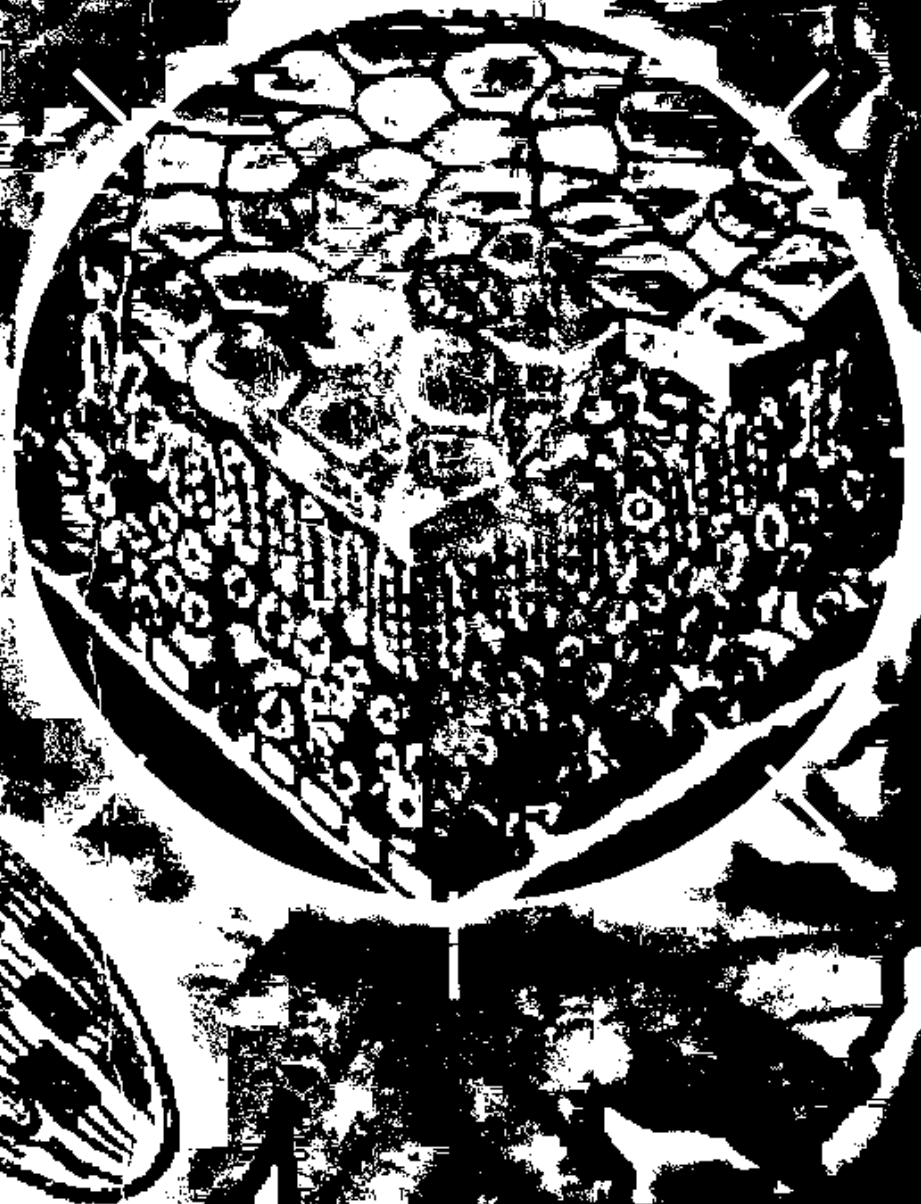


Л.О. КРАСІЛЬНІКОВА, Ю.О. САДОВНИЧЕНКО

АНАТОМІЯ РОСЛИН

- РОСЛИННА КЛІТИНА
- ТКАНИНИ
- ВЕГЕТАТИВНІ ОРГАНИ



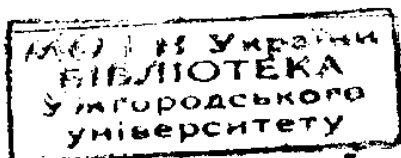
581(02)
к78

Л. О. Красільнікова
Ю. О. Садовниченко

АНАТОМІЯ РОСЛИН

**Рослинна клітина, тканини,
вегетативні органи**

*Рекомендовано Міністерством освіти і науки України
як навчальний посібник для студентів вищих навчальних закладів*



Харків
Видавнича група «Основа»
2007

ББК 28.56
К 78

Видано за рахунок державних коштів. Продаж заборонено

*Рекомендовано Міністерством освіти і науки України
як навчальний посібник для студентів вищих навчальних закладів
(Лист № 14/18.2-1601 від 9.07.2004 р.)*

Рецензенти:

Л.І. Мусатенко, член-кореспондент НАН України, доктор біологічних наук, професор, завідуючий відділом фітогормонів Інституту ботаніки НАН України ім. М.Г. Холодного

А.Г. Сербін, доктор фармацевтичних наук, професор, завідуючий кафедрою ботаніки Національного фармацевтичного університету

ISBN 978-966-495-041-8

© Л.О. Красільнікова,
Ю.О. Садовниченко, 2004
© Г.В. Мартиняк, дизайн
обкладинки, 2004
© ФОП Д.В. Гацура, 2007
© Видавнича група «Основа», 2007

Список скорочень

АТФ	— аденозинтрифосфорна кислота
ДНК	— дезоксирибонуклеїнова кислота
ДНП	— дезоксирибонуклеопротейн
ЕПС	— ендоплазматична сітка
ЕР	— ендоплазматичний ретикулум
мРНК	— матрична РНК
НАДФ·Н	— нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат відновлений
НК	— нуклеїнова кислота
РНК	— рибонуклеїнова кислота
РНП	— рибонуклеопротейн
рРНК	— рибосомна РНК

Від авторів

Пропоноване видання «Анатомія рослин» є дуже актуальним, оскільки останній фундаментальний підручник з анатомії рослин для студентів вищих навчальних закладів біологічного профілю (О.В. Брайн, В.Г. Чикаленко) вийшов в Україні в 1992 р. Незважаючи на те, що анатомія рослин є досить консервативною наукою, оскільки дані про будову рослин накопичувалися сторіччями, вона розвивається, проникаючи в глибоку будову рослинної клітини, вивчаючи її функції. Так, відносно нещодавно були детально досліджені структура та функції апарату Гольджі, процеси клітинної загибелі — апоптоз, кінцеве диференціювання та некроз. Анатомі рослин спираються на більш розвинену галузь — анатомію людини і тварин з урахуванням сучасних тенденцій.

Курс анатомії рослин є базою для подальшого успішного оволодіння основами ботанічних наук (ботаніки, фізіології та біохімії рослин), оскільки він дає системне уявлення про внутрішню будову та функції рослинного організму. Без знань цього курсу неможливо вивчати систематику, ембріологію та еволюцію рослин, оскільки в ньому розглядаються питання формування різних функцій та структур в онтогенезі та філогенезі.

Навчальний посібник «Анатомія рослин» містить три основних розділи: «Рослинна клітина», «Тканини» та «Вегетативні органи», яким передуює вступ, що викладає не лише мету, завдання, методи і практичне значення анатомії рослин, але й подає короткий нарис історії розвитку цієї важливої науки про рослини.

Кожен розділ складається із системно викладеного теоретичного матеріалу і супроводжується запитаннями і тестами для самоконтролю. Значна кількість рисунків, схем і таблиць має сприяти глибокому вивченню дисципліни.

Сподіваємося, це видання буде корисним студентам і викладачам, а також широкому колу читачів, яких цікавить рослинний світ.

Автори із вдячністю приймуть усі побажання та зауваження щодо змісту навчального посібника.

Вступ

Загальна характеристика анатомії рослин

Анатомія рослин вивчає внутрішню будову рослин, клітин, тканин і вегетативних органів (стебел, коренів і листків), зокрема, закономірності внутрішньої будови, зв'язок внутрішніх структур з їх функціями, формування елементів внутрішньої будови в онтогенезі та в процесі еволюції рослин і вплив на них факторів навколишнього середовища. Анатомія розглядає рослину як єдину систему, в якій клітини, тканини й органи взаємопов'язані, а їх функції взаємодіють. При цьому предметом вивчення анатомії рослин є здебільшого вищі рослини.

Особливості внутрішньої будови рослин визначаються як спільними рисами, характерними для всіх живих організмів (живлення, дихання, ріст і розвиток, подразливість, розмноження), так і властивостями, притаманними тільки рослинам.

Основною ознакою рослин є їх автотрофність — здатність використовувати енергію світла, за рахунок якої зелені рослини синтезують органічні речовини з неорганічних — CO_2 і H_2O , тобто здійснюють процес фотосинтезу. Фотосинтез відбувається в особливих органелах рослинної клітини — зелених пластидах — хлоропластах, яких нема в клітинах інших організмів.

З автотрофним способом живлення пов'язаний ряд особливостей рослин, що відбиваються на їх внутрішній будові. Розглянемо деякі з них.

- Для рослин характерне високе відношення площі поверхні тіла до його об'єму, що є необхідним для поглинання світла і вуглекислого газу надземною частиною рослин, а також води та мінеральних речовин — підземною. Це відбивається на внутрішній будові: великій поверхні тіла потрібна опора і транспорт речовин на значні відстані. Для цього в рослинах існує розвинена система механічних і провідних тканин, будову і функції яких вивчає анатомія рослин.
- Особливістю рослин є необмежений ріст, що дає їм можливість увесь час збільшувати поверхню тіла і займати все нові й нові площі повітряного і кореневого живлення. Це означає, що в рослинах постійно присутні та функціонують різні види твірних тканин, які теж вивчає анатомія рослин.
- Рослини не здатні до активного пересування у зв'язку з великою поверхнею тіла і його розчленованістю. Винятком є лише деякі водорості та зооспори, що мають джгутики. При нерухомості рослин їм

потрібний захист від несприятливих умов довкілля. До захисних пристосувань належать клітинна оболонка, міцні покривні тканини, речовини, що відлякують шкідників. Останні накопичуються у вмістищах видільних тканин.

- Завдяки процесу фотосинтезу в рослин, на відміну від тварин, асиміляція переважає над дисиміляцією. Унаслідок цього відбувається накопичення ними запасних речовин (вуглеводів, білків, ліпідів). Анатомія рослин вивчає форми відкладання в запас поживних речовин, будову асимілюючих та запасуючих тканин і органів.
- Рослини дуже ощадливо витрачають речовини й енергію і, на відміну від тварин, не виділяють продуктів розпаду, за винятком вуглекислого газу, який знову використовується в процесі фотосинтезу. У рослин немає видільної системи, а наявні видільні тканини більш схожі на секреторні або запасуючі. Якщо рослини і виділяють назвні будь-які речовини, то це пов'язано головним чином із залученням комах-запилювачів або захистом від шкідників.
- Автотрофність рослин виявляється не тільки у фотосинтезі, але й у мінеральному живленні. Рослини поглинають з ґрунту за допомогою коренів воду та мінеральні речовини і транспортують їх по рослині у листки, а з них униз відтікають асиміляти — продукти фотосинтезу. Будова тканин, які здійснюють ці процеси (всмоктувальних, провідних, фотосинтезуючих), є предметом вивчення анатомії рослин.

Методи дослідження анатомії рослин

Основним методом дослідження в анатомії рослин є мікроскопічний — з використанням світлових та електронних мікроскопів і техніки приготування мікроскопічних препаратів. Крім того сучасна анатомія рослин використовує хімічні, біохімічні та фізичні методи. Так, методи хімії і біохімії дозволяють вивчати хімічний склад і функції внутрішніх структур рослин, визначати місцезнаходження конкретних речовин у клітині, а фізичні — виділяти клітинні компоненти (органели, мембрани, клітинну оболонку та ін.) і встановлювати їх тонку будову (крохмальні зерна, мікрофібрили целюлози та ін.).

З історії анатомії рослин

Оскільки анатомічну будову рослинних організмів неможливо розглянути неозброєним оком, анатомія рослин як наука могла виникнути і розвиватися тільки з появою мікроскопа і удосконаленням мікроскопічної техніки.

Винайдений Галілео Галілеєм на початку XVII ст. мікроскоп, природно, був недосконалим. Багато вчених поліпшували шліфування лінз,

а потім розглядали під мікроскопом різні дрібні предмети. Англійський учений-фізик Роберт Гук (1635—1703) удосконалив свій мікроскоп і, бажаючи переконатися в поліпшенні якості зображення, розглядав зрізи різних об'єктів, зокрема корка, деревного вугілля і живих рослин, замальовував і описував побачене. У своїй праці «Мікрофотографія» у 1665 р. він писав: «Я взяв гарний чистий корок і гострим, як бритва, складаним ножом відрізає від нього шматок; при цьому утворилася надзвичайно гладка поверхня, яку я став дуже сумлінно вивчати під мікроскопом. Ця поверхня здалася мені пористою на вигляд; однак я не міг так добре роздивитися її, щоб стверджувати, що це справді пори... За допомогою того ж гострого складаного ножа я зрізав з вищезгаданої гладкої поверхні надзвичайно тонкий шар корка, поклав його на чорне предметне скло і, направляючи на нього світло від сильної плоско-опуклої лінзи, зміг дуже чітко побачити, що увесь цей шар пронизаний порами і нагадує бджолині стільники, але що ці пори мають різний розмір... ці пори, або *клітини*, не дуже глибокі, а складаються з безлічі дрібних коробочок, утворених з однієї довгої пори, розгородженої своєрідними діафрагмами. Подібна будова властива не тільки корку, за допомогою свого мікроскопа я виявив, що серцевина бузини або майже будь-якого іншого дерева, серцевина порожніх стебел очерету і деяких інших рослин — фенхеля, моркви, будяка, черсака, папоротей тощо — мають приблизно той самий малюнок, який я виявив раніше у корку».

Таким чином, Р. Гук уперше побачив клітини і ввів термін «cellula» — «клітина». Він стверджував, що головне в клітині — оболонка, хоча бачив у живих клітинах слизуватий вміст. Однак Р. Гука не вважають засновником анатомії рослин, тому що він не проводив систематичного дослідження рослин, а розглядав випадкові рослинні об'єкти. Але його ім'я назавжди пов'язане з терміном «клітина», і його малюнок, що зображує клітини корка, обійшов підручники цитології й анатомії рослин усіх країн світу.

Засновниками анатомії рослин вважають двох учених — англійського Неємія Грю (1641—1712) й італійського Марчелло Мальпігі (1628—1694). Обидва були лікарями, але цікавилися рослинами й систематично, незалежно один від одного, вивчали їх мікроскопічну будову. Результати досліджень М. Мальпігі опублікував у 2-томнику «Уявлення про рослинну анатомію» (1671), а Н. Грю у праці «Початок рослинної анатомії» (1671). Згідно з їх уявленнями, внутрішня будова рослин складається з пухирців — клітин і ниток, що нагадує текстильну тканину. Саме їм належить термін «рослинні тканини», розповсюджений в анатомії рослин. Грю і Мальпігі не тільки описували побачені під мікроскопом деталі будови, але і намагалися пояснити їх значення для рослин. Вони ввели в анатомію рослин уявлення про паренхімні і прозенхімні клітини, кільчасті і спіральні судини ксилеми назвали

трахеями. Остання назва пов'язана з їх професійною діяльністю: вони вважали, що трубки-трахеї потрібні рослинам для дихання. Їм належать також уявлення про дві течії речовин у рослині.

На кінець XVII ст. припадає діяльність голландського дослідника Антоні ван Левенгука (1632—1723). Удосконалений ним мікроскоп давав збільшення в 160 разів. За його допомогою Левенгук розглядав різні об'єкти і замальовував їх. Він уперше побачив бактерії, і його вважають засновником мікробіології. На його малюнках із відображенням рослинних препаратів видно ядра, хлоропласти, пори, потовщення стінок судин. Левенгук ретельно замальовував те, що бачив під мікроскопом, але не завжди міг зрозуміти і пояснити побачене. Основна його праця — «Таємниці природи, відкриті за допомогою найсучасніших мікроскопів».

Наступне XVIII ст. майже нічого не додало до вже відомого в галузі анатомії рослин. Воно пройшло під знаком шведського природознавця Карла Ліннея (1707—1778), який уперше послідовно застосував бінарну номенклатуру і побудував найбільш вдалу штучну класифікацію рослин, визначив майже 1500 видів. До цього періоду належить лише праця К.Ф. Вольфа (1733—1794), який відкрив мацерацію — роз'єднання клітин і показав, що кожна клітина має власну оболонку. Крім того, він звернув увагу на верхівку стебла, з якого утворюються всі тканини й органи надземної частини рослин. Започаткував основи вчення про індивідуальний розвиток організмів — онтогенез.

У XIX ст. знову відродився інтерес до мікроскопічних досліджень у галузі анатомії рослин. У першій половині XIX ст. почали з'являтися одне за одним відкриття компонентів внутрішньої будови рослин. Німецький ботанік Хуго Моль (1805—1872) розрізнув у клітинах живу речовину і водянисту рідину — клітинний сік, виявив пори, кутикулу, сочевички, вивчав потовщення клітинної оболонки і розвиток трахей, описав ділення клітин, запропонував класифікацію тканин рослин. Чеський природознавець Ян Пуркіне (1787—1869) увів термін «протоплазма» для позначення живої речовини клітини без ядра. Пізніше живий вміст рослинної клітини А. Ганштейн назвав протопластом. Англійський ботанік Роберт Броун (1773—1858) у 1833 р. відкрив ядро в клітинах орхідей, згодом воно було виявлено у всіх рослинних клітинах. У 1838 р. німецький ботанік М. Шлейден побачив у ядрах клітин луски цибулі округлі тільця-ядерця. Російський ботанік М.І. Железнов (1816—1877) спостерігав ділення клітин у водоростей.

Знання, накопичені до середини XIX ст. в галузі анатомії, наводили на думку про клітинну будову рослин. Її висловив у своїх лекціях з ботаніки П.Ф. Горянінов у 1834 р., зробивши перший крок на шляху до створення клітинної теорії.

Засновниками клітинної теорії є німецькі вчені: ботанік Маттіас Шлейден (1804—1881) і біолог Теодор Шванн (1810—1882). У 1838 р.

М. Шлейден опублікував свою працю «Дані з розвитку рослин», у якій описав уявлення про клітинну будову рослин. Її прочитав Т. Шванн і виявив збіг зі своїми розуміннями щодо будови тваринних організмів. На підставі власних досліджень та досліджень Шлейдена уперше сформулював основні положення про утворення клітин та єдину клітинну будову всіх живих організмів. Свої узагальнення Шванн опублікував у праці «Мікроскопічні дослідження про відповідність у структурі і рості тварин і рослин» (1839), у якій виклав такі вихідні положення клітинної теорії:

- усі живі організми складаються з клітин;
- клітини тварин і рослин мають спільні принципи будови;
- життєдіяльність організмів є сумою життєдіяльності всіх їхніх клітин.

Пізніше німецький дослідник Рудольф Вірхов (1821—1902) додав до цієї теорії ще одне важливе положення: клітини виникають тільки шляхом ділення вихідної клітини, тобто клітини утворюються тільки з клітин («клітина від клітини»).

Клітинна теорія стала основою для подальших анатомічних досліджень і докладного вивчення структури рослинних організмів.

Згодом були відкриті і вивчалися клітинні органели, внутрішньоклітинні мембрани, плазмодесми, різні типи поділу ядра (мітоз, мейоз, амітоз), їх значення, досліджувалися структура і функції рослинних тканин, структурна організація органів. У 40-х роках ХХ ст. для докладного вивчення анатомічних структур і насамперед рослинної клітини почали використовувати електронні мікроскопи різних типів.

Наприкінці ХІХ — початку ХХ ст. продовжувалися дослідження анатомічних структур. Отримано відомості щодо деталей будови протопласта, відкрито мітохондрії, апарат Гольджі, інші органели.

Винаходи другої половини ХХ ст. поширили уявлення про рослинну клітину, будову її органел, їх ультраструктуру, хімічний склад та функції.

Значення анатомії рослин та її зв'язок з іншими науками

Анатомія рослин тісно пов'язана з усім комплексом ботанічних наук. Знання анатомії необхідні при вивченні зовнішньої будови рослин (морфологія рослин), на неї спирається систематика, тому що для класифікації рослин потрібно враховувати ряд ознак, у тому числі й анатомічних. Знання внутрішньої будови рослин необхідні при вивченні фізіології і біохімії рослин, тому що всі фізіологічні та біохімічні процеси пов'язані з певними структурами — органелами, клітинами, тканинами, органами. Екологія рослин, що досліджує взаємини рослин з довкіллям, звертає увагу і на зміни в будові та функціях внутрішніх структур рослинних організмів. Знання анатомії важливі і для гене-

тики рослин, оскільки генетичні ознаки організмів можуть виявлятися і в особливостях їх внутрішньої структури.

Анатомія рослин також пов'язана з небіологічними науками — хімією і фізикою. Вони допомагають вивчати структуру, склад і функції елементів внутрішньої будови рослин.

Анатомічні дослідження викопних рослин (палеоботаніка) дають уявлення про внутрішню будову рослин минулих геологічних періодів, а їх анатомічні особливості можуть служити індикаторами певних корисних копалин.

Знання анатомії рослин, особливо міцності механічних тканин і їх розташування в стеблі, використовують у будівництві й архітектурі (башти, вежі, вишки, високі труби тощо), при створенні міцних і гнучких канатів. До анатомії рослин звертаються в археології, при проведенні судових експертиз, оцінки якості рослинної сировини та ін.

Особливого значення анатомія рослин набуває тоді, коли в розпорядженні дослідників опиняється лише невеликий фрагмент рослини і по ньому необхідно відновити вигляд цілої.

Контрольні запитання та завдання

1. Якими факторами визначаються особливості внутрішньої будови рослин?
2. Назвіть основні положення клітинної теорії.
3. Які основні методи використовує анатомія рослин?
4. Яке прикладне значення має анатомія рослин?

Розділ 1

Рослинна клітина

Клітина є одиницею будови і життєдіяльності всіх живих організмів. У ній зосереджені всі прояви життя. Вона засвоює речовини й енергію з довкілля, дихає, відповідає на подразнення, росте, розвивається, розмножується шляхом поділу. Клітина характеризується складною тонкою будовою і хімічним складом, а також узгодженістю процесів життєдіяльності.

Одноклітинні організми виконують усі властиві їм функції. У багатоклітинних організмів групи клітин пристосувалися до виконання будь-якої однієї або декількох функцій, але виконують їх повніше та досконаліше. Клітини багатоклітинного організму пов'язані між собою в єдину систему.

Основні відмінності рослинної клітини від тваринної

Рослинні й тваринні клітини подібні між собою. Однак, незважаючи на спільність основних структур, вони мають ряд істотних відмінностей, пов'язаних з особливостями будови, життєдіяльності та способу життя рослин і тварин.

Основні відмінності рослинної клітини від тваринної полягають у такому:

- у рослинних клітинах присутні особливі органели — пластиди, яких немає у тварин. У найважливіших пластидях — хлоропластах здійснюється фотосинтез — процес, що принципово відрізняє рослинні організми від тваринних;
- рослинні клітини завжди оточені міцною твердою оболонкою, що захищає їх від несприятливих умов навколишнього середовища, надає їм форми і міцності;
- рослинні клітини характеризуються розвиненою системою вакуолей з клітинним соком. Вакуолі забезпечують осмотичні властивості клітин — тургор і надходження до них води;
- рослинні клітини пов'язані між собою цитоплазматичними тяжами — плазмодесмами, що проходять крізь тверду клітинну оболонку і з'єднують клітини рослинного організму в єдину систему;
- у багатьох рослинних клітинах у різних формах відкладаються запасні поживні речовини, цьому сприяє перевага в автотрофних рослин процесів синтезу над розпадом.

Існують і менш значні відмінності, характерні далеко не для всіх клітин рослин.

У рослин існує особливість у визначенні рослинної клітини. Справа в тому, що в рослинному організмі, як правило, присутні й мертві клітини. Особливо багато їх (до 80 %) у стеблах багаторічних рослин. У цьому випадку клітиною називають оболонку, яка позбавлена живого вмісту, але виконує в організмі певні функції (опорну, провідну). Такі клітини утворюються в процесі розвитку в результаті відмирання їх живого вмісту.

Форма і розмір рослинних клітин

Рослинні клітини мають різноманітну форму (округлу, кубічну, призматичну, овальну, веретеноподібну, зірчасту тощо). Це залежить від середовища, яке їх оточує, та функції клітини. Клітини, які живуть вільно, частіше мають округлу, кулясту або овальну форму (протокові водорості). Однак і в одноклітинних організмів форма клітин може бути складною і різноманітною (діатомові водорості). У тканинах рослин вона визначається насамперед тиском навколишніх клітин. Найпростішою вважається призматична, але частіше клітини мають форму багатогранників, що визначається їх взаємним тиском. Якщо такі клітини відокремлюються одна від одної, вони стають округлими.

Залежно від форми рослинні клітини поділяють на два типи: паренхімні та прозенхімні (рис. 1). *Паренхімні* клітини мають більш-менш рівні величини всіх трьох вимірів (довжина, ширина і висота). Найбільший діаметр не більше ніж у 2—3 рази перевищує найменший. Паренхімними є клітини твірної тканини і деяких постійних — шкірки, запасуючих тканин, серцевини стебла, основної паренхіми тощо. Тканини, що складаються з паренхімних клітин, як правило, живі.

Прозенхімні клітини витягнуті у довжину і часто мають загострені кінці. Довжина прозенхімних клітин перевищує їх ширину в 5—20 і більше разів. Прозенхімні клітини частіше мертві, позбавлені живого вмісту. З них складаються провідні та механічні тканини.

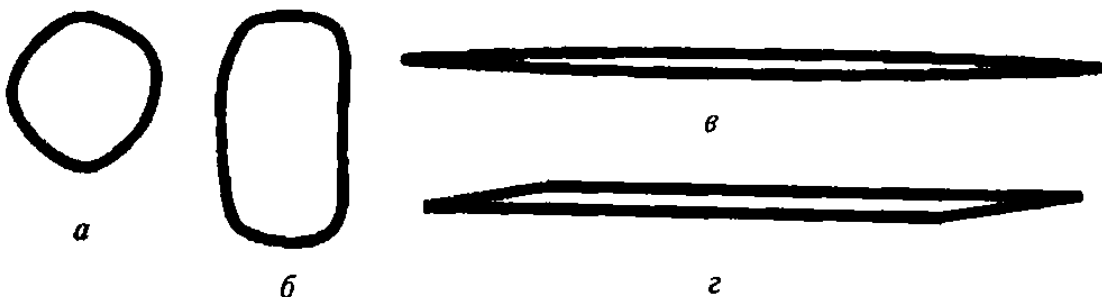


Рис. 1. Форма рослинних клітин:
а, б — паренхімні; в, г — прозенхімні

У тілі рослин зустрічаються також клітини різноманітної, інколи химерної, форми, наприклад клітини водних рослин, губчастої і складчастої паренхіми листка, волосків шкірки, деяких механічних тканин та ін.

Розміри рослинних клітин дуже малі: їх можна бачити тільки під мікроскопом. Середній діаметр їх коливається від 10 до 100 мкм. Причому розміри клітин не залежать від розмірів рослин: крихітні фіалки і проліски, гігантські евкаліпти і секвої складаються з клітин приблизно однакового розміру. Однак у тілі рослин зустрічаються клітини, величина яких відхиляється від середніх розмірів у той чи інший бік. Так, клітини твірної тканини звичайно більш дрібні — 5—8 мкм, а клітини запасуючих тканин серцевини стебла й м'якоті соковитих плодів (яблуко, кавун, цитрусові), навпаки, великі — 0,2—1 мм, їх можна бачити неозброєним оком. Значну довжину мають прозенхімні клітини — волокна. Так, волокна льону в довжину досягають 4 см, бавовнику — 5 см, кропиви звичайної — 8 см, рамі — 22 см. Однак у поперечнику вони мають звичайні клітинні розміри — 50—100 мкм, тому їх не можна побачити неозброєним оком. Найбільшу довжину, до декількох метрів, мають молочники деревних рослин.

Чому живі клітини рослин мають саме такі розміри? Чи можуть вони бути набагато більшими або меншими? Нижня межа розмірів клітин обумовлена тим, що для процесів життєдіяльності вони повинні містити хоча б мінімальний набір молекул і насамперед макромолекул, певна величина яких складається з розмірів їх атомів (С, Н, О, N та ін.).

Верхня границя розмірів клітин обмежується законами фізики, що визначають швидкість дифузії молекул, розчинених у водному середовищі. Для безперервного протікання метаболічних процесів у різних частинах клітини необхідне постійне і безперебійне надходження туди поживних і регуляторних речовин, що пересуваються по клітині шляхом дифузії. Подовження шляху дифузії може призвести до порушення безперервності обмінних процесів і їх дезорганізації. У великих клітинах скорочення шляху молекул до місця реакції досягається присутністю органел і поділом цитоплазми на ділянки мембранами ендоплазматичної сітки (ЕПС).

Ще однією причиною, яка обмежує розміри клітини, є оптимальне співвідношення площі її поверхні й об'єму. Малі розміри клітин забезпечують відносно велику поверхню в порівнянні з їх об'ємом, що, мабуть, є оптимальною умовою для проникнення в клітину потрібної кількості молекул поживних речовин і кисню в одиницю часу.

Склад рослинної клітини

Доросла рослинна клітина складається з трьох частин:

- щільної еластичної оболонки, що оточує клітину зовні;

- протопласта — живого вмісту клітини, притиснутого у вигляді тонкого шару до клітинної оболонки;
- вакуолі — порожнини, що займає центральну частину клітини і заповнена водянистим клітинним соком.

Протопласт, або *живий вміст клітини*, — її основна, найважливіша частина, що складається із сукупності клітинних органел (ядро, ендоплазматична сітка, пластиди, мітохондрії, лізосоми, диктіосоми, рибосоми та ін.).

Клітинна оболонка і вакуолі є продуктами життєдіяльності протопласта, його похідними і з'являються на певному етапі розвитку клітини. До продуктів життєдіяльності належать також різні включення (краплини жиру, крохмальні зерна, різні кристали та ін.), що є запасними поживними речовинами або продуктами клітинного метаболізму (рис. 2).

Протопласт поділяють на два компоненти: ядро і цитоплазму, яка, в свою чергу, складається з корпускулярних і мембранних органел, занурених в основну речовину — матрикс, або цитозоль.

Органели — це структуровані елементи цитоплазми, що виконують у клітинах певні функції, пов'язані з їх життєдіяльністю. *Корпускулярні органели* мають цілком визначену форму (округлу, овальну, дископодібну, паличкоподібну, ниткоподібну тощо). До корпускулярних органел належать ядро, пластиди, мітохондрії, лізосоми, рибосоми,

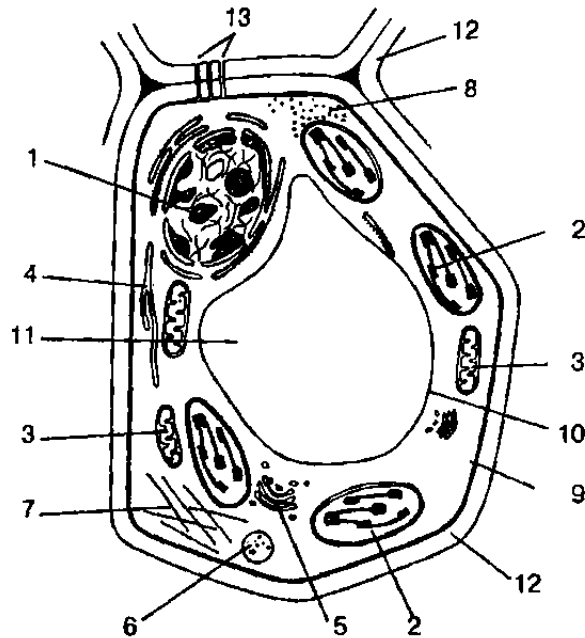


Рис. 2. Схема будови рослинної клітини:

1 — ядро; 2 — хлоропласти; 3 — мітохондрії; 4 — ендоплазматичний ретикулум; 5 — апарат Гольджі; 6 — лізосома; 7 — мікротрубочки; 8 — рибосоми; 9 — плазмалема; 10 — тонопласт; 11 — вакуоль; 12 — клітинна оболонка; 13 — пори

мікротільця. *Мембранні органели* складаються із сукупності мембран і не мають точно обмеженої форми (ЕПС, плазмалема, тонопласт). Апарат Гольджі – органела, що поєднує в собі ознаки як корпускулярної, так і мембранної структури.

Серед перерахованих клітинних органел більшість є спільними для рослин і тварин, але є і спеціальні, притаманні тільки рослинним організмам. До останніх належать пластиди і деякі мікротільця (пероксисоми, гліюксисоми). Продукти життєдіяльності протопласта — теж суто рослинні компоненти клітини (клітинна оболонка, вакуолі, відкладення запасних поживних речовин).

Не всі перераховані вище органели присутні у кожній рослинній клітині. Тут наведений склад деякої узагальненої клітини. Найближчі до неї за складом — клітини фотосинтезуючих тканин і основної паренхіми. На схемі (рис. 3) представлений склад узагальненої клітини з позначенням компонентів, притаманних тільки рослинним клітинам.

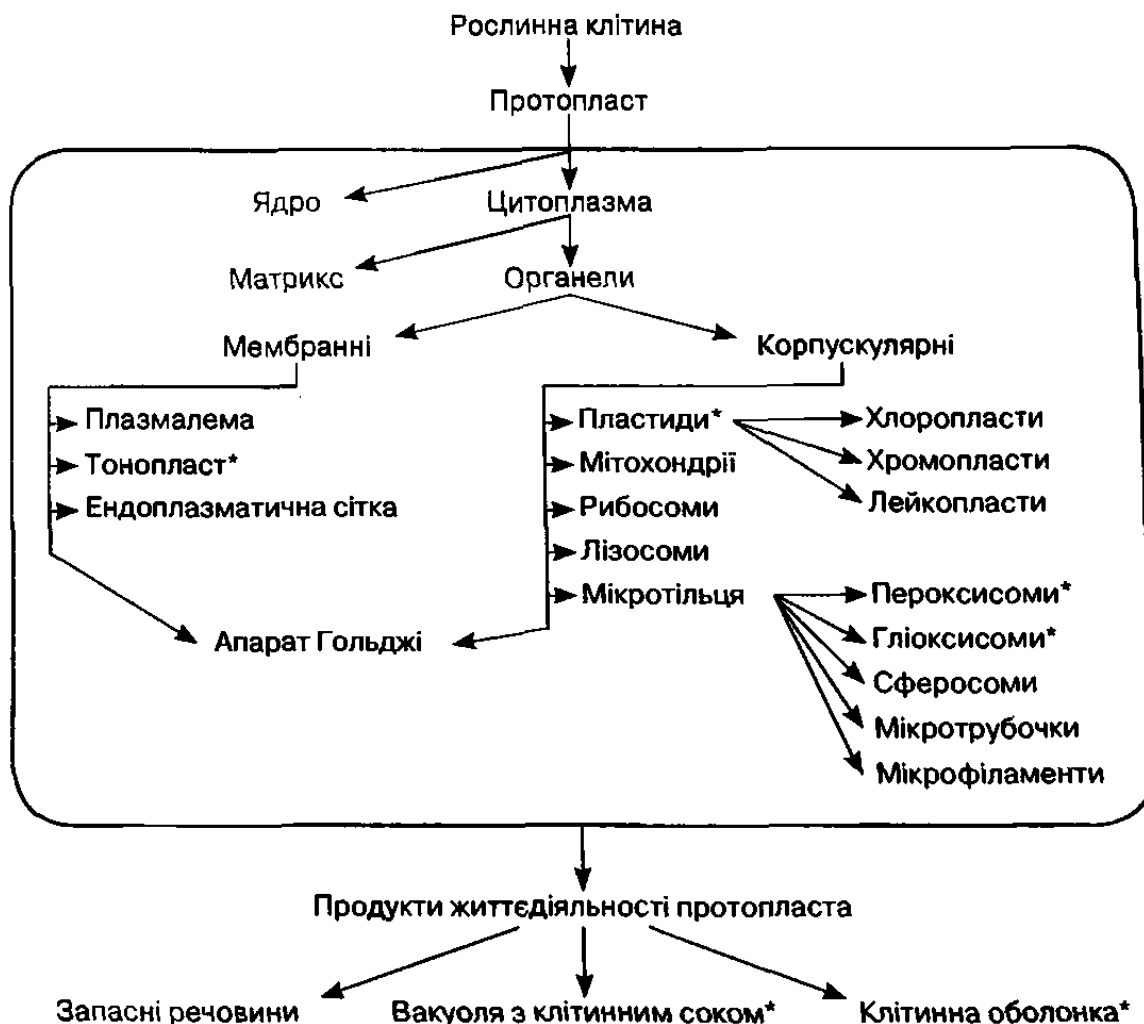


Рис. 3. Основні структурні компоненти рослинної клітини

Примітка: * — зустрічаються лише у рослинній клітині.

