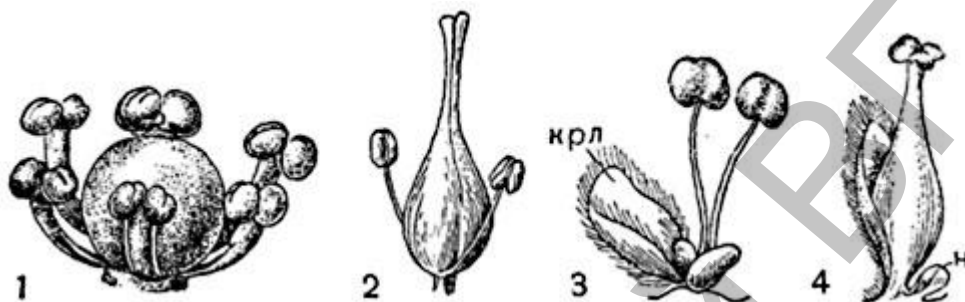


Рис. 106. Цветки без околоцветника: обоеполые: 1 – белокрыльщик, 2 – ясень; однополые: 3–4 – ива (3 – тычиночный, 4 – пестичный); крл – кроющий лист; н – нектарник.

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, размерам, своеобразной 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 (у льнянок). 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 (греч. *dolichos* – длинный, *mesos* – средний, *brachis* – короткий, *morfe* – форма), что связано со специализированным опылением.

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.

Срастание возможно не только между одноименными элементами, то есть чашелистиками, лепестками, тычинками, плодолистиками, но и разноименными. Так, у некоторых розоцветных, кипрейных чашелистики, лепестки и тычинки срастаются основаниями, образуя цветочную трубку – гипантий. Он может быть плоским, блюдцевидным, как у гравилата, чашевидным или бокаловидным, как у шиповника.

III. Андроцей. Андроцей (греч. *andros* – мужчина) – совокупность тычинок (микроспорофиллов) одного цветка.

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 и тычиночной нити. Отдельная половинка пыльника – тека. Пыльник содержит четыре пыльцевых гнезда, где образуется пыльца. В тычиночной нити находится проводящий пучок, по которому в пыльник поступают питательные вещества и вода (рис. 107).

Выделяют следующие морфологические типы андроцея:

1) количество тычинок: от одной (орхидные) до нескольких сотен (лютиковые, розовые). Для большинства цветковых характерен олиго-

мерный андроцей (3–10 тычинок). Эволюция шла от полимерного андроцея к олигомерному (греч. *oligos* – малый, немногочисленный);

2) размещение на цветоложе: по спирали или по кругам;

3) степень срастания.

Нити тычинок могут срастаться в пучки (сем. Зверобойные (*Hypericaceae*)) или в трубки, которые окружают завязь (сем. Мальвовые (*Malvaceae*)). Тычинки могут срастаться своими пыльниками (сем. Астровые (*Asteraceae*)).

Если все тычинки срастаются или тычиночными нитями, или пыльниками и образуют трубку, андроцей однобратственный. Если одна тычинка остается свободной, остальные тычинки срастаются (сем. Бобовые (*Fabaceae*)) – андроцей двубратственный. Две свободные тычинки, остальные тычинки срастаются – трехбратственный и т.д.;

4) длина 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 две тычинки больше по длине, чем остальные (сем. Губоцветные (*Lamiaceae*)), – андроцей двусильный;

5) степень разветвления тычиночной нити. У клещевины (*Ricinus*), например, имеются ветвистые тычинки;

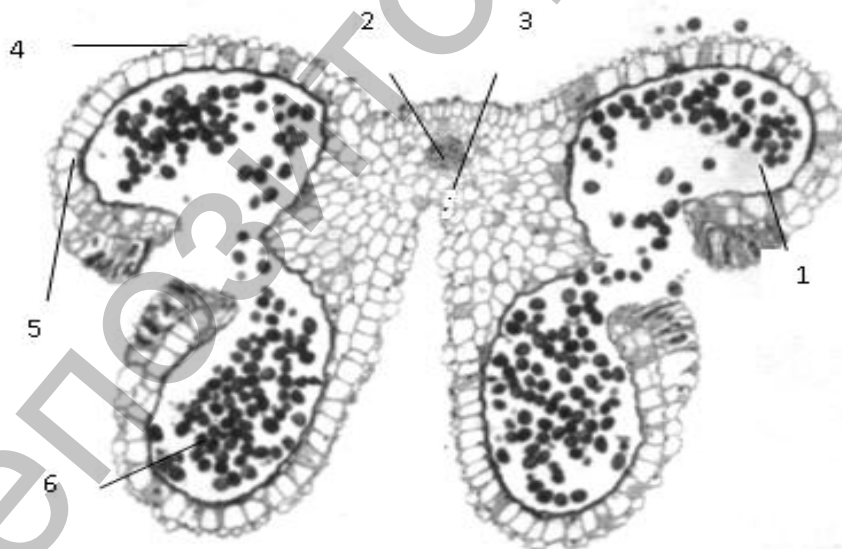


Рис. 107. Поперечный срез пыльника лилии: 1 – пыльцевое гнездо; 2 – проводящий пучок; 3 – паренхима; 2–3 – связник; 4 – эпидермис; 5 – эндотеций; 6 – пыльца.

6) роль, которую тычинки выполняют в цветке. Главная функция тычинки – это фертильная (образование пыльцы). У некоторых видов часть тычинок теряет свою первоначальную функцию, становится стерильной и преобразуется в стаминодии (стерильные тычинки, лишённые

пыльцы). Иногда стаминодии могут нести медовые железки (какао (*Theobroma cacao*));

7) ориентация пыльника к оси цветка, вскрывание пыльника и высыпание пыльцы. Пыльник *интрозный*, если пыльца высыпается внутрь цветка. Если в результате неравномерного роста связника обе половинки пыльника изгибаются и пыльца высыпается наружу, пыльник называют *экстрозным*.

Разные типы андроеца являются результатом специализации. В процессе эволюции отдельные тычинки и андроец в целом выявляют высокую пластичность и разнообразие форм. Признаки строения, формы, размещения, количества тычинок, а также сам тип андроеца имеют определенное значение для систематики цветковых и познания их филогении.

IV. Типы и эволюция гинецея. Эволюция плацентации. Гинецей (греч. *gune* – женщина) – совокупность мегаспорофиллов (плодолистиков) в цветке. Плодолистики произошли от листовидных мегаспорофиллов, анатомически сходных с вегетативными листьями. Чем примитивней цветок, тем более листовидный характер несут отдельные плодолистики. Форма складывания плодолистика соответствует форме складывания листьев в почке. Этот «инфантильный» характер плодолистиков связан с неотеническим происхождением пестика (неотения – появление репродуктивных органов уже на ювенильной стадии развития организма).

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 кнаружи. Защита семязачатков обеспечивается тем, что в период цветения происходит тесное сближение широких боковых участков, размещенных между краями плодolistика и плацентами (плацента – место прикрепления семязачатков в завязи пестика).

С возникновением плодolistика, сложенного вдоль средней жилки, даже такого примитивного, как у *Degeneria*, прямой доступ микроспор к семязачаткам не возможен. Поэтому одновременно с возникновением плодolistика 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 плодolistика (низбегающее рыльце), затем рыльцевая поверхность постепенно преобразуется в специализированное рыль-

це. Таким образом, рыльце развилось из двух сросшихся краев плодолистика, т.е. оно происходит из шва (сутуры).

По мере того как рыльцевая 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 называется стилодием. Настоящий столбик – это сложное образование, состоящее из сросшихся стилодиев, и встречается только в ценокарпных гинецеях. По мере специализации стилодия внутренняя 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 или несколько сросшихся в разной степени плодолистиков, 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.

Гинецей **мономерный**, если состоит из одного плодолистика, **олигомерный** (*oligos* – малый), состоящий из небольшого количества плодолистиков, и **полимерный**, если плодолистиков много.

Гинецей, в котором плодолистики свободные и каждый из них образует пестик (их может быть много или один), называется **апокарпным**. Апокарпный гинецей из нескольких или небольшого количества пестиков у представителей сем. Магнолиевые (*Magnoliaceae*); большинства Лютиковых (*Ranunculaceae*) или только одного пестика (сем. Бобовые (*Fabaceae*); вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris*)). Итак, апокарпный гинецей может быть многочленным и одночленным. Многочленный апокарпный гинецей характерен для представителей примитивных семейств, одночленный встречается у эволюционно более продвинутых.

Тенденция к срастанию плодолистиков приводит к образованию ценокарпного гинецея. В зависимости от характера срастания плодолистиков ценокарпный гинецей подразделяется на синкарпный, паракарпный и лизикарпный. В **синкарпном** гинецее плодолистики полностью срастаются боковыми (латеральными) сторонами, в результате чего образуется многогнездная завязь, количество гнезд которой соответствует количеству сросшихся плодолистиков.

Эволюция ценокарпного гинецея.

В ходе эволюции из синкарпного гинецея возник паракарпный. **Паракарпным** называется одногнездный гинецей, состоящий из нескольких плодолистиков. Для паракарпного гинецея характерна ра-

зомкнутость 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. Если гнезда так или иначе сообщаются между собой, как у мака, завязь считают одногнездной. Сообщающиеся же 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 сuture (швы) плодолистиков остаются целыми, не расходятся и не разрушаются, а сросшиеся края плодолистиков в центре гнезда завязи образуют колонку с плацентами.

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 (рис. 108).

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 сuture, по одному ряду с каждой стороны. *Сутура* – шов, образованный двумя сросшимися краями плодолистика. Плацентация краевая, или субмаргинальная.

Наибольшее разнообразие форм сутуральной плацентации наблюдаем в ценокарпных гинецеях.

Исходным типом является центрально-угловая плацентация, свойственная синкарпному гинецею.

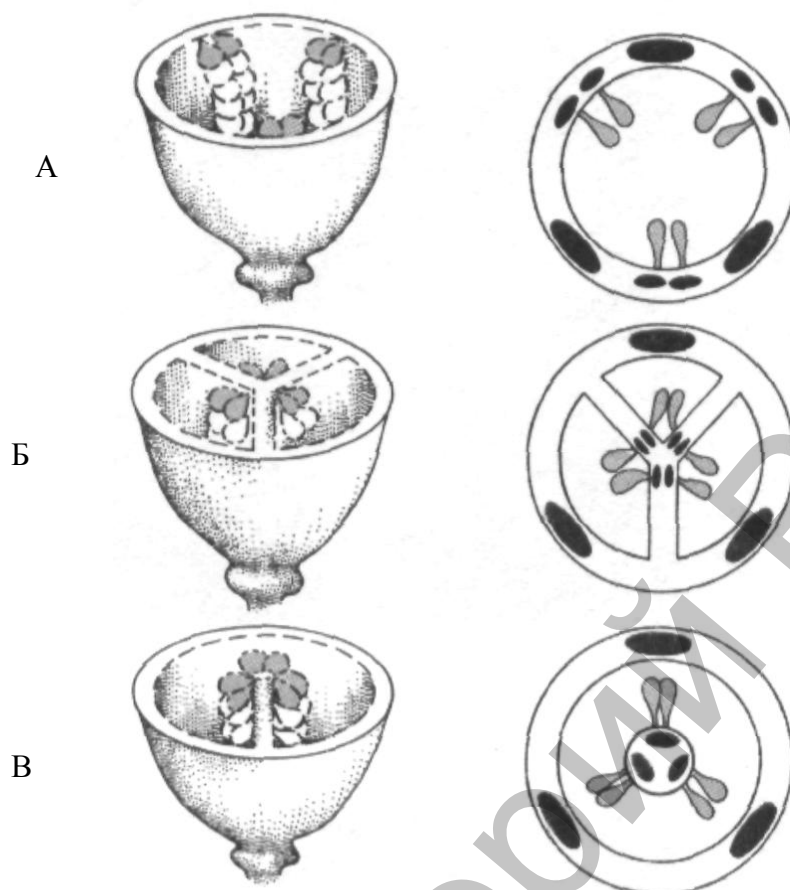


Рис. 108. Типы плацентации: А – париетальная; Б – центрально-угловая; В – центрально-осевая.

Для паракарпного гинецея характерна париетальная плацентация. По сравнению с центрально-угловой плацентацией париетальная имеет биологическое преимущество, т.е. с конструктивным упрощением гинецея (одногогнездная конструкция вместо многогнездной) 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 плодолистиков вместе с плацентами преобразуется в колонку, которая возвышается в центре одногнездной завязи. В результате возникает колончатая (центрально-осевая) плацентация.

V. 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 (*Perigonium*) – P;

Чашечка (*Calyx*) – Ca;

Венчик (*Corolla*) – Co;

Андроцей (*Androceum*) – A;

Гинецей (*Gynaecium*) – G.

В формуле вначале обозначают симметрию цветка: * – актиноморфный, ↑ – зигоморфный, ↗ – асимметричный, затем обозначают пол цветка: обоеполый – ♀, женский – ♀, мужской – ♂, бесполой – ○.

Пример формулы цветка гороха посевного (*Pisum sativum*):

↑ Ca₍₅₎ Co₁₊₂₊₍₂₎ A₁₊₍₉₎ G₁ (рис. 109).

Рядом с этими буквами всегда обозначается количество элементарных частей – числовой индекс: Ca₅, A₉.

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 плодолистиков, завязь нижняя, цветок надпестичный (рис. 105б).

Полунижняя завязь G₍₃₎₋.

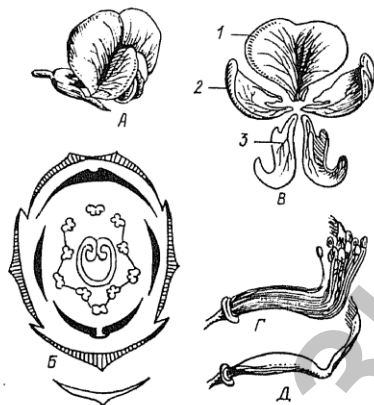


Рис. 109. Цветок гороха посевного (*Pisum sativum*): А – общий вид; Б – диаграмма цветка; В – венчик: 1 – парус, 2 – весла, 3 – лодочка; Г – андроцей; Д – гинецей.

Диаграмма – условная схематическая проекция частей цветка на плоскость, перпендикулярную цветоножке (рис. 110). 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.

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 и формуле 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 чередуется между собой и с лепестками. Позднее, перед раскрытием цветков, вследствие смещения и срастания тычиночных нитей в трубку, андроцей расположен в один круг. Значит, в теоретической формуле количество частей венчика обозначается $1+2+(2)$ – лепестки лодочки срослись; андроцея – $1+(5+4)$.

В эмпирической формуле у раскрывающихся цветков количество частей венчика – 5, андроцея – $1+(9)$.

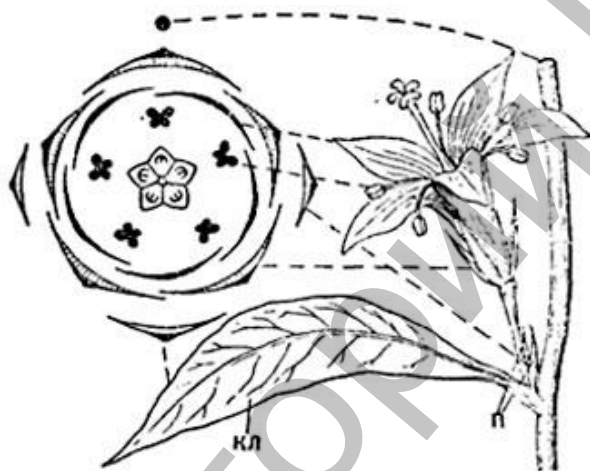


Рис. 110. Схематическое изображение построения диаграммы цветка: кл – кроющий лист, п – прицветнички.

VI. Анатомия цветка. Процессы, происходящие в пыльнике.

Палинология. Микроспорофилл (или тычинка) несет микроспорангии, функцией которых является образование микроспор.

В результате периклиналичного деления археспориальных клеток образуется наружный слой первичных париетальных (париетальная – внешняя, пристеночная) клеток и внутренний слой первичных спорогенных клеток. Спорогенные клетки дают начало меристематическим клеткам микроспор, из материнских ($2n$) клеток в результате редукционного деления образуется тетрада микроспор (n). У некоторых видов (большинство Орхидные (*Orchidaceae*)) тетрады с помощью висцина склеиваются в комочки и более сложные образования – поллинии. Поллинии имеют значение для перекрестного опыления растений.

Самый внешний, прилегающий к эпидерме, париетальный слой преобразуется в эндотеций (рис. 107), который характеризуется тем, что его клетки имеют фиброзные утолщения в форме лент или обручей.

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 раскрытия пыльников отсутствуют.

Внутренний специализированный слой клеток стенки пыльника покрытосеменных – тапетум. Перед микроспорогенезом клетки тапетума имеют густую цитоплазму. При разрушении тапетума остатки его клеток, основными компонентами которых являются липиды, откладываются на пыльцевых зернах в виде наружного покрытия.

Примитивные семейства имеют более крупную пыльцу. У эволюционно продвинутых сростнолепестных семейств наблюдается тенденция к уменьшению размеров пыльцевых зерен. Существует зависимость размеров пыльцы от размеров цветка. Крупная пыльца встречается у растений с крупными цветками. Большие размеры пыльцевых зерен у видов с длинными столбиками объясняются необходимостью накопления большего запаса питательных веществ, требуемых для роста пыльцевых трубок. У растений с мелкими цветками наблюдаются мелкие пыльцевые зерна. У каждого вида пыльца имеет свои морфологические особенности (рис. 111).

Защитная оболочка пыльцы – спородерма – состоит из двух слоев: внутреннего – интины и внешнего – экзины. Интина – тонкая бесцветная слоистая пленка, состоит из пектина и целлюлозы. На завершающем этапе созревания пыльцы на ее поверхности откладываются вещества из тапетума (рис. 112).

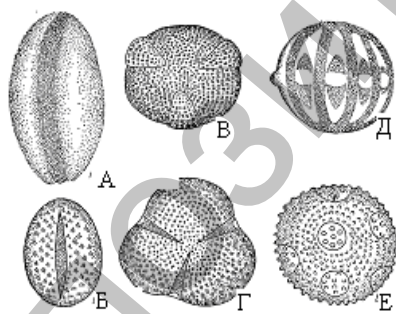


Рис. 111. Типы пыльцевых зерен. А–Б – однобороздчатые – магнолия (*Magnolia grandiflora*); сусак (*Butomus umbellatus*); В–Г – трехбороздчатые (В – джузгун (*Calligonum polygonoides*); Г – пеон (*Paeonia vittmaniana*)); Д – многопоровое (лютик (*Ranunculus asiatica*)); Е – многобороздчатое – истод хохлатый (*Polygala comosa*).

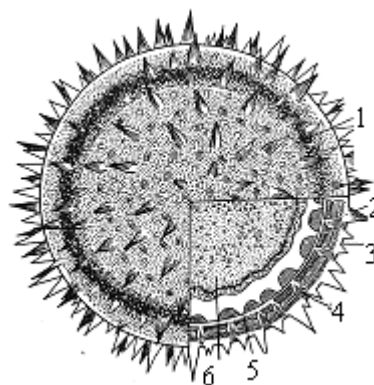


Рис. 112. Пыльцевое зерно мальвы (*Malva sp.*): 1 – экзина, 2 – шиповатый вырост, апертура: 3 – вид сверху, 4 – вид сбоку, 5 – интина, 6 – внутреннее содержимое.

Экзина состоит из наружного слоя – с-экзины и внутреннего – н-экзины. С-экзина – скульптурированная часть оболочки, прикрепляет-

ся к н-эктине 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 высокой температуре до 300°C. Благодаря этому оболочки пыльцевых зерен могут сохраняться не изменяясь на протяжении длительного времени. 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 спорово-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 (палеогеографии, археологии, геоморфологии, биогеографии, океанологии и др.).

Судебная палинология – отрасль знаний, имеющая дело с пыльцой, небольшие количества которой оседают на поверхностном слое почвы, на полу, тропинках, дорогах, во дворах, 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. Изучением находящейся в воздухе пыльцы занимается аэропалинология.

В экзине есть апертуры. Это небольшие тонкостенные участки, через которые обычно выходит пыльцевая трубка во время прорастания и которые позволяют пыльцевому зерну изменять объем при колебаниях влажности. Расположение, форма, строение апертур имеют систематическое значение.

По размещению апертуры могут быть полярными, зональными (с центрами у экватора или на одной из линий, параллельных экватору) и глобальными (равномерно рассеяны по всей поверхности). Эво-

люция размещения апертур шла от полярного через зональное к глобальному расположению.

Апертуры могут быть округлыми или бороздчатыми. 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 (*Malus baccata*), чубушник венечный (*Philadelphus coronarius*), цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus*)) 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 микроспорангии. Каждая микроспора потенциально способна развиваться в мужской гаметофит только в том случае, если она образовалась в результате нормально осуществившегося процесса редукционного деления. Первым признаком того, что началось развитие мужского гаметофита, является изменение формы микроспоры. Из округлой у многих растений микроспора становится эллиптической, но ядро в ней, как и прежде, располагается в центре. Развивающаяся микроспора увеличивается в размерах, в ее цитоплазме образуется крупная вакуоль, вследствие чего ядро смещается к одному из полюсов. Мужской гаметофит формируется в результате митотического деления ядра микроспоры с последующим образованием клеток. Митотическое деление ядра развивающейся микроспоры происходит типично с прохождением всех фаз, однако нетипичным является ахроматиновое веретено – оно асимметрично. Результатом формирования асимметричного ахроматинового веретена является образование двух неодинаковых ядер. Ядро, которое расположено в центральной части разросшейся клетки, называется вегетативным ядром. Ядро, образовавшееся вблизи оболочки, называется генеративным. Вскоре между вегетативным и генеративным ядрами происходит расслоение цитоплазмы и возникают две неравные по размеру клетки – крупная вегетативная и меньшая – генеративная. Вегетативная клетка содержит большое количество липидов, крахмала, белков, которые необходимы при росте пыльцевой трубки. Цитоплазма генеративной клетки не имеет запасных веществ, в частности, крахмала. В ядре генеративной клетки быстро удваивается количество ДНК.

С образованием вегетативной и генеративной клеток процесс формирования мужского гаметофита не заканчивается. Генеративная клетка перемещается в экваториальную область развивающегося мужского гаметофита, внедряется в цитоплазму вегетативной клетки и располагается вблизи ядра вегетативной клетки.

У двудольных растений развитие пыльцы в пыльнике с образованием вегетативной и генеративной клеток, одетых двумя оболочками (экзиной и интиной), заканчивается. Пыльца, которая состоит из вегетативной и генеративной клеток, называется двуклеточной пыльцой, или двуклеточным мужским гаметофитом. Образование гамет – спермиев – у такой пыльцы происходит только после того, как пыльца попадет на рыльце пестика и начнет прорастать. Тогда ядро генеративной клетки разделится митотически и в результате последующего цитокинеза образуются две клетки – спермии.

У однодольных растений генеративная клетка претерпевает митотическое деление, когда пыльца еще находится в пыльцевой камере. В результате в такой пыльце образуются вегетативная клетка и два спермия. Эта пыльца называется трехклеточной пыльцой, или трехклеточным мужским гаметофитом.

VII. Типы семязачатков. Процессы, происходящие в семязачатках. Семязачатки покрытосеменных отличаются быстрым развитием, ускорению которого благоприятствует их нахождение во влажной камере – завязи, что в условиях жизни на суше имеет важное значение, предохраняя семязачатки от иссушения.

Семязачаток (семяпочка), развивающийся на плаценте завязи, является местом образования мегаспор и развития женского гаметофита (зародышевого мешка). Семязачаток состоит из следующих основных частей.

Нуцеллус – центральная часть семязачатка (рис. 113). Нуцеллус представляет собой видоизмененный мегаспорангий.

Один или два интегумента окружают нуцеллус. Соответственно семязачатки могут быть однопокровные или двупокровные. На вершине края интегументов не срастаются, формируется пыльцевход – микропиле.

Халаза – часть семязачатка, прилегающая к завязи и играющая большую роль как трофическая структура. В области халазы семязачаток прикрепляется к стенке завязи при помощи фуникулуса.

Фуникулус (семяножка) связывает семязачаток с плацентой.

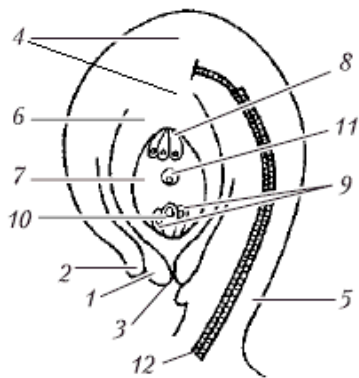


Рис. 113. **Семязачаток покрытосеменных растений:** 1–2 – внутренний и наружный интегументы; 3 – микропиле; 4 – халаза; 5 – семяножка; 6 – нуцеллус; 7 – зародышевый мешок; 8 – антиподы, 9 – синергиды, 10 – яйцеклетка, 11 – центральная клетка; 12 – проводящий пучок.

К халазе подходит сосудисто-волокнистый пучок, который проходит через фуникулус, разветвляется в основании нуцеллуса и снабжает водой с растворенными в ней минеральными веществами клетки развивающегося семязачатка.

Таким образом, семязачаток (семяпочка) – поляризованное образование, в котором четко выражены халазальный и микропиллярный полюсы, занимающие диаметрально противоположное положение. В зависимости от расположения микропиле по отношению к халазе различают следующие типы семязачатков.

Семязачаток ортотропный, или атропный, прямой (рис. 114). Семязачаток расположен перпендикулярно к плаценте, при этом нуцеллус и микропиле находятся на одной прямой.

Если семязачаток согнут вниз на 180° и прирастает в результате этого к удлинненной семяножке (фуникулусу), семязачаток анатропный. Анатропные семязачатки характерны для большинства покрытосеменных и представляют собой, вероятно, исходный тип.

Если семязачаток повернут только на 90° , он называется гемитропным. 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 кампилотропным.

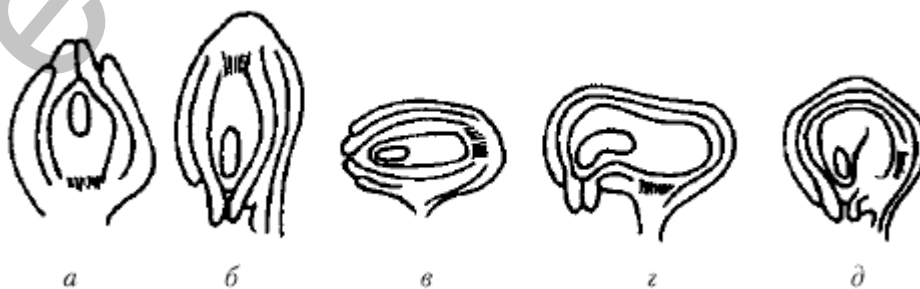


Рис. 114. **Типы семязачатков:** а – ортотропный; б – анатропный; в – гемитропный; г – кампилотропный; д – амфитропный.

Если семязачаток в продольном разрезе имеет подковообразную форму, то возникает амфитропный семязачаток.

Семязачатки варьируют и по размерам нуцеллуса. Семязачаток с массивным нуцеллусом – крассинуцеллятный, со слабо выраженным нуцеллусом – тенуинуцеллятный.

Тенуинуцеллятные семязачатки возникли в процессе эволюции из крассинуцеллятных в результате постепенного уменьшения толщины стенок мегаспорангия.

Итак, морфологические типы семязачатков:

1) по количеству интегументов: однопокровные и двупокровные;

2) по размерам нуцеллуса: крассинуцеллятные и тенуинуцеллятные;

3) по размещению микропиле по отношению к халазе: ортотропный, анатропный, гемитропный, кампилотропный, амфитропный.

Развитие семязачатка и женского гаметофита

На внутренней стенке завязи образуется меристематический бугорок, базальная часть которого – халаза. От халазы как боковые выросты формируются интегументы – покровы семязачатка. У свободноплепестных развиваются два интегумента, у спайноплепестных – один интегумент, у некоторых растений-паразитов интегументы отсутствуют. Интегументы выполняют защитную функцию. По мере увеличения нуцеллуса интегументы обрастают его со всех сторон, на верхушке края не срываются, образуется микропиле.

На ранних этапах онтогенеза, когда интегументы достигают приблизительно половины высоты нуцеллуса, в микропиллярной части семязачатка начинает субэпидермально выделяться одна, реже несколько клеток, которые становятся первичными археспориальными клетками (клетки женского археспория). Клетки первичного археспория крупнее остальных клеток нуцеллуса, имеют невакуолизованную цитоплазму и крупное ядро. У некоторых растений эти клетки делятся митотически и образуют кроющие клетки и клетки вторичного археспория (спорогенные клетки, материнские клетки мегаспороцитов). У других растений клетки первичного археспория без деления становятся мегаспороцитами.

На определенном этапе развития ядро мегаспороцита претерпевает редукционное деление с последующим образованием клеточных перегородок. В результате формируется линейная тетрада мегаспор. Редко встречается иное расположение мегаспор в тетраде.

Каждая мегаспора одета каллозной оболочкой и представляет собой типичную гаплоидную клетку. Процесс мегаспорогенеза начинается позже процесса микроспорогенеза, но протекает значительно быстрее.

После мегаспорогенеза мегаспоры впадают в период кратковременного покоя. Затем в нуцеллусе семязачатка начинается процесс образования женского гаметофита (зародышевого мешка). У большинства покрытосеменных растений из четырех возникших мегаспор только одна, чаще халазальная, может образовывать женский гаметофит (рис. 122).

Зародышевый мешок, развивающийся из одной мегаспоры, называется моноспорическим. Этот типичный зародышевый мешок выявлен у большинства покрытосеменных растений. У некоторых растений зародышевые мешки могут возникать из диады (биспорические зародышевые мешки) и недифференцированного на клетки четырехъядерного ценоцита (тетраспорические зародышевые мешки). (Ценоцит – многоядерная клетка, протопласт, в котором деление ядра не сопровождается делением цитоплазмы).

Развитие зародышевого мешка происходит благодаря серии митотических делений ядра мегаспоры и его производных. Зародышевый мешок развивается как *целостная структура*, т.е. при развитии зародышевого мешка образование дочерних ядер не сопровождается образованием клеточных перегородок между ними.

Началом образования типичного зародышевого мешка является разрастание халазальной мегаспоры. Три мегаспоры сжимаются и впоследствии дегенерируют. Вследствие разрастания мегаспоры прилегающие к ней клетки нуцеллуса разрастаются. Их содержимое используется на питание развивающегося женского гаметофита. Зародышевый мешок проходит в своем развитии ряд стадий. Каждая стадия носит название, отражающее количество ядер в развивающемся зародышевом мешке и степень их дифференцировки.

Начало образования, когда в развивающемся зародышевом мешке (фактически в разрастающейся мегаспоре) имеется только одно ядро, называется стадией *однойядерного зародышевого мешка*. На этой стадии ядро занимает центральное положение, окружено слоем цитоплазмы. Первое митотическое деление ядра мегаспоры завершается образованием двух ядер, расположенных в центре развивающейся мегаспоры. Это *стадия молодого двухядерного зародышевого мешка*. Вследствие образования крупной вакуоли между возникшими ядрами они расходятся к противоположным полюсам. Зародышевый мешок становится двухядерным. После того как у халазального и микропиллярного полюсов оказывается по одному ядру, деление ядер в развивающемся зародышевом мешке происходит синхронно. Следующее, второе по счету, митотическое деление, завершается образованием на каждом полюсе двух ядер. *Зародышевый мешок* становится *четырёхъядерным*. И, наконец, наступает третий, последний, митоз, после которого у каждого полюса оказывается по четыре ядра. Вокруг каж-

дой группы из четырех ядер концентрируется цитоплазма. Обе группы соединены между собой тяжами цитоплазмы, которые расположены по периферии. Зародышевый мешок, в котором имеется восемь недифференцированных ядер, называется *молодым восьмиядерным мешком*. Такой зародышевый мешок представляет собой довольно крупную полость в тканях нуцеллуса, ограниченную его разрушающимися клетками.

После завершения митотических делений в полости молодого зародышевого мешка начинается процесс дифференцировки ядер. По одному ядру с каждого полюса мигрируют в центральную (экваториальную) зону зародышевого мешка и располагаются в общей цитоплазме. Эти ядра называются полярными.

Вокруг трех ядер микропилярного полюса обособляются участки цитоплазмы, в результате чего формируются три клетки, составляющие яйцевой аппарат зародышевого мешка. В состав яйцевого аппарата входят *яйцеклетка* и *две синергиды*. Вокруг трех ядер халазального полюса также обособляется цитоплазма и образуются три клетки. Они называются *антиподами*.