ПРОТОПЛАСТ

Фізико-хімічні властивості протопласта

Протопласт — живий вміст клітини, він безбарвний і прозорий. Під мікроскопом виглядає як порожнина, тому що його коефіцієнт заломлення ($K = 1,40$) близький до води ($K = 1,33$). Протопласт дуже еластичний. За допомогою мікроманіпулятора його можна розтягти в дуже тонку нитку, а потім він знову набуває своєї форми. У дослідах із плазмолізом окремі ділянки протопласта можуть витягатися в тонкі нитки.

В'язкість протопласта в клітинах різних рослин неоднакова. У середньому вона перевищує в'язкість води в рослинних клітинах у 12—20 разів, у водних рослин — лише в 5—6. В'язкість і еластичність залежать від життєдіяльності клітини і можуть змінюватися з віком і під дією зовнішніх факторів.

Протопласт являє собою *гідрофільний колоїд*. Колоїдна система припускає наявність двох компонентів: *дисперсійного середовища* (у протопласті це вода) і *дисперсної фази* (частинки в роздрібненому стані). Розмір частинок дисперсної фази від 0,001 до 0,1 мкм. Ці частинки можуть складатися з кількох або цілої групи молекул. У протопласті живої клітини присутні різні органічні речовини (білки, полісахариди, нуклеїнові кислоти), що мають великі молекули (макромолекули), розміри яких дозволяють їм утворювати колоїдні системи в молекулярному стані. Колоїдні частинки звичайно несуть електричний заряд і притягують диполі води, які утворюють навколо частинок шари — гідратні оболонки. Гідратовані колоїдні частинки називають *міцелами*. Завдяки гідратним оболонкам міцели утримуються у воді у завислому стані.

Колоїди протопласта можуть перебувати в стані рідкого золю, а при частковій втраті гідратних оболонок — драглистого гелю. Вони є оборотними: золь \leftrightarrow гель. Консистенція протопласта може змінюватися від водянистого золю в клітинах з активною життєдіяльністю до щільнодраглистого і навіть твердого гелю в клітинах, що знаходяться у спокої. Наприклад, у сухому насінні протопласт перебуває у стані твердого гелю. При проростанні колоїди протопласта набрякають і розріджуються. Крім того, колоїди в різних ділянках протопласта також можуть перебувати в різному стані: матрикс цитоплазми — у стані золю, а мембрани ЕПС — гелю.

Коли міцели втрачають гідратні оболонки, відбувається коагуляція колоїдів: колоїдні частинки злипаються і випадають в осад. Порушення колоїдного стану може бути викликано додаванням електролітів, деяких отрут, дією високих температур тощо. У деяких випадках коагуляція буває зворотною: колоїдні частинки, які втратили гідратні оболонки, знову притягують воду, гідратуються, — і відбувається набрякання колоїдів.

У більшості рослин колоїди протопласта незворотно коагулюють при температурі 50—70 °С, що призводить до загибелі всього організму. Однак деякі рослини, наприклад кактуси, без шкоди витримують нагрівання сонцем до 50—60 °С, синьо-зелені водорості живуть у гарячих джерелах з температурою 60—90 °С, а насіння ряду рослин, що перебувають у стані спокою, витримує температуру 80—100 °С.

Хімічний склад протопласта

Протопласт є складним комплексом речовин, різноманітність і висока реакційна здатність яких створюють великі можливості для здійснення в клітині численних реакцій метаболізму.

Хімічний склад протопласта рослинних клітин визначити досить важко. Підготовка до аналізу потребує руйнування клітин, а це, у свою чергу, призводить до порушення природної структури їх органел. При цьому ферментативним або просто хімічним шляхом можуть утворюватися нові речовини або, навпаки, руйнуватися існуючі в протопласті нестійкі сполуки. Крім того, значних труднощів додає руйнування міцних клітинних оболонок і відокремлення їх від живого вмісту. Однак поступово ці труднощі були подолані.

У наш час прийнято вважати, що протопласт рослинних клітин має такий середній хімічний склад: вода — 60—90 %, білки — 10—20 %, ліпіди — 2—3 %, вуглеводи — 1—2 %, мінеральні речовини — 1 %.

Отже, *вода* складає основну масу речовин протопласта. Це стосується клітин з активною життєдіяльністю, а в тих, що перебувають у стані спокою (насіння, спори), води значно менше, до 5—15 %. Вода є середовищем для більшості хімічних реакцій, що протікають у клітині. У протопласті вона може перебувати у вільному стані у вигляді розчинника й у зв'язаному з полярними групами молекул різних речовин.

Білки є хімічною основою всіх органел протопласта. Загальний вміст білків у його сухій речовині може досягати 70 %. Білки — високомолекулярні речовини, молекули яких складаються з амінокислот, поєднаних пептидними зв'язками. Молекулярна маса білків велика — від десятків тисяч до декількох мільйонів. Білки виконують у клітині ряд функцій.

- Структурна. Білки беруть участь у побудові клітинних органел.
- Ферментативна. Усі ферменти мають білкову природу.
- Транспортна. Спеціальні білки-переносники транспортують речовини через плазматичну мембрану.
- Регуляторна. Наприклад, білки-гістони регулюють активність ДНК.
- Запасна. У рослинних клітинах білки можуть відкладатися в запас.

Білки поділяють на дві групи — *прості* та *складні*. Молекули простих білків складаються тільки з амінокислот. До них належать альбуміни, глобуліни, гістони тощо. Складні білки в своїх молекулах містять поряд

з амінокислотами простетичну групу — небілкову речовину. Залежно від природи простетичної групи складні білки поділяють на ліпопротеїни, глікопротеїни, хромопротеїни і нуклеопро­теїни. До складу ліпопротеїнів як небілкової частини входять жироподібні речовини. Ліпопротеїни утворюють усі внутрішньоклітинні мембрани. Гліко­протеїни, крім амінокислот, містять цукор (глюкозу, галактозу, ксилозу та ін.). Серед глікопротеїнів зустрічаються мембранні білки, ферменти тощо. Хромопротеїни мають у своєму складі забарвлений компонент. Прикладом може бути комплекс білка з хлорофілом або з каротиноїдами. Особливо важливою групою складних білків є нуклеопро­теїни. До їх складу входять нуклеїнові кислоти (РНК і ДНК), функції яких пов'язані з передачею спадкової інформації і біосинтезом білка.

Ліпіди (жири) представлені власне жирами — тригліцеридами і жи­роподібними речовинами. *Жири-тригліцериди* — це складні ефіри трьохатомного спирту гліцерину і жирних кислот з кількістю вуглеце­вих атомів частіше 16 і 18 (C_{16} і C_{18}). Вони є запасними енергетичними речовинами клітини. У молекулах *жироподібних речовин*, крім гліце­рину і жирних кислот, містяться деякі азотисті сполуки, фосфор, цукри або сірка, залежно від присутності яких розрізняють фосфо-, гліко- або сульфоліпіди. Жироподібні речовини входять до складу складних біл­ків-ліпопротеїнів, що утворюють ліпопротеїнові мембрани клітини.

Вуглеводи рослинної клітини поділяють на дві групи: моносахариди і полісахариди. *Моносахариди* — це прості низькомолекулярні вуглево­ди — цукри. Їх класифікують за кількістю вуглецевих атомів у молекулі (C_3 — C_9). У протопласті найбільше міститься моносахаридів з п'ятьма і шістьма вуглецевими атомами в молекулі. Перші називають пенто­зами (ксилоза, рибоза), другі — гексозами (глюкоза, фруктоза, галак­тоза). Моносахариди є енергетичними речовинами клітини, а також як мономери входять до складу полісахаридів.

Полісахариди — складні вуглеводи. Їх молекули містять кілька (два, три) або багато залишків моносахаридів. Перші з них одержали на­зву олігосахаридів (сахароза, мальтоза), другі — вищих полісахаридів (крохмаль, клітковина, напівклітковина, пектини, інулін тощо). Вищі полісахариди — високомолекулярні речовини. Їх основні функції — запасна (крохмаль, інулін) і опорна (клітковина, напівклітковина, пектини).

У протопласті також міститься багато інших органічних речовин: вітаміни, амінокислоти, нуклеотиди, регулятори росту, органічні кис­лоти та ін.

Мінеральні (неорганічні) речовини звичайно містяться в протопласті у вигляді солей або в поєднанні з органічними речовинами (білками, амінокислотами, ліпідами, вуглеводами тощо). Мінеральні речовини, що містяться в протопласті у великій кількості, називають макроеле­ментами. Це — фосфор, калій, кальцій, сірка і магній. Інших мінераль-

них речовин — мікроелементів (залізо, мідь, цинк, марганець, бор, кобальт, натрій, хлор тощо) дуже мало, але вони необхідні для нормальної життєдіяльності клітин.

Цитоплазма

Частина протопласта рослинної клітини, за винятком ядра, спочатку одержала назву «протоплазма», її ввів Я. Пуркіне в 1840 р. Пізніше Р. Келлікер у 1856 р. запропонував іншу назву — «цитоплазма». Вони рівнозначні, але надають перевагу терміну «цитоплазма».

Учені завжди цікавилися будовою *цитоплазми*. Спочатку її вважали однорідною і безструктурною. З удосконаленням мікроскопічної техніки почали застосовувати фіксацію і фарбування препаратів. Методи були ще недосконалими: фіксація призводила до коагуляції колоїдів цитоплазми, а барвники нерівномірно адсорбувалися на частинках осаду. При розгляді таких препаратів під мікроскопом спостерігали певну картину розташування забарвлених частинок. На підставі побаченого вчені у XIX ст. створювали багато різних теорій будови цитоплазми. Ось деякі з них.

Нитчаста теорія Фромана стверджувала, що цитоплазма являє собою масу переплетених ниток. Автор гранулярної теорії Альтман припускав, що цитоплазма складається з частинок — гранул різної величини. Губчаста, або сітчаста, теорія А. Флемінга постулювала, що цитоплазма являє собою коміркову сітку, що нагадує губку. Бючлі стверджував, що цитоплазма має коміркову будову. Він навіть намагався створити модель цитоплазми: розтирав поташ з оливковою олією, а потім збовтував цю масу у воді. Однак усі ці теорії ґрунтувалися на *артефактах* — структурах, що в дійсності не існували, а з'являлися внаслідок недосконалих методів фіксації і фарбування препаратів.

Дослідження структури цитоплазми продовжувалося. Для цього використовували не тільки мікроскопічну техніку, але і біохімічні методи, вивчали склад цитоплазми, її проникність. Отримані дані дозволили зробити висновок, що в цитоплазмі можна виділити три шари: 1 — плазмалема, 2 — мезоплазма, 3 — тонопласт (рис. 4).

Зовнішній шар, що прилягає до клітинної оболонки, — *плазмалема* — дуже тонкий, містить багато ліпідів, міцели в ньому розташовані в порядку і точно орієнтовані. Органел у цьому шарі немає. Середній шар — *мезоплазма* — товстіший, міцели тут розташовані безладно. Він містить усі клітинні органели. Третій, внутрішній, шар — *тонопласт* — оточує вакуоль. Він подібний до плазмалеми. Плазмалема і тонопласт визначають в основному проникність цитоплазми.

Пізніше було встановлено, що плазмалема являє собою плазматичну мембрану, яка зовні оточує цитоплазму, а тонопласт — мембрану, що обмежує вакуоль. Терміни «плазмалема» і «тонопласт» збереглися дотепер.

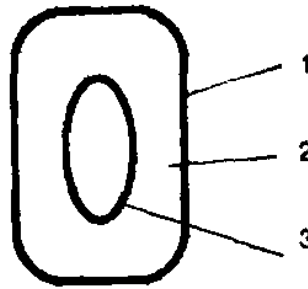


Рис. 4. Три шари цитоплазми:

1 — плазмалема; 2 — мезоплазма; 3 — тонопласт

Сучасні уявлення про будову цитоплазми і її органел були отримані завдяки електронно-мікроскопічним дослідженням, а також використанню хімічних, біохімічних і фізичних методів.

Матрикс цитоплазми, або цитозоль

Матрикс — це основна речовина цитоплазми, його ще називають *цитозоль*, *гіалоплазма* (від грец. «*гіалос*» — скло). Він являє собою колоїдну систему з великою кількістю води (до 90 %). Матрикс складається з однорідної частини, тонких ниток і дрібних гранул. Припускають, що нитки є ланцюжками структурних білків, а гранули — рибосомами. У матриксі міститься велика кількість білків-ферментів. У нього занурені всі клітинні органели, включаючи ядра. Функції матриксу — об'єднання і взаємозв'язок усіх органел, транспорт речовин між ними, здійснення численних ферментативних процесів (гліколіз, синтез ліпідів, початкові етапи синтезу білка тощо). Матрикси всіх клітин взаємопов'язані через плазмодесми.

Останнім часом сформувалося дещо інше уявлення про матрикс цитоплазми. Під електронним мікроскопом в матриксі спочатку у тваринних клітинах, а потім і в рослинних знайшли тривимірну решітку, побудовану з тонких ниток діаметром 3—6 нм, яка заповнює всю клітину. Вона одержала назву *мікротрабекулярна* і поділяє матрикс на дві фази: збагачену білком — тяжі решітки і збагачену водою — її комірки. При цьому решітка має консистенцію гелю, що дещо суперечить другій назві матриксу — цитозоль. Усі клітинні органели прикріплені до тяжів решітки, що сприяє зв'язку між ними. Вважають також, що вона спрямовує внутрішньоклітинний транспорт.

Клітинні органели Мембранні органели

До цих органел належать: плазмалема, тонопласт, ендоплазматична сітка, або ендоплазматичний ретикулум.

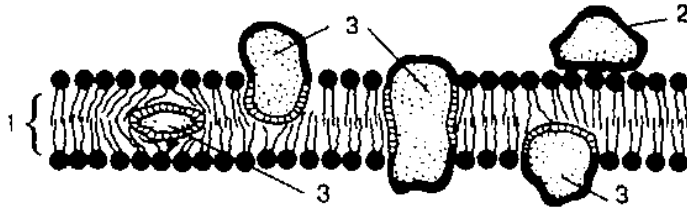


Рис. 5. Схема будови ліпопротеїнової мембрани:
1 — ліпідний бішар; 2 — периферійний білок; 3 — інтегральні білки

Мембрани рослинних клітин, як і всі природні ліпопротеїнові мембрани, складаються з подвійного шару ліпідів, у який занурені білкові глобули. Ліпідний компонент мембран представлений жироподібними речовинами — фосфоліпідами, гліколіпідами, стероїдами тощо. Білки мембран поділяються на *периферійні*, розташовані на поверхні ліпідного шару, й *інтегральні*, глибоко занурені в нього. Останні, в свою чергу, можна поділити на три типи: 1) білки, занурені в ліпід з одного боку мембрани; 2) білки, що пронизують подвійний шар наскрізь; 3) білки, що цілком занурені в ліпід, заховані в них (рис. 5).

Плазмалема

Плазмалема — це плазматична мембрана, що оточує зовні протопласт і прилягає до клітинної оболонки. Плазмалема може утворювати впинання (інвагінації). У деяких клітин таких впинань багато, їх називають *лабіринтом*, вони збільшують поверхню зовнішньої мембрани.

Плазмалема являє собою звичайну ліпопротеїнову мембрану. Відрізняється вона від мембран ЕПС дещо меншою товщиною і тим, що до неї не прикріплюються рибосоми. Основні функції плазмалеми: 1) обмін речовин між клітиною і довкіллям; 2) синтез целюлози; 3) участь в осмотичних властивостях клітини; 4) сприйняття подразнення; 5) зв'язок між клітинами. Розглянемо ці функції докладніше.

1. Обмін речовин між клітиною і довкіллям здійснюється за допомогою різних механізмів транспорту через плазмалему. Існують пасивний і активний види транспорту. Пасивний транспорт речовин відбувається шляхом дифузії за градієнтом концентрації і не вимагає витрат енергії. Види пасивного транспорту:

- речовини, розчинні в ліпідах, дифундують крізь ліпідний шар. Прикладом є вуглекислий газ, він розчиняється у ліпідах;
- речовини, розчинні у воді, проходять крізь мембрану в тих місцях, де вона пронизана білком;
- дифузія речовин із клітини в клітину може йти плазмодесмами.

Активний транспорт відбувається за допомогою білків-переносників, вбудованих у плазматичну мембрану. Ці білки зв'язуються з ре-

човиною, переносять її через мембрану і виділяють у цитоплазму. Цей процес протікає з витратою енергії і проти градієнта концентрації.

Існує ще один вид транспорту речовин у клітину і з клітини — ендодіекзоцитоз.

При *ендоцитозі* будь-яка речовина (тверда частинка або колоїдний розчин) підходить до плазмалеми, яка утворює впинання. Впінання відчленовується всередину цитоплазми у вигляді пухирця, утвореного мембраною. Потім мембрана пухирця розривається або розпадається і речовина опиняється в цитоплазмі (рис. 6). Так у клітину потрапляють речовини або частинки, що не можуть іншим шляхом проникнути крізь мембрану.

Екзоцитоз — процес, зворотний ендодіекзоцитозу. Мембранний пухирець, який містить речовину, що повинна вийти з клітини, підходить зсередини до плазмалеми. Мембрана пухирця вбудовується в неї у вигляді впинання. Речовина виходить із відкритого пухирця назовні, а його мембрана вбудовується в плазмалему як її ділянка. У процесі екзоцитозу з цитоплазми рослинної клітини виходять речовини матриксу оболонки.

2. У зовнішню поверхню плазмалеми занурені білкові глобули діаметром близько 15 нм. Це комплекси ферментів, які здійснюють синтез головної речовини клітинної оболонки — целюлози. Причому в них утворюються не окремі молекули целюлози, а їх пучки — мікрофібрили, які надходять у клітинну оболонку.

3. В осмотичних властивостях рослинних клітин, про які йтиметься пізніше, важливу роль відіграє напівпроникна мембрана. Саме такою мембраною і є плазмалема. Вона вибірково пропускає в клітину і з клітини речовини, що пов'язано з механізмами транспорту.

4. Плазмалема є зовнішнім шаром живого вмісту клітини і сприймає подразнення, перетворюючи його на збудження, передача якого може бути пов'язана з наступною функцією цієї мембрани.

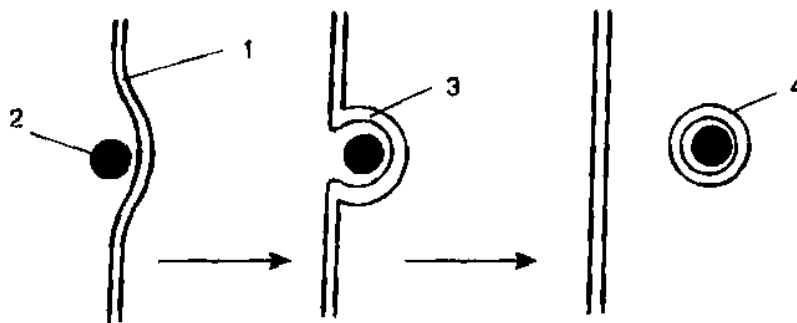


Рис. 6. Схема ендодіекзоцитозу:

1 — плазмалема; 2 — частинка, яка надходить до клітини; 3 — інвагінація в плазмалемі; 4 — частинка, оточена мембраною, у цитоплазмі

5. Плазматичні мембрани всіх живих клітин рослини пов'язані між собою за допомогою плазмодесм.

Тонoplast

Тонoplast — мембрана, що оточує вакуоль і відокремлює її від цитоплазми. Тонoplast за будовою багато в чому подібний до плазмалемі: має приблизно ту ж товщину, механізми транспорту речовин — пасивні й активні, а також може зливатися з пухирцями, які оточені мембранами і вміщують речовини, що надходять у вакуоль (за типом екзоцитозу).

Однак тонoplast певною мірою відрізняється від плазмалемі як за структурою, так і за проникністю. На електронних мікрофотографіях тонoplast забарвлений більш інтенсивно й іноді виглядає товстішим за плазмалему. У тонoplastі виявлені механізми активного транспорту іонів, що, мабуть, пов'язано з підтримкою їх певної концентрації в цитоплазмі.



Ендоплазматична сітка

Ендоплазматична сітка (ЕПС), або **ендоплазматичний ретикулум** (від лат. *reticulum* — сітка) (ЕР), являє собою систему каналців, пухирців і цистерн, обмежених ліпопротеїновими мембранами. Уся ця мембранна система занурена в матрикс цитоплазми.

Ендоплазматичний ретикулум є в клітинах усіх рослин — від нижчих до вищих. Інтенсивність його розвитку залежить від ступеня диференціювання клітини та її активності. У молодих і малодиференційованих клітин ендоплазматична сітка розвинута слабо, у дорослих клітин з активною життєдіяльністю кількість мембранних структур у цитоплазмі значно зростає.

Розрізняють гранулярну і гладку ендоплазматичну сітку. На поверхні гранулярної сітки міститься велика кількість гранул-рибосом. Така сітка частіше складається з пухирців і цистерн — більш великих сплоснених мішечкоподібних пухирців. Гранулярний ретикулум притаманний клітинам, у яких відбувається інтенсивний синтез білка. При цьому білкові молекули, синтезовані рибосомами на гранулярній сітці, надходять усередину пухирців і цистерн і можуть транспортуватися по ЕР. У процесі транспортування молекули білка можуть зазнавати змін: приєднувати фосфор, цукри та ін.

Гладенька ЕПС не несе рибосом на поверхні своїх мембран. Частіше вона складається з трубчастих подовжених каналців. На гладких мембранах в основному синтезуються ліпіди і вуглеводи. Гранулярна і гладенька сітка можуть бути присутніми в одній і тій самій клітині.

У рослинних клітинах, на відміну від тваринних, ЕПС не утворює щільних скупчень, а рибосоми на гранулярних мембранах розташовані більш пухко.

Розглянемо функції ЕПС у рослинних клітинах.

- Компаратменталізація. ЕПС поділяє клітину на ділянки — компартменти. Це дуже важливо для протікання різних реакцій і процесів метаболізму в окремих ділянках клітини. Крім того, компартменталізація скорочує шлях речовин, які дифундують.
- ЕПС утворює всередині клітини велику поверхню для протікання різних реакцій і процесів.
- Синтетична функція. На мембранах ЕПС протікають синтетичні процеси: на гранулярних мембранах відбувається синтез білка, на гладких — вуглеводів і ліпідів.
- По каналцях ЕПС відбувається внутрішньоклітинний транспорт речовин (білків, ліпідів, вуглеводів тощо).
- ЕПС бере участь в утворенні мембран деяких органел (апарат Гольджі, сферосоми тощо).
- ЕПС всіх живих клітин рослинного організму пов'язані в єдину систему за допомогою плазмодесм.

Плазмодесми

Плазмодесми — це цитоплазматичні тяжі, що з'єднують дві сусідні клітини. Вони були відкриті в 1881 р. російським ботаніком І.М. Горюханкіним. Однак тонку будову плазмодесм змогли роздивитися тільки під електронним мікроскопом.

Цитоплазматичні тяжі проходять через найтонші плазмодесмені каналці, які пронизують клітинні оболонки двох сусідніх клітин. Діаметр таких каналців від 30 до 60 нм. Плазмодесмені каналці вислані плазмалемою, яка безперервно переходить з однієї клітини в іншу. Усередині каналця проходить матрикс, що також з'єднує дві сусідні клітини. У центрі каналця знаходиться *десмотрубочка*, утворена зі спірально розташованих білкових субодиниць. Десмотрубочка пов'язана з каналцями ЕПС сусідніх клітин і з'єднує їх (рис. 7). Таким чином, плазмодесми поєднують усі живі клітини рослини в єдину живу систему — *симпласт*. Вона сприяє пересуванню речовин з клітини в клітину. Розміри плазмодесм не дозволяють їм пропускати органели і макромолекули, а вода і низькомолекулярні речовини можуть вільно переміщатися, використовуючи як матрикс, так і мембрани ЕПС. У рослинах можна виділити ще одну систему — *апопласт*. Це мертва система. Вона поєднує клітинні оболонки, міжклітинники і порожнини мертвих клітин. Апопласт знаходиться назовні від плазмалем. Він теж використовується рослиною для транспорту речовин.

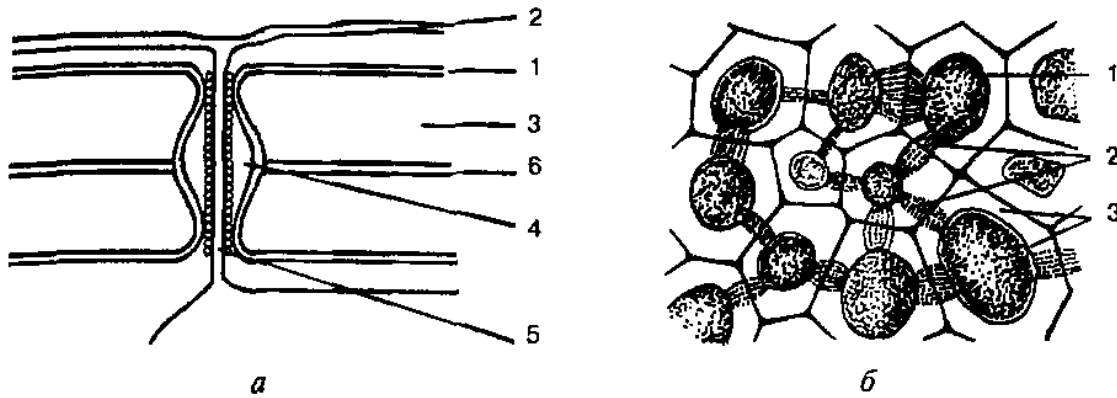


Рис. 7. Плазмодесми:

a — схема будови плазмодесми: 1 — плазмалема; 2 — ЕР; 3 — клітинна оболонка; 4 — матрикс цитоплазми; 5 — десмотрубочка; *б* — серединна пластинка; *б* — плазмодесми у клітинах ендосперму хурми: 1 — протопласт; 2 — плазмодесми; 3 — клітинна оболонка

Говорячи про об'єднання клітин рослини за допомогою плазмодесм, варто підкреслити ще раз, що об'єднувальну роль тут відіграють плазмалема, матрикс цитоплазми і ендоплазматична сітка.

Плазмодесми можуть розташовуватися в клітинній оболонці по одинці або групами. Скупчення плазмодесм називають *плазмодесменними полями*. Вони зустрічаються в оболонках клітин, між якими активно відбувається транспорт речовин.

Рух цитоплазми

Усім рослинним клітинам властивий рух цитоплазми. Однак швидкість руху в різних клітинах неоднакова і часто дуже низька, тому переміщення цитоплазми можна спостерігати далеко не в усіх клітинах. Крім того, цитоплазма безбарвна, тому щодо їх руху роблять висновки за переміщенням органел і включень, які вона тягне за собою і які добре видно під мікроскопом (пластиди, мітохондрії, крапельки жиру, крохмальні зерна тощо). Розрізняють два основних типи руху: обертальний, або циклоз, і струменистий.

Обертальний рух спостерігається в клітинах, у яких центральна частина зайнята вакуолею, а протопласт притиснутий до клітинної оболонки. У процесі обертального руху цитоплазма переміщується в одному напрямку за або проти годинникової стрілки навколо вакуолі. Швидкість руху непостійна: вона то збільшується, то зменшується. Може також змінюватися напрямок руху на протилежний. Обертальний рух добре спостерігати в клітинах листків водних рослин (елодеї, валіснерії, нітели, хари тощо), у клітинах корневих волосків, пилкових трубок та ін. (рис. 8).

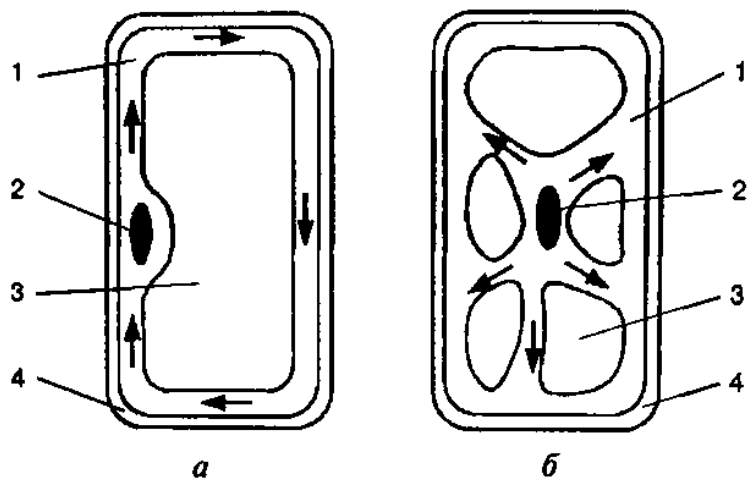


Рис. 8. Рух цитоплазми:

a — обертальний (циклоз); *б* — струменистий; 1 — цитоплазма; 2 — ядро; 3 — вакуоля; 4 — клітинна оболонка

Струменистий рух цитоплазми відбувається в клітинах, у яких ядро знаходиться в центрі й оточено цитоплазмою. При цьому через вакуоль тягнуться цитоплазматичні тяжі, які з'єднують ділянку цитоплазми навколо ядра і її пристінний шар. Цитоплазма рухається тонкими струмками через вакуоль. Напрямок руху в різних струмках різний і час від часу змінюється на зворотний. Іноді в одному тяжі рухаються струмки в протилежних напрямках. Деякі цитоплазматичні тяжі поступово стоншуються і зникають зовсім. В інших місцях вакуолі з'являються нові тяжі. *Струменистий рух* виявляється у волосках молодих пагонів гарбуза, тичинкових нитках традесканції та ін.

На швидкість руху цитоплазми впливають різні фактори. Так, швидкість зростає під дією світла, підвищеної температури, ушкодження сусідніх клітин. Рух цитоплазми, мабуть, сприяє транспорту речовин у клітині. Однак до кінця роль цього процесу ще не з'ясована.

Корпускулярні органели

Пластиди

Пластиди — це органели, притаманні тільки рослинним клітинам. Вони присутні в клітинах усіх органів рослин: у стеблах, коренях, листках, квітках. Німецький вчений А.Ф.В. Шимпер (1856—1901) у 1885 р. розділив пластиди на три групи залежно від їх забарвлення: хлоропласти — зелені; хромопласти — жовтогарячі; лейкопласти — безбарвні пластиди.

Як правило, в клітині зустрічаються пластиди тільки одного типу. Усі пластиди мають деякі спільні риси будови. За формою вони най-

частіше круглясті, овальні, дископодібні. Зовні їх оточує оболонка з двох ліпопротеїнових мембран. Усередині міститься основна речовина — матрикс, яку в пластидах називають стромою. Пластиди розрізняються за компонентами, зануреними в строму. При цьому в матриксі майже всіх пластид є мембранні структури, хоча ступінь їх розвитку дуже різний. Пластиди, як і мітохондрії, мають власну ДНК. До пластид іноді зараховують пропластиди та етіопласти, які є попередниками цих органел.

Хлоропласти

Хлоропласти — найбільш вивчені та найважливіші пластиди. Завдяки їм рослини мають зелене забарвлення, а людина і тварини — їжу і кисень для дихання.

Хлоропласти є майже у всіх клітинах надземних органів рослин, куди потрапляє світло. Як правило, вони відсутні у клітинах коренів.

Хлоропласти вперше побачив А. ван Левенгук у 1676 р. Однак він не звернув на них увагу. Набагато пізніше, в 1842 р., Х. Моль описав клітинні структури, що містять хлорофіл. Термін «хлоропласти» належить Шимперу.

Хлоропласти присутні в усіх зелених фотосинтезуючих клітинах рослин. Їх немає тільки в синьо-зелених водоростях (ціанобактеріях), точніше нема структурно оформлених зелених пластид. Їх функції в клітинах синьо-зелених водоростей виконує скупчення мембран, що містять хлорофіл і здійснюють фотосинтез.

Форма хлоропластів вищих рослин досить одноманітна — округла, овальна, дископодібна. Їх розміри також коливаються в незначних межах: довжина — 3—9 мкм, ширина — 3—5 мкм, товщина — близько 1 мкм. Звичайно в клітині міститься від 20 до 50 хлоропластів. Наприклад, у клітинах листків у середньому спостерігається у пшениці — 25, гороху — 40, рицини — 36, елодеї — 30, яблуні — 50 хлоропластів. При цьому більших хлоропластів у клітині звичайно менше, а дрібних — більше.

Хлоропласти водоростей називають хроматофорами. Вони звичайно мають великі розміри, і в клітині їх міститься всього один або декілька. Форма хроматофорів незвичайна і химерна (зірчаста, стрічкова, ребриста, циліндрична тощо). Наприклад, у водорості мужоції є один, а в клостеридіуму — два пластинчастих хроматофори, у хламідомонади — один чашоподібний, а в спірогіри — від одного до 12 стрічкових.

Хлоропласт оточений подвійною ліпопротеїною мембраною — оболонкою, що регулює обмін речовин між ним і цитоплазмою. Усередині хлоропласта міститься основна речовина — матрикс, або строма. У матриксі можуть бути присутніми крохмальні зерна, крапельки жиру, рибосоми. У матрикс же занурена система мембран, які у хлоропластах

називаються *ламелами*. Вони утворюють плоскі пухирці — *тилакоїди*, зібрані в стопки — *грані*, які можуть містити від двох до декількох десятків тилакоїдів. Грані зв'язані між собою в єдину систему трубчастими, витягнутими тилакоїдами строми, або міжгранними тилакоїдами. В одному хлоропласті може бути більше 100 гран. У рослин, які зростають при слабкому освітленні, а також у водоростей хлоропласти мають менш упорядковану структуру: подвійні ламели тилакоїдів тягнуться через весь хлоропласт, не утворюючи гран. Розташування гран, їхня кількість та число тилакоїдів у гранах є характерним для кожного виду рослин і може служити систематичною ознакою (рис. 9).