Клетки зародышевого мешка имеют четкую функциональную дифференцировку. Яйцеклетка – единственная женская гамета. *Синергиды* выполняют хемотрофическую функцию: «привлекают» пыльцевую трубку и ориентируют ее положение после вхождения в зародышевый мешок. *Антиподы* – трофические клетки, которые с помощью гаусторий поставляют питательные вещества из халазальной части семязачки в зародышевый мешок до того момента, пока не сформируется эндосперм. Полярные ядра после оплодотворения дают начало особой питательной ткани – эндосперму. У некоторых растений полярные ядра остаются свободными вплоть до слияния со спермием. У других они сливаются до оплодотворения. Тогда вокруг них обособляется цитоплазма и возникает центральная клетка зародышевого мешка (рис. 113).

Таким образом, женский гаметофит покрытосеменных растений, как и мужской гаметофит, сильно редуцирован; образуется в тканях материнского организма, никогда его не покидает и развивается за счет питательных веществ материнского растения – спорофита. Сильную редукцию женского гаметофита следует рассматривать как адаптивный процесс, который сокращает время развития полового поколения и ускоряет развитие половых клеток.

Зародышевый мешок, в котором произошла дифференцировка клеток, считается *зрелым зародышевым мешком*. Такой зародышевый мешок готов к процессу оплодотворения.

VIII. Цветение. Опыление. Образование и рост пыльцевых трубок. Процесс двойного оплодотворения покрытосеменных.
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.

Несмотря на то, что образование женского гаметофита начинается значительно позже мужского, у большинства покрытосеменных оба процесса заканчиваются синхронно. К тому моменту, как сформируется мужской гаметофит, женский гаметофит готов к процессу оплодотворения. Процессу оплодотворения предшествует опыление – процесс переноса пыльцы из тычинок на рыльце пестика. В процессе эволюции сформировалось два типа опыления – автогамия (самоопыление) и аллогамия (перекрестное опыление). При самоопылении пыльца переносится с тычинок на пестик в пределах одного и того же цветка. При перекрестном опылении пыльца одного цветка переносится на рыльце пестика другого цветка. Самоопыление может наблюдаться как в открытых (хазмогамных) цветках (горох (*Pisum*)), так и в закрытых (клеистогамных) (кислица (*Oxalis*)). У перекрестноопыляемых растений существуют специальные приспособления, препятствующие самоопылению. К таким приспособлениям относится дихогамия и гетеростилия (рис. 115). При дихогамии наблюдается неодновременное созревание тычинок и пестиков, что предотвращает самоопыление цветков. Дихогамия проявляется в форме протероандрии (более раннее созревание тычинок) и протерогинии (более раннее созревание пестиков). Протероандрия характерна для представителей сем. Зонтичные, протерогиния – для Сложноцветных. Гетеростилия – особый тип приспособления, который встречается у представителей сем. Гвоздичные, Бурачниковые. При гетеростилии в разных цветках одного и того же вида образуются тычинки и столбики пестиков, имеющие различную длину. В цветках с длинными тычинками пестики имеют короткий столбик. В цветках с короткими тычинками столбик пестика длинный. Оплодотворение происходит в том случае, если пыльца цветков, имеющих длинные тычинки, попадает на рыльце пестика с длинным столбиком. В других случаях пыльца не прорастает, что связано с самонесовместимостью пыльцы и рыльца одного цветка.

Первым признаком того, что пыльца начала прорастать (формировать пыльцевую трубку), является циклоз – круговое вращательное движение цитоплазмы пыльцевого зерна. При прорастании пыльцы интина выпячивается через одну из апертур, образуется пыльцевая трубка. В пыльцевую трубку постепенно перемещается все содержимое пыльцевого зерна: цитоплазма вегетативной клетки с ядром и всеми органоидами и генеративной клеткой, если пыльца двуклеточная, или двумя спермиями, если пыльца трехклеточная. Пыльцевая

трубка внедряется в рыльце, проникает в столбик и начинает продвигаться по столбику. Пыльцевая трубка растет по градиенту концентрации ростовых веществ, а также ионов кальция. Вероятно существование иных хемотропических факторов, которые способствуют продвижению пыльцевой трубки к семязачатку. У двудольных растений, для которых характерна двуклеточная пыльца, в пыльцевой трубке генеративная клетка делится митотически и образует два спермия.

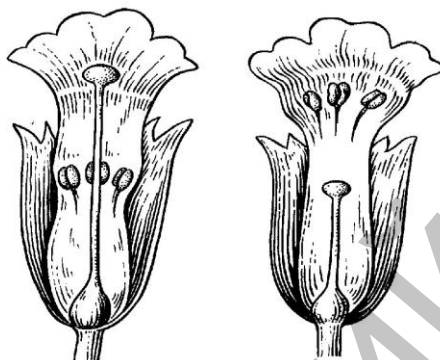


Рис. 115. Гетеростилия у первоцвета.

По мере того как пыльцевая трубка удлиняется, пыльцевое зерно и основание пыльцевой трубки опустошаются, живое содержимое отделяется от пустого участка каллозной пробкой. Таким образом, сохраняется целостность мужского гаметофита. Для пыльцевой трубки характерен только апикальный рост. Растущая зона отделяется от остальной части пыльцевой трубки все новыми и новыми каллозными пробками.

Пыльцевая трубка чаще всего направляется к микропиллярному полюсу семязачатка (рис. 122). Если пыльцевая трубка входит в семязачаток через микропиле, такой способ внедрения называется порогамией. Пыльцевая трубка может войти в семязачаток через другие участки. Внедрение пыльцевой трубки через халазу называется халазогамией, через латеральные зоны интегументов и нуцеллуса – мезогамией. Халазогамия и мезогамия – это специализированные типы вхождения пыльцевой трубки, которые были обнаружены у ряда древесных растений (береза, ольха).

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.

Пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок через одну из синергид, которая при этом разрушается. Верхушка пыльцевой трубки располагается вблизи яйцевого аппарата и здесь лопается. Содержимое пыльцевой трубки изливается вблизи яйцеклетки. Цитоплазма пыльцевой трубки сливается с цитоплазмой зародышевого мешка, расположенной возле яйцевого аппарата. Ядро вегетативной клетки разрушается, а два спермия некоторое время лежат в цитоплазме вблизи яйцеклетки, а затем начинают расходиться. Один спермий движется в сторону яйцеклетки, а второй – к полярным ядрам. Характер передвижения спермиев в зародышевом мешке окончательно не выяснен.

Процесс оплодотворения начинается со слияния спермия с яйцеклеткой. Спермий внедряется в цитоплазму яйцеклетки, здесь сбрасывает свою цитоплазму, которая смешивается с цитоплазмой яйцеклетки. Далее голое ядро спермия движется в сторону ядра яйцеклетки, внедряется в него и сливается с ним. Только после того, как произойдет слияние ядра спермия с ядром яйцеклетки, процесс оплодотворения яйцеклетки (амфимиксис) и образования зиготы можно считать завершенным. В ядре зиготы восстанавливается диплоидный набор хромосом.

После оплодотворения меняется форма оплодотворенной яйцеклетки. Если яйцеклетка имеет грушевидную форму, то зигота – округлую. В яйцеклетке ядро с одним ядрышком, в зиготе ядро может содержать несколько ядрышек. Цитологи считают, что по числу ядрышек в ядре зиготы можно судить о количестве спермиев, проникших в яйцеклетку.

Второй спермий подходит к центральной клетке зародышевого мешка и начинает сливаться с ней. Образуется триплоидная первичная клетка эндосперма ($3n$).

Процесс оплодотворения у покрытосеменных был открыт профессором Киевского университета С.Г. Навашиным в 1898 г. и назван им процессом двойного оплодотворения. Открытие процесса двойного оплодотворения дало толчок к изучению этого процесса у покрытосеменных, особенно у тех, которые имеют большое практическое значение. После процесса оплодотворения зигота и первичное ядро эндосперма впадают в состояние покоя, а затем начинается их развитие. Из зиготы образуется зародыш нового организма, а из первичной клетки эндосперма особая питательная ткань – эндосперм.

СЕМЯ. ПРОРОСТКИ

Цель: изучить начальные этапы онтогенеза цветкового растения.

ПЛАН

- I. Определение семени. Происхождение частей семени в онтогенезе.
- II. Типы семян по расположению питательных веществ.
- III. Способы образования эндосперма.
- IV. Строение зародыша двудольных и однодольных растений. Развитие зародыша.
- V. Семенная кожура. Эволюция семян. Экологическое значение размера семени. Значение семян.
- VI. Покой семян.
- VII. Группы семян по способности к прорастанию.
- VIII. Набухание семян. Характеристика спермосферы. Прорастание.
- IX. Виды прорастания. Особенности прорастания однодольных.

I. Определение семени. Происхождение частей семени в онтогенезе. Семя – это зачаток нового организма, это образование, при помощи которого происходит распространение и размножение семенных растений, переживание неблагоприятных условий. Семя развивается из семязачатка (семяпочки), поэтому многие составные части семяпочки разрастаются, претерпевают различные изменения и становятся составными частями семени. Семя содержит зародыш, запас питательных веществ, защитную семенную кожуру, возникшую из интегументов.

Архаичные семена формируют многослойные, гистологически дифференцированные покровы, возникающие из двух интегументов. Эволюционно продвинутые те семена, покровы которых сформированы из одного интегумента.

Эндосперм развивается из двух полярных ядер, слившихся с ядром спермия в центральной клетке зародышевого мешка (рис. 122). 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, обычно в семядолях.

II. Типы семян по расположению питательных веществ. В зависимости от места запаса питательных веществ выделяют следующие **типы семян:**

1. Запасные вещества содержатся в семядолях зародыша. Тогда семя состоит из семенной кожуры и зародыша. Зародыш прямой или изогнутый, занимает центральное положение. Такой тип семян характерен для двудольных у представителей сем. Бобовые (*Fabaceae*), сем. Астровые (*Asteraceae*), сем. Капустные (*Brassicaceae*).

2. Запасные вещества находятся в зародыше и 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 (представители сем. Мятликовые (*Poaceae*), сем. Лилейные (*Liliaceae*)).

4. Запасные вещества откладываются в эндосперме и перисперме. Семя состоит из семенной кожуры, зародыша, эндосперма и перисперма (представители сем. Банановые (*Musáceae*), сем. Имбирные (*Zingiberáceae*), сем. Перцовые (*Piperaceae*)).

5. Запасные вещества обнаруживаются только в перисперме. В состав семени входят семенная кожура, зародыш, перисперм. Этот тип семян не характерен для однодольных (представители сем. Гвоздичные (*Caryophyllaceae*), сем. Нимфейные (*Nymphaeaceae*)).

В процессе эволюции покрытосеменных происходили редукция эндосперма в зрелых семенах и соответствующее увеличение размеров зародыша. У более примитивных покрытосеменных наблюдаются обильный эндосперм и очень маленький зародыш с малоразвитой почечкой. У эволюционно продвинутых групп зародыш разрастается, а эндосперм 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 питательные вещества окружающего его эндосперма.

III. Способы образования эндосперма. В зависимости от того, происходит ли на ранних стадиях формирования эндосперма цитокинез или нет, различают **три типа образования эндосперма: ядерный, клеточный и гелобиаальный.**

В ядерном (нуклеарном) эндосперме ядерные деления не сопровождаются образованием клеточных перегородок. Такой тип эндосперма характерен для многих представителей класса Двудольные. Впоследствии он дегенерирует и в зрелых семенах отсутствует (например: Бобовые (*Fabaceae*)) или становится клеточным и принимает типичное для запасавшей ткани строение. В клеточном (целлюлярном) эндосперме образование клеточных оболочек начинается одно-

временно с первым митозом и продолжается пока эндосперм растет. Так формируется эндосперм злаков.

В гелобиальном (промежуточном) типе развития после первого деления ядра эндосперма образуется клеточная перегородка, которая делит зародышевый мешок на две неравные камеры. В маленькой халазальной камере деления ядер больше не происходит или наблюдается всего несколько делений, а затем ядра дегенерируют. В крупной микропиларной камере ядра делятся митотическим путем и каждое деление сопровождается цитокинезом. Гелобиальный тип развития эндосперма выявлен у однодольных: сем. Частуховые, Сусаковые, Водокрасовые.

Основные питательные вещества, откладываемые в запас, – это углеводы, белки, липиды. В семени содержатся все типы соединений, но их количество в семенах растений разных таксонов неодинаковое.

IV. Строение зародыша двудольных и однодольных растений.

Развитие зародыша. Зигота путем многочисленных митотических делений преобразуется в многоклеточный зародыш, состоящий из зародышевой почечки, зародышевого корешка и одной или двух семядолей. Количество семядолей – одна развитая семядоля у однодольных и две у двудольных – рассматривается как основной признак, по которому отличаются эти два класса покрытосеменных растений (рис. 116).

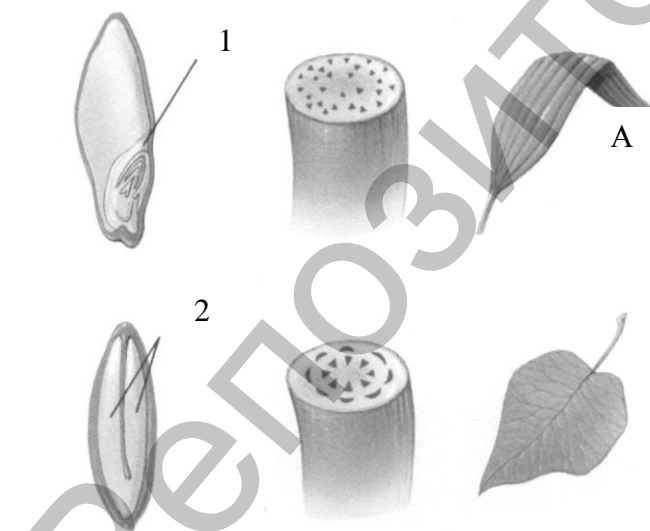


Рис. 116. Сравнительная характеристика растений классов Двудольные и Однодольные:

А – некоторые отличительные признаки растений класса Однодольные: 1 – зародыш с одной семядолей;

Б – некоторые отличительные признаки растений класса Двудольные: 2 – двусемядольный зародыш.

Семядоли расположены на зародышевой оси, на противоположных концах которой находятся апикальные меристемы побега и корня. В зародыше апикальная меристема побега 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 (рис. 117).

Подсемядольная ось называется гипокотиль. Нижняя часть гипокотеля переходит в зародышевый корешок.

У однодольных семядоля обычно выполняет функцию поглощения, а не запасаания. Погруженная в эндосперм, она абсорбирует питательные вещества, которые расщепляются ферментами. Эти питательные вещества перемещаются к растущему зародышу. 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 почка. И зародышевый корешок и зародышевая почка окружены влагалищевидными защитными структурами – колеоризой и колеоптилем (рис. 118).

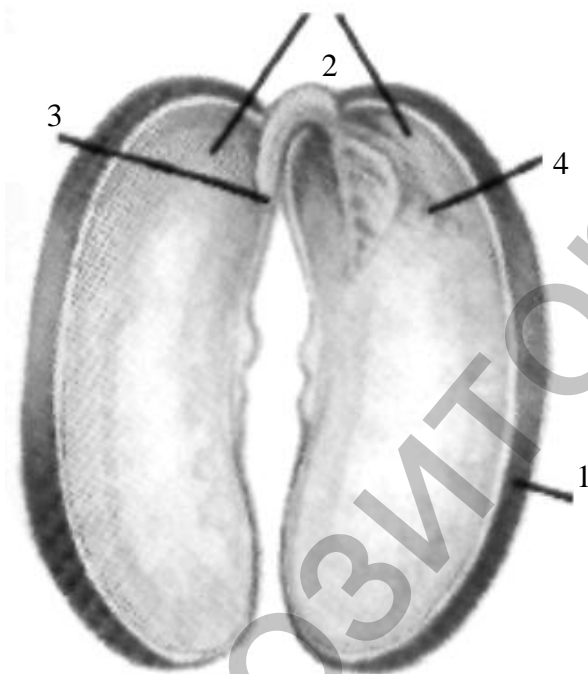


Рис. 117. **Строение семени фасоли:** 1 – семенная кожура; зародыш: 2 – семядоли; 3 – зародышевый корешок; 4 – зародышевая почка.

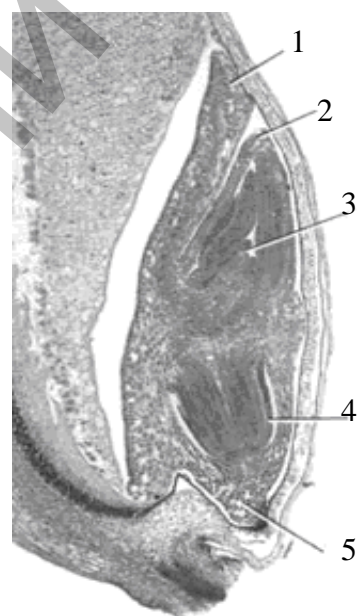


Рис. 118. **Строение зрелого зародыша пшеницы:** 1 – щиток; 2 – колеоптиль; 3 – апекс побега; 4 – зародышевый корешок; 5 – колеориза.

Часть оси между узлом щитка и колеоптилем – мезокотиль. У некоторых злаков напротив щитка образуется небольшой вырост – эпибласт (недоразвитая семядоля).

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. Микропиллярный полюс выполняет по существу только вегетативную функцию. Образуется подвесок, или суспензор, который закоривает зародыш у микропиле (рис. 122).

Считается, 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 двуплодную форму, что и приводит к билатеральной симметрии. Эту стадию развития зародыша называют сердцевидной. Так как у зародыша однодольных только одна развитая семядоля, 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.

Таким образом, в эмбриогенезе побег и корень закладываются как единая структура, развивающаяся из зиготы.

V. Семенная кожура. Эволюция семян. Экологическое значение размера семени. Значение семян. Семенная кожура образуется из интегументов, имеет сложное гистологическое строение. Присутствует 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 преобразуется в семявход, сохраняется на кожуре в виде

небольшого отверстия. Обычно семяход соседствует с рубчиком. Рубчик остается на кожуре после отделения семени от фуникулуса. В анатропных семязачатках приросшая к ним часть фуникулуса 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 фуникулуса), 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 кожуре локализуются ингибиторы прорастания. Семенная кожура устойчива к пищеварительной жидкости животных.

Эпидерма некоторых семян содержит слизевые клетки, 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 сем. Злаковые (*Poaceae*) в большинстве употребляются человеком по сравнению с растениями других семейств. Второе место занимает сем. Бобовые (*Fabaceae*). Семена представителей других семейств используют для приготовления напитков (кофе, какао), пива, лекарств, технических масел.

Так как в семени происходят первичные этапы развития нового спорофита, то именно семя обеспечивает преемственность между сменяющимися друг друга поколениями семенных растений. 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. Хотя почему-то многие привыкли, перечисляя органы растения, наряду с корнем и побегом, называть и семя.

VI. 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 прорастало, 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 кислорода, присутствие ингибиторов прорастания. Вот почему необходимо дозревание, которое в нашей умеренной зоне стимулируется низкими температурами зимой.

Семенам многих декоративных растений нужен 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 – содействует нарушению состояния «твердосемянности», удалению ингибиторов и восстановлению метаболической активности, необходимой для прорастания.

VII. Группы семян по способности к прорастанию. По способности к прорастанию после дозревания 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, так как 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.

VIII. Набухание семян. Характеристика спермосферы. Прорастание. Зрелое семя в большинстве случаев очень сухое (на воду приходится 5–20%). Поэтому прорастание невозможно, пока семя не впитает определенное количество воды, необходимой для метаболической активности. Вода всасывается через семяход 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, так как подобные 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 возобновляются деление и растяжение клеток. Область среды, 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 образуется проросток.

Первый видимый признак роста – это появление зародышевого корешка. Корешок закрепляет семя в почве и начинает поглощать воду. В процессе роста корешок развивается в главный корень, на котором образуются боковые корни разных порядков. Так возникает разветвленная корневая система. У однодольных главный корень недолговечный, и корневая система взрослого растения развивается из придаточных корней, которые закладываются в подземных узлах.

IX. Виды прорастания. Особенности прорастания однодольных. Виды прорастания:

1. Если после появления корешка удлиняется 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.

2. При подземном прорастании изгибается эпикотиль. При его выпрямлении почка поднимается над поверхностью почвы, а семядоли остаются в ней, со временем разрушаются.

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 удлиняется и выходит из колеоризы. После появления корня колеоптиль выталкивается за счет удлинения мезокотыля (первое «междуузлие» между «узлами» щитка и колеоптиля). Когда основа колеоптиля достигает поверхности почвы, его края расходятся на вершине, и из почвы появляются первые листочки почечки.

Таким образом, из прорастающего семени развивается дочерний спорофит – проросток, сохраняющий определенные элементы структуры семени, а именно – зародыша (семядоли), для него характерно гетеротрофное питание, затем гетеротрофное и автотрофное, а в ювенильной (лат. *juvenilis* – молодой, юношеский) 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.

При нормальном развитии апикальная меристема побега преобразуется в репродуктивную апикальную меристему, которая дает цветок или соцветие.

Таким образом, зародыш и проросток – начальные этапы онтогенеза цветкового растения.

ПЛОДЫ

Цель: показать многообразие плодов и их классификацию.

ПЛАН

- I. Определение плода.
- II. Соплодие в широком и узком смысле слова. Примеры соплодий.
- III. Партенокарпия.
- IV. Стадии развития плода в онтогенезе.
- V. Морфологическая классификация плодов.
- VI. Морфогенетическая классификация плодов.
- VII. Распространение плодов и семян.

I. Определение плода. 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 и 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, прицветнички.

Поэтому **плод** – это видоизмененный в результате оплодотворения гинецей цветка с прирастающими или сохраняющимися при гинецее другими частями цветка и соцветия.

Американский ботаник А. Имс определил плод как зрелый цветок.

II. Соплодие в широком и узком смысле слова. Примеры соплодий. 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 обыкновенный (*Helianthus annuus*), представители сем. Виноградные (*Vitaceae*)) или срастаются (растения рода Жимолость (*Lonicera*)). 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. Подобные соплодия представляют собой систему сложно разветвленных осей. К этому типу

относятся соплодия представителей сем. Виноградные (*Vitaceae*), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*), бузины красной (*Sambucus racemosa*), калины обыкновенной (*Viburnum opulus*), почти всех Зонтичных (*Ariaceae*) 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 срастаются 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.

Видоизменение плодов наблюдается в соплодиях ананаса. Тут в единое целое срастаются ось соцветия, брактей, 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. (Пролификация – образование какого-либо органа растения из другого органа, рост и развитие которого закончились. Пролификация обусловлена активизацией меристемы. Из цветка могут развиваться облиственный побег, новый цветок или соцветие). В результате 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.

III. Партенокарпия. 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, такие плоды не являются типично партенокарпическими.

Партенокарпию вызывают искусственно при помощи ауксинов (томат обыкновенный (*Lycopersicon esculentum*), тыква твердокорая (*Cucurbita pepo*)) и гиббереллинов (ростовые вещества) (абрикос обыкновенный (*Armeniaca vulgaris*), вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris*)). Изучение партенокарпических плодов привело к выводу о необходимости для их развития наличия молодых семязачатков.

Развитие плода регулируется как внутренними, так и внешними факторами.

IV. 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 (или семена) вырабатывает ростовые вещества (ауксины, гиббереллины, цитокинины и др.), стимулирующие дальнейшее развитие плода. Окончательная величина 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 века в трудах Й. Гертнера. В середине XX века значительный вклад в изучение плодов внесла Р.Е. Левина, работавшая в Ульяновском государственном педагогическом институте.

V. Морфологическая классификация плодов. В морфологической классификации плодов учитываются размещение и тип объединения плодолистиков (карпелл), природа стенки плода, количество семян, раскрывается плод или нет (для сухих и сочных плодов).

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. Например, у плода вишни обыкновенной (*Cerasus vulgaris*) экзокарпий – это тонкий блестящий наружный слой, у плодов цитрусовых – желтый или оранжевый железистый слой – флаведо. Мезокарпий у вишни – мякоть плода, у цитрусовых – беловатый рыхлый слой (альбедо), 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 (рис. 119).

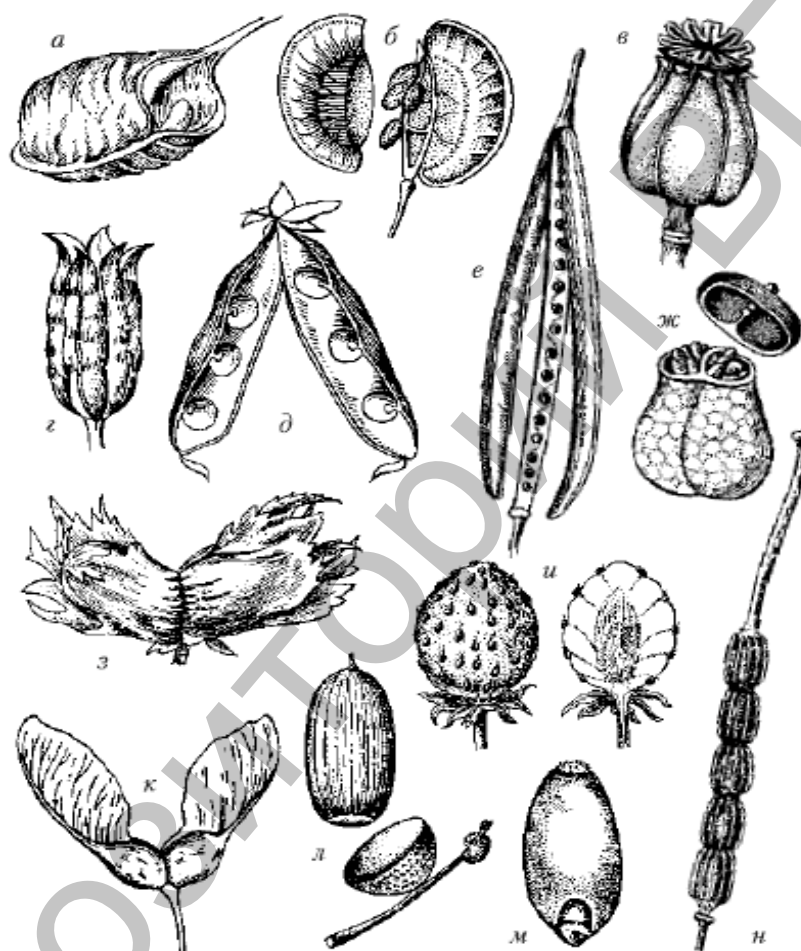


Рис. 119. Сухие плоды: а – листовка морозника; б – стручочек ярутки; в – коробочка мака; г – многолистовка водосбора; д – боб гороха; е – стручок капусты; ж – коробочка (крыночка) белены; з – орех лещины; и – многоорешек земляники; к – двукрылатка клена; л – желудь дуба; м – зерновка пшеницы; н – членистый стручок редьки дикой.

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 склерифицированного околоплодника характерны развитие механических элементов, их лигнификация.

Сухие вскрывающиеся плоды обычно многосемянные. Эти плоды развиваются или из одного плодолистика (листовка, боб), или из нескольких (коробочка, стручок).

Способы 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 плодолистами (септицидно). Раскрывание по спинной части плодолистиков (локулицидно) обнажает отдельные гнезда завязи. Некоторые плоды раскрываются поперек по окружности, охватывающей все плодолистки (кольцевое раскрывание) или отдельными отверстиями (парицидное раскрывание).

Сухие вскрывающиеся коробочковидные плоды – это листовка, коробочка, боб, стручок, стручочек (рис. 119).

Листовка – плод, образованный одним плодолистиком и раскрывающийся 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, например, у купальницы, калужницы. Часто встречается циклическая многолистовка, например, у спиреи, рябинника. В циклических многолистовках плодолистки 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 раскрывается по шву от краев плодолистика и по средней жилке, т.е. в отличие от листовки раскрывается 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 Крестоцветным (Капустным).

Дробные плоды

Дробные плоды распадаются продольно по перегородкам на доли (мерикарпии), соответствующие отдельному плодолистку.

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.

Специализированный дробный плод – **вислоплодник** Зонтичных (Сельдерейных), 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 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 эрема.

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 невскрывающиеся плоды

Сухие невскрывающиеся плоды развиваются из завязи, в которой созревает только одно семя, хотя семязачатков может быть больше одного. Настоящая семенная кожура у таких плодов облитерируется (семянка у *Asteraceae*) 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, то 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 – 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 листовую характер.

Орешек характеризуется меньшими размерами, чем орех.

Желудь отличается от ореха кожистым недревесневающим 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 запасующую ткань, привлекающую животных, распространяющих семена.

Плод цитрусовых – **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 цитрусовых образована сильно разросшимися и заполненными соком волосками внутреннего эпидермиса плодолистиков.

Тыква развивается из нижней завязи. Граница между плодолистиковыми и внеплодолистиковыми тканями не видна. Семена погружены в паренхимную ткань.

Плод банана – **ягода** – 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. Эта 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 андроеца. Яблоко представляет собой синкарпную многолисточку, 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, тыква, 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 различных слоях. Сочная мякоть – это паренхимный мезокарпий. На экзокарпии есть эпидермальные волоски, которые в зрелом плоде удерживают костяночки вместе.

VI. Морфогенетическая классификация плодов. Морфогенетическая классификация плодов учитывает их эволюционное развитие. Современные морфогенетические классификации основаны,

главным образом, на типе гинецея. По этой классификации различают апокарпные и ценокарпные плоды.

Апокарпные плоды

Наиболее эволюционно примитивными среди апокарпных плодов считаются многолисточки.

Отдельная часть полимерного апокарпного плода, которая развивается из одного пестика, – плодик.

Редукция плодолистиков привела к появлению однолисточки. При уменьшении количества семязачатков на плодолистике до одного и потере способности к раскрытию плодов из многолисточков возникли 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 сатурального раскрытия (по брюшному шву) до дорзального (по средней жилке) или к раскрытию 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 – однокостянки. Начало костянкам могли дать и плоды типа листовок (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 листовки 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*. Раскрытие плода обусловлено образованием в околоплоднике поперечной кольцевой трещины так, что верхняя часть кузовка отпадает в виде крышечки.

Из нижней синкарпной коробочки образовался особый тип плода – **гранатина**. Околоплодник сухой, раскрывается 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, рябины), 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 представителей сем. Орхидные.

Удлиненная коробочка двучленного паракарпного гинецея – стручок. От многосемянного вскрывающегося стручка образовались плоды, распадающиеся на односемянные членики (дикая редька). Есть крестоцветные (капустные) с невскрывающимися ореховидными стручками – свербига.

Производными от паракарпных коробочек считаются зерновка (верхний плод у злаков); семянка (верхняя – у конопли, крапивы, пушицы, нижняя – у Сложноцветных (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 считается коробочка. У некоторых гвоздичных в основе лизикарпной коробочки сохраняются радиальные перегородки, соответствующие количеству плодолистиков. Редукция количества семязачатков привела к возникновению односемянных лизикарпных плодов (у грыжника, дивалы), которые иногда сохраняют способность к раскрыванию.

Плоды гречишных – семянки – развиваются из верхнего лизикарпного двух- или трехчленного гинецея. Плоды односемянные, сухие. Околоплодник кожистый, а семенная кожура тонкая, редуцированная. Сочный лизикарпный плод – нижняя ягода у полупаразитического растения омелы.

VII. Распространение плодов и семян. Биологическое значение распространения плодов и семян важно для растительных организмов, ведущих прикрепленный образ жизни. Семена, односемянные плоды, плодики, мерикарпии, эремы называются 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 рассеивают диаспоры без специальных агентов-распространителей. Среди них есть виды, у которых диаспоры опадают под действием силы тяжести. Такие диаспоры имеют большую массу, у них нет придатков, способствующих летучести, нет

сочных частей, привлекающих животных. Отделение от материнского растения происходит по мере созревания. К барохорам (греч. *baros* – тяжесть, давление; *chora* – распространение) относят и геокарпные растения, плоды которых зарываются в землю и там созревают (арахис, некоторые клевера).

Среди автохоров есть виды, активно разбрасывающие семена при раскрытии плодов, – автомеханохоры (герани, караганник, некоторые гвоздичные). При этом механизмы раскрытия плодов связаны с неравномерным сокращением разных слоев перикарпия при его высыхании или насыщении клеток отдельных слоев водой.

Интересную группу составляют растения-баллисты, или «метатели», откидывающие диаспоры при колебаниях плодоножек.