Хлоропласти містять близько 75 % води. Склад сухої речовини такий: білок — 35—50 %; ліпіди — 25—30 %; хлорофіл — 9 %; каротиноїди — 4,5 %; нуклеїнові кислоти — 2—4,5 %; вуглеводи — 8—30 %; мінеральні речовини — 6—10 %.

Особливу увагу варто звернути на пігменти хлоропластів, які безпосередньо пов'язані з їх фотосинтетичною функцією. Хлоропласти вищих рослин містять два види зелених пігментів: хлорофіл *a* і хлорофіл *b*.

Центральне місце в молекулі хлорофілу займає іон магнію, пов'язаний з атомами азоту чотирьох пірольних кілець, що разом утворюють велике порфіринове кільце. За хімічною природою хлорофіл являє

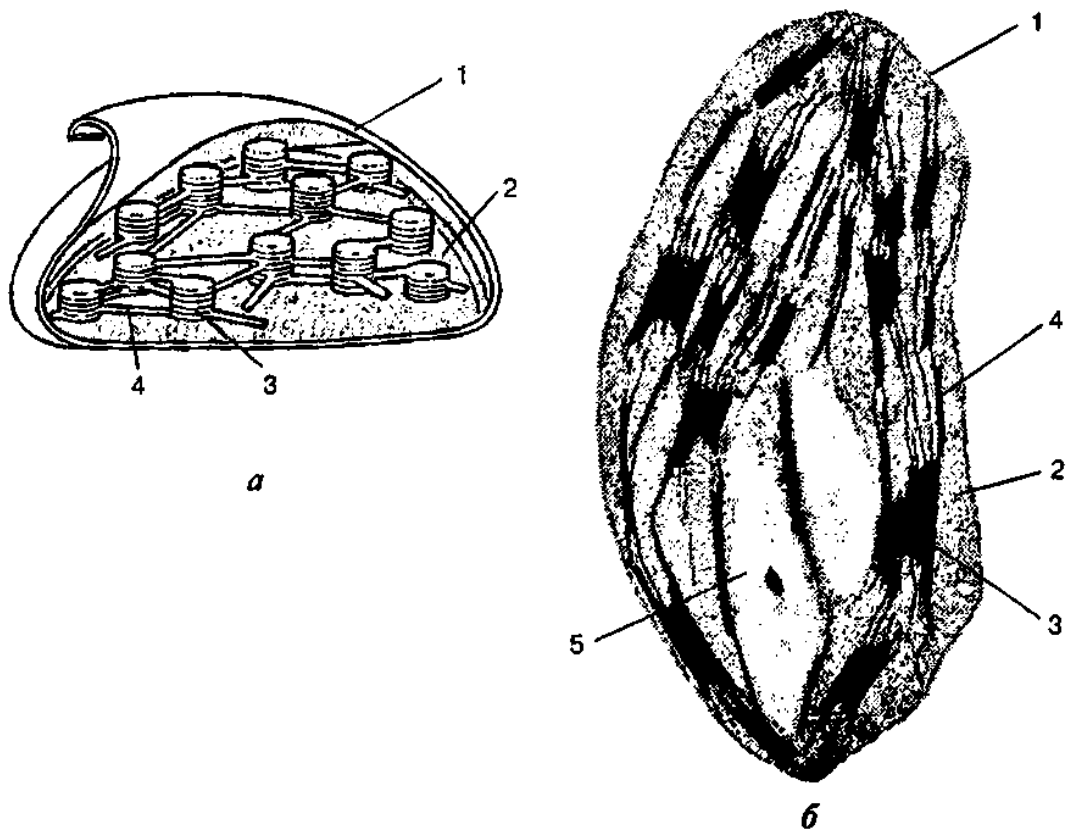


Рис. 9. Хлоропласт:

a — схема будови; *b* — електронна мікрофотографія; 1 — оболонка; 2 — строма; 3 — грані; 4 — міжгранні тилакоїди; 5 — крохмальні зерна

собою складний ефір дикарбонової кислоти і двох спиртів — метилового — CH_3OH і фітолу — $\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$. Порфіринове кільце утворює «голівку» молекули хлорофілу, яка має гідрофільні властивості, а фітольний залишок утворює «хвіст» з гідрофобними властивостями. Хлорофіл *b* відрізняється від хлорофілу *a* тим, що в нього замість однієї метильної групи ($-\text{CH}_3$) міститься альдегідна група ($-\text{CHO}$). У деяких водоростей знайдено ще два види хлорофілу: замість хлорофілу *b* у них присутній хлорофіл *c* або хлорофіл *d* (рис. 10).

Хлорофіл розчиняється в органічних розчинниках (спирті, ефірі, ацетоні та ін.). Вивчення спектра поглинання хлорофілу показало, що він інтенсивно поглинає промені в червоній області спектра (680—730 нм) і в синьо-фіолетовій (470 нм і нижче), а пропускає жовті та зелені промені. Зелене світло маскує жовте, тому хлорофіл має зелене забарвлення. Однак розчин хлорофілу має зелений колір тільки у світлі, що проходить, а у відбитому — вишнево-червоний. Виходить, що хлорофіл при освітленні сам випромінює червоне світло. Це явище називають флюоресценцією, яка свідчить про оптичну активність хлорофілу.

Крім хлорофілу, в хлоропластах містяться ще жовтогарячі пігменти — *каротиноїди*. Серед них відомі каротини і ксантофіли. *Каротини* — це ненасичені вуглеводні, їх загальна формула $\text{C}_{40}\text{H}_{56}$. Вони мають жовтогарячий колір. *Ксантофіли* жовтого кольору і є кисневмісними похідними каротинів — $\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_2$ або $\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_4$. Звичайно більш інтенсивне забарвлення хлорофілу маскує каротиноїди, тому хлоропласти і листя мають зелене забарвлення.

Будова і склад ламел хлоропластів відрізняються від мембран ЕПС. Особливістю ламел є насамперед присутність у них пігментів —

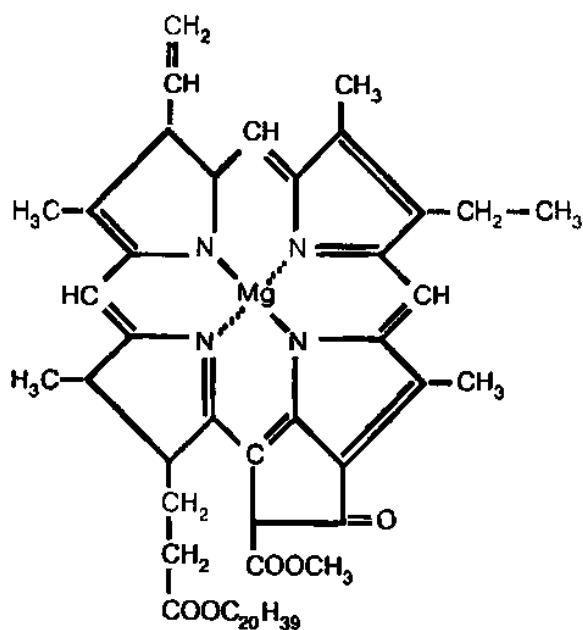


Рис. 10. Хлорофіл *a*

хлорофілу і каротиноїдів. Крім того, склад ламелярних ліпідів також має свої ознаки. Тільки невелика частка ламелярних ліпідів представлена фосфоліпідами (9%), основну ж масу складають гліколіпіди (40%), що містять цукор галактозу; є також сульфоліпіди (3%), до складу яких входить сірка.

Ламели, як і інші ліпопротеїнові мембрани, складаються з подвійного шару ліпідів, у який занурені глобули білків. Між білками і ліпідами розташовані молекули хлорофілу. При цьому «хвіст» заглиблений у ліпідний шар, а «голівка» обернена до білка. Молекули каротиноїдів, очевидно, містяться в ліпідному шарі (рис. 11).

До складу хлоропластів входять багато ферментів, що беруть участь у здійсненні численних реакцій фотосинтезу і пов'язаних із синтезом білків, нуклеїнових кислот тощо.

Основна функція хлоропластів — фотосинтез (процес засвоєння сонячної енергії і перетворення її в енергію хімічних зв'язків). Складний процес фотосинтезу поділяють на світлову і темнову стадії. У процесі світлової стадії відбувається запасання енергії світла в АТФ і утворення відновника НАДФ·Н, які витрачаються в темновій стадії на відновлення CO_2 до рівня вуглеводів. Реакції світлової стадії проходять у ламелах тилакоїдів гран, а темновій — в стромі.

Структура хлоропластів добре пристосована до виконання фотосинтетичної функції. Уже поділ фотосинтетичного апарата на дрібні хлоропласти створює дуже велику поверхню для поглинання світла і проходження фотосинтетичних реакцій. Гранальна структура хлоропластів ще збільшує активну поверхню. Замкнуті камери — тилакоїди дозволяють одночасно і багаторазово здійснювати весь комплекс фотосинтетичних реакцій.

Завдяки енергетичному забезпеченню хлоропласти мають високу біосинтетичну активність. У них здійснюється синтез багатьох

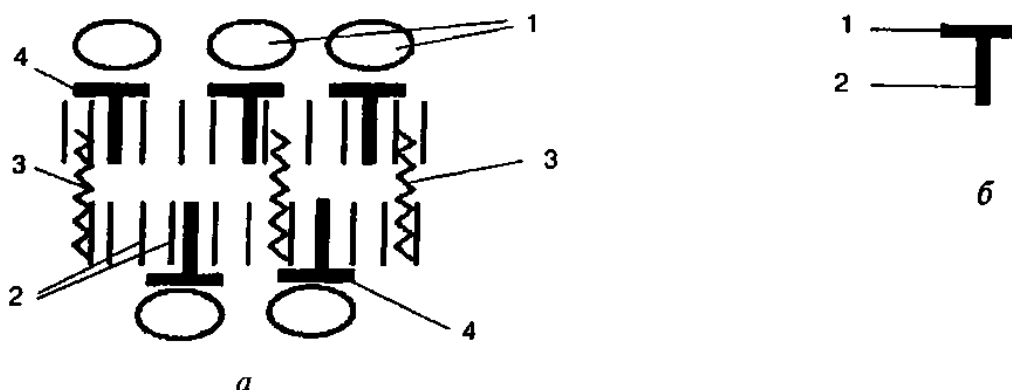


Рис. 11. Схема молекулярної будови фотосинтетичної мембрани: *a* — ламела: 1 — білки; 2 — ліпіди; 3 — каротиноїди; 4 — хлорофіл; *б* — молекула хлорофілу: 1 — «голівка»; 2 — «хвіст»

речовин: вуглеводів, амінокислот, нуклеотидів, ліпідів, нуклеїнових кислот, білків тощо.

Хлоропласти в клітинах утворюються з *пропластид*, дрібних тілець (1—1,5 мкм), оточених подвійною мембраною. У процесі розвитку пропластид відбувається впинання внутрішньої мембрани. Від неї відділяються і накопичуються пухирці — тилакоїди. Однак для утворення упорядкованої гранальної структури хлоропласта необхідне світло. На світлі синтезується хлорофіл і тоді утворені раніше пухирці-тилакоїди організуються в грани (рис. 12).

За відсутності світла пропластиди, у яких накопичилися пухирці-тилакоїди, перетворюються в *етіопласти*, що одержали свою назву від етіольованих рослин, тобто вирощених без світла. У них відсутній хлорофіл, недорозвинені листки, у яких містяться етіопласти. В етіопластах пухирці збираються в центрі пластиди й утворюють

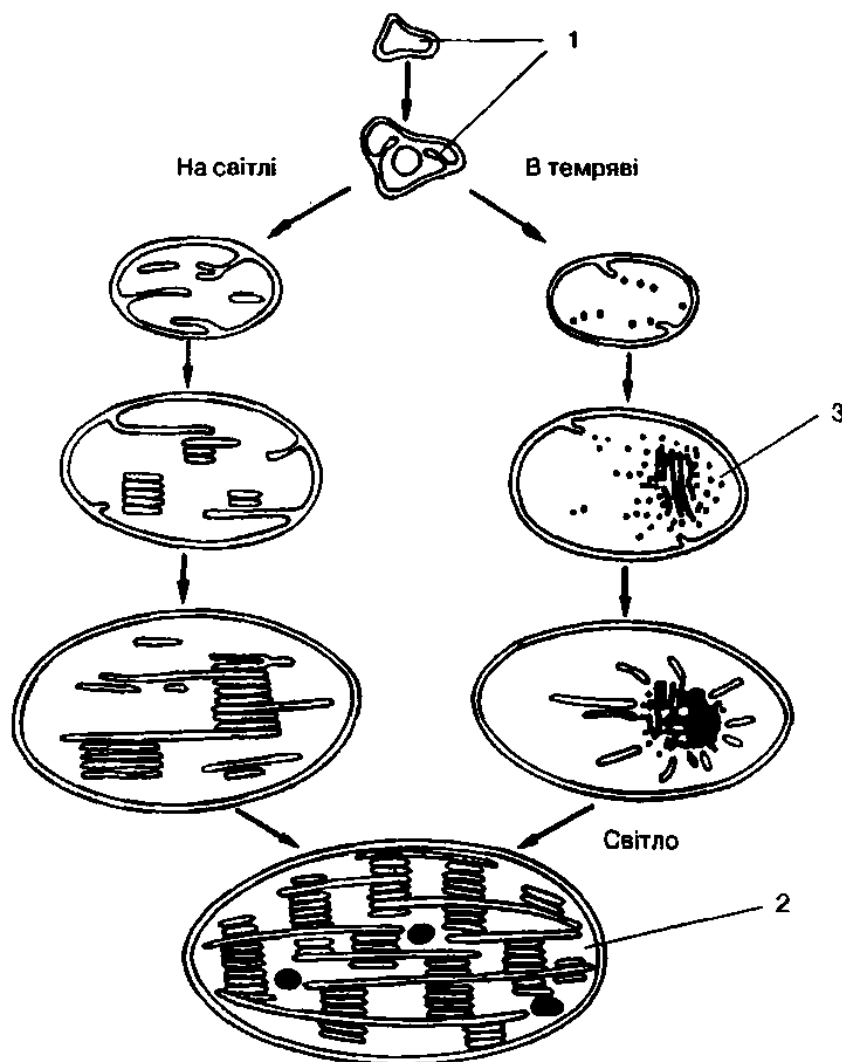


Рис. 12. Схема розвитку хлоропласта з пропластид:
1 — пропластиди; 2 — хлоропласт; 3 — проламелярне тіло

кристалоподібну структуру — *проламелярне тіло*. Якщо етіюльовані рослини, що містять етіопласти, виставити на світло, то вони зазеленіють. В етіопластах розпадається проламелярне тіло, синтезується хлорофіл, пухирці організуються в грани, тобто етіопласти перетворюються на хлоропласти (рис. 12).

Пропластиди і вже сформовані хлоропласти розмножуються поділом. Звичайно це відбувається в клітинах молодого листя. Спочатку хлоропласт поділяється перетяжкою внутрішньої мембрани впоперек розташування ламел. Утворюються два хлоропласти, оточені однією зовнішньою мембраною. Потім перетягується зовнішня мембрана і виникають два самостійних хлоропласти. Із закінченням росту листя припиняється поділ хлоропластів.

Структура хлоропласта закономірно змінюється в процесі росту і розвитку клітини. У молодому листі хлоропласти мають дрібногранулярну структуру. Пізніше грани стають більшими. У старому листі відбувається руйнування внутрішньої структури хлоропластів. Спочатку руйнується хлорофіл, а каротиноїди, що залишилися, забарвлюють листя в жовтий колір. Це добре помітно восени.

Учених давно цікавило питання про походження хлоропластів. Серед багатьох гіпотез, що пояснюють їх появу в клітинах, визнаною є симбіотична, згідно з якою хлоропласти в процесі еволюції виникли із синьо-зелених водоростей (ціанобактерій), що були захоплені якимись одноклітинними гетеротрофними організмами, можливо, прокаріотами. Виник симбіоз двох організмів. Автотрофні «гості» прижилися в клітинах, забезпечуючи їх продуктами фотосинтезу, а гетеротрофні «хазяї» надавали їм захист від несприятливих зовнішніх впливів.

Доказом походження хлоропластів від синьо-зелених водоростей є наявність між ними подібності в структурі мембран, складі пігментів, властивостях ДНК, рибосом, багатьох білків тощо. Усі інші типи пластид, імовірно, утворилися в процесі еволюції з хлоропластів.

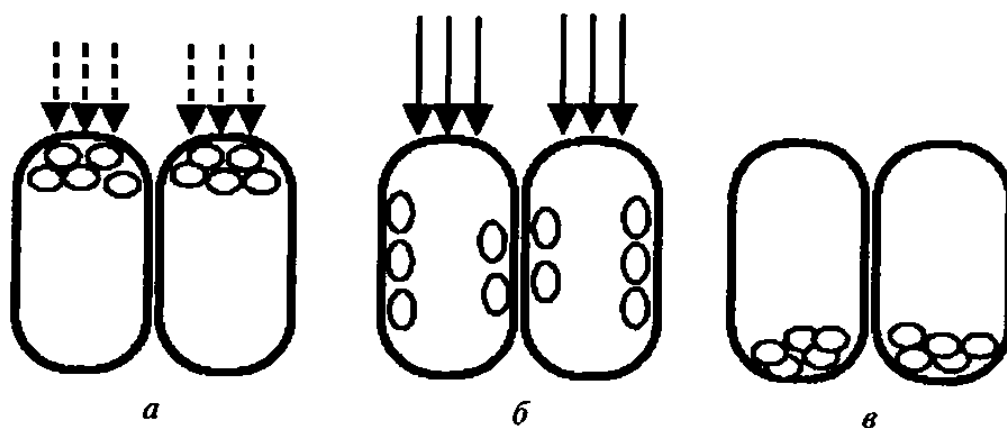


Рис. 13. Рух хлоропластів під дією світла:
а — на розсіяному світлі; *б* — на прямому світлі; *в* — у темряві

Хлоропласти рухаються в клітині. Це може бути пасивний рух, якщо їх підхоплює течія цитоплазми. Однак зелені пластиди здатні і до активного пересування під дією факторів довкілля (світло, вуглекислий газ, температура та ін.).

Хлоропласти звичайно розташовуються так, щоб їх освітлювало розсіяне світло. Вони уникають прямих сонячних променів, які руйнують хлорофіл. На розсіяному світлі хлоропласти розміщуються вздовж стінок, перпендикулярних основному напрямкові променів. На яскравому сонячному світлі хлоропласти переміщуються на бічні стінки, паралельні напрямку прямих сонячних променів. У темряві ці пластиди осідають на дно клітини або розташовуються по «теплих» стінках, тобто по стінках, які межують зі стінками сусідніх клітин (рис. 13). Під впливом вуглекислого газу хлоропласти переміщуються до клітинних стінок, близьких до міжклітинників.

✓
Хромопласти

Хромопласти — пластиди, забарвлені в жовтий, жовтогарячий або червоний колір завдяки великому вмісту в них каротиноїдів. Вони зустрічаються в пелюстках квіток деяких рослин (жовтці, красолі, кульбаби та ін.), у плодах (шипшина, перець, горобина, помідори, кавун), рідше — у вегетативних органах (морква, заразіха).

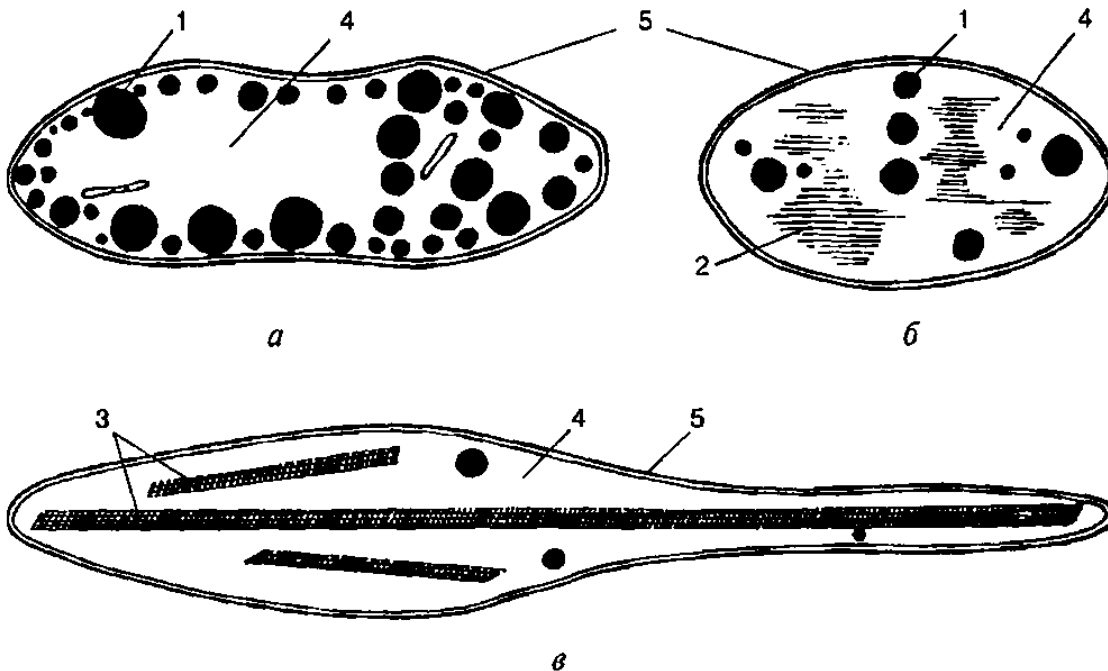


Рис. 14. Типи хромопластів:

a — глобулярний; *б* — трубчастий; *в* — кристалічний; 1 — глобули; 2 — трубочки, або нитки; 3 — кристали каротину; 4 — строма; 5 — оболонка

Хромопласти, як і хлоропласти, вкриті зовні подвійною мембраною. Усередині їх заповнює строма, в якій іноді зустрічаються рудименти мембранної системи: окремі тилакоїди, скупчення трубочок. В основному ж у стромі занурені структури, заповнені каротиноїдами. За формою цих структур хромопласти поділяють на три основних типи.

- *Глобулярний* — тип хромопластів, в яких каротиноїди накопичуються в ліпідних глобулах — *пластоглобулах*. У них також зустрічаються невеликі грани й окремі тилакоїди.
- *Трубчастий* тип хромопластів має в стромі трубочки, або нитки, діаметром 15—80 нм, що містять каротиноїди. Разом з цим у пластидах присутні й пластоглобули. Трубчасті хромопласти можна знайти, наприклад, у плодах стручкового перцю.
- *Кристалічний* тип хромопластів містить в основному каротини, що викристалізуються в стромі, розтягуючи її. При цьому форма пластиди визначається формою кристалів — одного або декількох і стає часто кутастою або голкоподібною (помідор, морква) (рис. 14).

Функція хромопластів ще до кінця не з'ясована. Непряме їх значення пов'язане із забарвленням квіток і плодів, що приваблює комах-запилювачів, а також сприяє розповсюдженню насіння.

Лейкопласти

Лейкопласти — дрібні безбарвні пластиди. Звичайно вони містяться в клітинах тканин, на які не попадає світло (сім'ядолі, ендосперм насіння, кореневища, бульби, корені), рідше — у тканинах на світлі (шкірка). Форма лейкопластів різноманітна — куляста, яйцеподібна,

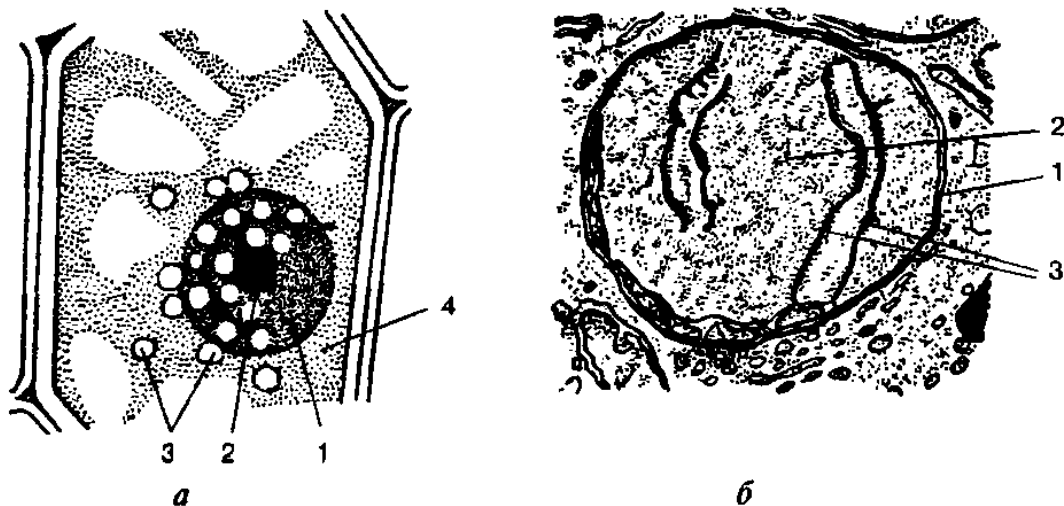


Рис. 15. Лейкопласти:

a — у клітині епідерми традесканції: 1 — ядро; 2 — ядрце; 3 — лейкопласти; 4 — цитоплазма; *б* — внутрішня будова: 1 — оболонка; 2 — строма; 3 — ламели

веретеноподібна, паличкоподібна. Іноді вони розташовуються групами, у деяких клітинах збираються навколо ядра.

Оболонка з двох мембран оточує строму лейкопласта, у якій зустрічаються поодинокі тилакоїди, трубочки та пухирці (рис. 15).

Основна функція лейкопластів — накопичення запасних поживних речовин, що утворюються в них з асимілятів, які надходять у запасуючі органи. Залежно від типу запасних речовин, що відкладаються в безбарвних пластидах, їх поділяють на амілопласти, протеїнопласти та олеопласти.

Амілопласти — найбільш розповсюджені лейкопласти, в них накопичується запасний крохмаль у вигляді зерен. В амілопластах може утворюватися одне (бульби картоплі, ендосперм пшениці) або багато крохмальних зерен (ендосперм рису, гречки). Крохмальні зерна займають майже весь об'єм амілопласту, відсуваючи строму на периферію. Звичайно одне або кілька крохмальних зерен вкриті тонким шаром строми і подвійною мембраною.

Протеїнопласти містять у стромі запасний білок у вигляді кристалів або аморфної маси. Лейкопласти такого типу є рідким явищем (кореневі бульби орхідей).

Олеопласти зустрічаються ще рідше. У їхній стромі збираються жири (олії) у вигляді крапельок або пластоглобул (однодольні). У кореневих частках деяких видів півників у лейкопластах у різний час може накопичуватися крохмаль або жир.

Взаємоперетворення пластид

Усі пластиди — хлоропласти, хромопласти, лейкопласти — можуть розвиватися безпосередньо з пропластид, що звичайно містяться в клітинах твірної тканини. Можливий також зворотний процес — спрощення структури спеціалізованих пластид і перетворення їх знову в пропластиди, наприклад, у разі набуття постійними тканинами здатності до поділу — перетворення їх у вторинні меристеми (корковий камбій).

Трапляються також перетворення хлоропластів у хромопласти, лейкопластів у хлоропласти, хлоропластів і хромопластів у лейкопласти (рис. 16).

Перетворення хлоропластів у хромопласти можна спостерігати під час дозрівання плодів деяких рослин і пожовтіння листя восени. При цьому в хлоропластах руйнується хлорофіл, мембранні структури і накопичуються пластоглобули, які містять каротиноїди. Лейкопласти можуть перетворюватися в хлоропласти, наприклад, у бульбах картоплі на світлі: в них зникає крохмаль, утворюються тилакоїди і грани з випинань внутрішньої мембрани, у ламелах гран синтезується хлорофіл.

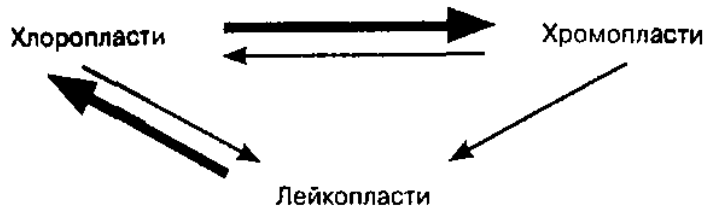


Рис. 16. Схема взаємоперетворення пластид (тонкими стрілочками показані перетворення, які рідко зустрічаються)

Утворення лейкопластів з хлоропластів і хромопластів спостерігається рідше. Наприклад, у деяких рослин за відсутності світла або при пошкодженні руйнується внутрішня структура зелених пластид, але нагромадження пластоглобул не відбувається. Перетворення хромопластів у безбарвні пластиди можна спостерігати під час старіння деяких забарвлених тканин, коли руйнуються пластоглобули з пігментами.

Мітохондрії

Мітохондрії — органели, присутні як у рослинних, так і у тваринних клітинах. У рослинній клітині може міститися від декількох десятків до декількох тисяч мітохондрій. Кількість їх залежить від віку і метаболічної активності клітин. Для певного типу клітин існує приблизно постійне відношення об'єму мітохондрій до об'єму цитоплазми. Наприклад, у клітинах-супутницях флоєми об'єм мітохондрій складає 1/5 об'єму цитоплазми.

Деякі водорості (хлорела, хламідомонада) мають у клітині лише одну велику, часто розгалужену мітохондрію. Одночасно з ростом клітини збільшується і мітохондрія, зберігаючи постійне співвідношення з цитоплазмою. У хлорели об'єм мітохондрії завжди складає близько 2,5 % від об'єму цитоплазми.

Форма мітохондрій різноманітна й у живій клітині дуже мінлива. Вони можуть мати вигляд глобул, циліндрів, ниток, а також розгалужену структуру. Мітохондрії здатні поглинати воду і збільшуватися в розмірі, виштовхувати її і зменшуватися. Діаметр глобулярних мітохондрій — 4,5—5 мкм, а ниткоподібні можуть мати довжину до 6 мкм.

Мітохондрії оточені подвійною ліпопротеїновою мембраною. Зовнішня мембрана відрізняється від внутрішньої співвідношенням білків і ліпідів, набором ферментів, проникністю. Вона здатна пропускати більшість низькомолекулярних речовин, у той час як внутрішня мембрана має добре виражену вибірковість.

Внутрішня мітохондріальна мембрана утворює впинання — *гребені*, або *кристи*, розмір та кількість яких різні і залежать від функціональної активності мітохондрій. Кристи утворюють велику поверхню для

реакцій, що проходять на внутрішній мембрані. Простір між кристами заповнено основною речовиною — матриксом, у якому помітні гранулярний і фібрилярний компоненти. Гранули представлені частинками двох типів — рибосомами і фосфатом кальцію, фібрили — це нитки ДНК. Основну масу мітохондрій — 60—70 % — складають білки, 25—30 % припадає на ліпіди, значна частина з яких — фосфоліпіди. Серед мітохондріальних білків багато ферментів, пов'язаних з реакціями окиснювання вуглеводів, жирів, синтезом АТФ тощо (рис. 17).

Основна функція мітохондрій — енергетична. У них відбувається процес дихання — окиснювання поживних речовин, насамперед вуглеводів, з виділенням енергії, що запасується у формі АТФ. Розпад вуглеводів починається в матриксі цитоплазми (гліколіз), а продовжується в матриксі мітохондрій (цикл трикарбонових кислот). Синтез АТФ відбувається на внутрішній мітохондріальній мембрані. Ця АТФ потім використовується в клітині для здійснення різних синтетичних процесів, що проходять з витратою енергії; активного транспорту речовин, руху цитоплазми та її органел.

Мітохондрії розмножуються в клітинах шляхом поділу. Спочатку утворює перетяжку внутрішня мембрана і виникають дві мітохондрії, оточені однією зовнішньою мембраною. Потім вона теж перешнуровується, в результаті чого з'являються дві самостійні мітохондрії.

Мітохондрії в процесі еволюції виникли, мабуть, з клітин, подібних бактеріальним, які занурилися в більші клітини і «прижилися» там,

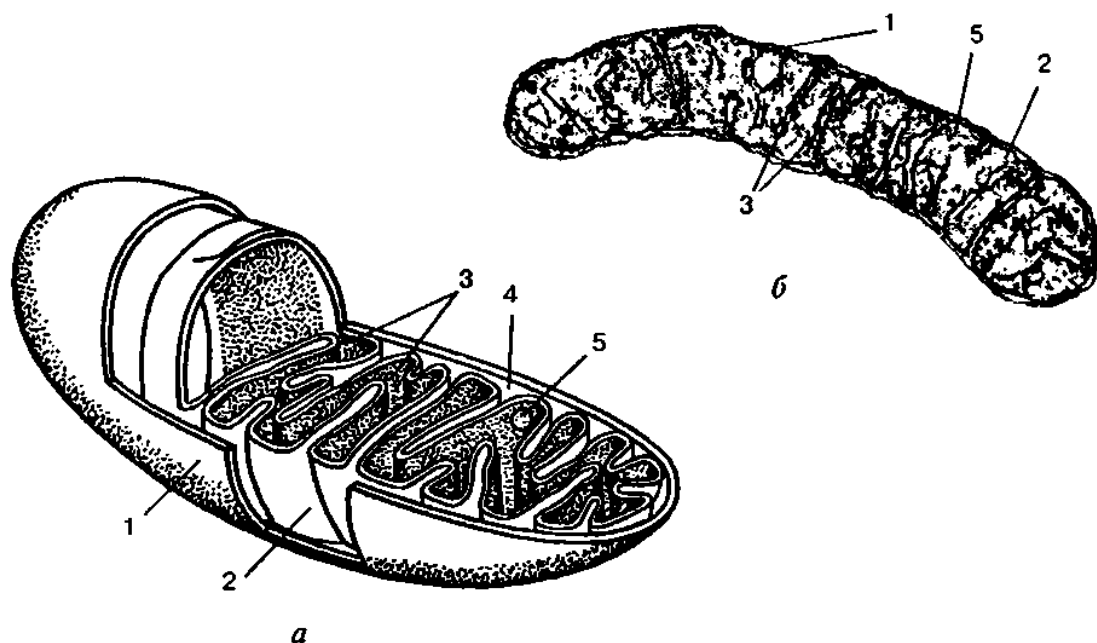


Рис. 17. Мітохондрія:

a — схема будови; *б* — електронна мікрофотографія; 1 — зовнішня мембрана; 2 — внутрішня мембрана; 3 — кристи; 4 — міжмембранний простір; 5 — матрикс

допомагаючи окиснювати органічні речовини для одержання енергії. Про таке походження мітохондрій свідчить їх схожість із бактеріями, яка стає дедалі очевиднішою в міру їх поглибленого порівняльного вивчення.

Лізосоми

Лізосоми — дрібні круглясті органели діаметром 0,5—2,5 мкм. Вважають, що у тваринних клітинах їх більше, ніж у рослинних. Лізосоми оточені однією ліпопротеїною мембраною, усередині знаходиться матрикс, що містить гідролітичні ферменти, які розщеплюють різні органічні речовини — білки, нуклеїнові кислоти, полісахариди, ліпіди та ін. Лізосоми утворюються з цистерн апарату Гольджі або з гладких мембран ЕПС. Функція лізосом — розщеплення речовин і окремих ділянок цитоплазми, тобто локальний автоліз.