Аллохорные растения

Аллохорные растения рассеивают диаспоры при участии факторов внешней среды: ветра (анемохория), животных (зоохория), текущих 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, поверхности воды или почвы.

Диаспоры гидрохоров имеют приспособления против намачивания водой (восковой слой, густое 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: раскрыть особенности воспроизведения и размножения растительных организмов с позиций эволюции.

ПЛАН

- I. Определение размножения.
- II. Типы размножения. Характеристика бесполого размножения.
- III. Характеристика полового размножения. Типы полового процесса.
- IV. Понятие о жизненном цикле, чередовании поколений.
- V. Примеры некоторых жизненных циклов растений.
- VI. Биологическое значение разноспоровости. Эволюционное преимущество семенных растений.

I. Определение размножения. 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 новые особи не достигают репродуктивной стадии в результате болезней, повреждения, 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.

Размножение растений – это сложный биологический процесс воспроизведения на уровне организмов, который завершается образованием особей вида, подобных родительским, обеспечивает поддержание жизни вида и его расселение.

В основе процесса размножения лежит способность клеток к делению и дифференциации.

II. Типы размножения. Характеристика бесполого размножения. У растений известно пять типов размножения: бесполое, половое, гамето-споровое, споро-гаметное и семенное.

При бесполом размножении потомки происходят от одного организма без слияния гамет. Новые растения образуются в результате митоза и поэтому идентичны родителям. Бесполое размножение осуще-

ствляется вегетативными частями тела растительного организма или специализированными клетками – спорами.

Типы бесполого размножения

Типы бесполого размножения: собственно бесполое и вегетативное.

Вегетативное размножение – это естественное или искусственное отделение от материнского растения его специализированных или неспециализированных частей, способных к самостоятельному развитию.

В основе 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 черенкование. Черенки – части 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 (см. с. 143) и корневой системы в результате отмирания тканей в их центральной части называется партикуляцией (рис. 94). 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 (см. с. 39).

Итак, увеличение количества особей происходит за счет отделения неспециализированных или специализированных жизнеспособных частей вегетативного тела растения.

Специализированными органами вегетативного размножения являются столоны, усы, корневища, луковицы, клубни, клубнелуковицы (см. с. 143–148).

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.

Bryophyllum формирует выводковые почки. По краям листа видны молодые растеньица. Из выводковой почки развивается растение, повторяющее в онтогенезе все фазы развития растения, выросшего из семени. У чеснока (*Allium sativum*) в соцветии зонтик вместо цветков закладываются луковички.

Характерная особенность вегетативного размножения – в потомстве полно и точно воспроизводятся свойства и признаки материнского растения. Эта особенность сближает вегетативное и собственно бесполое размножение.

Собственно бесполое размножение (спорообразование).

Процесс образования спор характерен для большинства водорослей и всех без исключения высших растений. *Спора* – гаплоидная клетка, которая образуется в спорангиях в результате митотического или мейотического деления. При этом образовавшиеся споры не наследуют оболочку материнской клетки. Вместилища спор (*спорангии*) у водорослей – одноклеточные, у всех высших растений – многоклеточные. Споры, которые образуются в результате митоза, называются *митоспорами* (у грибов). Споры, возникшие в результате мейоза, называются *мейоспорами*. У низших растений образованию спор может предшествовать как митоз, так и мейоз, в результате могут формироваться как зооспоры, так и апланоспоры (споры, лишённые жгутиков).

Характерной особенностью споры является то, что она способна развиваться при попадании на субстрат. Однако из споры крайне редко развивается особь, подобная родительской (той, на которой сформировались споры). Спорообразование как процесс размножения встречается только у примитивных зеленых водорослей (*Chlamydomonas*, *Chlorella*, *Ulothrix*, *Oedogonium*); характерно для золотистых водорослей (отд. *Chrysophyta*) и желто-зеленых водорослей (отд. *Xanthophyta*, род *Tribonema*) – таксонов, включающих преимущественно примитивные формы.

У высокоорганизованных водорослей и у всех без исключения высших растений (мохообразных, плаунообразных, хвощеобразных, папоротникообразных, голосеменных и покрытосеменных) процесс спорообразования происходит всегда, но из споры формируется гаметофит (заросток) – образование, которое по своим морфологическим, цитологическим и функциональным особенностям отличается от спорофита, в спорангиях которого они образовались.

Спорангии и споры высших растений устроены значительно сложнее, чем у низших. Спорангии высших растений имеют различную форму, стенка их может быть однослойной (настоящие папоротники) или многослойной (ужовниковые папоротники, голосеменные, покрытосеменные), иногда со специальными приспособлениями для вскрывания (кольцо спорангия у настоящих папоротников; фиброзный слой в пыльниках тычинок покрытосеменных).

Споры мохообразных, плаунообразных, хвощеобразных и папоротникообразных одеты двумя оболочками: экзоспорием (наружной оболочкой) и эндоспорием (внутренней оболочкой). Экзоспорий состоит из целлюлозы и пропитан спорополленином, что делает эту оболочку прочной и длительно сохраняет жизнеспособности споры, тем самым способствует переживанию видом неблагоприятных условий. Споры микроскопически малы, поэтому могут переноситься на значительные расстояния. Таким образом, в условиях жизни на суше спора оказалась важным образованием, при помощи которого происходит расселение вида и переживание неблагоприятных условий.

Для примитивных растений характерна *изоспория* (равноспоровость), поэтому у них образуются обоопольные гаметофиты. У хвощей появляется физиологическая *гетероспория* (разноспоровость). Не различающиеся по морфологическим признакам споры при попадании на субстраты, различающиеся по типу трофности, формируют однополюные гаметофиты. На бедных питательными веществами почвах образуются мужские заростки, на богатых – женские.

Для селягинелловых (отд. Плаунообразные), сальвиниевых (отд. Папоротникообразные), голосеменных и покрытосеменных характерна морфологическая разноспоровость. У них образуются *микроспоры*, из которых развиваются мужские заростки, и *мегаспоры* (макроспоры), прорастающие в женские заростки. Разноспоровость – первая ступень на пути половой дифференцировки особей. В процессе эволюции разноспоровость сопровождается редукцией заростков. У разноспоровых плаунообразных и папоротникообразных заростки развиваются внутри споры или едва выступают за пределы оболочки, т.е. они более надежно защищены, чем заростки равноспоровых растений.

У высших споровых растений (плаунообразные, хвощеобразные, папоротникообразные) функцию расселения вида осуществляет

мегаспора. У голосеменных и покрытосеменных мегаспора никогда не покидает материнского растения.

Таким образом, у высших растений спора не осуществляет процесс размножения. У всех без исключения высших растений и у высокоорганизованных водорослей размножение происходит только благодаря сочетанию двух процессов – спорообразования и полового процесса.

III. Характеристика полового размножения. Типы полового процесса. Важное биологическое значение для эволюции вида имело именно **половое размножение**.

Половое размножение – это тип размножения, в основе которого лежит половой процесс. Под половым процессом следует понимать всю совокупность явлений, которые сопутствуют половому размножению: это половая дифференцировка особей или тканей; образование половых органов (очень редко они не возникают); формирование половых клеток (иногда они не образуются, но их функцию выполняют сами одноклеточные организмы или некоторые клетки многоклеточных организмов); слияние различающихся по признакам пола гамет – процесс оплодотворения; образование зиготы, формирование зародыша нового организма. Процесс оплодотворения – один из важнейших этапов полового процесса, но отнюдь не единственный. Поэтому отождествлять понятие «половой процесс» и «оплодотворение» нельзя.

При половом размножении потомство получается в результате слияния генетического материала гаплоидных ядер, которые содержатся в специализированных половых клетках – гаметах. При оплодотворении 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.

У растений образованию гамет предшествует митоз и только у фукусовых водорослей гаметы образуются в результате мейоза подобно тому, как это происходит у животных.

Все виды полового процесса, сопровождающиеся образованием половых клеток, можно объединить в одну группу под названием гаметогамия. Все виды полового процесса, при котором не образуется типичных гамет, обозначают как агаметогамия.

Типы полового процесса:

1. Хологамия (греч. *holos* – весь): в качестве гамет выступают обычные одноклеточные организмы, которые копулируют между собой (копуляция – слияние неспециализированных половых клеток). Встречается у одноклеточных водорослей.

2. При изогамии у растений формируются изогаметы. Процесс слияния изогамет происходит в водной среде. Такой тип гаметогамии характерен для примитивных водорослей (улотрикс).

На ранних этапах эволюции возникает физиолого-биохимическая дифференцировка гамет. При этом они не различимы по морфологическим признакам, имеют одинаковые размеры, одинаково подвижны благодаря наличию жгутиков, но различаются по биохимическим свойствам и обозначаются как «+» и «-» гаметы. Такие гаметы называются изогаметами.

3. В ходе совершенствования полового процесса появилась морфологическая дифференцировка гамет. Они стали различаться по размерам, степени подвижности. Возникли анизогаметы: меньшие по размерам стали называть *мужскими*, более крупные – *женские*. Мужские гаметы со жгутиками передвигаются самостоятельно и называются сперматозоидами, лишённые жгутиков – спермиями. Женские гаметы или обладают слабой подвижностью, или неподвижны. Неподвижные женские гаметы называются яйцеклетками.

При гетерогамии образуются подвижные мужские и женские гаметы. Женская гамета больше по размерам и менее подвижна, чем мужская. После созревания гаметы выходят из гаметангиев и сливаются в водной среде. Гетерогамия характерна для некоторых протококковых (*Protococcophyceae*), улотриксковых (*Ulothrichophyceae*), большинства сифоновых (*Siphonophyceae*) водорослей (отд. *Chlorophyta*).

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. *anteros* – цветущий).

Оогоний обычно состоит из одной клетки, реже (у харовых водорослей) – многоклеточный.

Архегоний – многоклеточное образование колбочковидной 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 разнообразны по форме и строению.

Мужские гаметы, созревшие в антеридиях, могут достигнуть яйцеклетки только при наличии капельно-жидкой среды. Наличие во-

ды – обязательное условие для осуществления процесса оплодотворения во всех группах растительных организмов, за исключением семенных растений.

Для высокоорганизованных водорослей и для всех без исключения высших растений характерна оогамия. При оогамии яйцеклетка полностью утрачивает подвижность, значительно превосходит по размерам мужские гаметы, образуется в оогонии или архегонии, как правило, в единственном числе (у фукуса образуется несколько гамет). Процесс оплодотворения происходит внутри оогонии или архегонии.

Оогамия является вершиной эволюции полового процесса. Но обязательно наличие воды как среды, необходимой для передвижения сперматозоидов.

У голосеменных и покрытосеменных растений как результат приспособления к жизни в условиях суши возникла особая разновидность оогамии – сифоногамия. У представителей этих таксонов появляется пыльцевая трубка (греч. *siphon* – трубка), формируемая мужским гаметофитом. Пыльцевая трубка выполняет транспортную и защитную функцию, доставляет мужские гаметы – сперматозоиды гинкговых (*Ginkgoales*) и саговниковых (*Cycadales*) или спермии (у высокоорганизованных голосеменных и всех покрытосеменных) – к яйцеклетке. У голосеменных и покрытосеменных процесс оплодотворения происходит без наличия капельно-жидкой среды. Совершенствование полового процесса у голосеменных и покрытосеменных растений повлекло за собой редукцию половых органов. Если у голосеменных образуются только архегонии, антеридиев как таковых нет, то у покрытосеменных растений нет ни антеридиев, ни архегониев. Женский гаметофит цветковых растений представлен зародышевым мешком, мужской гаметофит – пыльцевым зерном.

IV. Понятие о жизненном цикле, чередовании поколений.

Последовательность стадий развития, через которые проходят представители данного вида от какого-нибудь этапа до его повторения, например, 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**.

Под **поколением** следует понимать совокупность органических форм, возникающих в результате какого-либо репродуктивного процесса и генетически связанных с предками и потомками.

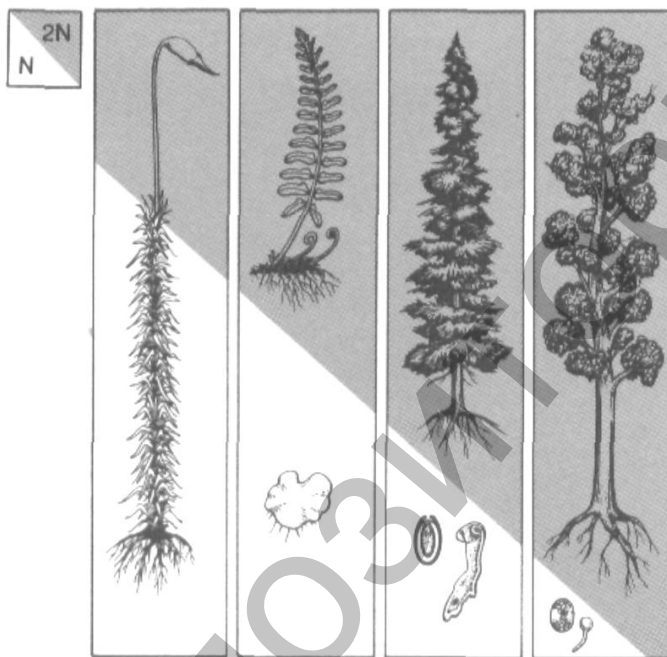
Диплоидное поколение, которое образует споры, – диплобионт (у водорослей), спорофит (у наземных растений). Гаплоидное поколение, которое развивается из спор в результате митозов и образует гаметы, – гапобионт (у водорослей), гаметофит (у наземных растений).

Чередование поколений связано со сменой ядерных фаз – гаплоидной и диплоидной. Спорофит ($2n$) (А) образует (в результате ре-

дукционного деления) гаплоидные споры (n). Из них вырастает гаметофит (B), продуцирующий гаметы (n). При слиянии гамет диплоидный набор хромосом восстанавливается в зиготе, из которой снова вырастает диплоидный спорофит (A_1).

В жизненном цикле мхов доминирует гаметофит. Он независим в питании и обычно крупнее спорофита, который развивается на зеленом гаметофите. У сосудистых растений, наоборот, доминирует спорофит, который намного крупнее и сложнее гаметофита.

Диплоидия позволяет получать больше наследственной информации, лучше регулировать проявление генетического материала организма в ходе его развития. Поэтому спорофит сосудистых растений – это крупное, сложное и независимое в отношении питания поколение. Одна из эволюционных тенденций наземных высших растений за исключением мхов – это усиление доминирования спорофита и редукция гаметофита (рис. 120).



Чередование поколений может быть *гомофазным* и *гетерофазным*. При гомофазном чередовании поколений спорообразование и половой процесс происходят у примитивных гаплоидных водорослей при одной и той же ядерной фазе, т.е. смена репродуктивных процессов не влечет за собой изменение ядерной фазы некоторых жизненных циклов растений.

Рис. 120. Соотношение спорофита и гаметофита у наземных растений.

Редукция гаметофита и преобладание спорофита в цикле развития растений в процессе эволюции.

V. Примеры некоторых жизненных циклов растений:

1. Цикл развития улотрикса. Неблагоприятные условия эта водоросль переносит в стадии зиготы. В зиготе происходит редукционное деление, в результате образуются зооспоры, которые со временем закрепляются на субстрате, прорастают в нитчатую водоросль. Ниж-

няя клетка – ризоидальная. В клетках водоросли в результате митоза образуются изогаметы, которые отличаются физиологически. Для улотрикса характерно явление гетероталлизма. После слияния гамет образуется зигота $2n$. Зооспоры и изогаметы у улотрикса в различные периоды формируются в результате митоза на одних и тех же гетероталлических гаплоидных нитях. Это гапло-гомофазный цикл развития.

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. Это дипло-гомофазный вариант.

При гетерофазном чередовании поколений смена репродуктивного процесса всегда влечет за собой смену ядерной фазы. Спорообразование происходит на спорофите и сопровождается редукцией числа хромосом. Половой процесс осуществляется на гаметофите – в результате процесса оплодотворения число хромосом восстанавливается.

Гетерофазное чередование поколений может быть *изоморфным* (зеленые водоросли *Ulva*, *Enteromorpha*, *Cladophora*; характерно для некоторых порядков бурых и большинства красных водорослей) и *гетероморфным* (широко распространено у бурых водорослей класса *Heterogeneratorphyceae*, встречается у некоторых зеленых и красных водорослей).