Лізосоми, що відокремлюються від цистерн апарату Гольджі, захоплюють макромолекули або органели шляхом інвагінації своєї мембрани. У випадку утворення лізосом з ЕПС гладкі мембрани деяких цистерн впинаються, захоплюючи при цьому ділянку цитоплазми, яка опиняється всередині лізосоми і оточена її мембраною. Вихідні лізосоми називають *первинними*, а ті, які утримують захоплені речовини або частинки, — *вторинними*.

Мембрани, які оточують речовини або структури, захоплені лізосоною, розпадаються, а потім піддається розщепленню і їх вміст. Прості

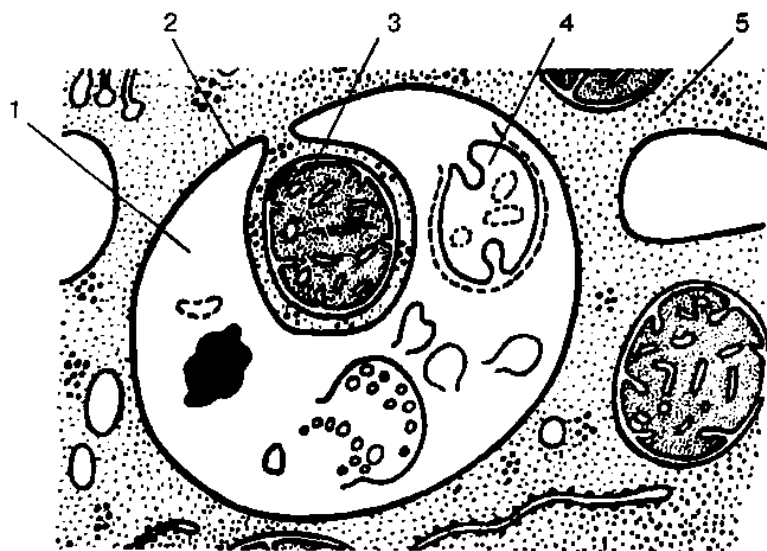


Рис. 18. Локальний автоліз і утворення лізосоми. Усередині утворюваної лізосоми видно клітинні структури, які руйнуються:

1 — лізосома, яка формується; 2 — ліпопротеїнова мембрана; 3 — мітохондрія, захоплена лізосоною; 4 — інші клітинні структури в лізосомі; 5 — цитоплазма

продукти розпаду через лізосомну мембрану транспортуються назад у цитоплазму і використовуються в процесах метаболізму. Під електронним мікроскопом можна побачити поступове руйнування у лізосомах захоплених структур, наприклад пластид, пропластид, мітохондрій, рибосом та ін. Подібним чином у лізосомах розщеплюються ендоцитозні пухирці: спочатку їх навколишня мембрана, а потім вміст. Якщо в клітину потрапляють речовини, для розщеплення яких у лізосомах немає ферментів, вони просто залишаються в цих органелах і можуть зберігатися в клітині, оточені лізосомною мембраною, дуже довго (рис. 18).

Локальний автоліз, що здійснюють лізосоми, необхідний рослинній клітині та виконує захисну функцію.

- За нестачі поживних речовин клітина розщеплює в лізосомах деякі речовини і структури цитоплазми, використовуючи продукти розпаду для підтримки своєї життєдіяльності.
- У лізосомах розщеплюються «відпрацьовані» речовини й органели, що у даний момент онтогенезу вже виконали свої функції і не потрібні клітині. Продукти їх розпаду використовуються на побудову нових, необхідних їй речовин і структур.
- У лізосомах розпадаються речовини, часто шкідливі, які потрапляють у клітину шляхом ендоцитозу. Продукти їх розщеплення використовуються клітиною.
- При відмиранні клітин порушуються мембрани лізосом, їхні ферменти виходять у цитоплазму, відбувається автоліз усього живого вмісту, що спричиняє очищення порожнини мертвих клітин (трахеї і трахеїди ксилеми, клітини механічних тканин тощо).

Більшість учених вважають лізосоми різновидом вакуолей. Очевидно, це пов'язано з тим, що в центральній вакуолі серед численних речовин клітинного соку присутні й гідролітичні ферменти, тому вакуоль теж може здійснювати локальний автоліз, тобто лізосомну функцію. Однак у лізосом розщеплення речовин — основна функція, а вакуолі, крім лізосомної, виконують ряд інших важливих функцій.

Апарат Гольджі

Апарат, або комплекс, Гольджі був уперше описаний у тваринних клітинах у 1898 р. і названий на ім'я свого винахідника — італійського вченого К. Гольджі. У рослинній клітині ця органела була виявлена набагато пізніше, у 50-х рр. ХХ ст., вже під електронним мікроскопом.

У клітинах рослинного організму апарат Гольджі складається з диктіосом (тілець Гольджі). *Диктіосома* — це купка плоских цистерн із гладких мембран діаметром 1—2 мкм. У диктіосомах найчастіше буває 4—8 цистерн. Вони не стикаються одна з одною, а розташовуються на відстані приблизно 10 нм. Припускають, що їх склеює якийсь матеріал,

тому що при диференціальному центрифугуванні диктіосоми не розпадаються на окремі цистерни, а виділяються цілими. Цистерни мають дископодібну форму зі здуттями по периметру, або їх периферична область може бути порізана й утворює мережу розгалужених трубочок із здутими кінцями (рис. 19).

У рослинних клітинах звичайно присутні в середньому від 10 до 50 диктіосом, безладно розсіяних у цитоплазмі. Їх кількість залежить від типу клітини та її активності. У клітинах деяких водоростей міститься тільки одна диктіосома. Сукупність усіх диктіосом клітини складає її апарат Гольджі.

Диктіосома звичайно розташовується таким чином, що її зовнішня цистерна паралельна каналцю ЕР. Між ними знаходиться багато дрібних пухирців, які називаються *перехідними*. Припускають, що перехідні пухирці відокремлюються від мембран ЕР і, зливаючись, утворюють цистерну диктіосоми. Цей бік диктіосоми називають таким, що формується. З її протилежного боку остання цистерна розпадається на дрібні пухирці — *пухирці Гольджі*, які рухаються до плазмалеми або тонопласта і зливаються з ними. Пухирці Гольджі можуть також відокремлюватися від попередньої цистерни або від її периферичних трубчастих утворень. Цей бік диктіосоми називають таким, що дозріває (рис. 19, 20). Отже, диктіосома є динамічною структурою: з одного кінця з перехідних пухирців формується цистерна, яка поступово просувається до іншого, де і розпадається на пухирці Гольджі.

Назвемо ряд дуже важливих функцій, які виконує апарат Гольджі в рослинній клітині.

- У цистернах диктіосом утворюються речовини матриксу клітинної оболонки — полісахариди *геміцелюлоза* і *пектини*, а пухирці Гольджі доставляють їх до плазмалеми, вбудовуються в неї і виділяють зазначені речовини назовні. Ферменти, що каталізують утворення цих сполук, мабуть, синтезуються на рибосомах гранулярного ЕР,

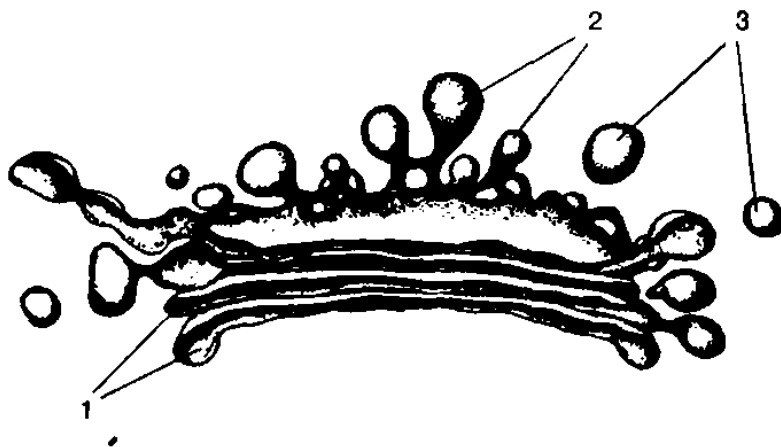


Рис. 19. Диктіосома:

1 — цистерни; 2 — трубочки зі здутими кінцями; 3 — пухирці Гольджі

а потім по каналцях переміщуються до місця утворення перехідних пухирців, з якими і надходять у цистерни диктіосом.

До складу матриксу клітинної стінки входять також білки, що, як і ферменти, надходять із гранулярного ЕР у перехідні пухирці. У диктіосомах ці білки тільки модифікуються: до них приєднується вуглеводна частина, і вони перетворюються в глікопротеїни, а потім транспортуються в пухирцях Гольджі до плазмалеми.

- Через апарат Гольджі з гранулярного ЕР проходять гідролітичні ферменти, що упаковуються в пухирці Гольджі, транспортуються до тонопласта і виділяються у вакуоль, забезпечуючи її лізосомну функцію.
- Мембрани апарату Гольджі за допомогою пухирців Гольджі беруть участь у площинному рості плазмалеми і тонопласта: при виділенні вмісту пухирців у вакуоль і клітинну оболонку їх мембрана вбудовується в тонопласт або плазмалему.
- Апарат Гольджі утворює лізосоми. Вони відокремлюються у вигляді пухирців від цистерн з боку, що дозріває, або від периферичних трубчастих утворень. У пухирцях — лізосомах містяться гідролітичні ферменти, що також походять від гранулярних мембран ЕПС.
- Через апарат Гольджі здійснюється перетворення внутрішньоклітинних мембран: мембрани ЕР перетворюються в плазмалему або тонопласт. Мембрани перехідних пухирців і цистерн диктіосом з боку, що формується, подібні до мембран ЕПС, а мембрани цистерн з боку, що дозріває, і пухирців Гольджі вже подібні до плазмалеми і тонопласта.
- У диктіосомах відбуваються не тільки синтез і модифікація речовин, але і їх сортування залежно від подальшого призначення. В одні пухирці Гольджі впаковуються речовини матриксу клітинної оболонки, і вони спрямовуються до плазмалеми; в другі — гідролітичні ферменти, і пухирці, які їх містять, дифундують до тонопласта; у третіх — накопичується велика кількість гідролітичних ферментів, і вони стають лізосомами в цитоплазмі.

Апарат Гольджі зараховують до органел із мембранними і корпускулярними особливостями будови, тому що система мембран диктіосоми має певну форму, що, очевидно, підтримується матеріалом, який склеює цистерни. Усі диктіосоми клітини подібні за будовою і, мабуть, функціонують синхронно, тому їх і об'єднують у єдину систему — апарат Гольджі.

Припускають, що при поділі материнської клітини диктіосоми нарівно поділяються між дочірніми. Невідомо, як збільшується кількість диктіосом у клітині в процесі її розвитку. Є деякі припущення про те, що цистерни диктіосом можуть ділитися шляхом поперечного перетягування, а потім розходитися з утворенням двох самостійних диктіосом.

Концепція ендомембран

Відповідно до концепції ендомембран, яка була сформульована на початку 70-х рр. XX ст., усі внутрішні мембрани клітини складають ендомембранну систему. Її компонентами є мембрани ЕР, ядра, апарату Гольджі і пухирців Гольджі, плазмалема і тонопласт, а також зовнішня мембрана хлоропластів і мітохондрій. Внутрішні мембрани хлоропластів і мітохондрій до ендомембранної системи не належать, тому що, згідно із симбіотичною гіпотезою походження цих органел, їх внутрішні мембрани утворилися з плазмалем клітин, які колись потрапили в клітину-хазяїна й утворили з нею єдиний симбіотичний організм.

Ендомембранна система дуже динамічна, у ній постійно відбувається потік мембран або їх перетворення в напрямку від мембран ЕР через апарат Гольджі до плазмалеми і тонопласта. Інакше, всі внутрішні мембрани походять із мембран ЕПС, які зазнають перетворення в апараті Гольджі (рис. 20). Вважають, що можливий також рух мембран від плазмалеми до тонопласта через пухирці, що утворюються при ендоцитозі.

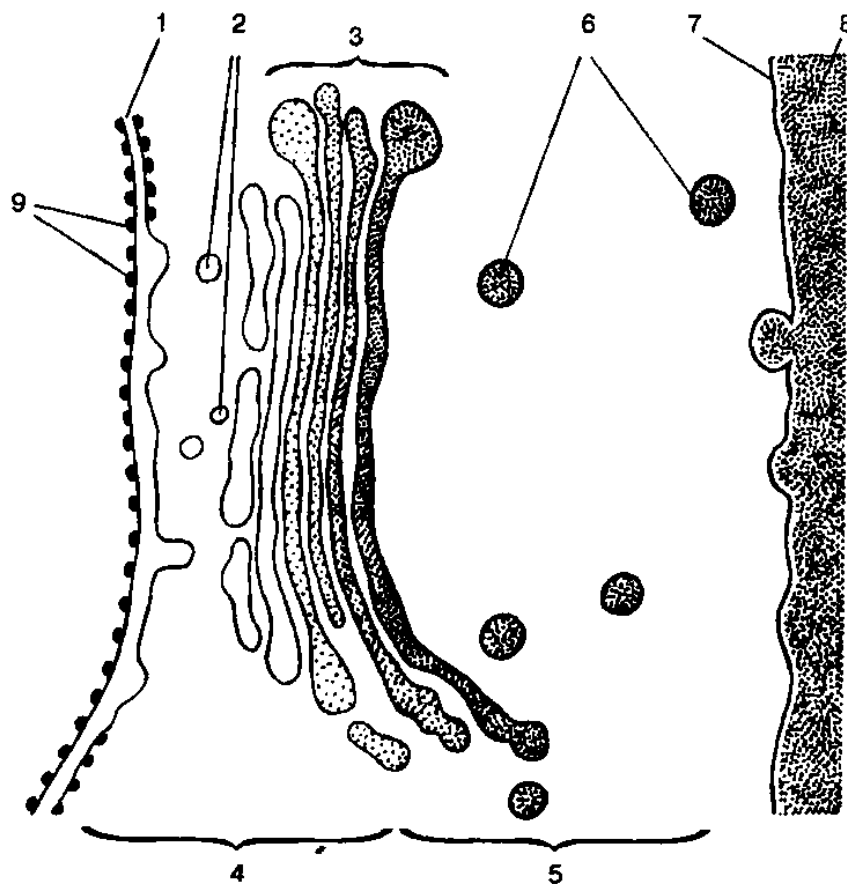


Рис. 20. Схема, яка ілюструє концепцію ендомембран:

1 — каналці ЕР; 2 — перехідні пухирці; 3 — диктіосома; 4 — бік, який формується; 5 — бік, який дозріває; 6 — пухирці Гольджі; 7 — плазмалема; 8 — клітинна оболонка; 9 — рибосоми

Рибосоми

Рибосоми — дрібні клітинні органели, які можна побачити тільки під електронним мікроскопом. Уперше їх виявив Г.Е. Палладе в 1953 р.

Рибосоми мають овальну форму, а за розмірами їх поділяють на дві групи. До першої належать рибосоми еукаріотичних клітин, до другої — прокаріотичних. Кожна рибосома складається з двох субодиниць — великої і малої. Рибосоми розпадаються на дві субодиниці при зниженні в середовищі концентрації іонів Mg^{2+} . При підвищенні концентрації цих іонів субодиниці поєднуються в цілі рибосоми (рис. 21).

Рибосоми часто зображують схожими за формою на грибок, але насправді вони та їх субодиниці мають більш складну форму, що залежить від їх функціональної активності, а також проекції їх зображення на електронних мікрофотографіях.

Для характеристики рибосом і субодиниць використовують їх властивість (як і інших частинок і молекул) осаджуватися з постійною швидкістю у певному розчині під дією відцентрової сили, яка виникає при центрифугуванні. Швидкість осадження (седиментації) рибосом залежить від їх маси і характеризується коефіцієнтом седиментації, який виражається в одиницях Сведберга — *S*. Рибосоми бактерій і синьо-зелених водоростей мають коефіцієнт седиментації 70*S* і складаються з двох субодиниць: великої — 50*S* і малої — 30*S*. Рибосоми тваринних і рослинних клітин більші за розміром — 80*S*, а їх субодиниці — 60*S* і 40*S*.

Рибосоми складаються з приблизно рівної кількості РНК і білка. Рибосомна РНК становить 80—90 % від усієї РНК клітини. Молекула її являє собою нитку, в якій спіралізовані ділянки чергуються з неспіралізованими. Між спіралізованими ділянками щільно укладені глобули рибосомних білків. Між субодиницями при їх об'єднанні в цілу рибосому залишається щілина, у якій проходить матрична РНК, а на вели-

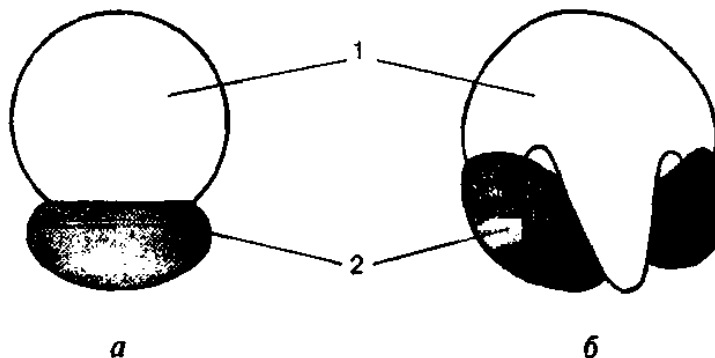


Рис. 21. Рибосоми:

a — звичайне зображення; *b* — форма, виявлена на електронних мікрофотографіях; 1 — велика субодиниця; 2 — мала субодиниця

кій субодиниці є ще борозенка, в якій розміщується і по якій сповзає білкова молекула, що синтезується.

У цитоплазмі і ядрі рослинної клітини присутні 80S рибосоми, а в хлоропластах і мітохондріях — 70S, що є ще одним підтвердженням симбіотичного походження цих органел з прокаріотичних клітин (табл.).

Таблиця

Розміри і склад рибосом рослинної клітини

Рибосоми	Розміри рибосом, довжина і ширина	Субодиниці	рРНК субодиниць	Білки субодиниць, кількість молекул
80S	26 19 нм	60S 40S	25S 5S 18S 5,8S	40—50 ≈30
70S	22 17 нм	50S 30S	23S 5S 16S 4,5S	≈30 ≈20

Рибосоми — центри синтезу білка в клітині. У них відбувається розміщення і з'єднання амінокислот у поліпептидний ланцюг відповідно до генетичної інформації, одержуваної з ядра через матричну РНК. Синтез білка здійснюється на окремих рибосомах і на їх скупченнях, пов'язаних мРНК, — *полісомах*. До складу полісом можуть входити від 5 до 70 рибосом. Окремі рибосоми рухаються по мРНК, зчитуючи закладену в ній інформацію, і у відповідній послідовності зв'язують амінокислоти в поліпептидні ланцюги білків.

Рибосоми поширені в клітині: вони прикріплені до мембран ЕР (гранулярні мембрани) і зовнішньої ядерної мембрани, містяться в матриксі цитоплазми, в ядрі, у хлоропластах і мітохондріях. Вважається, що вільні рибосоми синтезують білки, які використовуються усередині клітини, а пов'язані з мембранами — білки, що виходять з клітини, наприклад білки матриксу клітинної оболонки. На мембранах ЕР рибосоми «заякорені» поліпептидним ланцюгом, який, синтезуючись на них, опускається всередину каналця. Далі білкові молекули транспортуються по каналцях ЕР до місця утворення перехідних пухирців і через апарат Гольджі та пухирці Гольджі виділяються за плазмалемому або тонопласт.

Кількість рибосом у клітині може сягати десятків мільйонів. Вона залежить від інтенсивності синтезу білка, фізіологічного стану клітини, дії факторів довкілля (світло, температура, вологість, умови мінерального живлення та ін.).

За сучасними уявленнями, рРНК синтезується в ядерці, а рибосомні білки — у цитоплазмі, звідки частина їх надходить у ядро. В ядерці починається складання рибосом, а закінчується воно вже в цитоплазмі.

✓ Мікротільця (мікрочастинки)

Мікротільця, або *мікрочастинки*, — дрібні клітинні органели, що були відкриті пізніше за інших — у 60—70-х рр. ХХ ст. Їх умовно поділяють на дві групи — круглясті й ниткоподібні. До перших належать пероксисоми, гліоксисоми, сферосоми, до других — мікротрубочки і мікрофіламенти.

Круглясті тільця мають сферичну або ледь сплющену форму діаметром 0,2—1,5 мкм. Вони оточені одинарною ліпопротеїновою мембраною. У середині знаходиться тонкозернистий матрикс, що містить ферменти. Найкраще досліджено три види таких мікротілець — пероксисоми, гліоксисоми, сферосоми.

Пероксисоми містяться в клітинах фотосинтезуючих тканин. За масою вони складають приблизно 1/3 від хлоропластів і 1/2 — від мітохондрій. У пероксисомах відбувається фотодихання — процес, функціонально пов'язаний з хлоропластами і мітохондріями. При фотодиханні в пероксисомах утворюється і розщеплюється перекис, звідси їх назва.

Гліоксисоми містяться в насінні олійних рослин і функціонують при їх проростанні. У них відбувається процес перетворення запасних жирів у вуглеводи (глюкозу), які транспортуються в паросток і живлять його до виходу з ґрунту. Після його позеленіння і переходу до автотрофного живлення робота гліоксисом припиняється. Гліоксисоми одержали свою назву від функціонуючого в них гліоксилатного циклу, через який і відбувається перетворення жирів у вуглеводи. Гліоксисоми, які виконали свою роботу, розщеплюються у лізосомах чи вакуолях.

Сферосоми — це органели, що запасують жир (олії). Вони присутні в насінні олійних культур і містять ферменти, які синтезують жири і в процесі дозрівання насіння накопичують жир. Кількість жиру в сферосомах може становити 80—90 % і навіть 98 % від маси органел. Сферосоми тісно стикаються з гліоксисомами і при проростанні насіння є джерелом жиру, що перетворюється на вуглеводи.

Припускають, що пероксисоми, гліоксисоми і сферосоми утворюються з мембран ЕР шляхом відокремлення від них у вигляді пухирців, які містять певний набір ферментів.

Мікротрубочки являють собою тонкі циліндричні структури діаметром 24—25 нм і непостійної довжини (до декількох мкм). Свою назву вони одержали тому, що мають світлий центр. Це може бути як порожнина, так і електронно-нещільна речовина. Товщина стінок мікротрубочок — 5—6 нм, світлий простір — 12 нм. Стінки трубочок

складаються зі спіральних глобул білка тубуліну, що має два типи субодиниць, які чергуються, — α і β (рис. 22). Мікротрубочки — динамічні структури: їх руйнування і складання із субодиниць тубуліну, який міститься в матриксі цитоплазми, цілком обумовлені потребами клітини.

Мікротрубочки виконують у клітині ряд важливих функцій:

- утворюють ахроматинове веретено при поділі ядра і фрагмопласт при поділі клітини;
- розташовуються під плазмалею, визначаючи орієнтацію в клітинній оболонці мікрофібрил целюлози. Звичайно їх напрямок у клітинній оболонці відповідає напрямкові мікротрубочок під плазмалею. Руйнування мікротрубочок порушує структуру клітинної стінки, призводячи до безладного розташування целюлозних мікрофібрил;
- спрямовують рух пухирців Гольджі, що несуть речовини матриксу клітинної оболонки, до тих місць плазмалеми, де активно синтезується целюлоза;
- у рухливих клітин мікротрубочки є компонентами джгутиків і вічок.

Мікрофіламенти — нитчасті структури, що складаються із субодиниць білка актину, близького за складом і властивостями до актину м'язів (рис. 23). Діаметр мікрофіламентів — 5—7 нм, довжина неперервна. Вони розташовуються в цитоплазмі пучками, у яких окремі нитки паралельні одна до одної. Мікрофіламенти генерують рух цитоплазми та її органел.

Мікротрубочки і мікрофіламенти, завдяки досить жорсткій структурі, відіграють ще одну важливу роль у клітині — утворюють цитоскелет цитоплазми.

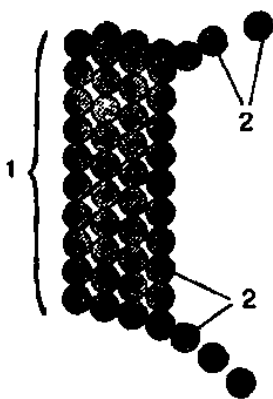


Рис. 22. Схема будови мікротрубочки:
1 — мікротрубочка; 2 — субодиниці білка тубуліну

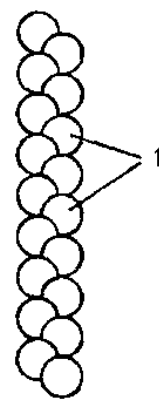


Рис. 23. Схема будови мікрофіламента:
1 — субодиниці білка актину

Ядро

Ядро — найбільша і найважливіша корпускулярна органела еукаріотичних клітин. Усі живі клітини рослин мають ядра, їх немає тільки в ситоподібних трубках флоєми, тому що вони зникають під час диференціювання цих елементів.

Ядро завжди занурене в цитоплазму. У молодій клітині воно звичайно перебуває в центрі. При рості і спеціалізації клітини, коли її центральну частину займає вакуоль, ядро разом із цитоплазмою відтискується до клітинної стінки. Іноді після утворення вакуолі ядро залишається в центрі клітини, оточене ділянкою цитоплазми, що одержала назву *ядерної кишеньки*, яка з'єднується з її пристінним шаром цитоплазматичними тяжами, що проходять через вакуоль (рис. 24).

Форма ядра у паренхімних клітинах частіше кругляста, куляста, дископодібна, а у прозенхімних — подовжена, веретеноподібна, ниткоподібна. Іноді ядра мають лопатеву або навіть розгалужену форму. Крім того, у деяких випадках форма ядер може змінюватися в процесі життєдіяльності клітини. Так, у деяких рослин у замикаючих клітинах відкритих продихів ядра круглясті, овальні, а в закритих — витягнуті.

Середні розміри ядер рослинної клітини — 10—20 мкм. У нижчих рослин вони звичайно дрібніші — 1—2 мкм. Зустрічаються і дуже

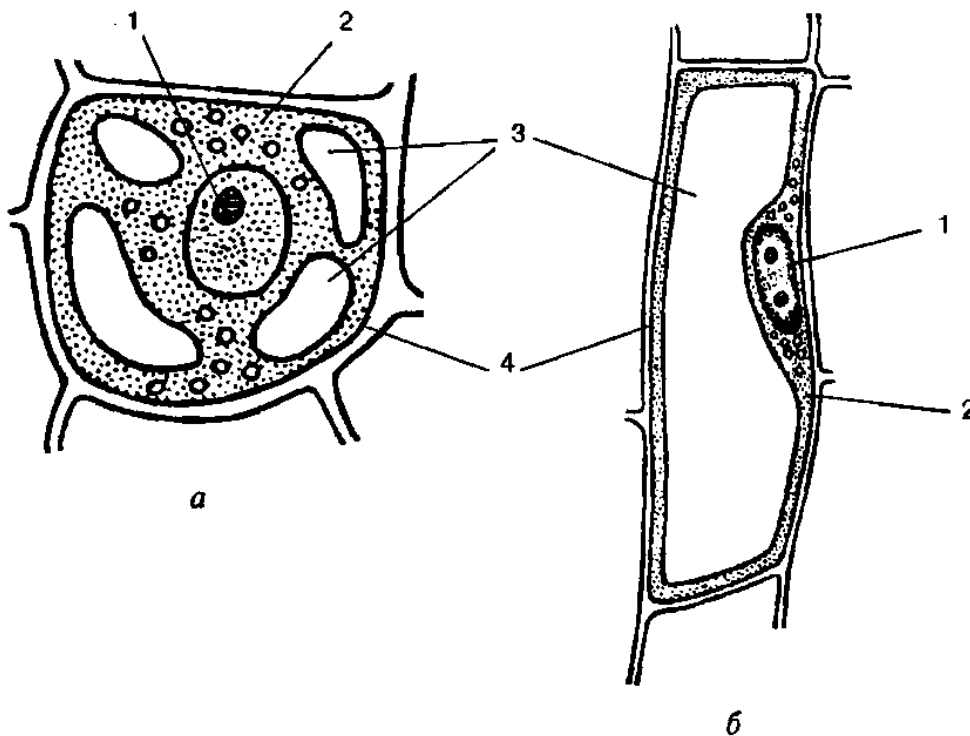


Рис. 24. Положення ядра в рослинній клітині:
a — у центрі клітини; *б* — притиснуте до оболонки; 1 — ядро; 2 — цитоплазма;
3 — вакуолі; 4 — клітинна оболонка

великі ядра. Наприклад, у яйцеклітинах саговників вони сягають 500—600 мкм. У ризоїдах харових водоростей гіллясті ядра мають довжину до 2,7 мм при ширині 5—10 мкм. У молодих клітинах ядро здається більш великим, ніж у клітинах, що закінчили ріст. Це пов'язано зі зміною співвідношення об'ємів ядра і протопласта в процесі росту і розвитку клітини. Так, у меристемі це співвідношення звичайно складає $1/2—1/4$, тоді як у клітинах постійних тканин — $1/20—1/200$.

Ядро виконує дві найважливіші функції:

- це місце збереження і відтворення генетичної інформації, що передається від материнської клітини дочірнім у процесі клітинного поділу;
- контролює життєдіяльність клітини, її ріст і розвиток за допомогою насамперед мРНК, що синтезується в ядрі і несе інформацію про склад білків клітини в той чи інший момент її життя. Склад білків-ферментів визначає напрямки шляхів метаболізму, отже, і властивості клітин та організму в цілому. Якщо з клітини видалити ядро, вона гине.

У зв'язку з виконанням тієї або іншої функції ядро може перебувати в стані поділу або в метаболічно активному стані. Другому стану відповідає як ядро в інтерфазі, так і життєдіяльні ядра клітин постійних тканин. Звичайно будову ядра і його структурних компонентів розглядають у період його метаболічної активності.

Ядра живих клітин під мікроскопом ледь помітні, тому що за світлозаломленням вони мало відрізняються від цитоплазми, яка їх оточує. Наприклад, коефіцієнт заломлення цитоплазми в клітинах епідермальних волосків традесканції — 1,38—1,40, а ядра — 1,40—1,42. Тому ядро зручно розглядати, забарвлюючи клітину живу або після фіксації. За своїм фізико-хімічним станом ядро, як і цитоплазма, являє собою гідрофільний колоїд. При цьому ядро відрізняється більш щільною консистенцією.

Основну масу ядра складають білки — до 96 %. 80 % з них — нуклеопротеїни: близько 70 % — дезоксирибонуклеопротеїни (ДНП) і близько 10 % — рибонуклеопротеїни (РНП). У ядрі зосереджена майже вся ДНК клітини (99 %) і набагато менше РНК. 1 %, що залишився, припадає в клітині на частку ДНК хлоропластів і мітохондрій. У ядрі присутні й прості білки (гістони, глобуліни), також багато білків-ферментів, наприклад ферментів, які каталізують реакції синтезу нуклеотидів, НК, білків та ін. Воно містить амінокислоти, нуклеотиди, ліпіди і невелику кількість мінеральних речовин — Ca, P, Mg, Fe, Cu тощо.

Основними структурними компонентами ядра є ядерна оболонка, ядерний матрикс, хроматин і ядерця.

Ядерна оболонка складається з двох елементарних мембран, між якими знаходиться порожнина — перинуклеарний простір. Зовнішня мембрана безперервно зв'язана з мембранами ЕР, а перинуклеарний

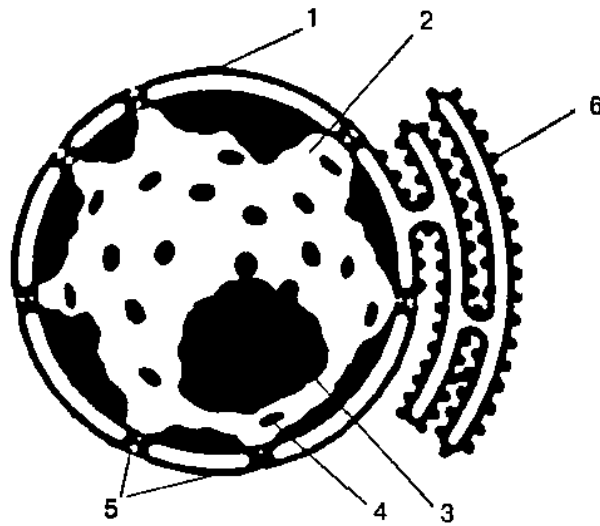


Рис. 25. Схема будови ядра:

1 — ядерна оболонка; 2 — матрикс; 3 — ядерце; 4 — гетерохроматин; 5 — ядерні пори; 6 — каналці гранулярного ЕР

простір сполучається з порожнинами його каналців і цистерн. Товщина кожної мембрани — 8—10 нм, а перинуклеарного простору — 10—30 нм. Зовнішня мембрана може бути гранулярною через прикріплені до неї рибосоми (рис. 25).

У деяких місцях внутрішня і зовнішня мембрани оболонки зливаються й утворюють пори. Навколо них між краями мембран розташовуються білкові глобули, у центрі порового отвору також є велика глобула. Отвір пори вкритий тонкою діафрагмою. Через складність будови ядерні пори називають *поровими комплексами* (рис. 26), крізь які відбувається транспорт речовин. З ядра в цитоплазму виходить РНК, попередник рибосом, з цитоплазми в ядро надходять білки, у тому числі ферменти. Порові комплекси займають від 10 до 50 % поверхні ядерної оболонки залежно від виду рослин, типу клітин і їх активності. У ядрах молодих і метаболічно активних клітин порових комплексів

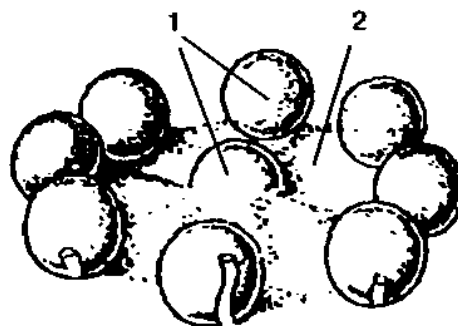


Рис. 26. Поровий комплекс ядра:

1 — білкові глобули; 2 — діафрагма

більше. Функція ядерної оболонки полягає в регуляції обміну речовин між ядром і цитоплазмою.

Основну речовину ядра — *ядерний матрикс* — називають *нуклеоплазмою*, або *каріоплазмою*. Нуклеоплазма є безструктурною масою, у якій розрізняють *гранули*, подібні до рибосом. Вона пов'язана з матриксом цитоплазми за допомогою ядерних пор. У нуклеоплазмі міститься багато білків-ферментів, що каталізують обмін амінокислот, нуклеотидів, білків тощо. Функції нуклеоплазми, як і цитоплазматичного матриксу, полягають у взаємозв'язку всіх структурних компонентів ядра і здійсненні ряду ферментних реакцій.