Изоморфное чередование поколений наблюдается, когда гаплоидное и диплоидное поколение приблизительно одинаковы по размеру и сложности строения, но отличаются по цитологическим, физиолого-биохимическим и функциональным свойствам. Встречается довольно редко и только у низших растений. У высокоорганизованных водорослей (бурых, некоторых зеленых и красных) и всех без исключения высших растений чередование поколений *гетерофазное гетероморфное*, т.е. у большинства растительных организмов гаметофит и спорофит кроме цитологических, физиолого-биохимических и функциональных различий имеют четкие морфологические различия. Оба поколения развиваются или независимо как самостоятельные особи, или одно поколение «поселяется» на другом. Для наземных высших растений характерно гетероморфное чередование поколений.

3. При гапло-диплофазном чередовании поколений доминирует гаметофит. У низших растений диплобионт существует самостоятельно и может морфологически не отличаться от гаплобионта (*Ulva*), или имеет микроскопическое строение (акросифония из *Chlorophyta*), или диплобионт развивается на гаплобионте (филлофора Броди из *Rhodophyta*). У высших растений только мохообразные характеризуются гапло-диплофазным циклом развития.

При дипло-гаплофазном типе развития в жизненном цикле высших растений доминирует спорофит. Гаметофиты могут существовать

независимо от спорофитов (плаунообразные, хвощеобразные, папоротникообразные) или они формируются на спорофитах (голосеменные, покрытосеменные). Примеры дипло-гаплофазного чередования поколений:

4. 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 переходит к независимому существованию. После укоренения молодого спорофита в почве гаметофит разрушается.

Это жизненный цикл равноспорового папоротника.

Эволюция шла от равноспоровости к разноспоровости.

5. Цикл развития разноспорового папоротника *Salvinia natans*.

Это небольшое (до 15 см) водное растение, обычно встречается в озерах. Имеет 3 листа: 2 обычных плавают, один погружен в воду и расчленен 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 мегаспорангии полное развитие проходит только одна мегаспора, в микроспорангии 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.

VI. Биологическое значение разнospоровости. Эволюционное преимущество семенных растений. Биологическое преимущество разнospоровости перед равноspоровостью 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.

Чередование поколений может быть гапло-гомофазным, дипло-гомофазным, гапло-диплофазным и дипло-гаплофазным.

Эволюционное значение чередования поколений состоит в том, что смена репродуктивных процессов привела к доминированию спорофита, который чрезвычайно сложно устроен и наилучшим образом приспособлен к жизни на суше.

Биологическое значение чередования поколений заключается в том, что постепенно, с усложнением морфофизиологического строения спорофита и редукцией гаметофита, совершенствовался половой процесс, который стал осуществляться без наличия капельно-жидкой среды, что очень важно в условиях наземного существования.

У семенных растений на основе бесполого и полового процессов возникает особый тип размножения – семенное. Семенное размножение представляет собой весьма совершенный способ размножения, имеющий преимущества перед гамето-споровым и споро-гаметным.

Гамето-споровое размножение характерно для мохообразных.

Споро-гаметное размножение характерно для плаунообразных, хвощеобразных, папоротникообразных.

Прогрессивную линию эволюции высших растений продолжают семенные растения. По сравнению со споровыми они представляют более высокий уровень организации растений, т.к. главным для расселения и размножения вида является качественно новое образование – семя.

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.

Как известно, 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, 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.

У голосеменных и покрытосеменных есть различия в развитии и строении семян. Это связано с различием репродуктивных органов растений этих таксонов. Семя голосеменных растений – сложное образование, включающее в себя спорофит нового поколения, женский гаметофит, возникший на спорофите предыдущего (материнского) поколения, остатки спорофита предыдущего поколения (остатки нуцеллуса, интегумент).

6. Жизненный цикл голосеменных (на примере сосны) (рис. 121).

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 мик-

роспорофиллы. 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. Дальше происходит процесс микрогаметогенеза, в результате которого спора преобразуется в пыльцевое зерно – мужской гаметофит. Сначала внутри микроспоры происходят два последовательных митотических деления и образуются 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 молодых побегов. Молодая шишка красного цвета состоит из оси. На оси спирали плотно расположены кроющие чешуи, в пазухах которых находятся 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 образуются 4 гаплоидные мегаспоры, из которых функционирует или халазальная, или микропиллярная, а у эволюционно примитивных голосеменных могут прорасти и медиальные клетки. Следующий процесс – мегагаметогенез.

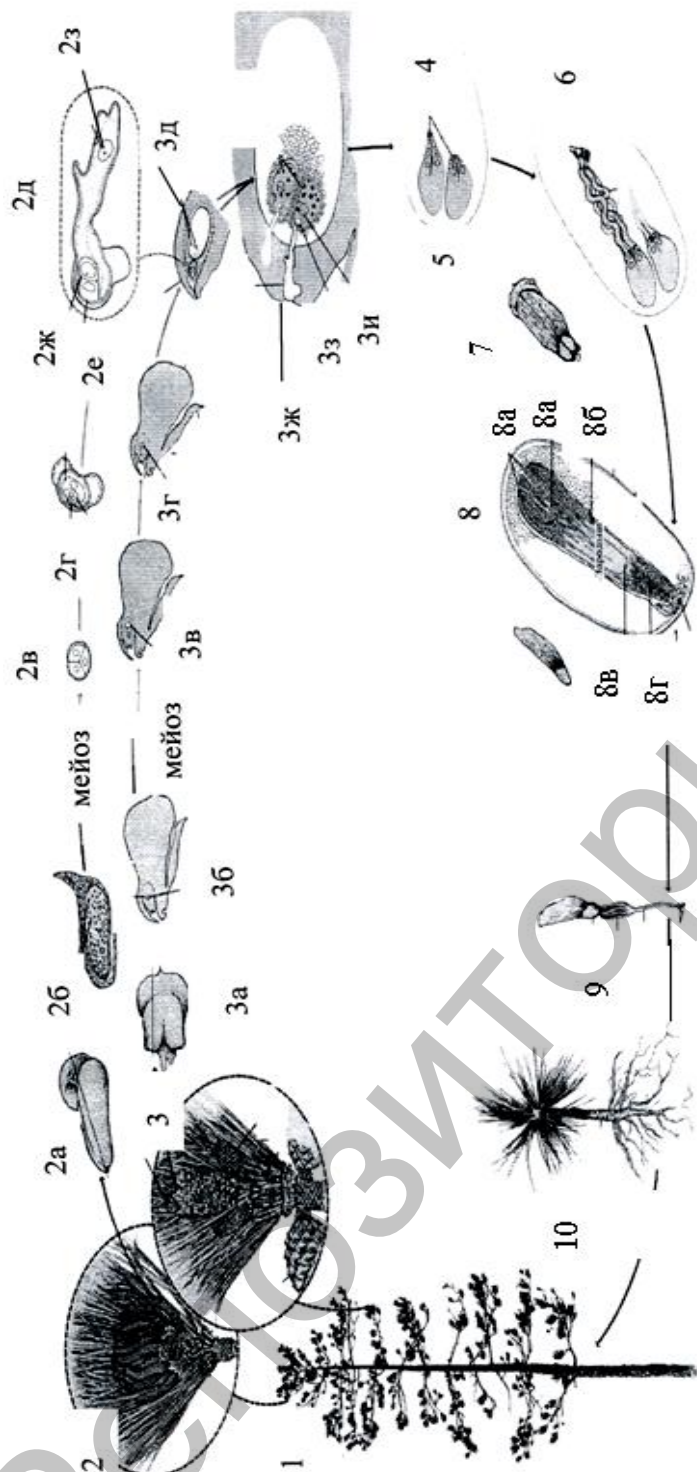


Рис. 121. Жизненный цикл развития сосны обыкновенной:

1 – взрослый спорофит ($2n$); 2 – ветка с мужскими шишками; 2а – микроспорofilл с микроспорангиями; 2б – материнская клетка микроспоры ($2n$); 2в – тетрада микроспор (n); 2г – пыльца; 2д – прорастающая пыльца; 2е – стерильная клетка; 2ж – сперматогенная клетка; 2з – ядро сифоногенной клетки; 3 – молодая женская шишка; 3а – семенная чешуя с семязачатками; 3б – материнская клетка мегаспоры ($2n$); 3в – четыре мегаспоры (n); 3г – мегаспора (n); 3д – архегонии с яйцеклетками (n); 3ж – пыльцевая трубка; 3з – ядро спермии; 3и – ядро спермия, сливающееся с ядром яйцеклетки; 4, 6 – начальные стадии развития зародыша; 5 – мегагаметофит; 7 – семена на верхней стороне семенной чешуи; 8 – зародыш: 8а – зародышевая почечка, 8б – зародышевый стебелек, 8в – зародышевый корешок, 8г – подвесок; 9 – проросток; 10 – растение на ювенильном этапе развития.

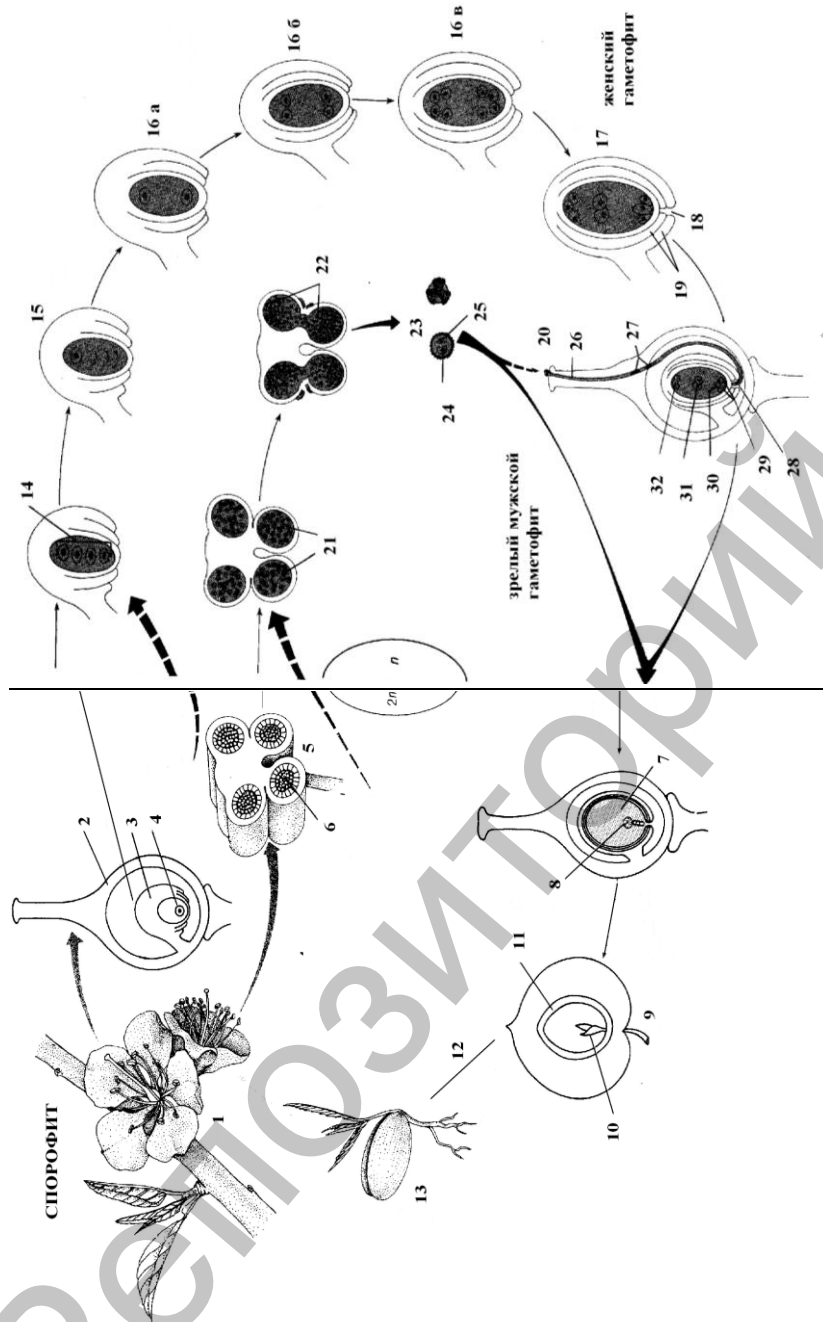


Рис. 122. Жизненный цикл покрытосеменных:

1 – цветок; 2 – завязь; 3 – семязачаток; 4 – материнская клетка мегаспора; 5 – пыльник; 6 – материнские клетки микроспора; 7 – ткань эндосперма ($3n$); 8 – зародыш и суспензор; 9 – плод; 10 – зародыш в семени; 11 – семенная кожура; 12 – прорастание; 13 – проросток (молодой спорофит); 14 – тетрада мегаспор; 15 – дегенерация трех мегаспор; 16а, 16б, 16в – последовательные митотические деления ядра халазальной мегаспоры; 17 – молодой восьмиядерный зародышевый мешок; 18 – микропиле; 19 – интегументы; 20 – опылнение; 21 – тетрады микроспор; 22 – микроспоры; 23 – пыльцевое зерно; 24 – ядро генеративной клетки; 25 – ядро вегетативной клетки; 26 – пыльцевая трубка; 27 – спермии; 28 – ядро пыльцевой трубки; 29 – синергиды; 30 – яйцеклетка; 31 – полярные ядра; 32 – антиподы.

Мегагаметогенез. Функционирующая мегаспора значительно увеличивается в размерах, и в ней путем митотических делений начинается развиваться женский гаметофит. После образования определенного количества ядер в цитоплазме возникает большая центральная вакуоль. Ядра 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 следующий 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, оплодотворяет яйцеклетку, 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 семян чешуи шишек одревесневают, изменяют окраску до коричневой. После созревания семян чешуи расходятся (это в шишках третьего года), семена высыпаются. Так осуществляются чередование поколений и смена ядерных фаз у голосеменных растений.

Наиболее продвинутые в эволюционном плане именно покрытосеменные (цветковые) растения (рис. 122). Эти растения названы так потому, что, в отличие от голосеменных, их семязачатки расположены не на поверхности мегаспорофиллов или аналогичных им структур – семенных чешуях, – а в замкнутых полостях (завязях), образованных сложенными вдоль средних жилок и сросшихся краями мегаспорофиллов.

Эти растения названы также цветковыми, т.к. имеют особый репродуктивный орган – цветок. В цветке происходят все процессы, связанные с размножением: микро- и мегаспорогенез, образование мужского (пыльцы) и женского (зародышевый мешок) гаметофитов, образование мужских (спермиев) и женских (яйцеклетка) гамет, процесс двойного оплодотворения, развитие зародыша, формирование семени и плода. С морфологической точки зрения цветок представляет собой укороченный метаморфизированный спороносный побег, приспособленный

для размножения. Покрытосеменные 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.

Таким образом, размножение растений – процесс сложный, многогранный, разнообразный.

Изучение строения типичной растительной клетки, структурных и функциональных характеристик тканей, вегетативных и репродуктивных органов убеждает в правоте по-прежнему актуального высказывания Ч. Дарвина, считавшего морфологию «подлинной душой естественной истории».

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

Автогамия 178
Автолиз 65
Автомеханохоры 200
Автохорные растения 199
Агаметогамия 205
Агрегатное соцветие 156
Акротонное ветвление 136
Актиностела 129
Актиноцитный устьичный аппарат 56
Алейроновое зерно (см. запасные белки)
Аллогамия 178
Аллохорные растения 200
Альbedo 192
Альбуминовые клетки 68
Амилоза 32
Амилопектин 32
Амилопласты 30
Амитоз 43
Амфивазальный пучок 70
Амфикрибральный пучок 70
Амфимиксис 180
Амфитропный семязачаток 175
Амфифлойная сифоностела 129
Анатропный семязачаток 174
Анафаза митоза 44
Анацитный устьичный аппарат 55
Андроцей 162
Анемохоры 200
Анизогаметы 206
Анизотомная дихотомия 135
Анизоцитный устьичный аппарат 55
Антеридий 206
Антиклинальное деление 46
Антиподы 177
Апекс побега 103
Апертура 171
Апертура поры 38
Апикальная меристема 51
Апикальное доминирование 134
Апицигенные корни 95
Апокарпный гинецей 165
Апопласт 38
Апорогамия 179
Аппарат Гольджи 23
Арбускулы 101

Ареолы 121
Ариллус 186
Арматурные ткани 61
Артростела 130
Архегоний 206
Археспорий 175
Ассимиляционные ткани 80
Астроклереиды 63
Атактостела 130
Атрихобласты 75
Аэренхима 81

Б

Базальный слой 77
Базитонное ветвление 136
Барохоры 200
Беспучковый тип строения стебля 105
Биваленты 46
Биколлатеральный пучок 71
Бифациальный лист 119
Боб 194
Боковое ветвление 136
Боковые корни 95
Брахиморфный венчик 162
Брахисклереиды 63

В

Вайи 210
Вакуоль 24
Везикулы 101
Везикулярно-арбускулярная эндоми-
кориза 101
Веламен 77
Венчик 161
Веретенovidные инициали 109
Ветвистая пора 38
Ветвление 134
Вислоплодник 195
Включения 32
Влагалище листа 115
Внешняя кора 113
Внутренняя кора 113
Водозапасающий тип ткани 83
Волокна 63

Воск 39
Воспроизведение 201
Вторичные ткани 49
Выводковые почки 203
Выделительные структуры 72
Выполняющая ткань чечевички 60

Г

Гаметофит 173
Гаметангиогенез 206
Гаметогамия 205
Гаметогенез 206
Гаметофит 207
Гаметы 205
Гаплобионт 207
Гаплоидный набор 42
Гелобиаальный эндосперм 182
Гемитропный семязачаток 174
Гесперидий 196
Гетерогамия 206
Гетеростилия 178
Гетерофазное чередование поколений 209
Гетерохроматин 42
Гиалоплазма 15
Гидатоды 75
Гидропоты 77
Гидрофильные поры 20
Гидрохоры 200
Гинецей 164
Гипантий 197
Гипокотиль 184
Гистогены 53
Глазки 146
Глиоксисомы 24
Головка 155
Гомофазное чередование поколений 208
Грана 29
Гранатина 198
Губчатый мезофилл 81
Гуттация 75
ГЭРЛ-участки 22

Д

Двигательные клетки 120
Двойное оплодотворение 180
Дворик задний 56
Дворик передний 56

Двукрылатка 195
Дель 155
Деплазмолиз 26
Дерматоген 89
Диаграмма листорасположения 131
Диаграмма цветка 168
Диархная стела 92
Диаспора 199
Диацитный устьичный аппарат 55
Диктиостела 129
Дилатационная паренхима 113
Димембранные органоиды 27
Диплобионт 207
Диффузная паренхима 111
Дихазий 156
Дихогамия 178
Долихоморфный венчик 162

Ж

Железистые трихомы 73
Желудь 196
Женский гаметофит 173
Жизненный цикл 207
Жилкование 120

З

Заболонь 112
Завиток 155
Закрытая пора 38
Закрытый пучок 70
Закрытый тип апикальной меристемы 88
Замыкающие клетки устьиц 54
Запасающие ткани 82
Запасные белки 34
Зародыш 183
Зародышевый мешок 173
Защитный слой 128
Зев 162
Зерна алейроновые (см. запасные белки)
Зерна крахмальные 32
Зерновка 196
Зона центральных материнских клеток 104
Зонтик 155
Зоохоры 200

И

Игла 150
Идиобластично 63
Извилина 155
Изогаметы 206
Изогамия 206
Изотомная дихотомия 135
Имбрикатная луковица 148
Индузий 210
Инициали 52
Интегральные белки 20
Интегументы 173
Интеркалярные меристемы 52
Интеркостальная зона 122
Интерфаза 44
Интина 170
Интрозный пыльник 164
Интрузивный рост 63

К

Камбий 51
Каменистые клетки 63
Камера 166
Кампилотропный семязачаток 174
Каротиноиды 28
Каротины 28
Карпология 192
Карункула 186
Катафиллы 143
Каудекс 143
Кисть 155
Кладодий 149
Клейкие волоски 74
Клейстогамные цветки 169
Клетка 10
Клетки-спутницы 68
Клеточная оболочка 34
Клон 203
Клубень 146
Клубнелуковица 147
Колеоптиль 184
Колеориза 184
Коллатеральный пучок 70
Колленхима 62
Колончатая плацентация 167
Колос 155
Колумелла 88
Кольцевое раскрывание 194
Кольцевой ритидом 61

Кольцесосудистая древесина 110
Колючка 150
Комиссуральный пучок 121
Компартменты 20
Концентрическая слоистость 33
Концентрический пучок 70
Конъюгация 46
Копуляция 205
Корень 87
Корзинка 155
Корневище 142
Корневой кармашек 92
Корневой чехлик 88
Корневые системы 94
Корневые шишки 96
Корнеплоды 96
Корнеродная дуга 92
Коробочка 194
Коробочковидные плоды 194
Корпус 104
Костянка 197
Краевая плацентация 166
Крассинуцеллятный семязачаток 175
Крахмалоносное влагалище 106
Крахмальное зерно 32
Кристы 27
Кроссинговер 46
Крылатка 196
Ксантофиллы 28
Ксилема 64
Кузовок 198
Кутин 39
Кущение 136

Л

Лазерный микроскоп 12
Ламелла 29
Ламиальная плацентация 166
Латеральные меристемы 51
Лейкопласты 30
Либриформ 111
Лизигенная аэренхима 81
Лизигенные межклетники 48
Лизикарпный гинецей 166
Лизосомы 24
Липиды 33
Лист 114
Листовая лакуна 129
Листовая пластинка 119

Листовая подушечка 115
Листовка 194
Листовое влагалище 115
Листовой цикл 131
Листовые следы 129
Листорасположение 130
Листосложение 138
Листосмыкание 138
Локулицидное раскрывание 194
Луб 113
Луковица 146
Луковица простая 147
Луковица сложная 147
Лучевые инициали 109

М

Макросклериды 63
Макрофибриллы 35
Маргинальная зона 38
Мацерационная аэренхима 81
Мацерация 47
Мегагаметогенез 158
Мегаспорангиогенез 213
Мегаспорогенез 213
Мегаспорофилл 164
Медианная плоскость 168
Междуузлие 103
Межклетники 48, 81
Межпучковый камбий 107
Мезогамия 179
Мезокарпий 192
Мезокотиль 184
Мезоморфный венчик 162
Мезотонное ветвление 136
Мезофилл 80
Мейоз 46
Мембрана 20
Мерикарпий 195
Меристемоид 55
Меристемы 51
Метаксилема 65
Метамер 103
Метаморфоз 96
Метафаза мейоза I 46
Метафаза митоза 44
Метафлоэма 67
Метод культуры тканей 39
Механические ткани 61
Микориза 100

Микрогаметогенез 213
Микропиле 173
Микроспорогенез 213
Микроспорофилл 162
Микротельца 24
Микротрабекулярная система 16
Микротрубочки 16
Микрофибриллы 35
Минерализация 38
Митоз 44
Митохондрии 27
Мозолистые тела 69
Мономембранные органеллы 21
Моноподиальное нарастание 134
Моторные клетки 120
Мужской гаметофит 173
Мягкая древесина 112
Мягкий луб 113

Н

Нарастание 133
Нектарники 74
Неотения 164
Неярусный камбий 109
Низбегающее рыльце 164
Ноготок 161
Нуклеоплазма 41
Нуклеосома 41
Нуцеллус 173

О

Облитерация 47
Окаймленные поры 38
Околоплодник 193
Околоцветник 160
Омнипотентность 39
Оогамия 207
Оогоний 206
Опыление 178
Орган 85
Органеллы 15
Органография 85
Орех 196
Оргостиха 131
Ортотропный семязачаток 174
Осмоз 26
Основная меристема 53
Основные ткани 79

Основные эпидермальные клетки 54
Остаточная меристема 105
Остеосклериды 63
Отводки 202
Отгиб 162
Отделительный слой 128
Открытый проводящий пучок 71
Открытый тип апикальной меристемы 88

П

Пазуха листа 103
Палинология 171
Палисадная ткань 81
Паракарпный гинецей 165
Паракладий 154
Парастиха 131
Паратрахеальная паренхима 111
Парацитный устьичный аппарат 55
Париетальная плацентация 167
Париетальные клетки 169
Парицидное раскрывание 194
Партенокарпия 191
Партикуляция 202
Пельтатные железки 74
Первичная кора 89, 90
Первичные ткани 49
Перегородчатый либриформ 111
Периблема 89
Перидерма 59
Перикарпий 192
Периклиналиное деление 46
Перимедуллярная зона 106
Перицикл 90
Перфорации 66
Перфорационная пластинка 66
Пестик 165
Пигменты 25
Плагитропные побеги 148
Плазмодесмы 21
Плазмолемма 20
Плазмолиз 26
Пластиды 28
Пластинка лепестка 161
Пластоглобулы 31
Пластохрон 137
Плацента 164
Плацентация 166
Плейохазий 156
Плерома 89

Плеть 149
Плод 190
Плодик 198
Плодолистик 164
Плюска 196
Побег 103
Побочные клетки 54
Погруженные устьица 56
Поздняя древесина 110
Покой семян 187
Поколение 207
Покоящийся центр 89
Покровные ткани 53
Полиархная стела 92
Полидерма 60
Полиплоидный набор 42
Полисома 20
Поллинии 169
Половой процесс 205
Полуокаймленные поры 38
Полусложное зерно 33
Полярные ядра 177
Померанец 196
Пора 37
Порогамия 179
Початок 155
Почка 137
Почкосложение 138
Пояски Каспари 78
Правило чередования кругов 133
Правило эквидистантности 133
Прививка 202
Прилистники 115
Проводящие ткани 64
Проводящий пучок 70
Прозенхимные клетки 13
Прокамбий 53
Проламеллярные тельца 29
Пролификация 191
Пропластиды 28
Пропускные клетки 78
Прорастание 188
Проросток 189
Простое зерно 33
Протеинопласты 30
Протероандрия 178
Протерогиния 178
Протодерма 53
Протоксилема 65
Протопласт 15

Протостела 129
Протофлоэма 67
Профаза мейоза I 46
Профаза митоза 44
Проэмбрио 185
Пучковые рубцы 128
Пучковый тип строения стебля 105
Пыльник 162

Р

Равноспоровость 210
Радиальный пучок 70
Размножение растений 201
Разноспоровость 204
Раневые меристемы 52
Ранняя древесина 110
Рассеяно-сосудистая древесина 110
Растения-баллисты 200
Рацемозные соцветия 152
Реактивная древесина 112
Рексигенная аэренхима 81
Решетка микротрабекулярная 16
Рибосомы 17
Ризодерма 75
Ритидом 60
Рубчик 186
Рыльце 165
Ряд Фибоначчи 131

С

Семенной шов 186
Семя 181
Семяход 185
Семязачаток 173
Семянка 195
Септицидное раскрывание 194
Симбиоз 99
Симпласт 38
Симподиальное нарастание 134
Синергиды 177
Синкарпный гинецей 165
Ситовидные пластинки 68
Ситовидные поля 67
Ситовидные элементы 67
Сифоногамия 207
Сифоностела 129
Сканирующий микроскоп 11
Скарификация 187

Склерейды 63
Склеренхима 62
Собирательные клетки 125
Согласованный рост 63
Соломина 107
Соплодие 190
Сорусы 210
Сосуды 66
Соцветия 151
Сперматозоиды 206
Спермий 173, 206
Спермосфера 188
Спора 203
Спорангий 173, 203
Спородерма 170
Спорообразование 203
Спорополленин 171
Спорофит 207
Стаминодии 163
Стела 90
Стилодий 165
Столбик 165
Столбчатый мезофилл 81
Столон 146
Стратификация 187
Стручок 194
Стручочек 195
Суберин 39
Субмаргинальная плацентация 166
Суккуленты 150
Суспензор 185
Сутура 165
Сутуральная плацентация 166
Сферосомы 22
Схизогенные межклетники 48

Т

Тапетум 170
Твердая древесина 112
Твердый луб 113
Тека 162
Телофаза мейоза I 46
Телофаза митоза 44
Тенуинуцеллярный семязачаток 175
Терминальная паренхима 111
Тетрархная стела 92
Тетрацитный устьичный аппарат 56
Тила 111
Тилакоид 29

Типологический подход 153
Тирс 156
Тонопласт 20
Торус 38
Тотипотентность 39
Трансверзальная плоскость 168
Трансмиссионная ткань 165
Трансмиссионный микроскоп 11
Трансфузионная ткань 123
Трахеальные элементы 64
Трихобласты 75
Трихомы 58
Трихосклериды 63
Трубка венчика 162
Туберидии 146
Туника 104
Туннельные белки 20
Тургор 26
Тыквина 196

У

Угол дивергенции 132
Узел 103
Унифациальный лист 118
Ус 149
Усик 149
Устьица 54, 120
Устьичная щель 55
Ушки 117

Ф

Феллема 59
Феллоген 59
Феллодерма 59
Феллоидные клетки 60
Физиологическая классификация почек 141
Физиономический подход 153
Фикобилины 28
Фикоцианины 28
Фикоэритрины 28
Филлодий 149
Филлокладий 149
Филлотаксис 130
Флаведо 192
Флоральная единица 154
Флоэма 67
Формула листорасположения 132

Формула цветка 167
Фотосинтез 8
Фотосинтетическое фосфорилирование 29
Фрагмопласт 35
Фрета 29
Фуникулус 173

Х

Хазмогамные цветки 178
Халаза 173
Халазогамия 179
Хлоренхима 80
Хлорофиллы 28
Хологамия 205
Хондриома 28
Хроматофор 28
Хромoplastы 30
Хромосомы 42

Ц

Цветение 178
Цветок 158
Целлюлоза 35
Ценобий 195
Центральная клетка зародышевого мешка 177
Центрально-осевая плацентация 167
Центрально-угловая плацентация 166
Центромера 43
Центросомы 22
Цикл развития 208
Цимонд 155
Цистолиты 34
Цитогистологическая зональность 104
Цитокинез 44
Цитоплазма 15
Цитоскелет 16

Ч

Чашечка 160
Чередование поколений 207
Черенки 202
Черешок 115
Чехлик 88
Чехольчатая эктомикориза 101
Чечевички 60
Чешуйчатый ритидом 61

Ш

Шип 150
Шпорцы 162

Щ

Щиток 155

Э

Эвстела 130
Эквивалентный лист 118
Экзина 170
Экзодерма 78
Экзозоохоры 200
Экзокарпий 192
Экстрозный пыльник 164
Эктофлорная сифонотела 129
Эксцентрическая слоистость 33
Эктомикориза 101
Элайопласты 30
Элайосом 186
Электронный микроскоп 11
Эндодерма 78
Эндозоохоры 200
Эндокарпий 192
Эндомикориза 101
Эндомитоз 47

Эндоплазматический ретикулум 21
Эндосперм 177
Эндотеций 169
Эпибласт 184
Эпидерма 54
Эпикотиль 183
Эпитема 75
Эргастические вещества 32
Этиопласты 29
Эрема 195
Эрикоидно-арбутоидная микориза 101
Эухроматин 42

Я

Яблоко 197
Ягода 197
Ядерная пора 41
Ядро 40
Ядровая древесина 111
Ядрышко 43
Ядерный эндосперм 182
Язычок 117
Яйцевой аппарат зародышевого мешка 177
Яйцеклетка 177
Ярусный камбий 109

ПРОГРАММНЫЕ ВОПРОСЫ

Введение

Ботаника как биологическая дисциплина.

Основные задачи ботаники. Краткая история развития ботанических исследований.

Дифференцировка ботаники на ряд более узких научных дисциплин.

Заслуги отечественных и зарубежных ученых в развитии ботанической науки.

Значение ботаники для других наук и для практики.

Особенности строения клетки высших растений

История изучения клеточного строения растений.

Значение теории клеточного строения организмов.

Развитие представлений о клетке в связи с усовершенствованием методов изучения.

Разнообразие клеток. Отличия клеток растений от клеток животных.

Протопласт и его производные.

Цитоплазма. Циклоз. Его типы. Значение.

Гиалоплазма. Химический состав. Физические свойства. Микротрабекулярная решетка. Цитоскелет растительной клетки.

Рибосомы. Характеристика. Принципы структурной организации рибосом.

Компартиментация. Значение мембранной организации протопласта.

Мембраны. Строение. Свойства. Роль.

Мономембранные органеллы. Роль в жизнедеятельности клетки.

Особенности строения ЭПР и диктиосом в растительной клетке.

Возникновение, состав, функции вакуолей. Клеточный сок и вещества, находящиеся в нем.

Осмотические явления в клетке и их значение в жизни растения. Значение автолитических процессов в клетке.