Хроматин — це скупчення тонких ниток, занурених у матрикс. У живих клітинах хроматинові структури ледь помітні внаслідок їх сильної гідратації, у результаті чого показник заломлення хроматину і нуклеоплазми виявляється однаковим. При фіксації препаратів і забарвленні хроматин стає помітним. Крім тонких ниток, у хроматині помітні дрібні гранули. Нитчастий компонент називають *еухроматином*, а гранулярний — *гетерохроматином*. Хроматин являє собою структурну видозміну хромосом. В інтерфазі і метаболічно активному ядрі хромосоми дуже деспіралізуються і гідратуються, утворюючи в матриксі слабко помітну мережу еухроматину. Гранули гетерохроматину — це ділянки, де спіралізація й упакування хромосом зберігається також у ядрі, яке не ділиться. Таким чином, хромосоми постійно присутні в ядрі, змінюється тільки їх стан залежно від функції, яку ядро виконує в даний момент. Хроматин характерний для клітин у період їх активної життєдіяльності, а в період поділу він організовується в щільно упаковані хромосоми.

Хроматин в основному складається з білків-нуклеопротейнів (ДНП — 90 %, РНП — 10 %). У ньому зосереджена майже вся ДНК ядра, також присутні ферменти, найважливіші з яких пов'язані із синтезом ДНК і РНК.

Функції хроматину полягають, по-перше, у синтезі специфічних для даного організму нуклеїнових кислот, що направляють синтез специфічних білків; по-друге, у передачі спадкових властивостей від материнської клітини дочірнім, для чого хроматинові нитки в процесі поділу упаковуються в хромосоми.

Ядерце — кулясте, добре помітне під мікроскопом тільки діаметром 1—3 мкм. Воно формується на ділянці хроматину, яку називають *ядерцевим організатором*. У ядерці розрізняють два компоненти: у центрі розташовується щільний фібрилярний компонент, представлений нитками РНП, а на периферії — гранулярний, який складається з попередників рибосом. Крім того, у ядерці міститься ділянка хроматину (*ядерцевий організатор*), що утворює там петлю. Він забезпечує синтез рРНК (див. рис. 25).

Функція ядерця — синтез рРНК і формування початкових форм рибосом шляхом об'єднання рРНК з білками, що надходять з цито-

плазми. Попередники рибосом виходять з ядра крізь пори в цитоплазмі, де і закінчується їх збирання. У рослинних клітинах з інтенсивним білковим синтезом ядерця мають більші розміри за рахунок зростання кількості гранулярного компонента.

Поділ ядра і клітини

Розмноження одноклітинних організмів і збільшення маси багатоклітинних здійснюються шляхом ділення клітин, якому завжди передує поділ ядра. Розрізняють кілька його типів: прямий — амітоз, непрямий — мітоз і редуційний — мейоз.

Амітоз був відкритий у 1840 р. М.І. Железновим. У процесі амітозу ядро поступово перешнуровується на дві рівні або нерівні частини без будь-яких структурних змін, а потім здійснюється поділ клітини. При цьому не відбувається рівномірного розподілу ядерної речовини між дочірніми клітинами, тобто вони виявляються біологічно нерівноцінними. Але ці клітини не втрачають своєї життєздатності і виконують властиві їм функції. Припускають, що прямий поділ виник в результаті спрощення більш складного непрямого поділу. Він зустрічається рідко. Амітозом звичайно діляться клітини диференційованих старих і патологічних тканин. Іноді амітоз може відбуватися і в молодих тканинах, наприклад, при формуванні ендосперму насіння деяких рослин (рис. 27).

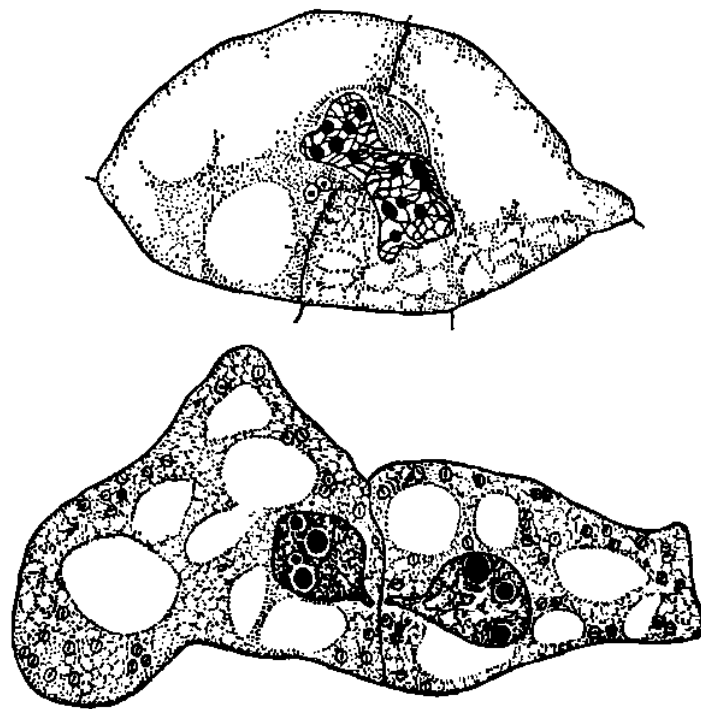


Рис. 27. Ділення клітин амітозом

Мітоз — найбільш поширена універсальна форма поділу ядер як рослинних, так і тваринних клітин. Як правило, мітозом діляться молоді соматичні клітини, але іноді на певному етапі розвитку у такий спосіб відбувається розмноження статевих клітин.

Мітотичний поділ уперше майже одночасно і незалежно один від одного спостерігали два вчених — І.Д. Чистяков у 1874 р. і Е. Страсбургер у 1875 р.

Біологічне значення мітозу виявляється в точному діленні хроматину, де міститься спадкова інформація, між двома дочірніми клітинами. Це досягається завдяки точності й тонкості механізмів подвоєння спадкового матеріалу при підготовці до поділу і розподілу його між дочірніми ядрами і клітинами у процесі розмноження. У результаті мітозу дочірні клітини одержують ту саму кількість хромосом, яку мала материнська.

Життєвий цикл клітини, здатної до поділу, який називають ще *клітинним циклом*, — це період її існування від одного поділу, у результаті якого вона виникла, до іншого, коли з неї утворюються дві дочірні. Клітинний цикл є сукупністю ряду послідовних подій, що відбуваються при підготовці клітини до поділу і під час поділу. У ньому визначають два періоди: довгий період між поділами — інтерфазу і короткий період поділу ядра і клітини — мітоз (рис. 28).

Тривалість клітинного циклу в рослин залежить від типу клітин і тканин та дії факторів зовнішнього середовища (температура, умови мінерального живлення тощо). Однак інтерфаза завжди довша за мітоз. Вона складає від 8—10 годин до декількох діб, у той час як мітоз — від декількох хвилин до 2—3 годин.

Інтерфаза включає процеси підготовки до поділу ядра і клітини. У ній умовно визначають три періоди, які позначають G_1 , S і G_2 . Пе-

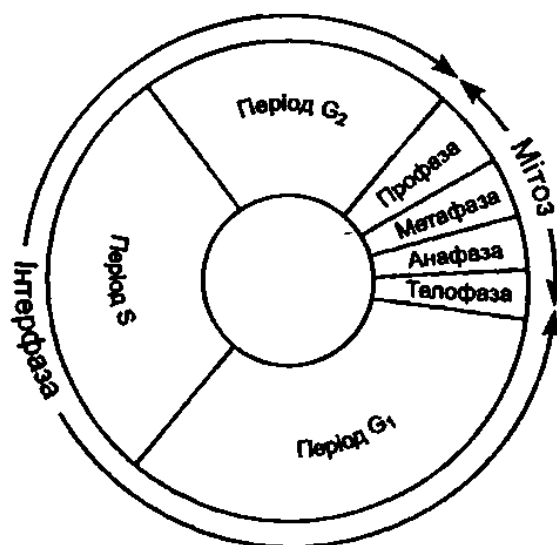


Рис. 28. Схема клітинного циклу

ріод G_1 починається одразу після мітозу, тому він одержав назву *постмітотичного*. У цей час у клітині збільшується кількість цитоплазми та її органел і відбувається підготовка до подвоєння ДНК: утворюються необхідні ферменти, нуклеотиди. S — *синтетичний період*. Він йде за G_1 -періодом, в ньому проходить синтез ДНК до подвоєння її кількості. Одночасно синтезуються специфічні ядерні білки-гістони. G_2 -період йде за S -періодом, його називають *постсинтетичним*. Триває він аж до мітозу. У цей період синтезуються РНК і загальні білки клітини, а також інтенсивно утворюються структури, що беруть участь у мітозі. Наприклад, синтезується білок тубулін і з нього збираються мікротрубочки, які пізніше формують веретено поділу і фрагмопласт.

Мітоз — безперервний процес, що приводить до поділу ядра, за якого генетичний матеріал поділяється між ядрами дочірніх клітин. У відповідності до структурних змін, що відбуваються в ядрі і цитоплазмі, мітоз умовно поділяють на чотири фази: профазу, метафазу, анафазу і телофазу (рис. 29).

Профаза — перша фаза мітозу. У ній відбувається значна структурна реорганізація ядра і клітини. Цитоплазматичні органели зміщуються до плазмалеми, ядро збільшується в розмірі. З ниток хроматину утворюються хромосоми. При цьому нитки спіралізуються і дегідратуються,

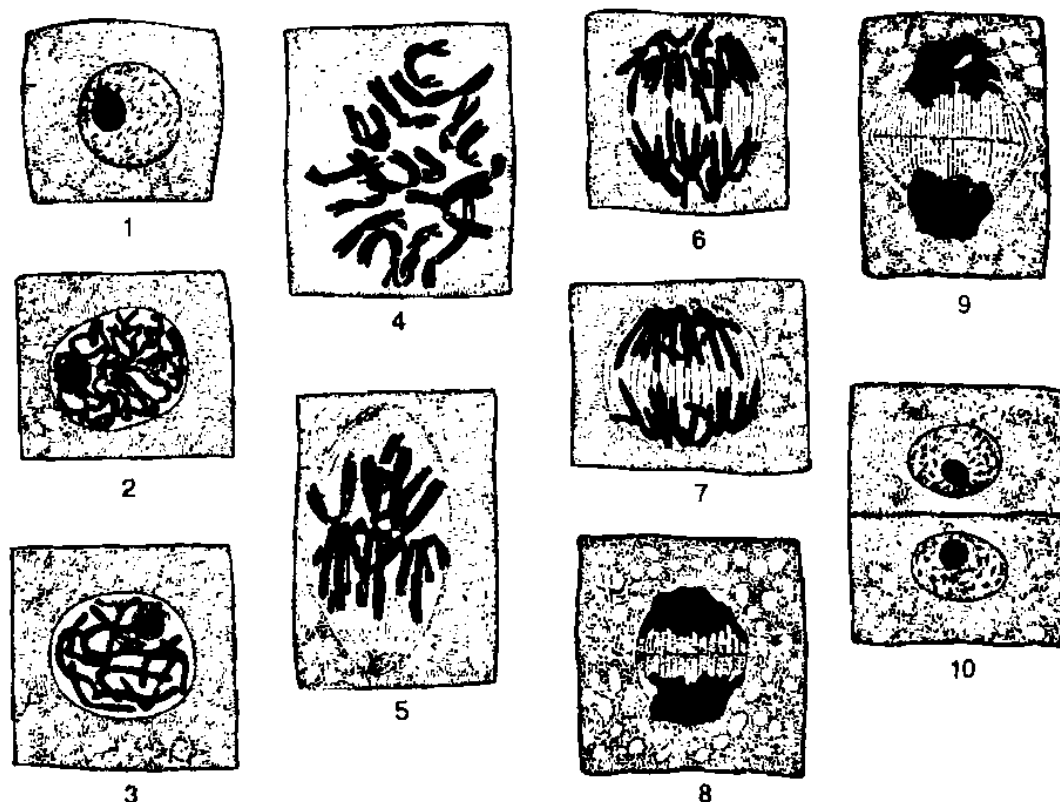


Рис. 29. Схема і фази мітозу:

1 — інтерфазне ядро; 2, 3, 4 — профаза; 5 — метафаза; 6, 7 — анафаза; 8, 9 — телофаза; 10 — дві дочірні клітини

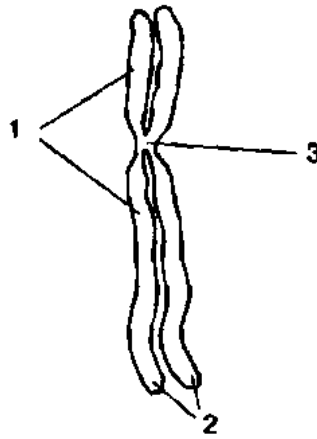


Рис. 30. Схема будови хромосоми у профазі мітозу:
1 — плечі хромосоми; 2 — хроматиди; 3 — центромера

коротшають і ущільнюються, стають видимими під світловим мікроскопом. *Хромосоми* — нитчасті структури нуклеопротеїнової природи. Кожна хромосома в профазі складається з двох *хроматид*, розташованих поруч і паралельно одна до одної. Хроматиди в хромосомі з'єднані в одному місці вузькою ділянкою — центромерою, що поділяє хромосому на два плеча різної довжини (рис. 30).

Кожному біологічному виду притаманна певна кількість хромосом — *хромосомний набір*. При цьому кожна хромосома має свої особливості будови.

Навколо ядра збираються мікротрубочки. Спочатку вони розташовуються безладно, а потім організуються в пучки у полюсів ядра. Це — початкова стадія формування ахроматинового веретена. Ядерце поступово втрачає чіткість обрисів і, нарешті, зовсім зникає. Наприкінці профазі ядерна оболонка розпадається на окремі пухирці і цистерни, подібні до ЕР.

Метафаза характеризується повним розвитком *ахроматинового веретена* (веретена поділу). Його нитки складаються з мікротрубочок, що існували в клітині раніше або збиралися із субодиноць тубуліну в цитоплазмі в процесі інтерфази. Одні мікротрубочки тягнуться між полюсами веретена, інші проходять від полюса до його екватора. Останні називаються *нитками напівверетена*. Починається рух хромосом, що складаються з двох хроматид. Вони переміщуються в екваторіальну частину клітини і прикріплюються центромерами до ниток напівверетена, які йдуть від протилежних полюсів. Вважають, що в русі хромосом беруть участь центромери, ушкодження яких в експерименті припиняє їх переміщення. До кінця метафази хромосоми розташовуються на екваторі ахроматинового веретена і готові до поділу.

Анафаза починається з поділу центромери. Хроматиди цілком відокремлюються одна від одної, і тепер їх називають *дочірніми хромосомами*.

Починається розтягнення дочірніх хромосом до протилежних полюсів клітини. При цьому центромери, прикріплені до ниток напівверетена, рухаються попереду, а плечі хромосом тягнуться позаду. Вважають, що розходження хромосом пов'язане з вкороченням мікротрубочок напівверетена, від яких постійно відщеплюються субодиниці тубуліну під дією ферментів, зв'язаних із центромерою. У кінці анафази біля полюсів клітини збираються дві однакові групи дочірніх хромосом.

Телофаза — заключна фаза мітозу, в ході якої відбувається формування дочірніх ядер біля полюсів материнської клітини. Хромосоми деспіралізуються, гідратуються, набрякають і подовжуються. Поступово вони втрачають чіткі контури, зливаються в загальну масу й утворюють малопомітну найтоншу мережу хроматину, у якому видно тільки спіралізовані ділянки гетерохроматину. В ядрах з'являються ядерця. Одночасно навколо груп дочірніх хромосом виникає ядерна оболонка з елементів ЕПС.

Тривалість мітозу дуже залежить від виду рослин і різних факторів зовнішнього середовища. Особливо відчутно впливає на мітоз температура. Наприклад, у клітинах тичинкових волосків традесканції при температурі 10 °С мітоз триває 135 хв, а при 25 °С — 75 хв, при 45 °С — 30 хв, у клітинах кінчика кореня гороху при 15 °С — 177 хв, а при 25 °С — 82 хв. Однак при різних температурах найбільш тривалими є профаза і телофаза, більш короткими — метафаза й анафаза. Так, у наведеному вище прикладі мітозу в кінчику кореня гороху при 15 °С профаза триває 126 хв, метафаза — 24 хв, анафаза — 5 хв, телофаза — 22 хв, а при 25 °С — профаза продовжується 54 хв, метафаза — 14 хв, анафаза — 3 хв, телофаза — 11 хв. Профаза і телофаза частіше займають 3/4 мітозу, а найбільш короткою фазою є анафаза.

Цитокінез — це поділ цитоплазми й утворення двох дочірніх клітин слідом за поділом ядра. Поділ рослинних клітин відрізняється від поділу тваринних. У тваринних клітинах відбувається поступова перетяжка клітин шляхом впинання плазматичної мембрани по екватору до центра. У поділі рослинних клітин бере участь фрагмопласт, що утворюється в телофазі.

Коли в телофазі формуються дочірні ядра, відбувається демонтаж ахроматинового веретена й у середній частині клітини з мікротрубочок будується бочкоподібна нитчаста структура — *фрагмопласт*. Він поступово розширюється від центра, досягаючи своїми опуклими сторонами бічних стінок клітини. В екваторіальній площині фрагмопласта між його нитками накопичуються пухирці Гольджі, що несуть пектини, і пухирці ЕР. Зливаючись, пухирці утворюють дві мембрани — плазмалеми дочірніх клітин, які розділяють шар пектинів — *серединна пластинка*. На місці мікротрубочок, що складають нитки фрагмопласта, формуються плазмодесми. Далі кожна клітина відкладає зі свого боку на серединну пластинку клітинну оболонку. У її будівництві бе-

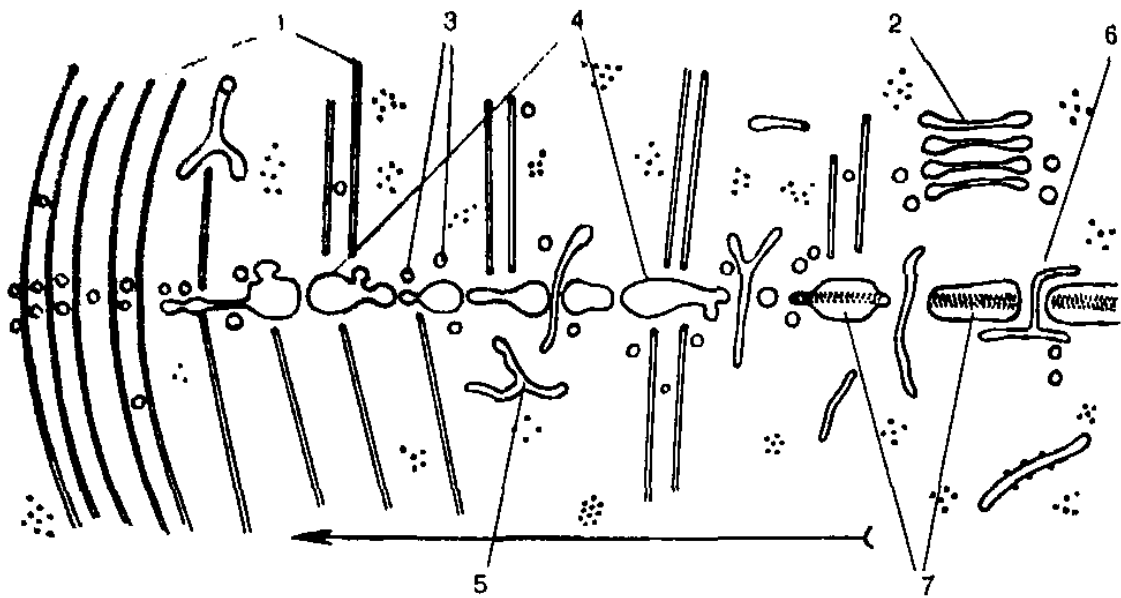


Рис. 31. Схема цитокінезу рослинної клітини:

1 — нитки фрагмопласта; 2 — диктіосома; 3 — пухирці Гольджі; 4 — плазмалеми дочірніх клітин, які формуються; 5 — каналці ЕР; 6 — плазмодесма; 7 — середина пластинки, яка формується

(стрілка показує напрямок формування середньої пластинки)

руть участь пухирці Гольджі, які несуть від апарату Гольджі речовини матриксу клітинної оболонки, і плазмалема, яка утворює мікрофібрили целюлози (рис. 31).

Мейоз — це особливий тип непрямиго поділу ядра, що відбувається у всіх живих організмів, які розмножуються статевим шляхом. При статевому розмноженні в процесі запліднення зливаються дві статеві клітини — гамети, утворюючи зиготу з подвоєною кількістю хромосом. Щоб запобігти нескінченному подвоєнню кількості хромосом у наступних поколіннях, які утворюються статевим шляхом, у процесі еволюції виникла модифікація мітозу — мейоз. У мейозі відбувається редукція, тобто зменшення кількості хромосом удвічі. Тому мейоз називають ще редукційним поділом. У процесі мейозу з однієї диплоїдної материнської клітини утворюються чотири гаплоїдні дочірні.

Мейоз складається з двох поділів ядра, які швидко йдуть один за одним. У першому поділі, який називають *гетеротипним*, відбувається редукція кількості хромосом, до полюсів клітини розходяться гомологічні хромосоми, в результаті чого дочірні ядра стають різними і гаплоїдними. У другому поділі, який називають *гомеотипним* і який дуже подібний до звичайного мітозу, утворюються однакові гаплоїдні ядра. Кожен з двох поділів мейозу умовно поділяють на ті ж чотири фази, які характерні для мітозу: профазу, метафазу, анафазу, телофазу.

У профазі I (профаза першого поділу) відбувається підготовка до редукції хромосом, тому ця фаза дуже тривала. Йде поступове виявлення

хромосом в результаті дегідратації і спіралізації хроматинових ниток. Гомологічні хромосоми зближуються попарно і зливаються, утворюючи біваленти. При такому злитті хроматиди гомологічних хромосом можуть обмінюватися своїми ділянками (кросинговер). У цей час у ядрі кількість хромосом стає гаплоїдною. Зникає ядерце, з'являються пучки мікротрубочок.

У метафазі I подвійні хромосоми розташовуються на екваторі клітини. Гомологічні хромосоми, скріплені раніше, роз'єднуються по всій довжині, залишаючись зв'язаними тільки в центромері. Досягає повного розвитку ахроматинове веретено.

В анафазі I гомологічні хромосоми розходяться по полюсах клітини. Саме в цій фазі відбувається скорочення кількості хромосом. При цьому кожна хромосома складається з двох хроматид, скріплених у центромері.

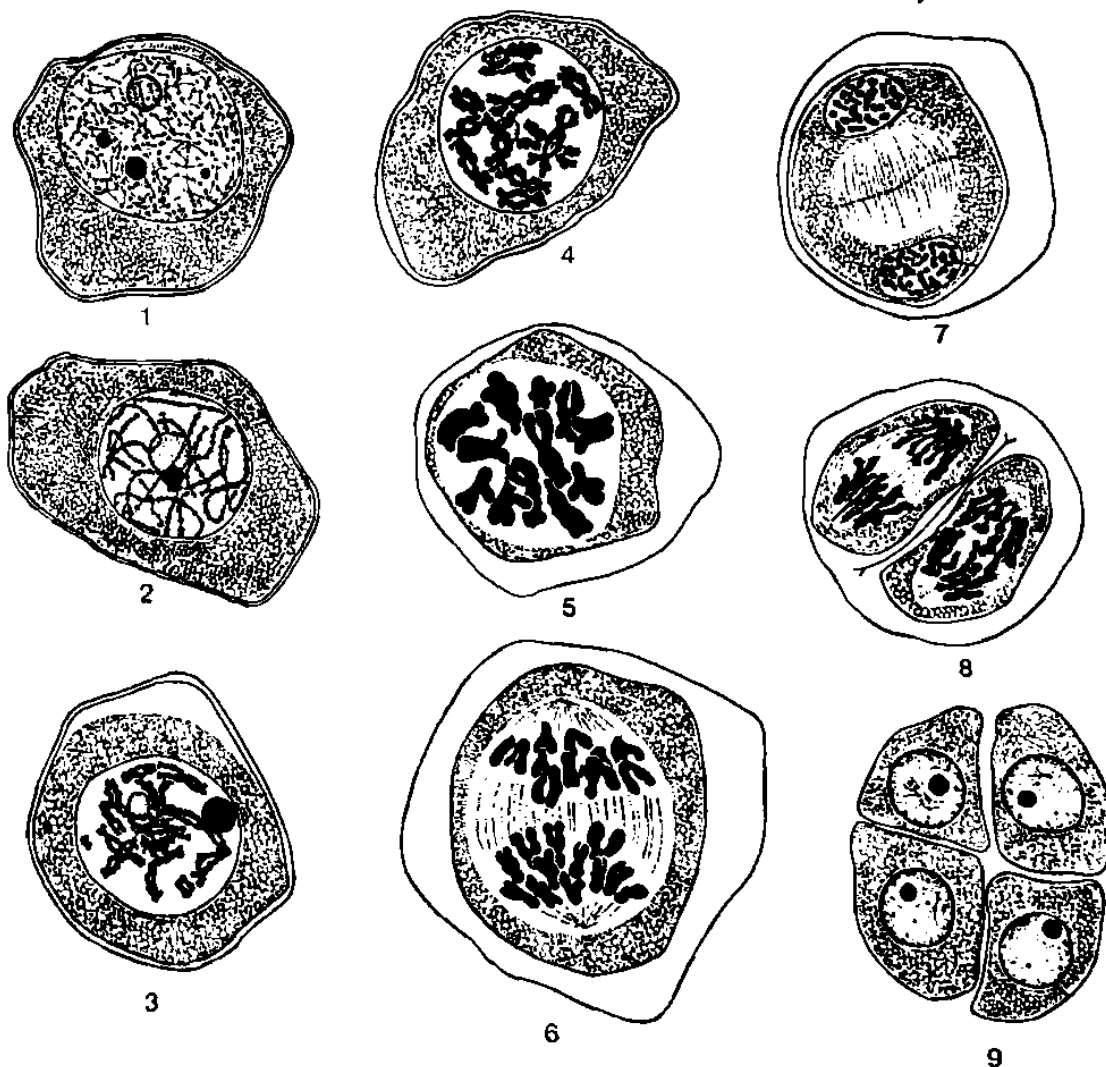


Рис. 32. Мейоз у клітинах пиляка лілії:

1—5 — профаза I; 6 — анафаза I; 7 — телофаза I, яка переходить в профазу 2; 8 — анафаза 2; 9 — чотири дочірні клітини, які утворюються в результаті мейозу

Телофаза 1 дуже коротка, тому що в ній не відбувається формування ядер, а починається другий поділ: телофаза 1 безпосередньо переходить у профазу 2.

Профаза 2 також дуже коротка, тому що групи хромосом дочірніх ядер готові до поділу. Другий поділ відбувається за типом мітозу. Слідом за профазою 2 настає метафаза 2, у якій розвивається ахроматинове веретено для кожної з двох груп хромосом, і вони розташовуються на екваторі веретен. В анафазі 2 хроматиди розходяться по полюсах. У телофазі 2 відбувається реконструкція чотирьох гаплоїдних ядер і утворення чотирьох клітин (рис. 32).

У рослин мейоз відбувається при формуванні пилкових зерен і зародкового мішка. З нього починається гаметофітна фаза життєвого циклу рослини.

ПРОДУКТИ ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ ПРОТОПЛАСТА

У рослинній клітині містяться ряд речовин і структур, що безпосередньо не належать до її живого вмісту. Звичайно вони відсутні в клітинах, які щойно з'явилися в результаті поділу, а утворюються пізніше в процесі їх росту і розвитку. Це — запасні поживні речовини, вакуолі з клітинним соком, клітинна оболонка.

Запасні поживні речовини

Завдяки перевазі асиміляції над дисиміляцією рослини здатні синтезувати і відкладати в запас велику кількість різноманітних поживних речовин, які вони потім використовують при проростанні насіння, розпусканні бруньок навесні, у процесах росту і розвитку. Відкладання поживних речовин називають ще включеннями. Багато їх накопичується в насінні, плодах, вегетативних органах (коренях, бульбах, кореневищах, цибулинах). У клітинах відкладання запасних речовин зустрічаються в цитоплазмі, пластидах, вакуолях, рідше — в клітинній оболонці. Основними запасними поживними речовинами рослин є вуглеводи, білки, жири (олії).

Крохмаль — основний запасний вуглевод рослин. Розчинні запасні вуглеводи розглядаються в підрозділі «Вакуолі та клітинний сік».

У хлоропластах у процесі фотосинтезу утворюється асиміляційний (первинний) крохмаль. Однак він швидко гідролізується до цукрів, що відтікають у запасуючі органи. Там в амілопластах у вигляді зерен відкладається запасний (вторинний) крохмаль. *Крохмальні зерна* різноманітні за формою і розмірами: кулясті, круглясті, яйцеподібні, багатогранні, від 2 до 150 мкм. Найдрібніші крохмальні зерна в насінні рису і гречки, найбільші — у бульбах картоплі.

Відкладання крохмалю в стромі лейкопласта відбувається навколо певної ділянки, яку називають *утворювальним центром*. Крохмаль відкладається навкруги нього концентричними шарами. У зерні, що сформувалося, видно центр, який являє собою щілину різної форми — круглястої, витягнутої, з тріщинками, і шаруватість. Остання обумовлена різними показниками переломлення окремих шарів, що, мабуть, пов'язано з їх неоднаковим хімічним складом і, насамперед, з різним вмістом води. Установлено, що крохмальні зерна мають кристалічну структуру. Вони складаються з голчастих кристалів, радіально розташованих у шарах.

Розрізняють прості, складні й напівскладні крохмальні зерна. *Просте крохмальне зерно* має один центр і навкруги нього шари крохмалю. Звичайно такі зерна в амілопластах формуються по одному. *Складні зерна* містять декілька або багато простих зерен, щільно притиснутих одне до одного, і тому часто мають багатогранну форму. У цьому випадку в амілопласті закладається декілька або багато центрів. У напівскладному зерні, крім шарів навколо кожного центру, є ще і загальні шари (рис. 33). Звичайно при накопиченні крохмалю його зерна, збільшуючись у розмірі, розтягують строму і оболонку лейкопласта так, що вони утворюють навколо простого або складного зерна тонку плівку, непо-

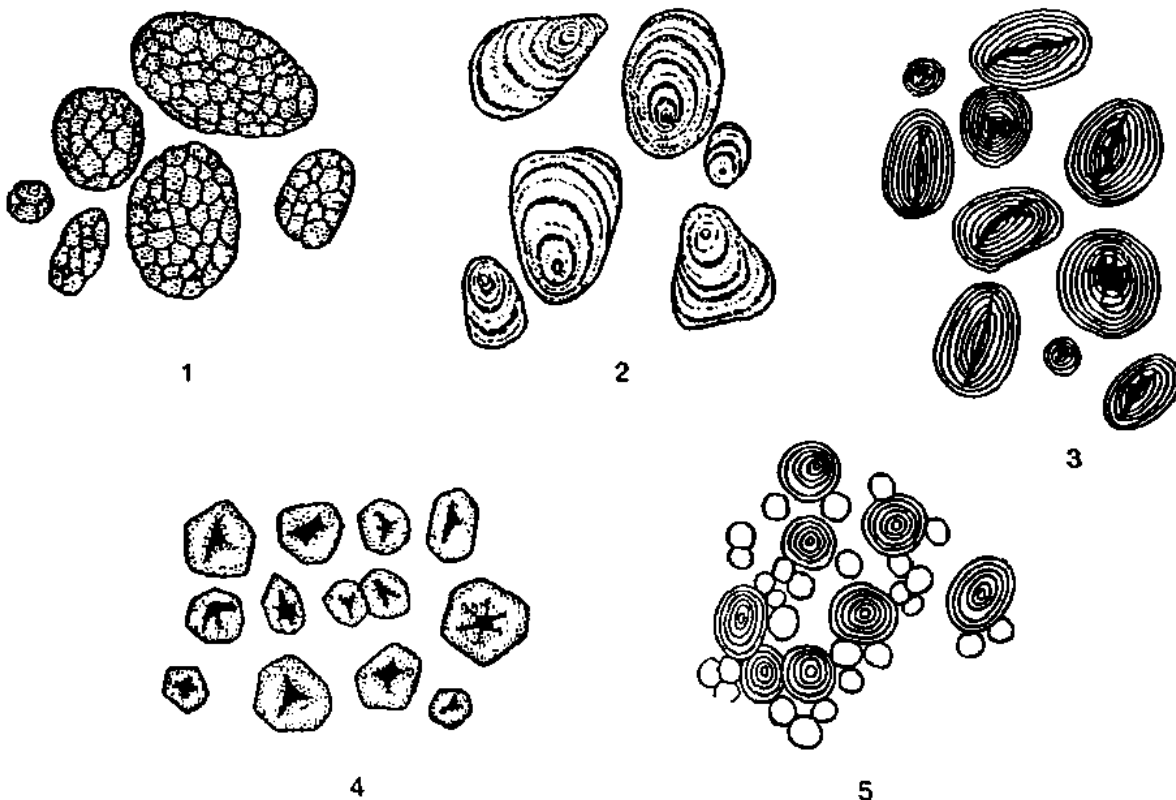


Рис. 33. Крохмальні зерна:

1 — вівса; 2 — картоплі; 3 — квасолі; 4 — кукурудзи; 5 — пшениці

мітну у світловому мікроскопі. Тому, говорячи про крохмальні зерна, завжди треба враховувати, що вони містяться в лейкопластах.

Форма і розмір крохмальних зерен, будова центру в зерні, а також кількість зерен у лейкопласті типові для кожного виду рослин, тому, досліджуючи під мікроскопом борошно, можна встановити, з насіння яких рослин воно отримане, а також визначити, чи є в ньому домішки крохмалю інших рослин.

Крохмаль — білий порошок. Він нерозчинний у воді, а при нагріванні утворює дуже в'язкий колоїдний розчин — крохмальний клейстер. Крохмаль з йодом дає характерне синє забарвлення. Це типова якісна реакція. Крохмаль — полімер, мономерами його є залишки глюкози, яка утворюється при гідролізі крохмалю за допомогою кислоти або ферменту.

Крохмаль складає велику частину насіння злаків, бобових, бульб картоплі (30—85 %), а разом з харчовими продуктами і велику частку нашої їжі. З крохмалю одержують глюкозу, спирт, пластмасу, клей. Його використовують у харчовій, текстильній, парфумерній та інших галузях промисловості.

У рослинних клітинах в запас звичайно відкладаються прості білки в аморфній або кристалічній формі. Відкладення запасних білків зустрічаються в цитоплазмі — у матриксі й каналцях ЕР, у ядрі, пластидах, мітохондріях, мікротільцях. Білкові кристали мають розміри від 8 до 12 мкм і різну форму. Наприклад, у клітинах бульби картоплі зустрічаються білкові кристали кубічної форми.

Однак частіше запасні білки відкладаються у вигляді *алеїронових* (білкових) зерен, які зустрічаються переважно в насінні. Алеїронові зерна утворюються при висиханні вакуолей, багатих розчиненими білками. Вони оточені тонкою оболонкою з підсохлого тонопласта і заповнені білковою масою. Їх поділяють на прості й складні. Прості зерна звичайно дрібні й містять однорідну аморфну білкову масу. Такі зерна притаманні насінню злаків. Наприклад, у зернівці пшениці під насінною шкіркою розташований шар клітин, який називають *алеїроновим шаром*. Ці клітини містять велику кількість дуже дрібних простих алеїронових зерен (рис. 34).

Складні алеїронові зерна більші за розміром і мають, крім аморфної білкової маси, включення трьох типів — кристали білка, глобоїди і кристали шавлевокислого кальцію. У складних зернах може міститися одян або кілька (2—10) кристалів білка. *Глобоїди* — це аморфні круглясті утворення з речовини фітину, до складу якого входять циклічний спирт інозит, фосфор, кальцій і магній. Фітин у рослинах є запасною формою фосфору. В одному зерні звичайно міститься кілька глобоїдів. Кристали шавлевокислого кальцію зустрічаються в алеїронових зернах рідко (насіння зонтичних). Складні алеїронові зерна можна спостерігати, наприклад, у насінні бобових і олійних рослин (рицина, льон).

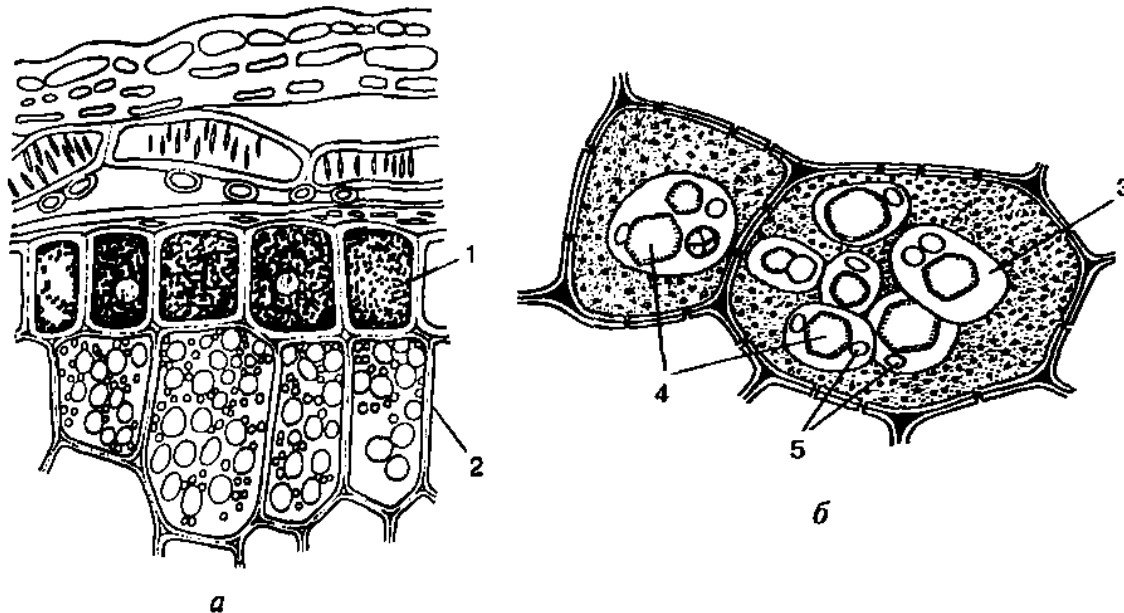


Рис. 34. Алейронові зерна:

a — прості зерна в алейроновому шарі зернівки пшениці; *б* — складні зерна у клітинах сім'ядолей рицини; 1 — алейроновий шар; 2 — клітини ендосперму з крохмальними зернами; 3 — аморфний білок у складному зерні; 4 — кристали білка; 5 — глобїди

При проростанні насіння на місці алейронових зерен утворюються вакуолі, багаті на білок.

Запасні білки рослин відіграють дуже важливу роль у харчуванні людини. У наш час потреби людини в харчовому білку на 70—80 % задовольняються за рахунок рослинних білків. Насіння зернових культур містить до 20 % білка. Найбагатше запасним білком насіння бобових рослин — 30—35 %, соя — до 40 %.

Рослинні жири рідкі, тому їх ще називають *оліями*. Невеликі кількості жирів містяться в усіх рослинних клітинах. Але найбагатші на олії клітини насіння, плодів, серцевини і кори стебел, кореневища. Олії накопичуються у вигляді дрібних крапельок у цитоплазмі, пластидах і сферосомах. Краплі олії на відміну від сферосом не мають оболонки і можуть зливатися, заповнюючи в цитоплазмі простір між органелами. Більшість рослин (до 90 % усіх родин) як запасні поживні речовини накопичують олії. Насіння багатьох рослин містить до 50 % і більше олії (соняшник, гірчиця, соя, софлор, рижій, арахіс та ін.). Олії є вигідною запасною поживною речовиною для рослин, тому що вони багатші на енергію, ніж крохмаль і білки.

Рослинні олії використовуються в їжу (соняшнику, арахісу, сої, гірчиці, рижія, рапсу, волоського горіха, мигдалю, плодів маслини тощо) і широко застосовуються в різних галузях промисловості. На рослинних оліях виготовляють високоякісні лаки і фарби (олія тунгового дерева).

Їх використовують як мастильні олії, а також застосовують у медицині (кукурудзяне, виноградне, персикове, абрикосове та ін.), парфумерній промисловості, миловарінні тощо.

Вакуолі та клітинний сік

Вакуоль являє собою ділянку в середині протопласта, оточену мембраною і заповнену клітинним соком. Мембрану навкруги вакуолі, як уже зазначалося, називають тонопластом. *Клітинний сік* — це водний розчин різних органічних і мінеральних речовин. У меристематичних клітинах звичайно вакуолей немає або вони дуже дрібні. У процесі росту і розвитку клітини дрібні вакуолі поступово зливаються в одну велику центральну вакуолю, що характерна для дорослої рослинної клітини. При цьому протопласт відсувається і притискається до клітинної оболонки. Об'єм центральної вакуолі звичайно перевищує об'єм протопласта і може займати до 90 % клітини. У деяких клітинах, коли ядро залишається в центрі, вакуолі поділяються на ділянки цитоплазматичними тяжами, які з'єднують ядерну кишеньку із пристінним шаром цитоплазми (рис. 35).

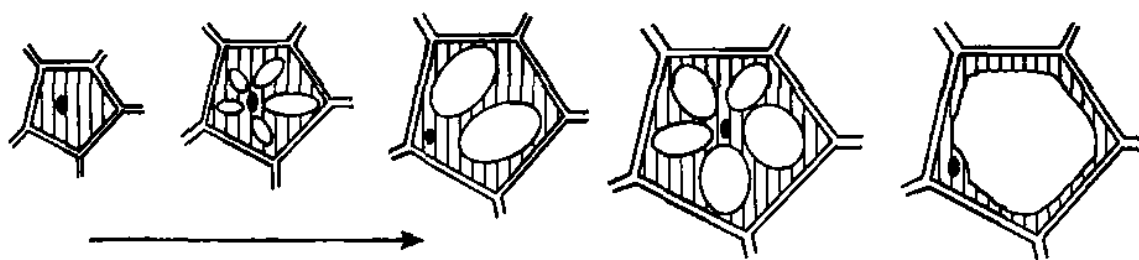


Рис. 35. Формування вакуолярної системи в рослинній клітині (стрілка показує напрямок процесу)

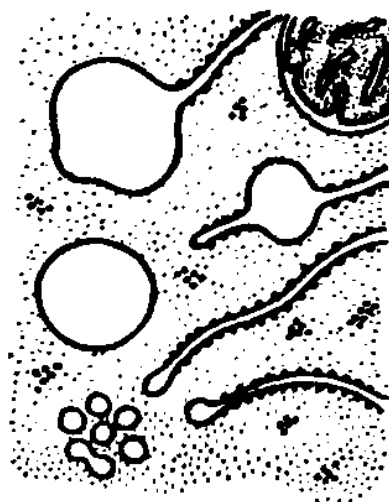


Рис. 36. Утворення вакуолей із каналців ЕР

Питання формування вакуолярної системи в рослинній клітині ще остаточно не вирішені. Однак передбачається можливість утворення вакуолей двома шляхами.

1. Вакуолі утворюються при розширенні каналців гладкої або гранулярної ЕПС. При цьому гранулярні мембрани розширених ділянок втрачають рибосоми, розширення відокремлюються у вигляді пухирців і округляються. До них надходить вода і накопичується клітинний сік, а мембрана, що їх оточує, стає тонопластом (рис. 36).

2. Вакуолі утворюються шляхом *автофагії*: мембрани ЕР оточують ділянку цитоплазми. Усередині пухирця, що утворився, гідролітичні ферменти розщеплюють полімерні сполуки, і в нього надходить вода, утворюючи клітинний сік (див. рис. 18).

Дрібні вакуолі збільшуються в розмірі та незалежно від способу утворення зливаються одна з одною, формуючи центральну вакуолю. У міру збільшення об'єму вакуолі росте поверхня тонопласта, мабуть, за рахунок мембран пухирців Гольджі, що вбудовуються в нього, виділяючи свій вміст у вакуолю, наприклад гідролітичні ферменти, запасні білки та ін. У тонопласті функціонують механізми активного і пасивного транспорту речовин — органічних (цукри, органічні кислоти, амінокислоти тощо) і мінеральних (катіони, аніони).

Осмотичні властивості рослинної клітини

Дифузія речовин у водному розчині відбувається за градієнтом концентрації: молекули пересуваються від місця з їх високою концентрацією до місця, де вона нижче. У той же час концентрація молекул води в цих місцях прямо протилежна: вона виявляється більш високою там, де вміст розчинених речовин нижче. Тому молекули води дифундують за своїм градієнтом — у напрямку, протилежному руху молекул, розчинених у воді речовин.

Якщо на шляху частинок, які дифундують, трапляється напівпроникна перетинка, що розділяє два розчини з різною концентрацією, то виникає осмос. *Напівпроникною* називають таку перетинку, або мембрану, через яку вільно проходять молекули води і не проходять молекули розчинених у ній речовин. При цьому молекули води через напівпроникну перетинку рухаються за градієнтом своєї концентрації, тобто в бік розчину, концентрація якого вище. *Осмос* — це дифузія молекул води через напівпроникну мембрану в бік розчину з більшою концентрацією.

На рис. 37 показана схема осмотичної системи: дві посудини з розчинами різної концентрації, наприклад із розчинами сахарози. У першій посудині концентрація складає 1М, у другій — 2М. Ці розчини розділені напівпроникною перетинкою. За законами осмосу вода рухається через напівпроникну мембрану в бік більш концентрованого

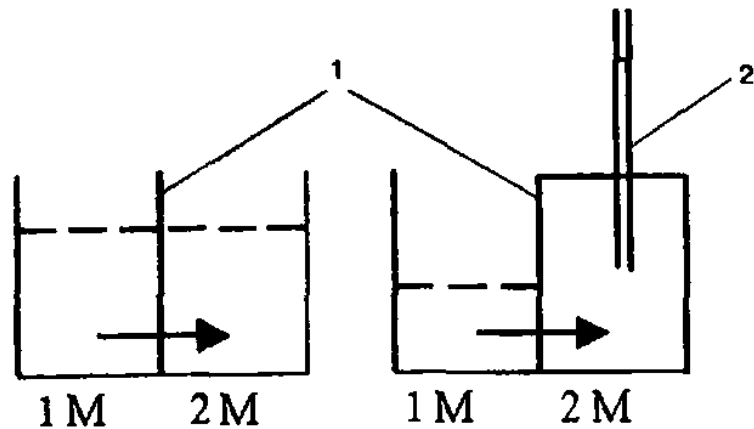


Рис. 37. Осмотична система:

1 — напівпроникна мембрана, яка розділяє два розчини з різною концентрацією; *2* — трубка, якою підіймається розчин (стрілки показують напрямок руху молекул води через напівпроникну мембрану)

розчину. Теоретично це може продовжуватися до вирівнювання концентрацій розчинів в обох посудинах.

В осмосі насамперед звертають увагу на *осмотичний тиск* — силу, яку необхідно прикласти, щоб перешкодити руху води через напівпроникну мембрану в бік розчину з більшою концентрацією. Чим вища концентрація розчину, тим вищий його осмотичний тиск. Чим більша різниця в концентраціях розчинів, розділених напівпроникною перегородкою, тим інтенсивніше буде потрапляти вода в бік більш концентрованого розчину.

Якщо в осмотичній системі, представленій на рис. 37, закрити другу посудину і опустити в неї скляну трубку, то вода, що рухається через напівпроникну мембрану, заповнить посудину і розчин буде підніматися по трубці доти, поки осмотичний тиск не врівноважиться гідростатичним. Вимірюючи гідростатичний тиск, визначають дорівнюваний йому осмотичний.

Рослинна клітина являє собою осмотичну систему, де один розчин — це зовнішнє середовище (або вакуоль сусідньої клітини), а другий — клітинний сік власної вакуолі. Напівпроникними мембранами є плазмалема і тонопласт. Значна роль клітинної оболонки в осмотичних властивостях. Вона захищає протопласт від розриву під дією гідростатичного тиску вакуолі.

Інтенсивність проникнення води в клітину залежить від осмотичного тиску рідини у вакуолі й у зовнішньому середовищі, точніше, від різниці осмотичного тиску всередині і поза клітиною. Силу, з якою вода проникає усередину вакуолі живої клітини, називають *сисною силою*.

Стосовно концентрації клітинного соку зовнішні розчини можна розділити на три типи:

1. *Ізотонічні*, або *ізоосмотичні*, осмотичний тиск яких дорівнює осмотичному тиску в клітині.

2. *Гіпотонічні*, осмотичний тиск яких нижчий, ніж у клітині.

3. *Гіпертонічні*, осмотичний тиск яких вищий, ніж у клітині.

Якщо рослину клітину помістити в ізотонічний розчин, то руху води ні в клітину, ні з клітини не відбуватиметься. Якщо ж клітина опиниться в гіпотонічному розчині, то вода прямиватиме в її вакуоль.

У міру поглинання клітиною води об'єм її вакуолі збільшується, вона тисне на протопласт і через нього на клітинну оболонку, що, розтягуючись і напружуючись, у свою чергу, починає тиснути на протопласт. Тиск розтягнутої клітинної оболонки на протопласт називають *тургорним тиском*, а напружений стан клітини, який при цьому виникає, — *тургором*.

Об'єднаний тургор клітин усіх органів створює тургор усієї рослини. Він додає листкам і трав'янистим стеблам міцності та пружності, завдяки чому вони розташовуються вертикально або під кутом до сонячних променів. При втраті рослиною води в умовах нестачі вологи в ґрунті і сильному випаровуванні тургор клітин знижується, їх стінки зморщуються, настає зів'янення: листя обвисає, трав'янисті стебла никнуть.

Сисна сила дорівнює різниці між осмотичним і тургорним тисками:

$$S = \pi - P,$$

де S — сисна сила; π — осмотичний тиск; P — тургорний тиск.

Чим більший в даний момент тургорний тиск, тим меншою є сисна сила, та навпаки.

Сисна сила забезпечує надходження в клітини води. З клітини в клітину вода пересувається завдяки різниці в їх осмотичних тисках, тобто в концентрації клітинного соку. Дослідами доведено, що концентрація клітинного соку, а отже, і осмотичний тиск у клітинах верхніх листків рослин вище, ніж у нижніх, а в клітинах кореня більше, ніж у ґрунті. Абсолютна величина осмотичного тиску в рослинних клітинах досить висока. У наземних трав'янистих рослин найчастіше вона коливається від 5 до 10 атм. У прісноводних рослин осмотичний тиск нижче — 1—3 атм. У рослин посушливих місць, засоленних ґрунтів, а також у кронах дерев він досягає 40, 80 і навіть 100 атм.

Таким чином, осмотичним властивостям належить дуже важлива роль у будові і життєдіяльності рослин:

1. Осмос визначає поглинання води і пересування її по рослині.

2. Осмотичні властивості забезпечують тургор рослині, особливо її м'яким органам (листки, трав'янисті стебла), що надає їм форму, міцність і дозволяє підтримувати положення в просторі. З тургором пов'язані також деякі фізіологічні процеси, наприклад відкривання і закривання продихів, рух органів рослини. Тургор бере участь у процесах росту рослин, розтягуючи клітини (ріст розтяганням). При цьому

розміри клітин збільшуються в десятки і сотні разів без великих витрат речовин і енергії, оскільки клітина майже на 90 % виявляється заповненою клітинним соком, основним компонентом якого є вода.

Плазмоліз

Якщо клітину помістити в гіпертонічний розчин (наприклад 10%-й розчин сахарози або KNO_3), то, завдяки осмотичним явищам, вода з вакуолі через цитоплазму починає виходити в навколишній розчин. Вакуоль зменшується в розмірах, цитоплазма тягнеться за вакуолею, відділяючись від стінок клітини спочатку в окремих місцях, а потім цілком. Зрештою протопласт у середині клітини утворює овальну грудочку. Явище відставання протопласта від клітинних стінок внаслідок втрати вакуолею води в гіпертонічному розчині називається *плазмолізом*. Простір усередині клітини навколо протопласта, що стиснувся, заповнює розчин, який викликає плазмоліз (*плазмолітик*), він легко проходить через проникну клітинну оболонку.

Звичайно відокремлення протопласта від стінок починається по кутах клітини. У процесі плазмолізу протопласт може мати гладкі опуклі обриси. Такий плазмоліз називається опуклим. У клітинах із дуже в'язкою цитоплазмою відбувається увігнутий плазмоліз. Крайній ступінь увігнутого плазмолізу називається судомним. Якщо плазмолізовану клітину помістити в гіпотонічний розчин або воду, то відбувається *деплазмоліз*. Вода починає надходити в клітину, вакуоль збільшується, протопласт знову притискається до клітинних стінок, витісняючи плазмолітик (рис. 38).

Плазмоліз використовують для визначення осмотичного тиску клітинного соку, в'язкості цитоплазми, а також при перевірці насіння на схожість: живі клітини зародку плазмолізують, а мертві — ні.

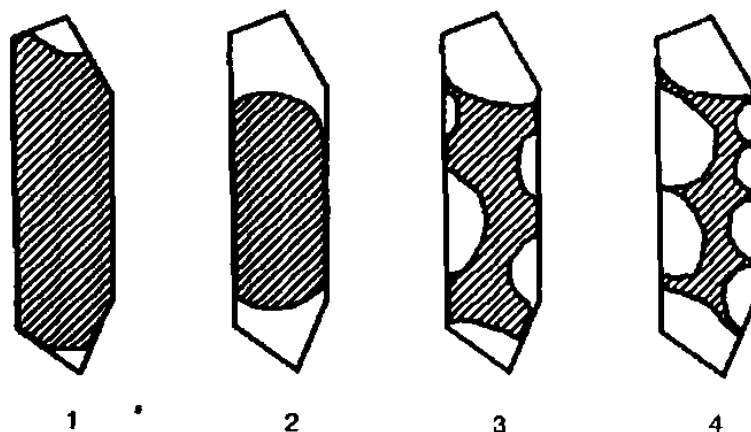


Рис. 38. Форми плазмолізу:

1 — початкова стадія плазмолізу; 2 — опуклий; 3 — увігнутий; 4 — судомний

Склад клітинного соку

До складу клітинного соку входять вода, органічні та неорганічні речовини. Вода є його основним компонентом (до 98 %) і міститься у вакуолях усіх клітин. Склад і кількість інших речовин у клітинному соку залежать від типу клітин, тканин, виду рослин, їх фізіологічного стану і дії факторів зовнішнього середовища. Речовини у вакуолях можуть перебувати у вигляді справжніх розчинів, колоїдних, емульсій, суспензій і твердих відкладень. Клітинний сік частіше має слабкокислу або нейтральну реакцію, зрідка — лужну (кавун, диня).

У клітинному соку різних рослин містяться вуглеводи, білки, амінокислоти, органічні кислоти, глікозиди, дубильні речовини, алкалоїди, терпени, пігменти, мінеральні солі тощо.

У клітинному соку майже всіх рослин присутні *вуглеводи* — цукри (моносахариди і дисахариди) і деякі розчинні полісахариди. Серед моносахаридів у вакуолях частіше зустрічаються глюкоза (виноградний цукор) і фруктоза (плодовий цукор). У суміші вони накопичуються в соку м'якоті плодів (виноград, яблука, груші, сливи, персики, вишні, смородина, агрус та ін.). Із дисахаридів у клітинному соку найчастіше присутня сахароза (буряковий або тростинний цукор). На неї особливо багатий сік коренів цукрового буряку і стебел цукрової тростини (до 20—25 %). З цих рослин одержують харчовий цукор у промислових масштабах. У значній кількості сахароза міститься в стеблах цукрової кукурудзи та цукрового сорго (10—12 %) і в достиглих плодах кавуна, дині тощо. З полісахаридів у клітинному соку зустрічається інулін, що складається із залишків фруктози (бульби жоржин, топінамбура, корені цикорію, кульбаби).

У складі клітинного соку ряду рослин містяться *запасні білки*. Особливо їх багато у дозрілому насінні. Очевидно, ці білки синтезуються на гранулярних мембранах ЕПС і потрапляють у вакуолі за допомогою пухирців Гольджі. З таких вакуолей, багатих на білок, при висиханні в процесі дозрівання насіння утворюються алейронові зерна (пшениця, горох, рицина та ін.). Крім білків, у вакуолях знаходяться різні амінокислоти.

Звичайно *органічні кислоти* присутні в клітинному соку в значній кількості у вільному стані або у вигляді солей. Саме їх присутність визначає кислу реакцію клітинного соку. Найчастіше зустрічаються шавлева, оцтова, яблучна, винна, лимонна кислоти. Наприклад, шавлева кислота міститься в листі солянок, шавлю, ревеню; оцтова — у насінні пшениці, гороху; яблучна — у плодах малини, горобини, яблуках; винна — у плодах винограду, томатів, шовковиці; лимонна — у плодах цитрусових, лимоннику. Листя махорки містять 6—10 % яблучної і лимонної кислот, тому її використовують як сировину для їх одержання. У клітинному соку брусниці і журавлини є бензойна кислота, яка консервує ці ягоди при зберіганні (мочена брусниця).

Глікозиди — це сполуки, що складаються із залишку цукру, пов'язаного з будь-якою речовиною неуглеводної природи. Часто глікозиди мають гіркий смак і специфічний запах, які визначають смакові якості ряду харчових продуктів. Наприклад, гірчиця містить глікозид синігрин, що додає їй специфічного запаху і смаку. Глікозид амігдалін, який має в складі неуглеводної частини синильну кислоту, характерний для насіння рослин родини розових (мигдаль, вишні, сливи, абрикоси, персики тощо). Саме цей глікозид додає кісточкам плодів рожевих запаху гіркої мигдалю. Багато глікозидів використовується для виготовлення лікарських препаратів. Це, наприклад, група серцевих глікозидів, які знаходяться в рослинах наперстянки.

Дубильні речовини, або таніни, присутні в клітинному соку багатьох рослин і накопичуються в порожнині клітин після відмирання їх протопластів. Це безазотисті полімерні сполуки. Значну їх кількість (до 20—30 % і більше) містять кора дерев (дуб, сосна, верба, береза, каштан, акація, евкаліпт та ін.), листя (сумах, чай) та плоди (хурма, айва, терен та ін.). Дубильні речовини мають в'язучі й антисептичні властивості, на цьому засновано їх використання в медицині. Присутністю дубильних речовин пояснюється приємний в'язучий смак ряду харчових продуктів: чаю, вина, кави та ін. А ще ці речовини використовуються для дублення шкір. Зв'язуючи білки шкіри, вони додають їм міцності та еластичності.

Алкалоїди — це гетероциклічні азотовмісні сполуки. Вони мають лужні властивості й утворюють солі з органічними кислотами, які розчиняються в клітинному соку. Алкалоїди спричиняють сильну фізіологічну дію на організм тварин і людини. У малих дозах їх використовують як лікарські препарати, а у великих вони є отрутами. Наприклад, морфін, кодеїн, папаверин з маку снодійного, кокаїн із листків коки, кофеїн із листків чаю, зерен кави, бобів какао, атропін із беладони, дурману, блекоти, термопсин із термопсису та ін. Деякі алкалоїди застосовують для боротьби зі шкідниками сільськогосподарських рослин (нікотин із листків тютюну).

Терпени — це ненасичені вуглеводні. До цієї групи сполук, що містяться в клітинному соку деяких рослин, належать каучук і гута. Каучук присутній у клітинному соку молочників тропічної деревної рослини гевеї, у коренях деяких складноцвітих (кок-сагиз, тау-сагиз). Він утворюється тут у вигляді дрібних гранул. У промислових масштабах його одержують з гевеї і використовують для виготовлення гуми, а в медицині — пластирів і гірчичників. Гута міститься в клітинному соку гваюли, евкомії, деяких видів бересклету. Добувають її з гваюли і використовують на виготовлення ізоляційного матеріалу для покриття підводних кабелів.

Часто клітинний сік має забарвлення, яке надають розчинені в ньому *пігменти*. Серед пігментів клітинного соку найчастіше зустрі-

чаються антоціани й антохлори. Вони близькі за хімічною природою, але різні за кольором.

Антоціани — це найважливіші пігменти рослин, вони забарвлюють квітки, плоди, листки в блакитний, синій, рожевий, червоний, фіолетовий кольори з різними відтінками. Їх забарвлення залежить від концентрації пігменту, від складу суміші пігментів, від присутності в клітинному соку іонів металів (заліза, калію, кальцію, магнію, кобальту та ін.). У кислому середовищі антоціани змінюють забарвлення на червоне, у лужному — синє. Однак у живих клітинах не відбувається різких коливань кислотності, тому такі зміни кольору спостерігають звичайно в експерименті. Якщо до соку вишні, сливи, смородини або столового буряку додати соди, то він набуває синього кольору, а якщо потім долити оцту, розчин стає червоним. Антоціани визначають забарвлення квіток гіацинтів, троянд, айстр, конюшини, незабудок, фіалок, маку тощо, плодів чорної смородини, вишні, винограду, сливи, брусниці, синіх баклажанів тощо, рідше вегетативних органів (корені столового буряку, листки червонокочанної капусти). Зустрічаються антоціани й у листках деяких рослин (клен червонолистий), але вони не завжди помітні, тому що маскуються хлорофілом. І тільки восени, коли руйнується хлорофіл, їх листки червоніють.

Антохлори — це жовті пігменти. Вони менш поширені, ніж антоціани, і забарвлюють головним чином пелюстки квіток (льнянка, первоцвіт) і плоди (лимони, апельсини). Біле забарвлення квіток також пов'язане з присутністю в клітинному соку речовин, близьких за хімічною природою до антоціанів і антохлорів.

Мінеральні речовини містяться в клітинному соку у вигляді солей або іонів — катіонів і аніонів (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} , Cu^{2+} , Fe^{3+} , Zn^{2+} , SO_4^{2-} , Cl^- , NO_3^- , PO_4^{3-} та ін.).

Тверді відкладення в клітинному соку — найчастіше нерозчинні солі кальцію, особливо щавлевокислий кальцій (оксалат кальцію). Він утворюється в результаті зв'язування кальцієм надлишку щавлевої кислоти, яка накопичується у вакуолі в процесі метаболізму клітини. Оксалат кальцію може відкладатися у вигляді поодиноких кристалів (зовнішні луски цибулі), зростків кристалів — друз (листки бегонії), пачок голчастих кристалів — рафід (алоє) або кристалічного піску (листки помідорів, бузини). Найчастіше в рослинах зустрічаються друзи. Рафіди притаманні тільки однодольним. Припускають, що кристали оксалату кальцію відіграють певну захисну роль, тому що надають частинам рослин, які їх містять, твердості, що перешкоджає поїданню їх тваринами. Крім того, щавлевокислий кальцій, очевидно, може включатися в обмін речовин. Наприклад, у недозрілих плодах цитрусових, чорної смородини міститься велика кількість друз. У міру дозрівання плодів друзи поступово зникають (рис. 39).

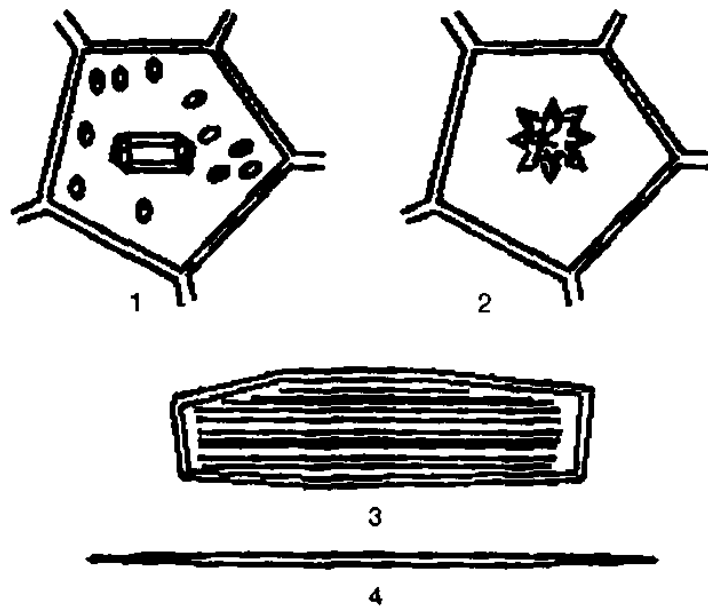


Рис. 39. Форми відкладення оксалату кальцію:

1 — одиночні кристали; 2 — друза; 3 — пачка рафід; 4 — окрема рафіда

У клітинному соку зустрічаються й інші тверді включення: кристали оксалату магнію (тамарикс), гіпсу (деякі водорості), аморфний осад кремнезему (злаки).

Одні сполуки, які містяться в клітинному соку, є запасними поживними речовинами (білки, цукри, інулін). Інші вважають кінцевими продуктами обміну і навіть відходами. Але, мабуть, це неправильно. Ми вже говорили про те, що рослини ощадливо витрачають речовини й енергію і майже не виділяють у навколишнє середовище продуктів свого метаболізму, як це роблять тваринні організми. Велика різноманітність речовин у клітинному соку зовсім не означає, що вони некорисні і не потрібні рослині. Просто функції багатьох із них ще не відомі. Деякі з речовин клітинного соку відіграють захисну роль, перешкоджаючи поїданню рослин шкідниками і зараженню їх патогенними мікроорганізмами (алкалоїди, глікозиди, дубильні речовини та ін.). Каучук і гута затягують рани при ушкодженні рослин. Пігменти забарвлюють квітки і плоди, приваблюючи комах-запилювачів і сприяючи поширенню насіння.

Функції вакуолей

Вакуолі рослинних клітин виконують три основні функції:

1. Запасаюча. У вакуолях відкладаються запасні поживні речовини (вуглеводи, білки, органічні кислоти, амінокислоти та ін.) і продукти життєдіяльності клітини, функції яких різноманітні і поки ще не всі з'ясовані.

2. Осмотична. Завдяки досить високій концентрації речовин у клітинному соку утворюється його осмотичний тиск:

- створюється сисна сила, що забезпечує надходження води в клітину і пересування її з клітини в клітину;
- виникає тургор, що створює опору клітинам і м'яким органам, надає їм міцності та положення в просторі.

3. Лізосомна. Гідролітичні ферменти, присутні у клітинному соку, розщеплюють полімерні речовини і структури, що вже виконали свою роль у клітині та проникають у вакуоль шляхом інвагінації тонопласта. Прості сполуки (цукри, амінокислоти), які утворилися в результаті розщеплення, надходять назад у цитоплазму і знову використовуються в синтетичних реакціях процесів метаболізму.

Клітинна оболонка

Усі клітини рослинних організмів мають тверду еластичну *клітинну оболонку*, або *клітинну стінку*, що є продуктом життєдіяльності протопласта. Наявність клітинної оболонки — істотна ознака, що відрізняє рослинну клітину від тваринної.

Значення клітинної оболонки для рослин дуже велике.

1. Клітинна оболонка визначає форму клітини.

2. Оболонки, особливо тверді й потовщені, служать механічною опорою клітинам і органам рослин.

3. Клітинна оболонка виконує різноманітні захисні функції: захищає протопласт від різних ушкоджень — механічних, шкідниками, тваринами, від проникнення патогенних мікроорганізмів, від втрати води і висихання.

4. Оболонка бере участь в осмотичних властивостях клітини, обмежуючи розтягнення протопласта і запобігаючи його розриву під дією гідростатичного тиску вакуолі.

5. Клітинна оболонка бере участь у транспорті води і розчинених у ній речовин, що долають клітинну стінку, перш ніж потрапити в цитоплазму або при виході з неї.

Склад і будова клітинних оболонок варіює залежно від типу клітин та виду рослин. Змінюються вони й у процесі індивідуального розвитку клітини.

Склад клітинної оболонки

Основними речовинами клітинної оболонки є вуглеводи (целюлоза, геміцелюлоза, пектини), білки і вода. Целюлоза — обов'язковий компонент стінок усіх рослинних клітин. Вона утворює каркас, або кістяк, клітинної оболонки. Геміцелюлоза, пектини і білки складають матрикс оболонки, який оточує целюлозний каркас.

Целюлоза, або клітковина. — вуглевод-полімер. Її мономерами є залишки глюкози. Целюлоза має велику молекулярну масу (до кількох мільйонів) і молекули у вигляді довгих ланцюжків. Целюлоза — дуже інертна речовина, що допомагає їй виконувати захисні функції. Вона не розчиняється в більшості відомих розчинників (кислотах, лугах, органічних розчинниках) і важко гідролізується. Єдиний розчинник, у якому розчиняється клітковина, — реактив Швейцера (розчин оксиду міді в аміаку). З нього клітковина осаджується при підкисленні.

У клітинній оболонці молекули целюлози зібрані в пучки — *мікрофібрили*, у яких вони розташовуються паралельно одна до одної. На поперечному розрізі мікрофібрили мають овальну форму. У центрі молекули клітковини (приблизно 50) чітко упорядковані й утворюють кристалічну решітку. Це — так зване «ядро» мікрофібрили. Навколо кристалічного «ядра» молекули целюлози (близько 100) розміщуються менш упорядковано й складають паракристалічну область. У неї проникають молекули речовин матриксу і води, кількість яких збільшується у напрямі від «ядра» до периферії мікрофібрили (рис. 40). Молекули клітковини мають різну довжину, і лише деякі з них проходять по всій довжині мікрофібрили. Тому в мікрофібрилах є ділянки, де одні молекули закінчуються, а інші починаються. У цих місцях порушується їх кристалічна структура. Таким чином, у цілому целюлоза має напівкристалічну будову.

Мікрофібрили целюлози утворюють каркас клітинної оболонки з великими або меншими проміжками між ними, що залежить від концентрації целюлози в оболонці (від 5—15 до 30—50 % і більше).

Як вже зазначалося вище, синтез целюлози відбувається на зовнішній поверхні плазмалеми. При цьому утворюються не окремі її молекули, а пучки — мікрофібрили, які надходять у клітинну оболонку.

Целюлоза має дуже широке практичне застосування. Її використовують для виготовлення паперу, вати, тканин. Вона є сировиною для хімічної промисловості: з неї виготовляють штучні волокна, шовки, шкіру, лаки, пластмаси, вибухові речовини та ін. Клітковину гідролізують до глюкози, на якій вирощують кормові дріжджі. Крім того, гідролізну глюкозу зброджують і одержують гідролізний спирт, який використовують для виготовлення штучного каучуку.

Геміцелюлоза, або напівклітковина, — менш стійкий аморфний компонент клітинної оболонки. Вона входить до складу матриксу, заповнюючи проміжки між мікрофібрилами. Геміцелюлоза має невелику молекулярну масу (кілька десятків тисяч), розчиняється в лугах і легше гідролізується, ніж целюлоза.