Димембранные органеллы. Биологическая роль.

Особенности строения митохондрий в клетках растений.

Пластиды. Образование. Типы пластид. Локализация в теле растения. Строение. Функции. Изменение в процессе онтогенеза растений.

Генетическая общность пластид.

Понятие о первичном и вторичном синтезе.

Взаимосвязь мембранных структур протопласта.

Ядро. Структура. Химический состав. Функции.

Митоз. Биологическое значение.

Мейоз. Биологическая роль.
Эндомитоз и полиплоидия.
Реакция протопласта на различные экологические условия.
Эргастические вещества. Классификация. Локализация. Биологическое значение.
Оболочка клетки. Общий план строения. Функции оболочки клетки.
Образование и строение первичной и вторичной оболочек растительной клетки. Понятие о порах. Типы пор.
Понятие об апопласте и симпласте.
Вторичные изменения клеточной оболочки. Биологическая роль этих процессов.
Фазы развития растительных клеток.
Мацерация. Образование межклетников и их типы.
Тотипотентность (омнипотентность) растительной клетки.
Дедифференциация.
Метод культуры тканей. Сущность и значение. Перспективы развития.

Ткани растений

Понятие о тканях. Принципы классификации тканей.
Анатомо-морфологические и функциональные особенности тканей.
Меристемы (образовательные ткани). Положение в теле растений. Цитологические особенности инициальных и основных клеток меристем.
Классификация меристем.
Дифференцировка меристем конусов нарастания корня и стебля. Рост и специализация клеток – производных меристем.
Покровные ткани. Положение покровных тканей в теле растений, функции, классификация.
Образование и характеристика первичных покровных тканей.
Образование, строение, онтогенетические и морфологические типы и роль устьичных комплексов эпидермы. Общий план строения устьица.
Отличия эпидермы однодольных и двудольных растений.
Строение и значение трихом, их типы.
Кутикула. Значение. Локализация. Строение.
Перидерма – вторичная покровная ткань. Формирование и строение. Особенности заложения феллогена.
Образование, строение и функции чечевичек.
Полидерма как особый вид перидермы. Значение в вопросах филогении растений.

Ритидом – третичная покровная ткань. Особенности формирования, строения, типы.

Механические ткани. Положение в теле растения, значение.

Классификация.

Отличительные особенности колленхимы и склеренхимы.

Особенности строения клеток и классификация колленхимы.

Классификация склеренхимы, особенности строения волокон и склереид.

Проводящие ткани. Два тока веществ в растении. Функции проводящих тканей. Классификация проводящих тканей.

Общая характеристика ксилемы. Строение и типы трахеальных элементов.

Образование в процессе эволюции и в ходе онтогенеза.

Цитологические особенности трахеальных элементов.

Дифференциация первичной ксилемы, отличительные особенности прото- и метаксилемы.

Образование и строение вторичной ксилемы.

Общая характеристика флоэмы.

Ситовидные клетки и клетки Страсбургера (альбуминовые клетки) голосеменных растений, ситовидные трубки и клетки-спутницы покрытосеменных.

Понятие о ситовидных полях и ситовидных пластинках.

Образование ситовидных трубок в процессе эволюции и в ходе онтогенеза. Цитологические особенности строения членика ситовидной трубки.

Дифференциация первичной флоэмы, отличительные особенности прото- и метафлоэмы.

Образование и строение вторичной флоэмы.

Продолжительность функционирования проводящих элементов флоэмы.

Понятие о сосудисто-волокнистых пучках. Строение и типы сосудисто-волокнистых пучков.

Особенности заложения и развития флоэмы и ксилемы в пучках различного типа. Проводящая система растений как сложное структурное образование.

Выделительные структуры. Расположение, классификация, строение, функции, значение в жизни растений различных выделительных структур.

Всасывающие (абсорбционные) ткани. Типы.

Цитологическая характеристика.

Локализация. Роль.

Ткани, регулирующие прохождение веществ.

Локализация. Цитологическая характеристика.

Ступени развития.

Основные ткани (паренхимы). Положение в теле растений, полифункциональность паренхим в связи с выполняемыми функциями.

Особенности строения клеток различных паренхим и паренхимных тканей.

Возможности восстановления меристематической функции (дедифференциация клеток паренхимы), причины этого явления.

Изменения в тканях растений в техногенной среде.

Корень

Определение понятия «корень». Основные и дополнительные функции. Эволюционное происхождение.

Строение конуса нарастания (апекса) корня. Развитие корня в онтогенезе. Морфолого-анатомическая дифференцировка молодого корня (вертикальные и горизонтальные зоны корня).

Формирование первичной анатомической структуры, особенности строения центрального цилиндра и первичной коры.

Переход корня от первичного анатомического строения к вторичному, особенности процесса.

Вторичное анатомическое строение корня. Экологические аспекты вторичного роста корня.

Ветвление корня, образование корневой системы. Классификация корневых систем.

Дифференциация и виды корней, входящих в корневую систему.

Симбиоз высших растений с другими организмами, особенности и типы симбиоза, его значение.

Общая характеристика метаморфизированных образований корневого происхождения, функциональное и биологическое значение.

Анатомо-морфологические особенности корнеплодов.

Побег

Понятие о побеге.

Почка как зачаточный побег.

Строение и классификация почек.

Строения конуса нарастания (апекса) побега.

Развитие почек. Классификация побегов.

Стебель как компонент побега: определение понятия «стебель», основные и дополнительные функции, морфологическая характеристика, особенности роста.

Общий план развития первичной анатомической структуры, характеристика топографических зон стебля, особенности заложения и развития проводящей системы стебля.

Переход от первичной анатомической структуры стебля к воричной.

Многообразие вторичного строения стебля у двудольных растений (травянистых и деревянистых).

Особенности строения стеблей однодольных растений.

Лист как компонент побега: определение понятия «лист», основные и дополнительные функции.

Заложение и развитие листа в онтогенезе.

Характеристика составных частей типичного листа (основание, листовая пластинка, черешок, прилистники).

Принципы классификации листьев.

Морфологическая характеристика простых и сложных листьев.

Листорасположение (филлотаксис) и его особенности.

Понятие о трех категориях листьев (ярусных формациях), гетерофиллии, значение этих явлений.

Анатомическое строение листьев двудольных, однодольных и голосеменных растений.

Формирование проводящей системы листа, связь проводящей системы листа с проводящей системой стебля.

Жилкование листа, понятие об открытом и закрытом жилковании, классификация типов жилкования листа.

Экологическая анатомия растений.

Развитие надземной части растения: ветвление, эволюция типов ветвления, образование листьев.

Понятие о микрофильной и макрофильной линиях эволюции.

Усложнение анатомической структуры осевых органов: понятие о стеле (центральном цилиндре), эволюция типов стели (стелы), характеристика различных типов стели.

Общая характеристика метаморфизированных образований побегового происхождения, функциональное и биологическое значение.

Соцветие

Соцветие как специализированная часть системы побегов.

Подходы к классификации соцветий.

Соцветия фрондозные, брактеозные и эбрактеозные; открытые и закрытые; ботрические (рацемозные) и цимозные; простые и сложные.

Понятие о синфлоресценции.

Классификации соцветий.

Биоэкологическое значение соцветий.

Цветок

Определение. Строение полного цветка и его функции.

Цветоложе – ось цветка. Типы цветоложа, завязи.

Расположение частей цветка.

Околоцветник: строение, функции, разнообразие, происхождение. Типы цветков по околоцветнику.

Формулы и диаграммы цветка. Гипотезы происхождения цветка.

Андроцей: морфологические типы.

Строение и происхождение тычинки.

Характеристика процессов, происходящих в пыльцевых камерах пыльника. Микроспорогенез.

Микрогаметогенез. Мужской гаметофит (пыльцевое зерно). Типы пыльцевых зерен.

Спорово-пыльцевой анализ и его значение.

Гинецей. Понятие о плодолистике. Строение пестика.

Эволюция и типы гинецея.

Семязачаток: онтогенез, строение, типы.

Характеристика процессов, происходящих в семязпочке: мегаспорогенез. Мегagamетогенез. Женский гаметофит (зародышевый мешок).

Цветение и опыление. Типы опыления. Связь строения цветков со способом опыления.

Двойное оплодотворение: сущность, биологическое и волюционное значение.

Понятие об апомиксисе. Классификация и биологическое значение апомиксиса. Распространение апомиксиса в растительном мире.

Семя. Проросток

Семя: определение, общий план строения. Онтогенетическое происхождение его частей.

Семенная кожура. Происхождение, строение, функции.

Строение зародышей двудольных и однодольных растений. Стадии развития зародыша.

Запасные вещества семени: их локализация, происхождение. Развитие эндосперма и его типы.

Покой семян. Условия и типы прорастания семян.

Проросток – этап развития дочернего спорофита.

Формирование и строение проростков однодольных и двудольных растений.

Плод

Плод: понятие о плоде. Развитие и строение плода.

Происхождение частей плода.

Характеристика околоплодника, его биологическое значение.

Принципы классификации плодов.
Морфологическое разнообразие и характеристика сухих и сочных плодов.
Гетерокарпия и гетероспермия, их биологическое значение.
Приспособления семян и плодов к распространению. Типы диссеминации.
Значение плодов и семян для человека.
Соплодия. Типы. Биологическое значение.

Воспроизведение и размножение

Размножение как одно из основных свойств растительного организма. Понятие о размножении, классификация и эволюция способов размножения.

Характеристика способов размножения.
Понятие о спорофите и гаметофите.
Особенности образования, строения и типы спор. Особенности образования, строения и типы гамет.
Понятие о половом процессе.
Типы полового процесса.
Понятие о жизненном цикле и поколениях у растений.
Основные закономерности чередования поколений.
Биологическое значение разноспоровости. Возникновение особого способа размножения – семенного.
Семенное размножение у голосеменных (на примере хвойных).
Биологическое значение семенного размножения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бавтуто, Г.А. Атлас по анатомии растений / Г.А. Бавтуто, В.М. Еремин, М.П. Жигар. – Мн.: Ураджай, 2001. – 146 с.
2. Бавтуто, Г.А. Ботаника: морфология и анатомия растений / Г.А. Бавтуто, В.М. Еремин. – Мн.: Вышэйшая школа, 1997. – 375 с.
3. Бавтуто, Г.А. Практикум по анатомии и морфологии растений / Г.А. Бавтуто, Л.М. Ерей. – Мн.: Новое знание, 2002. – 464 с.
4. Ботаника. Типовая учебная программа для высших учебных заведений по специальностям: 1-02 04 01 Биология; 1-02 04 04 Биология. Дополнительная специальность. Регистрационный № ТД-А.028/тип. – Мн., 2008. – С. 2–5, 7–13, 27–28.
5. Васильев, А.Е. Ботаника: морфология и анатомия растений / А.Е. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский, Т.И. Серебрякова, Н.И. Шорина. – М.: Просвещение, 1988. – 480 с.
6. Грин, Н. Биология: в 3 т. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор. – М.: Мир, 1990.
7. Жизнь растений: в 6 т. – М.: Просвещение, 1974–1982.
8. Лазаревич, С.В. Ботаника: учебное пособие для студентов учреждений высшего образования по агрономическим специальностям / С.В. Лазаревич. – Мн.: ИВЦ Минфина, 2012. – 480 с.
9. Левина, Р.Е. Плоды / Р.Е. Левина. – Саратов, 1967. – 216 с.
10. Лемеза, Н.А. Клетка – основа жизни / Н.А. Лемеза, Н.Д. Лисов. – Мн., 1997. – 168 с.
11. Лотова, Л.И. Ботаника. Морфология и анатомия высших растений / Л.И. Лотова. – М.: Либроком, 2010. – 510 с.
12. Морфология растений. Типовая учебная программа для высших учебных заведений по специальности 1-31 01 01 Биология. Регистрационный № ТД-Г.147/тип. – Мн., 2008. – 11 с.
13. Парфенов, В.И. Радиоактивное загрязнение растительности Беларуси (в связи с аварией на Чернобыльской АЭС) / В.И. Парфенов, Б.И. Якушев, Б.С. Мартинович. – Мн.: Навука і тэхніка, 1995. – 582 с.
14. Рейвн, П. Современная ботаника: в 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. – М.: Мир, 1990.
15. Сауткина, Т.А. Размножение растений / Т.А. Сауткина, В.Д. Поликсенова. – Мн.: БГУ, 2001. – 48 с.
16. Сауткіна, Т.А. Марфалогія і анатомія раслін / Т.А. Сауткіна, В.Д. Паліксёнава, Г.І. Зубкевіч, У.У. Чэрнік. – Мн.: БДУ, 1997. – 103 с.
17. Словарь ботанических терминов / под общ. Ред. И.А. Дудки. – Киев: Наукова думка, 1984. – 308 с.
18. Спирин, А.С. Рибосома / А.С. Спирин, Л.П. Гаврилова. – М.: Наука, 1971. – 256 с.

19. Тахтаджян, А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных / А.Л. Тахтаджян. – М.–Л.: Наука, 1964. – 236 с.
20. Федоров, А.А. Атлас по описательной морфологии высших растений: в 5 т. / А.А. Федоров, М.Э. Кирпичников, З.Т. Артюшенко. – М.–Л., 1956–1985.
21. Эзау, К. Анатомия семенных растений: в 2 кн. / К. Эзау. – М., 1980. – 560 с.
22. Яковлев, Г.П. Ботаника / Г.П. Яковлев, В.А. Челомбитько. – СПб.: Издательство СПХФА, 2001. – 680 с.

Рисунки взяты из следующих литературных источников:

1. Богданова, Т.Л. Биология: справочник для старшеклассников и поступающих в вузы / Т.Л. Богданова, Е.А. Солодова. – М.: АСТ-ПРЕСС ШКОЛА, 2004. – 816 с.
2. Васильев, А.Е. Ботаника: морфология и анатомия растений / А.Е. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский, Т.И. Серебрякова, Н.И. Шорина. – М.: Просвещение, 1988. – 480 с.
3. Жизнь растений: в 6 т. – М.: Просвещение, 1974–1982.
4. Лотова, Л.И. Ботаника. Морфология и анатомия высших растений / Л.И. Лотова. – М.: Либроком, 2010. – 510 с.
5. Лотова, Л.И. Анатомия коры розоцветных. Разнообразие, эволюция, таксономическое значение / Л.И. Лотова, А.К. Тимонин. – М.: Тов-во науч. Изд. КМК, 2005. – 264 с.
6. Мокроносов, А.Т. Фотосинтез. Физиолого-экологические аспекты: учебник для вузов / А.Т. Мокроносов [и др.]. – М.: Академия, 2006. – 815 с.
7. Раздорский, В.Ф. Анатомия растений / В.Ф. Раздорский. – М.: Советская наука, 1949. – 522 с.
8. Рейвн, П. Современная ботаника: в 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. – М.: Мир, 1990.
9. Тутаюк, В.Х. Анатомия и морфология растений / В.Х. Тутаюк. – М., 1972. – 335 с.
10. Bernstein, R. Biology / R. Bernstein. – Oxford: Wm. C. Brown Publishers, 1996. – 700 p.
11. Mader, S.S. Biology. – 4th ed. / S.S. Mader. – Oxford: Wm. C. Brown Publishers, 1995. – 205 p.
12. Stern, K. Plant Biology / K. Stern. – Oxford: Wm. C. Brown Publishers, 1994. – 537 с.
13. Moore, R. Botany / R. Moore, W. Clarc, K. Stern. – Oxford: Wm. C. Brown Publishers, 1995. – 850 p.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Введение в ботанику как науку	4
Растительная клетка	10
Растительные ткани	49
Органография	85
Корень	87
Побег	103
Соцветия	151
Цветок	158
Семя. Проростки	181
Плоды	190
Воспроизведение и размножение растений	201
Предметный указатель	218
Программные вопросы	226
Литература	233

Учебное издание

АНТОНОВА Елена Владимировна

МОРОЗОВА Инна Михайловна

**БОТАНИКА:
АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

Пособие

Технический редактор

Г.В. Разбоева

Корректор

А.Н. Фенченко

Компьютерный дизайн

Л.Р. Жигунова

Подписано в печать 2014. Формат 60x84¹/₁₆. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 13,72. Уч.-изд. л. 16,53. Тираж экз. Заказ .

Свидетельство о государственной регистрации в качестве издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий

№ 1/255 от 31.03.2014 г.

Отпечатано на ризографе учреждения образования
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».
210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.