Геміцелюлоза — це суміш вуглеводів-полімерів, мономерами яких є залишки різних моносахаридів (глюкоза, галактоза, маноза, ксилоза, арабіноза та ін.). Багато геміцелюлози в оболонках молодих клітин. У клітинних стінках ендосперму насіння деяких рослин геміцелюлоза

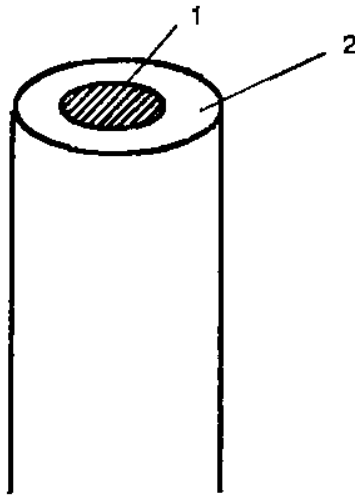


Рис. 40. Схема будови мікрофібрили целюлози:
1 — кристалічне «ядро»; 2 — паракристалічна область

виконує роль запасних поживних речовин і використовується при його проростанні (люпин, пальми).

Пектини, або пектинові речовини, також мають вуглеводну природу. Вони є компонентом матриксу, заповнюючи проміжки між мікрофібрилами, а також склеюють клітини, виконуючи роль міжклітинної речовини. Перебуваючи у колоїдному стані, пектини надають клітинній оболонці еластичності.

Пектинові речовини мають желеутворюючі властивості, на яких засноване приготування варення, джему, фруктових желе, мармеладу, карамельних начинок тощо.

На частку *білків* у клітинній оболонці припадає 5—10 % її маси. До їх складу входить насамперед структурний білок *екстенсин*, який являє собою глікопротеїн. Крім того, в оболонці виявлені деякі білки-ферменти. Припускають, що вони, по-перше, беруть участь у руйнуванні зв'язків між полісахаридами, що сприяє росту клітин розтягненням; по-друге, здійснюють синтез ряду речовин (лігнін), які відкладаються в оболонках клітин спеціалізованих рослинних тканин. Білки клітинної оболонки є компонентом її матриксу.

Речовини матриксу клітинної оболонки синтезуються в апараті Гольджі, упаковуючись в пухирці Гольджі, які рухаються до плазмалеми і виділяють свій вміст в оболонку. Білки утворюються на гранулярних мембранах ЕР, а вуглеводна частина приєднується до їх молекул уже в апараті Гольджі. Готовий екстенсин також переноситься до плазматичної мембрани в пухирцях Гольджі.

Вода в клітинній оболонці пов'язана в основному з матриксом, і лише невелика її частка проникає в паракристалічну область мікрофібрил целюлози. Значення води в оболонці дуже велике. Вона відіграє роль

розчинника і забезпечує транспорт речовин через клітинну стінку: чим більше води в оболонці, тим вища її проникність. Вона утворює колоїдний розчин пектинових речовин. Їх перехід із золю в гель і назад залежить від вмісту води. Вода впливає на взаємодії мікрофібрил целюлози з речовинами матриксу. Змінюючи кількість водневих зв'язків між ними, вона впливає на міцність і еластичність (розтяжність) клітинної оболонки.

Структура клітинної оболонки

У процесі цитокінезу між двома дочірніми клітинами спочатку утворюється пектинова серединна пластинка, а потім на неї з боку кожної клітини накладається первинна оболонка. В одних тканинах вона зберігається протягом усього життя клітин (меристеми, кореневі волоски, мезофіл листка), в інших — після припинення росту клітин на первинну оболонку накладається вторинна (механічні тканини, ксилема) (рис. 41).

Первинна і вторинна клітинні оболонки розрізняються за своїм складом і будовою.

Первинна клітинна оболонка дуже тонка — 0,1—0,5 мкм. До її складу входять целюлози (5—15 %), геміцелюлози (до 30 %), пектини (до 5 %), білки (5—10 %) і багато води (60—90 %). У зв'язку з низьким вмістом целюлози її мікрофібрили в первинній оболонці розташовуються пухко і пов'язані між собою молекулами матриксу. Вважають, що молекули геміцелюлози прикріплюються до поверхні мікрофібрил водневими зв'язками й, у свою чергу, зв'язані з молекулами пектинових речовин. Молекули білка екстенсину також, очевидно, приєднуються до пектинів. У наш час учені пропонують кілька різних схем молекулярної структури первинної клітинної оболонки. Одна з них подана на рис. 42. Вважається, що сітка, утворена мікрофібрилами целюлози і молекулами геміцелюлози, забезпечує міцність клітинної оболонки, а пектинові речовини — її еластичність.

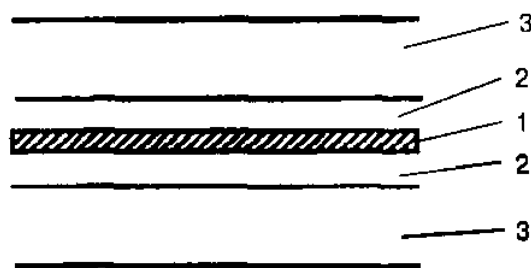


Рис. 41. Шари клітинної оболонки:

1 — серединна пластинка; 2 — первинна клітинна оболонка; 3 — вторинна клітинна оболонка

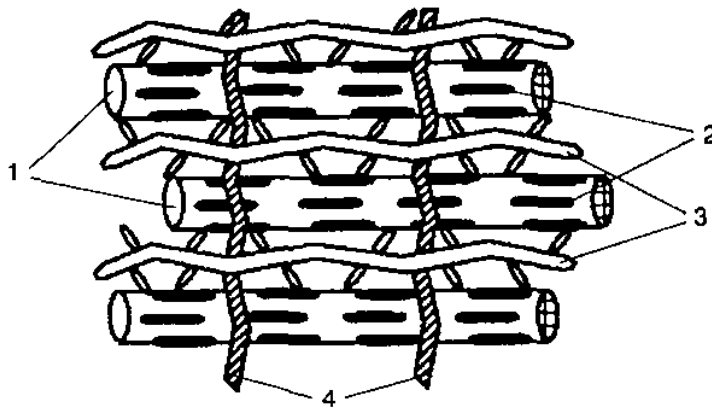


Рис. 42. Схема молекулярної організації первинної клітинної оболонки:
 1 — мікрофібрили целюлози; 2 — молекули геміцелюлози; 3 — молекули пектину; 4 — білкові молекули

Орієнтація мікрофібрил у первинній оболонці залежить від форми клітин. В оболонці паренхімних клітин мікрофібрили розташовуються безладно, а в стінках прозенхімних — перпендикулярно до їх поздовжньої осі, що визначається розташуванням мікротрубочок у цитоплазмі під плазмалемою.

Первинна оболонка неоднакова за товщиною на всій своїй поверхні. Вона має тонкі ділянки, де мікрофібрили розташовані особливо пухко і через які проходять плазмодесми, що з'єднують цитоплазми сусідніх клітин. Ці ділянки називають *первинними поровими полями* (рис. 43). Над ними у вторинній оболонці утворюються пори.

Вторинна клітинна оболонка накладається на первинну зсередини, зменшуючи об'єм порожнини клітини. Це звичайно відбувається після припинення її росту. Вторинна оболонка значно товстіша за первинну — 1—10 мкм, щільніша і шарувата. У ній переважає целюлоза — від 40—50 % до 90—98 % і менше води. Мікрофібрили целюлози укладені щільно. Матрикс складається з геміцелюлози; пектини і білки відсутні.

У вторинній оболонці виділяють три шари, які позначають S_1 , S_2 , S_3 . S_1 — тонкий шар, що прилягає до первинної оболонки, S_2 — середній шар, найтовстіший, S_3 — внутрішній тонкий шар. Вони розрізняються за орієнтацією мікрофібрил. Звичайно в шарах S_1 і S_3 мікрофібрили розташовуються під великим кутом до поздовжньої осі клітини, а в шарі S_2 — під меншим кутом (рис. 44). Іноді у вторинній оболонці відсутній один із шарів, частіше S_3 . Коли шар S_3 сильно розвинений, його називають третинною оболонкою. Шаруватість клітинної оболонки надає їй міцності, що забезпечує виконання нею опорної функції.

Утворення вторинної оболонки називають також *потовщенням*. Причому воно може бути суцільним, а може утворюватися тільки на окремих ділянках первинної стінки. У таких випадках говорять про

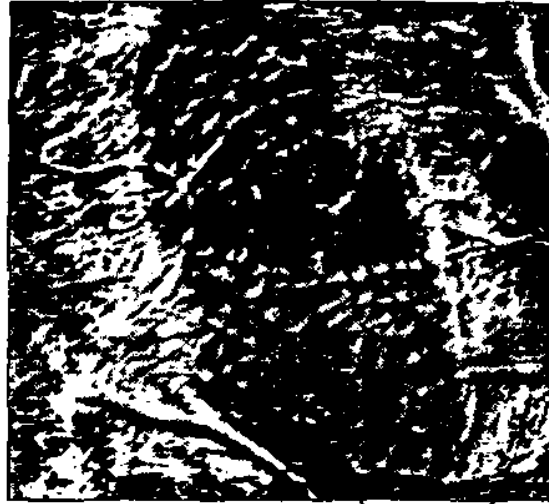
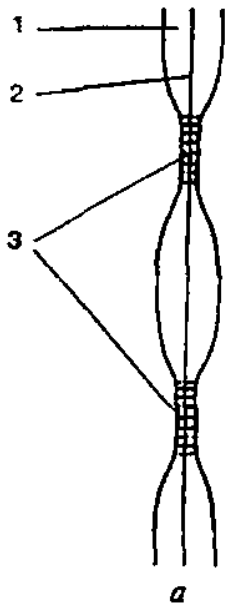


Рис. 43. Первинні порові поля:
a — схема; *б* — електронна мікрофотографія; 1 — первинна оболонка; 2 — середина пластинка; 3 — первинні порові поля

скульптурні потовщення. Вони в основному зустрічаються в клітинах і судинах ксилеми. Це різні кільчасті, спіральні або кільчато-спіральні потовщення (рис. 45). Скульптурні потовщення не перешкоджають росту клітин: їх розтягнення відбувається за рахунок непотовщених ділянок, у яких зберігається первинна оболонка.

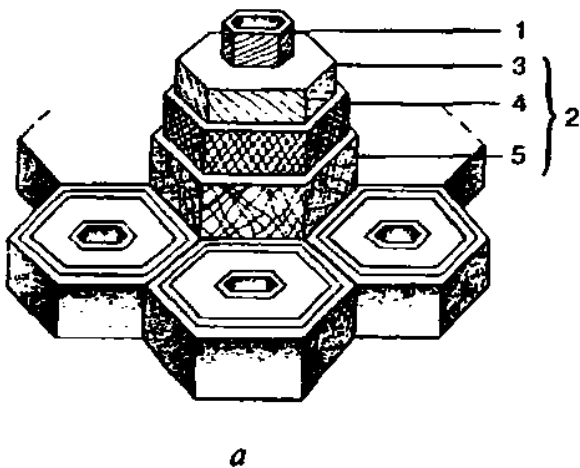


Рис. 44. Будова вторинної клітинної оболонки:
a — схема розташування шарів; *б* — електронна мікрофотографія; 1 — первинна клітинна оболонка; 2 — вторинна клітинна оболонка; 3 — шар S_1 ; 4 — шар S_2 ; 5 — шар S_3

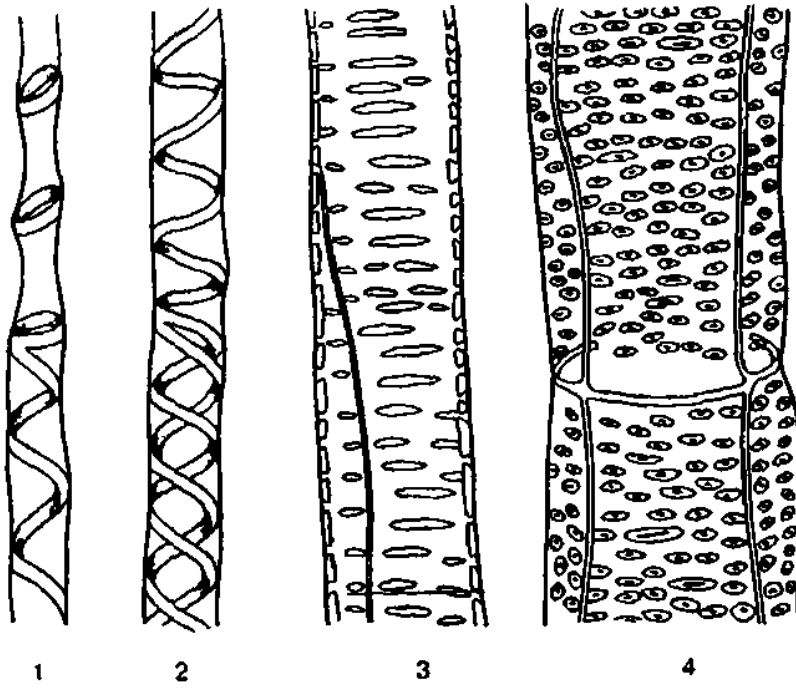


Рис. 45. Скульптурні потовщення клітинної оболонки:
 1 — кільчасто-спіральне; 2 — спіральне; 3 — драбинчасте; 4 — пористе

У деяких клітинах вторинна оболонка утворює численні вирости у бік протопласта — *протуберанці*, які утворюють у клітинних стінках складний *лабіринт*. У результаті утворюється велика поверхня клітинної оболонки і пов'язаної з нею плазмалеми. Така будова оболонки звичайно притаманна клітинам, що транспортують мінеральні й органічні речовини (паренхіма ксилеми і флоєми, видільні тканини). Часто лабіринт утворюється не на всій внутрішній поверхні клітини, а з одного її боку, де активніше відбувається транспорт речовин (рис. 46).

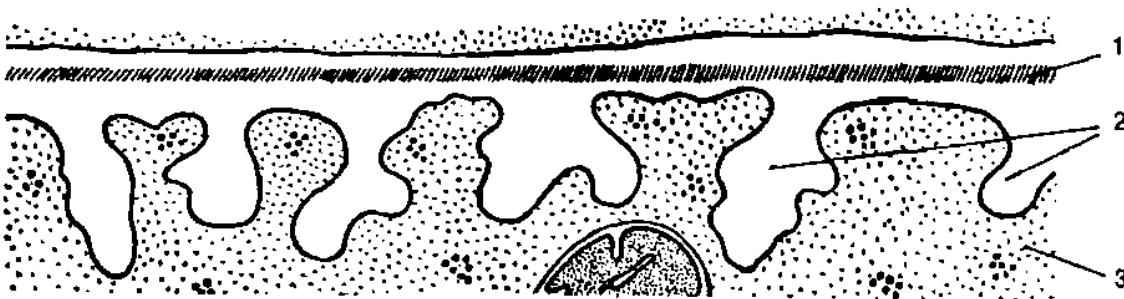


Рис. 46. Схема будови протуберанців клітинної оболонки:
 1 — серединна пластинка; 2 — протуберанці в клітинній оболонці; 3 — цитоплазма

Утворення і ріст клітинної оболонки

У процесі цитокінезу протопласти двох дочірніх клітин, розділених серединною пластинкою, накладають на неї речовини первинної оболонки. Далі первинна оболонка утворюється на поверхні всього протопласта, накладаючись на оболонку материнської клітини. У результаті кожна дочірня клітина формує свою суцільну первинну оболонку. Залишки вихідної оболонки материнської клітини поступово руйнуються в міру зростання дочірніх.

Клітинна оболонка росте в площині й у товщину. Ріст оболонки в площині відбувається шляхом *інтусусцепції* (проникнення). Нові мікрофібрили целюлози, що синтезуються на плазмалемі, вбудовуються між уже наявними в оболонці, зв'язки між якими руйнуються. При цьому активніше ростуть і розтягуються ділянки між первинними поровими полями, які при цьому розсуваються, віддаляючись одне від одного.

Ріст у товщину здійснюється шляхом *аппозиції* (нашарування). Нові мікрофібрили целюлози накладаються зсередини на оболонку. Як правило, ріст оболонки відбувається рівномірно по всій поверхні протопласта. Однак у ряді клітин оболонки ростуть неоднаково. Деякі їх ділянки відрізняються інтенсивнішим ростом. У таких випадках утворюються прозенхімні або розгалужені клітини.

Звичайно вторинна оболонка накладається на первинну зсередини, з боку протопласта, тобто відбувається внутрішнє потовщення. Дуже рідко клітинні стінки мають зовнішні потовщення, що утворюються в тому випадку, коли одна клітина формується всередині іншої (пилкові зерна).

Пори

Вторинна клітинна оболонка не відкладається над первинними поровими полями, а їх оточує. Виникають поглиблення у вторинній оболонці, які називають *порами*. Звичайно пори утворюють пари, тому що в суміжних стінках сусідніх клітин вони розташовуються одна проти одної. У парі пори розділяються *замикаючою плівкою*, або *поровою мембраною*, яка складається із серединної пластинки і первинних оболонок двох сусідніх клітин (рис. 47). На зрізі пори мають вигляд вузьких каналів, що йдуть від порожнини клітини до порової мембрани. Довжина каналів залежить від товщини вторинної оболонки. За формою каналів пори поділяють на прості й облямовані.

Прості пори мають циліндричний канал, діаметр його на всій відстані приблизно однаковий. У деяких клітин порові канали можуть розгалужуватися внаслідок злиття каналів сусідніх пор у процесі потовщення вторинної оболонки. У плані прості пори мають круглясту, овальну або щілоподібну форму. Такі пори характерні для паренхіми, механічної тканини та ін.

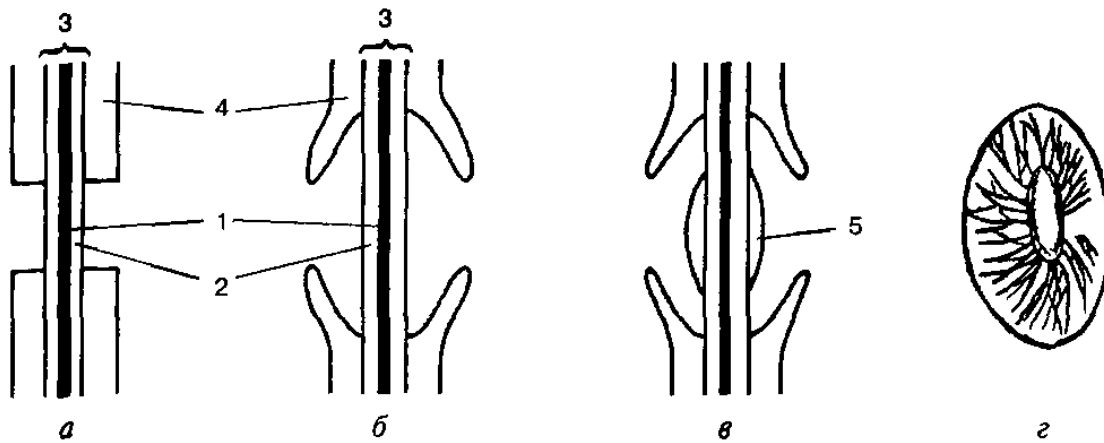


Рис. 47. Типи пор: *a* — прості; *б* — облямовані; *в* — облямовані з торусом; *г* — сітка мікрофібрил целюлози в облямованих порах; 1 — серединна пластинка; 2 — первинна клітинна оболонка; 3 — замикаюча плівка пори; 4 — вторинна клітинна оболонка; 5 — торус

В облямованих порах канал має воронкоподібну форму. Він звужується усередину клітини у зв'язку з ростом в товщину вторинної оболонки. У результаті внутрішній отвір пори, який називають *апертурою*, виявляється вузьким за отвір, що межує з первинною оболонкою. У плані такі пори мають двоконтурні обриси: зовнішній відповідає діаметру каналу в замикаючій плівці, а внутрішній — апертурі (рис. 47). Облямовані пори властиві елементам, які проводять воду (ксилема). Елементи ксилеми мертві, вони втрачають живий вміст. Одночасно руйнуються і плазмодесми в порових мембранах, а також з них зникають геміцелюлози і пектини, залишається тільки сітка з мікрофібрил целюлози, через яку проходить струм води. У багатьох хвойних рослин посередині замикаючої плівки облямованих пор утворюється потовщення — *торус*.

Якщо в парі одна пора є простою, а інша — облямованою, її називають *напівоблямованою*. Такі пари утворюються, наприклад, на межі елементів ксилеми і паренхіми.

Пори, через які проходять плазмодесми, забезпечують транспорт води і речовин із клітини в клітину, не змінюючи міцності клітинної оболонки.

Іноді замикаюча плівка пори руйнується і утворюється наскрізний отвір — *перфорація*. Причому на поровій мембрані може виникати багато дрібних перфорацій.

Фізико-хімічні видозміни клітинної оболонки

У деяких клітин оболонки залишаються незмінними, целюлозними до кінця життя. Однак у багатьох тканин під час диференціювання

клітин мають місце хімічні зміни в складі оболонок, що набувають при цьому нових специфічних властивостей, інакше кажучи, здійснюються фізико-хімічні видозміни: здерев'яніння, окорковіння, кутинізація, ослизнення, мінералізація.

Здерев'яніння, або лігніфікація, — найпоширеніша видозміна оболонок клітин вищих рослин, які закінчили ріст. Вона відбувається при інкрустації їх аморфною речовиною *лігніном*. Це складний полімер фенольної природи, дуже стійкий і важкорозчинний. Відкладаючись у клітинних стінках, лігнін витісняє з них речовини матриксу. У здерев'янілій клітинній оболонці його може міститися до 20—30 %. Однак розподіляється він нерівномірно: найбільше лігніну в серединній пластинці та первинній оболонці, з яких, мабуть, і починається здерев'яніння. У серединній пластинці може накопичуватися до 60—90 % усього лігніну оболонки. У вторинній оболонці його менше, причому кількість його зменшується в напрямку від її зовнішніх шарів до внутрішнього.

Здерев'яніння надає клітинній оболонці твердості та міцності, хоча значно зменшує її еластичність. Лігніфіковані клітинні стінки подібні до залізобетонних, де мікрофібрили целюлози відіграють роль металевих конструкцій, а лігнін — бетону, що їх скріплює. У зв'язку з цим воно мало важливу роль в еволюції рослин, забезпечивши їм опору при виході на сушу.

Клітини зі здерев'янілими стінками втрачають живий вміст, відмирають. Очевидно, це пов'язано з руйнуванням плазмодесм і втратою зв'язку між клітинами. Ще одну важливу властивість надає рослинам лігніфікація: вона консервує клітинні оболонки. Справа в тому, що лігнін дуже слабо і повільно розкладається мікроорганізмами, захищає деревину, в якій багато здерев'янілих елементів, від руйнування.

Здерев'яніння зазнають насамперед механічні тканини і провідна тканина ксилеми. Однак це притаманно і елементам інших тканин (клітини первинної кори, серцевини). Отже, лігнін є важливим чинником, що забезпечує механічну міцність рослин.

Існує також процес роздерев'яніння, хоча він зустрічається в рослинах вкрай рідко. Роздерев'яніння може бути природним і патологічним. Природне роздерев'яніння спостерігається, наприклад, у плодах груші та айви. У м'якушу недостиглих плодів утримуються тверді частинки, що складаються з групи кам'янистих клітин зі здерев'янілими оболонками. При дозріванні відбувається роздерев'яніння і тверді частинки розм'якшуються. Патологічне роздерев'яніння здійснюють паразитичні гриби, розкладаючи лігнін у деревині дерев (трутовики).

Окорковіння відбувається при нагромадженні в клітинних оболонках *суберину* — стійкої полімерної жироподібної речовини. Вона відкладається у вторинній оболонці у вигляді пластинок, що не межують з протопластом, а відокремлюються від нього внутрішнім целюлозним

шаром. Стінки, що окорковіли, стають непроникними для води і газів, і вміст клітин відмирає. Корковіють звичайно стінки клітин покривних тканин і клітин, що відокремлюють ушкоджені ділянки органів. Окорковіння захищає рослину від втрати води, а також від проникнення патогенних мікроорганізмів у внутрішні тканини.

Кутинізація — це відкладання в клітинній оболонці жироподібної речовини *кутину*, схожого за хімічною природою до суберину, але більш стійкого. Кутин звичайно відкладається на зовнішніх стінках клітин шкірки у вигляді плівки — *кутикули*. Іноді кутинові шари розташовуються також у товщі зовнішньої клітинної оболонки. Кутикула непроникна для води і газів і тому захищає листки і молоді стебла від зайвого випаровування. Крім того, вона перешкоджає проникненню в рослину патогенних грибів та інших мікроорганізмів. Кутикула може мати різну товщину. Найтовща вона на шкірці листків рослин посушливих місць.

У деяких рослин до складу кутикули і кутикулярних шарів входить віск. Крім того, він часто відкладається на поверхні кутикули у вигляді дрібних часточок різної форми — зерен, пластинок, паличок, трубочок, гачечків та ін., які утворюють щільний рівномірний шар — *восковий наліт*. Він добре помітний на поверхні ряду органів рослин: у вигляді сизого нальоту (плоди винограду, сливи, листки капусти) або блискучої плівки (плоди вишень, пагони троянд). Восковий наліт підсилює захисні властивості кутикули.

Оболонки пилок зерен і спор багатьох рослин вкриті особливою речовиною — *спорополеніном*, близьким до кутину за природою, але більш стійким. Завдяки винятковій витривалості спорополеніну до нас дійшли неушкодженими пилок і спори викопних рослин, які пролежали в землі сотні років.

Ослизнення пов'язане з тим, що в ряду рослин у клітинних оболонках присутні особливі слизуваті полісахариди. Вони здатні поглинати воду й утворювати дуже в'язкі колоїдні розчини — слизи. Такі слизуваті полісахариди містяться в клітинних стінках насіння (льон, люпин, жито), кореневих чохлаків і волосків, листків деяких рослин посушливих місць. Слизи можуть виділятися крізь оболонки клітин на поверхню органів рослин. Слизи виконують багато функцій. Ослизнення клітинних оболонок насіння сприяє закріпленню його у ґрунті й поглинанню з нього води, полегшує вихід зародка з насіння при проростанні. Слиз, що виділяється на поверхні кореневого чохлака і кореневих волосків, допомагає кореню просуватися в ґрунті, контактувати з ґрунтовими частинками, поглинати з них воду і мінеральні речовини. Ослизнення клітинних оболонок на поверхні листків захищає їх від втрати води в посушливих умовах, а також сприяє поглинанню її з повітря.

Мінералізація — це відкладання в клітинній оболонці мінеральних солей, що поступово витісняють речовини матриксу. Невелика кіль-

кість мінеральних речовин присутня майже у всіх клітинних стінках, і з віком вона зростає. Найчастіше в оболонках відкладається кремнезем (злаки, хвощі, осоки) і вуглекислий кальцій (водорості, волоски кропиви). Причому солі можуть накопичуватися як усередині оболонок, так і на їх поверхні. Мінералізація підвищує жорсткість і твердість клітинної оболонки, захищаючи рослини від поїдання шкідниками і тваринами.

Мацерація

Мацерація — це роз'єднання клітин унаслідок руйнування серединної пластинки.

Розрізняють *повну* і *часткову мацерацію*. При повній мацерації клітини цілком відокремлюються одна від одної, а при частковій — залишаються пов'язаними в певних місцях, де зберігається серединна пластинка. Таким шляхом можуть утворюватися міжклітинники.

Існує *природна* і *штучна мацерація*. Природна відбувається при руйнуванні пектинів ферментами при дозріванні плодів, опаданні плодів і листків, мочінні льону. Правда, в останньому випадку пектинова пластинка, яка склеює волокна льону, руйнується ферментами бактерій, що розвиваються на рослинах при мочінні. Штучну мацерацію можна викликати кип'ятінням рослинних тканин (варіння овочів), обробкою кислотами і лугами (виробництво паперу, виготовлення анатомічних препаратів).

Утворення міжклітинників

Простори в тканинах між клітинами мають назву *міжклітинників*. У них відбувається газообмін у процесах дихання і фотосинтезу, а також випаровування води. За способом утворення міжклітинники поділяються на три типи: *схізогенні*, *рексигенні* та *лізигенні* (рис. 48).

Схізогенні міжклітинники утворюються в результаті часткової мацерації, яка відбувається в місцях, де сходяться кілька клітин. Спочатку дрібні міжклітинники збільшуються в процесі поділу і росту клітин (губчаста тканина листка).

Рексигенні міжклітинники з'являються при розриві клітин і їх відмиранні. У цьому випадку простори між клітинами також збільшуються в процесі їх росту (порожнина в соломині злаків).

Лізигенні міжклітинники виникають при розчиненні (лізисі) групи клітин під дією гідролітичних ферментів. Вони часто мають правильну овальну або круглясту форму і звичайно служать вмістищами ефірних олій і смол (шкірка плодів цитрусових).

Міжклітинники з'єднуються один з одним і утворюють єдину систему, що пронизує рослину.

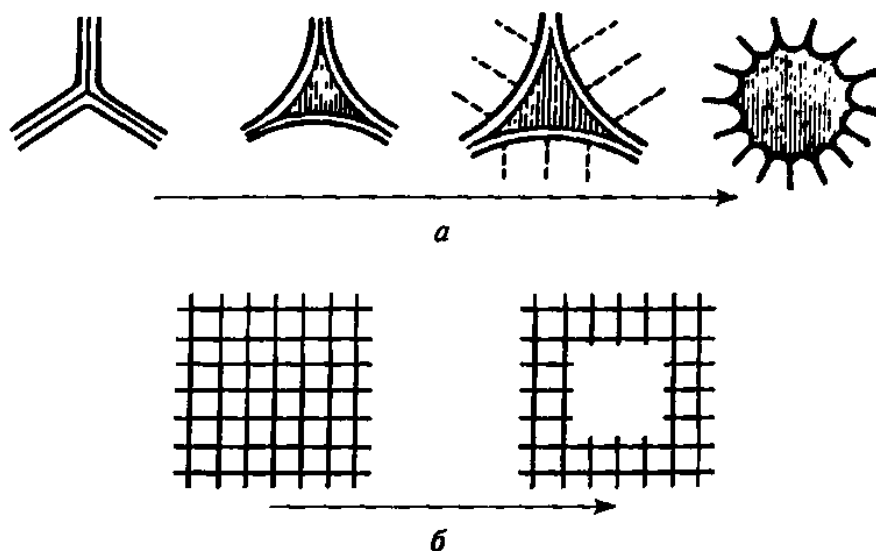


Рис. 48. Схема утворення міжклітинників: *а* — схізогенних; *б* — лізигенних (стрілками показано напрямок процесу)

Тривалість життя клітини

Після ряду поділів клітини втрачають цю здатність і спеціалізуються, пристосовуючись до виконання певних функцій. Тривалість життя диференційованих клітин різна. Одні живуть недовго: живий вміст їх відмирає і залишається тільки оболонка (механічні, провідні тканини). Інші існують протягом усього життя рослини або її органа і гинуть разом з ними (опадання листків, відмирання надземної частини багатьох трав). У будь-якому випадку реалізується генетично запрограмований процес індивідуального розвитку клітини. Наприкінці відбувається її старіння і вона гине.

Генетично запрограмовану смерть клітини називають *апоптозом*. Він відіграє важливу роль як у житті клітини, так і в житті цілої рослини.

Апоптоз у рослинних клітинах відбувається у вигляді ланцюга певних суворо послідовних подій. Спочатку спостерігається конденсація хроматину, розпад ДНК на фрагменти, а потім дроблення ядра на ділянки. Одночасно в клітині спостерігається стискання протопласта й утворення складок на плазмалемі. Відбувається розрив плазмодесм, що призводить до роз'єднання клітин і відокремлення їх одна від одної. Цей процес має велике значення, тому що перешкоджає поширенню патогенів по клітинах рослини. На останньому етапі відбувається руйнування протопласта гідролітичними ферментами лізосом і вакуолей, тобто автоліз. Мономерні речовини, що утворилися, використовуються сусідніми живими клітинами. У такий спосіб очищується порожнина мертвої клітини. Як уже зазначалося, у рослинах міститься багато мерт-

вих клітин, які складаються тільки з одних оболонок, але виконують певні функції (опорну, провідну, захисну).

За участю апоптозу проходять багато процесів у рослині. Наприклад, утворюються судини ксилеми, мертві клітини механічної тканини, відбувається старіння й опадання листя під час листопаду.

Загибель клітини може бути також незапрограмованою, наприклад, при впливі несприятливих умов або проникненні патогенних мікроорганізмів. У цьому випадку мертві клітини відокремлюються від живих захисним шаром клітин з окорковілими оболонками.

Контрольні запитання і завдання

1. Дайте визначення клітини. Чим рослинна клітина відрізняється від тваринної?
2. Що визначає форму й розміри рослинних клітин? Які клітини називають паренхімними, а які прозенхімними?
3. Розкажіть про склад рослинної клітини. Які органели належать до корпускулярних, а які до мембранних?
4. Розкажіть про фізико-хімічні властивості та хімічний склад протопласта.
5. Якими є уявлення про структуру матриксу цитоплазми?
6. Які будова і функції плазмалеми і тонопласта?
7. Охарактеризуйте ендоплазматичну сітку. Які функції вона виконує?
8. Розкажіть про будову і значення плазмодесм.
9. Що ви знаєте про рух цитоплазми?
10. Розкажіть про структуру, функції і походження хлоропластів.
11. Порівняйте три типи пластид.
12. Що ви знаєте про структуру і функції мітохондрій?
13. Яка роль лізосом і локального автолізу в рослинній клітині?
14. Що ви знаєте про апарат Гольджі і його роль у формуванні системи ендомембран?
15. Розкажіть про мікрочастинки рослинної клітини.
16. Охарактеризуйте інтерфазне ядро і його структурні компоненти.
17. Які існують типи поділу ядра? Яке їх значення?
18. У чому особливості поділу рослинної клітини?
19. Які речовини відкладаються в запас у рослинних клітинах? Які форми їх відкладення?
20. Розкажіть про утворення і функції вакуолей.
21. Розкажіть про склад клітинного соку.
22. Розкажіть про склад клітинної оболонки та її функції.
23. Порівняйте склад і будову первинної і вторинної клітинної оболонки.

24. Як відбувається утворення і ріст клітинної оболонки?
25. Що таке пори? Які типи пор ви знаєте?
26. Які ви знаєте фізико-хімічні видозміни клітинної оболонки? Яке значення вони мають для рослин?
27. Що ви знаєте про мацерацію?
28. Розкажіть про утворення міжклітинників.
29. Якою є тривалість життя рослинних клітин? Що таке апоптоз і яке його значення для рослин?

Тести для самоконтролю

1. У вакуолях містяться пігменти:
 - а) хлорофіли;
 - б) каротиноїди;
 - в) антоклори;
 - г) антоціани.
2. Замкнені мембранні пухирці в хлоропластах — це:
 - а) кристи;
 - б) тилакоїди;
 - в) ламели;
 - г) грани.
3. Відкладення в клітинах оксалату кальцію видовженої форми — це:
 - а) кристали;
 - б) друзи;
 - в) рафіди;
 - г) алейронові зерна.
4. В олеопластах запасується:
 - а) олія;
 - б) білок;
 - в) крохмаль;
 - г) нуклеїнова кислота.
5. Подвійною мембраною вкриті:
 - а) ядро та вакуоля;
 - б) мітохондрії та лейкопласти;
 - в) пластиди, мітохондрії та ядро;
 - г) лізосоми, пероксисоми та ядро.
6. Здерев'яніння клітинної оболонки відбувається в результаті відкладення у ній:
 - а) лігніну;
 - б) суберину;
 - в) кутину;
 - г) пектину.

7. Розчин із концентрацією, вище за внутрішньоклітинну, — це:
- а) гіпертонічний;
 - б) ізотонічний;
 - в) гіпотонічний;
 - г) ізоосмотичний.
8. Пластиди, які не містять пігментів, — це:
- а) лейкопласти;
 - б) хлоропласти;
 - в) хромопласти;
 - г) амілопласти.
9. Процес виходу води з вакуолі супроводжується:
- а) деплазмолізом;
 - б) плазмолізом;
 - в) діалізом;
 - г) тургором.

Розділ 2

Тканини

У нижчих рослин (водорості) тіло складається або з однієї клітини, або з багатьох подібних за будовою, кожна з яких виконує однаковою мірою усі притаманні клітині функції. У вищих рослин (мохи, вищі спорові, голонасінні, покритонасінні) організм містить велику кількість різних за структурою і функціями клітин. У квіткових, наприклад, їх нараховують майже 80 типів. В основі організації вищих рослинних організмів лежить принцип спеціалізації клітин, який полягає в тому, що кожна клітина організму виконує не всі властиві їй функції, а тільки деякі, але повніше і досконаліше.

Групи клітин, подібних за будовою, виконуваними функціями і походженням, називають тканинами.

Чітко визначити кожен рослинну тканину і розділити тканини на групи досить важко. Для цього недостатньо одного із визначених принципів, тим більше, що кожний з них не є абсолютним через особливості будови тканин, розміщення їх у рослині і взаємозв'язки у системі рослинного організму. Визначимо ці особливості.

1. Більшість рослинних тканин поліфункціональні; вони виконують дві та більше функції. Наприклад, ксилема не тільки здійснює транспорт води і мінеральних речовин по рослині, але виконує і механічну функцію. Для губчастої тканини листка характерні функції фотосинтезу та транспірації. Епідерма листка захищає внутрішні тканини, здійснює газообмін і транспірацію, а в деяких рослин має ще і видільну функцію.

2. Окремі тканини змінюють свої функції в процесі онтогенезу. Так, серцевина стебла в деяких рослин може бути спочатку запасаючою тканиною, а після потовщення і здерев'яніння клітинних стінок набуває механічної функції. Те саме може відбуватися з паренхімою первинної кори стебла і кореня.

3. У ряді випадків елементи однієї тканини можуть бути розсіяні між клітинами іншої. При цьому вони різко відрізняються за формою і функціями від клітин, серед яких розташовуються. Такі клітини називають ідіобластами. Так, ідіобластами є великі, часто розгалужені клітини механічної тканини, які зустрічаються в м'якуші листка, а також великі клітини, що містять друзи або рафіди, у тканинах стебел і листків.

4. У рослинах існують прості й складні тканини. До простих належать такі, що складаються з однорідних клітин (коленхіма). Складні тканини містять різні за будовою і функціями клітини (епідерма, ксилема, флоема).

5. Клітини однієї і тієї ж тканини можуть мати різне походження. Наприклад, камбіальне кільце в коренях дводольних утворюється частково з перициклу, частково з паренхіми.

Іноді на препаратах під мікроскопом можна бачити групи подібних за формою клітин, що виявляються не справжньою, а псевдотканиною. З неї, наприклад, складаються плодові тіла грибів, утворені щільним переплетенням ниток — гіф. У рослин псевдотканину утворюють тилі — вирости паренхімних клітин, які закупорюють судини ксилеми. Іншими словами, псевдотканина не відповідає визначенню тканин: не має всіх її ознак.

Класифікувати рослинні тканини можна за різними ознаками. Наприклад, їх можна розділити за формою клітин на паренхімні й прозенхімні, за наявністю живого вмісту — на живі й мертві, за здатністю її клітин ділитися — на твірні й постійні, за наявністю міжклітинників — на щільні й пухкі, за типом видозміни клітинної оболонки — на целюлозні, окорковілі, здерев'янілі тощо. Деякі з наведених видів класифікації тканин відомі в історії анатомії рослин, усі вони дуже умовні, хоча в окремих випадках можуть використовуватися, наприклад, при порівняльному описі тканин, вивченні їх розташування в органах і цілій рослині.

В основу сучасної класифікації рослинних тканин покладений комплекс анатомо-фізіологічних ознак — подібність будови, функцій і походження. Розрізняють такі типи рослинних тканин: твірні, покривні, механічні, асимілюючі, поглинаючі, запасаючі, провідні, видільні, тканини провітрювання. Усі тканини, крім твірних, належать до постійних (спеціалізованих). Між спеціалізованими тканинами розмішуються паренхімні клітини, форма, розміри і функції яких різні. Ці клітини називають основною паренхімою.

Кожний з перерахованих типів тканин має свою класифікацію — поділяється на групи. Учені вважають, що в рослинах присутні 20—30 різних тканин. В усіх рослинних тканинах чітко виявляється взаємозв'язок структури і функції.

Деякі тканини розташовуються поруч, взаємодіють одна з одною і тягнуться по всій рослині, утворюють складний комплекс — систему тканин. У рослинах можна виділити принаймні три системи тканин — покривну, провідну і основну. Покривна утворює зовнішній захисний шар рослини, а провідна займає центральну частину її тіла, вона відділена від покривної й оточена основною паренхімою. Система основних тканин включає основну паренхіму, механічні, асимілюючі, запасаючі тканини та ін.

Твірні тканини, або меристеми

Ріст рослин відрізняється від росту тварин двома особливостями. По-перше, рослина має унікальну властивість необмеженого росту:

вона росте протягом усього життя, утворюючи нові клітини. По-друге, рослина характеризується локалізованістю росту в певних місцях — точках росту. У точках росту містяться твірні тканини — меристеми, основною функцією яких є утворення нових клітин шляхом поділу. Крім того, у рослин можливе новоутворення меристем. У таких випадках деякі постійні тканини проходять дедиференціювання і набувають здатності ділитися. На цьому, наприклад, засновані регенерація і вегетативне розмноження рослин.

Будова клітин твірних тканин цілком відповідає їх функціям. Меристеми складаються з дрібних щільно зімкнутих клітин з тонкими целюлозними оболонками, які містять мало целюлози. Меристематичні клітини частіше паренхімні, рідше прозенхімні із загостреними кінцями. Протопласти клітин містять великі ядра, інші клітинні органели (ЕР, пластиди, мітохондрії), перебувають у стадії формування. Вакуолей або зовсім немає, або вони дуже дрібні.

Зародок у насінні складається цілком із меристематичних тканин. У процесі росту і розвитку з нього рослини меристеми зберігаються на верхівках пагонів і кінчикках коренів. Ці точки росту називають конусами наростання. Крім того, у злаків меристеми зберігаються в основі міжвузля пагонів, утворюючи вставні, або інтеркалярні, зони росту.

За зовнішнім виглядом усі меристематичні клітини конуса наростання подібні, але насправді вони різноякісні. На самій верхівці перебувають ініціальні клітини, або ініціалі. У мохів, хвощів, деяких папоротей є одна ініціальна клітина, у голонасінних і квіткових — ціла група. Їх основна функція — ділення. Кожна ініціальна клітина поділяється на дві дочірні. Обидві вони ростуть, досягаючи форми і розміру материнської. Одна з них залишається ініціальною, а інша після декількох поділів утворює клітини — похідні ініціалей, що на деякій відстані від конуса наростання диференціюються в клітини постійних тканин (рис. 49).

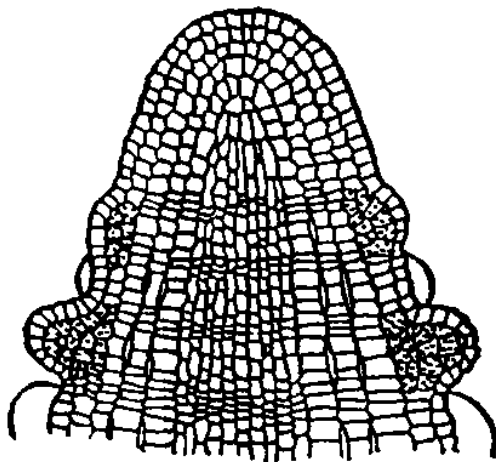


Рис. 49. Меристема в конусі наростання стебла

Таким чином, меристеми складаються з ініціальних клітин та їх похідних. Ініціали разом із найближчими похідними складають *промеристеми*, які розташовуються у верхній частині конуса наростання. Якщо ініціали здатні ділитися нескінченно довго, протягом усього життя рослини (а це іноді сотні і навіть тисячі років), то чим далі від них перебувають їх похідні, тим меншу кількість разів до диференціювання і спеціалізації вони діляться.

Меристеми класифікуються за розташуванням у рослині та за походженням.

За розташуванням у рослині розрізняють верхівкові, бічні й вставні меристеми. До *верхівкових* належать твірні тканини конуса наростання стебла і кореня; до *бічних*, або латеральних, — прокамбій, камбій, що утворює луб і деревину, корковий камбій, які окремими тяжами або суцільним кільцем розташовуються по колу стебла або кореня. *Вставні* меристеми перебувають в основі міжвузля пагонів і листків (злаки, хвощі, деякі зонтичні). Вони відрізняються від верхівкових деякими особливостями. По-перше, у них немає ініціалей; по-друге, їх меристематична діяльність менш тривала; по-третє, у них є деякі диференційовані елементи, наприклад провідні. Верхівкові й вставні меристеми здійснюють ріст стебла і кореня в довжину, бічні — у товщину (рис. 50).

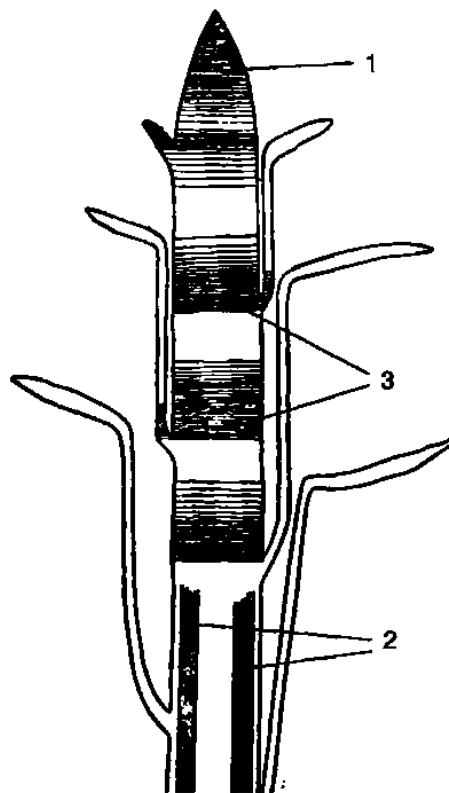


Рис. 50. Схема розташування різних меристем у пагоні:
1 — верхівкова; 2 — бічні; 3 — вставні

За походженням меристеми поділяють на первинні й вторинні. Первинні меристеми походять із твірної тканини зародка (верхівкові і вставні меристеми, прокамбій). Вторинні меристеми утворюються з первинних або з постійних тканин, які набули здатності до поділу (корковий камбій, камбій, що утворює луб і деревину). До вторинних належать також раневі меристеми, які виникають при ушкодженні тканин і органів. Загоєння рани починається з інтенсивного поділу паренхімних клітин, розташованих під нею. Часто з раневої меристеми утворюється корковий камбій, що відкладає корок, який відокремлює ушкоджене місце від глибше розташованих тканин, захищаючи їх від проникнення крізь рану патогенів.

Постійні тканини, утворені первинними меристемами, називають первинними. До них, наприклад, належать усі тканини первинної будови стебла і кореня, пластинки листка. Однодольні рослини, як правило, повністю складаються з первинних тканин. Постійні тканини, що утворилися з вторинної меристеми, належать до вторинних (вторинний луб, вторинна деревина, перидерма).

Покривні тканини

На поверхні всіх органів рослин знаходяться покривні тканини. Основна їх функція — захисна. Вони захищають внутрішні тканини від несприятливих факторів: механічних впливів, різкої зміни температур, проникнення шкідників і патогенних мікроорганізмів, зайвого випаровування та висихання. Крім захисної, покривні тканини виконують й інші функції — газообміну, транспірації, виділення, поглинання тощо.

Розрізняють первинну, вторинну і третинну покривні тканини.

Епідерма (епідерміс), або шкірка, — первинна покривна тканина. Вона покриває листки, квітки, плоди, а також стебла при їх первинній будові. У процесі еволюції епідерма виникла при виході рослин на сушу як тканина, що захищає їх від втрати води і висихання. В онтогенезі шкірка диференціюється із зовнішнього шару меристеми конуса наростання, який називають протодермою.

Шкірка, як правило, одношарова. Рідко у рослин посушливих місць (олеандр, фікус) зустрічається епідерма з двох або трьох шарів клітин.

Епідерма виконує в основному всі перераховані вище функції покривних тканин. З поліфункціональністю пов'язана різноманітність її структур, тобто шкірка — складна тканина. Вона складається з таких компонентів:

1. Основна тканина, клітини якої утворюють велику частину її поверхні.
2. Продихи і зв'язані з ними побічні клітини.
3. Різні вирости (волоски).

Клітини основної тканини шкірки паренхімні, щільно зімкнуті, іноді мають звивисті стінки, що сприяє міцнішому їх з'єднанню. Епідерма органів, витягнутих у довжину (стебла, черешки, ланцетоподібні листки), складається з клітин, подовжених паралельно поздовжньої осі органа. Бічні й внутрішні стінки клітин тонкі целюлозні, зовнішня — потовщена і вкрита кутикулою (рис. 51). Часто зверху кутикули лежить восковий наліт, що, як і шар кутину, зменшує випаровування води з поверхні органа, а в рослин вологих місць перешкоджає змочуванню водою, накопичення якої на листках може сприяти розвитку грибів і бактерій. Шар воску буває достатньо товстим. Так, на листках деяких пальм він досягає 5 мм у товщину. Його збирають і використовують для виготовлення свічок, шампунів, пластирів.

Основні клітини епідерми живі, мають протопласт і велику центральну вакуолю. З пластид їм притаманні лейкопласти. Хлоропласти зустрічаються рідко, в основному у водних рослин і в рослин, які виростають у дуже затінених умовах. Однак у наш час деякі вчені визнають, що клітини основної епідерми в більшості випадків містять не лейкопласти, а хлоропласти зі слабо розвинутою системою мембран, дуже низьким вмістом хлорофілу і низькою фотосинтетичною активністю.

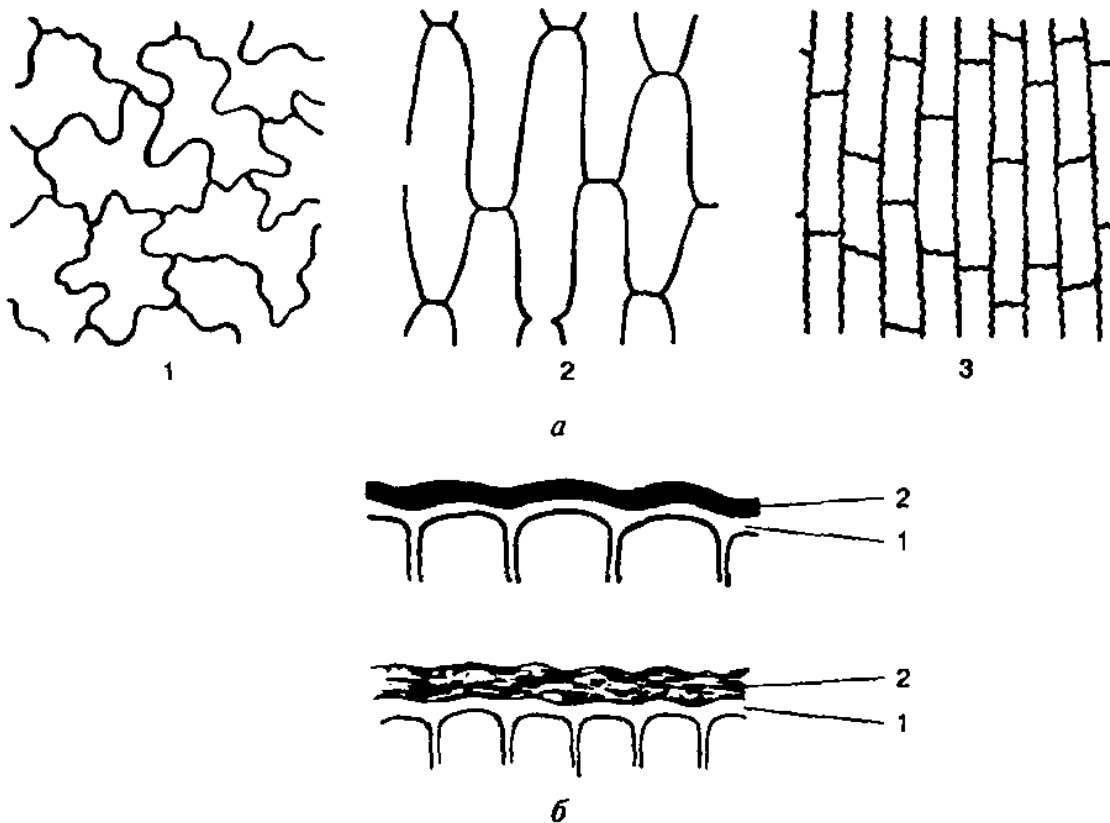


Рис. 51. Епідерма:

a — клітини основної тканини: 1 — піона; 2 — хлорофітуму; 3 — яглиці;
б — зовнішня стінка епідермальних клітин із кутикулою: 1 — зовнішня стінка;
 2 — кутикула

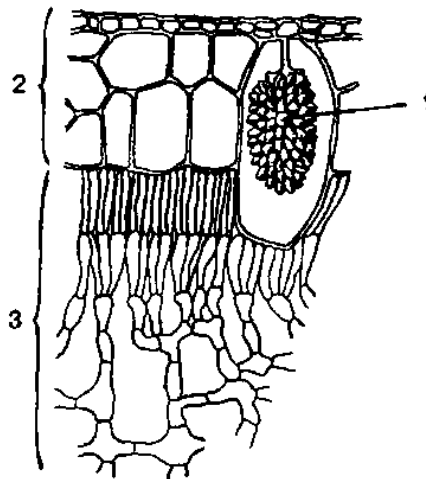


Рис. 52. Цистоліт у листку фікуса:
1 — цистоліт; 2 — епідерма; 3 — м'якуш листка

Клітинний сік вакуолей основної епідерми іноді забарвлений пігментами, частіше антоціанами.

У деяких рослин в епідермі серед звичайної основної тканини зустрічаються клітини особливо великих розмірів, які містять *цистоліти*. Верхня стінка таких клітин утворює виріст — целюлозний мішечок, пронизаний каналцями. У каналцях накопичується вуглекислий кальцій, у результаті чого виходить гронаподібна структура — цистоліт. Він підвішений до стінки на целюлозній ніжці, просоченій кремнеземом. Цистоліти надають листкам твердості (фікус, філодендрон, кропива). Крім того, можливо, що карбонат, який міститься в них, є резервом кальцію, необхідного в метаболізмі рослин (рис. 52).

Газообмін між внутрішніми тканинами рослин і зовнішнім середовищем, а також випаровування води в епідермі здійснюються через спеціальні утворення — *продихи*. Продих — це щілина, оточена двома *замикаючими* клітинами. Ці клітини мають бобоподібну форму і нерівномірно потовщені целюлозні оболонки. Стінки, що прилягають до продихової щілини, потовщені, інші — тонкі. На поперечному зрізі щілина між замикаючими клітинами розширюється воронкоподібно назовні й усередину органа. Ці розширення називають, відповідно, *переднім* і *заднім двориками* (рис. 53). Оболонки замикаючих клітин вкриті кутикулою. На поперечному зрізі видно її дзьобоподібні виступи, що нависають над двориками.

Замикаючі клітини живі: мають протопласт із хлоропластами і великою кількістю мітохондрій, а також велику центральну вакуолю.

У деяких рослин поруч із замикаючими розташовуються так звані *побічні клітини*, які відрізняються за формою від основних клітин шкірки. Вважають, що вони сприяють транспорту води в замикаючі клітини. Замикаючі й побічні клітини утворюють *продиховий апарат*.

Рослини здатні регулювати кількість води, що випаровується, збільшенням або зменшенням розмірів продихової щілини — шляхом її відкривання і закривання. Продихові рухи здійснюються осмотичним шляхом. У замикаючі клітини активно, тобто з витратою енергії, надходять із навколишніх клітин іони калію, що веде до зростання осмотичного тиску в їх вакуолях. Унаслідок чого замикаючі клітини поглинають воду, збільшується їх об'єм і тургор: тонкі стінки розтягуються і тягнуть за собою потовщені — продихи відкриваються. Відтік іонів калію з вакуолей замикаючих клітин відбувається пасивно. При цьому спадає осмотичний тиск у вакуолях, клітини втрачають воду, напруга тонких стінок зменшується, потовщені стінки зближуються — продихи закриваються. Відкриванню-закриванню продихів сприяє також радіальне розташування мікрофібрил целюлози в оболонці замикаючих клітин (рис. 53). Рух продихів регулюється рядом факторів: світлом, забезпеченістю рослин водою, концентрацією вуглекислого газу в міжклітинниках.

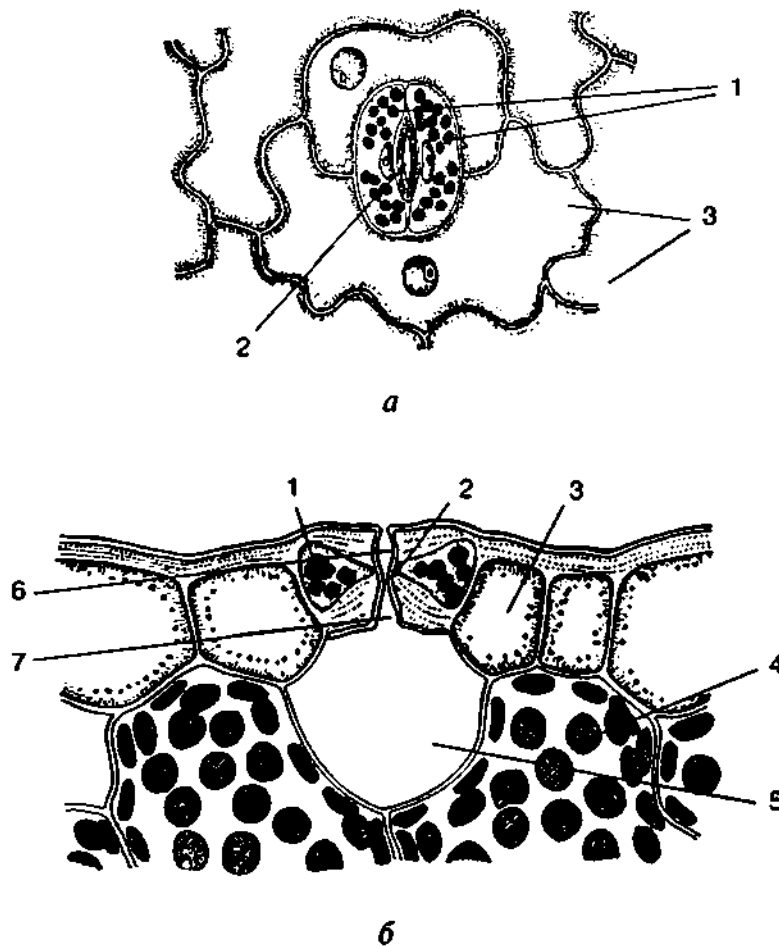


Рис. 53. Продихи в епідермі дводольних:
a — у плані; *б* — на поперечному зрізі; 1 — замикаючі клітини продихів; 2 — продихова щілина; 3 — основні клітини епідерми; 4 — клітини м'якуша листка; 5 — підпродихова порожнина; 6 — передній дворик; 7 — задній дворик

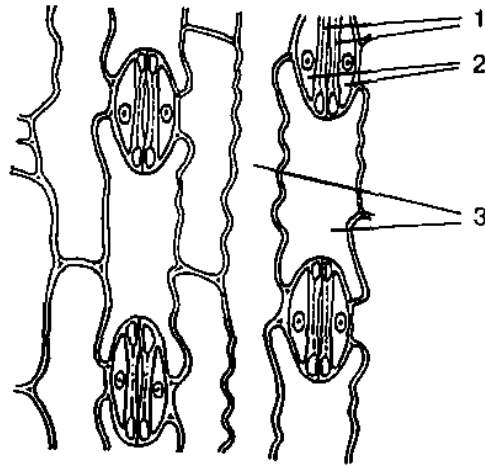


Рис. 54. Продихи в епідермі однодольних:

1 — замикаючі клітини продихів; 2 — побічні клітини; 3 — основні клітини епідерми

У деяких рослин (злаки) замикаючі клітини мають гантелеподібну форму. Стінки їх потовщені посередині й тонкі на кінцях. При поглинанні клітиною води тонкостінні ділянки розтягуються, тягнучи за собою потовщені, які зближуються, продихова щілина відкривається. У таких продихів поруч із замикаючими клітинами розташовуються побічні (рис. 54).

Звичайно замикаючі клітини утворюються з однієї ініціальної клітини продиху, яка ділиться на дві дочірні. Між ними в результаті часткової мацерації виникає щілина. Під продихом розташована повітряна порожнина, яка сполучається з внутрішніми міжклітинниками.

Продихи розміщуються на всіх надземних органах рослин, але особливо багато їх в епідермі листових пластинок — кілька сотень на 1 мм^2 . Продихи розташовані переважно на нижньому боці листка. У рослин, листи яких розташовані під гострим кутом до стебла, продихи є на обох боках листка, але все одно на нижньому їх більше. У дводольних продихи безладно розкидані в епідермі, а в однодольних вони розміщуються правильними рядами. Рядами продихи розташовуються й у шкірці стебел. У рослин, які ростуть у посушливих умовах, продихи розташовані в заглибинах: замикаючі клітини розташовуються нижче рівня основних клітин епідерми.

У багатьох рослин клітини епідерми утворюють вирости — *волоски*, або *трихоми* у вигляді горбків, сосочків, щетинок, зірчастих лусочок, кущиків (яблуня, хміль, фіалка, підмаренник, лох, коров'як та ін.). Волоски створюють опушеність органів рослин. Причому опушеність пластинок листка може бути різною: як правило, більше волосків розвивається на нижньому боці листка. На стеблі волоски іноді розміщуються рядами. Волоски можуть бути одноклітинними і багатоклітинними (рис. 55). Вміст їх клітин часто відмирає, і вони заповнюються

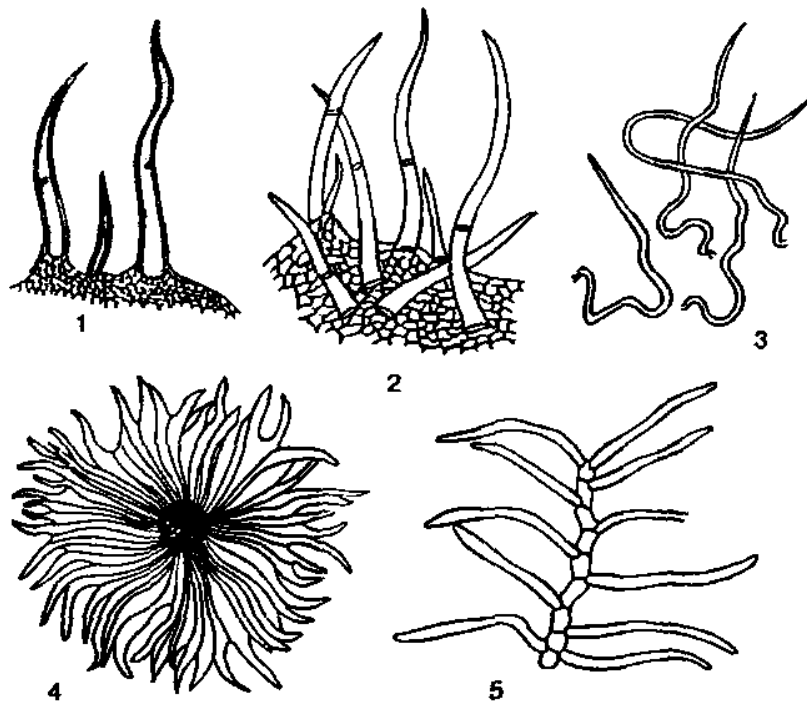


Рис. 55. Епідермальні волоски (трихоми):
 1 — наперстянки; 2 — картоплі; 3 — яблуні; 4 — лоха; 5 — коров'яка

повітрям. Такі волоски мають звичайно білий або сіруватий колір і, відбиваючи сонячні промені, захищають листя від перегріву і зайвого випаровування. Крім того, довгі тверді густо розташовані волоски перешкоджають поїданню листків комахами-шкідниками, а іноді й травоядними ссавцями. Пекучі волоски, що розміщуються на епідермі ряду рослин, розглядаються в підрозділі про видільні тканини.

З ростом і розвитком рослин епідерма змінюється вторинною покривною тканиною — *перидермою*. Звичайно наприкінці літа клітини шкірки стебла або живі клітини, що лежать під шкіркою, набувають здатності до ділення і перетворюються у вторинну твірну тканину — *корковий камбій*, або *фелоген*. Клітини фелогену діляться паралельно поверхні й відкладають назвні численні шари корка (фелеми), а всередину — один-два шари живої тканини фелодерми. Таким чином виникає комплекс тканин — корок, фелоген, фелодерма, який називають *перидермою* (рис. 56). Власне покривну функцію в цьому комплексі виконує корок, а корковий камбій, що складається з одного шару клітин, постійно продукує її. Корок складається з правильних радіальних рядів щільно зімкнутих клітин, в оболонках яких відсутні пори. Стінки клітин просочуються суберином, корковіють, вміст їх відмирає, і вони заповнюються повітрям, що надає корку властивості слабкої теплопровідності. Покрив із корка захищає рослини від різкої зміни температури, проникнення мікроорганізмів і висихання.

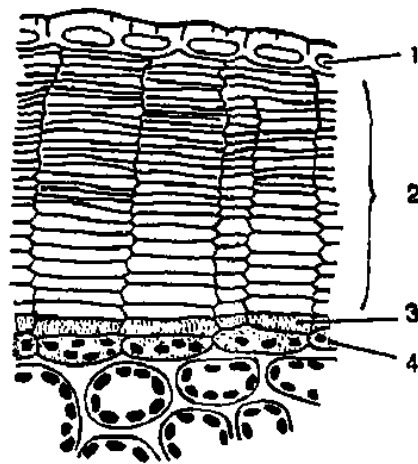


Рис. 56. Перидерма черемхи:

1 — залишки епідерми; 2 — пробка; 3 — фелоген; 4 — фелодерма

Клітини корка можуть заповнюватися смолами і набувати коричневого або жовтого забарвлення. У берез у порожнині клітин корка відкладається біла речовина бетулін, завдяки якій їхні стовбури мають білий колір. Товстий шар корка, що виростає на стовбурі коркового дуба, відрізняється еластичністю і використовується як термо- і звукоізоляційний матеріал.

Перидерма формується на стеблах і коренях дводольних і голонасінних при їх вторинному потовщенні. Крім того, перидерма утворюється на ушкоджених ділянках тіла рослин (ранева перидерма) та ізолює глибші тканини від несприятливого впливу середовища, насамперед від проникнення патогенів.

Газообмін і транспірація в корку здійснюються через *сочевички*, що приходять на зміну продихам у процесі утворення перидерми. Під продихом або під групою продихів починають ділитися клітини, утворюючи пухку тканину з круглястих тонкостінних безхлорофільних клітин, яка піднімає шкірку і розриває її. Виникає заглибина у вигляді кратера, оточеного валиком, — *сочевичка*. Клітини, які заповнюють сочевичку, внаслідок мацерації втрачають зв'язок одна з одною, округлюються, часто корковіють, утворюючи *заповнюючу*, або *виповнюючу*, тканину. Через неї відбувається провітрювання внутрішніх тканин рослини (рис. 57).

Під сочевичкою закладається фелоген, що змикається з фелогеном перидерми і продукує нові клітини заповнюючої тканини. Напередодні зими фелоген сочевички утворює замикаючий шар корка, який захищає рослину від висихання. Однак дерева навіть узимку не бувають закриті герметично: у замикаючому шарі є невеликі вузькі міжклітинники, через які відбувається мінімальний газообмін. Навесні замикаючий шар розривається під напором заповнюючої тканини, що розростається під ним. Сочевички знову починають нормально функціонувати.

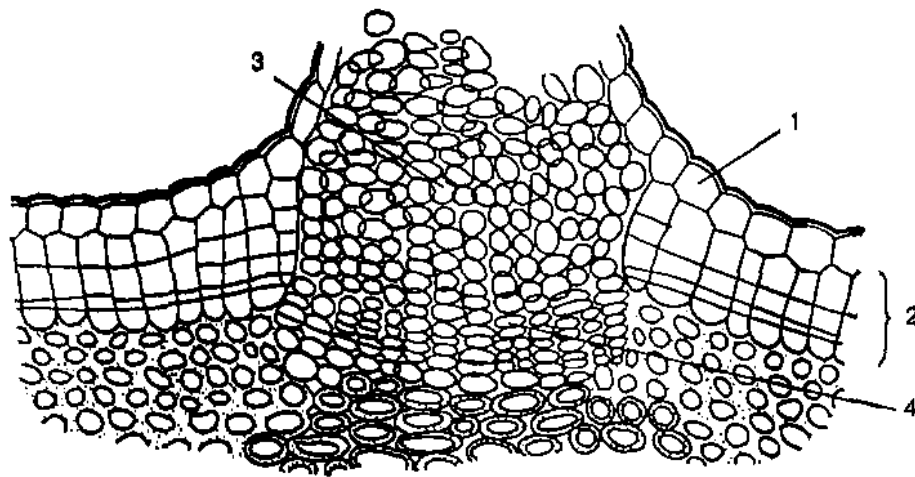


Рис. 57. Сочевичка в перидермі бузини:

1 — залишки епідерми; 2 — перидерма; 3 — заповнююча тканина; 4 — фелоген сочевички, який формує замикаючий шар корка

Сочевички виступають над поверхнею корка у вигляді різноманітних горбків. Вони можуть бути круглястими, довгастими, ромбоподібними, розташовуватися на стеблі безладно чи рівномірними рядами — поздовжніми або поперечними. З часом форма і розміри сочевичок можуть змінюватися. Особливо великі сочевички в берези. Вони розтягуються по колу стовбура (до 15 см), утворюючи чорні риски на білому корку.

У деяких дерев (осика, бук, ліщина) перидерма зберігається до кінця життя. Зсередини фелоген відкладає все нові й нові шари, а зовні клітини корка розриваються і злушуються. При цьому поверхня стовбура залишається гладкою.

У більшості дерев згодом перидерма змінюється на третинну покривну тканину — кірку. У таких рослин за утворенням першої перидерми глибше закладається новий корковий камбій і з'являються нові перидерми. Живі тканини між шарами перидерми, позбавлені води і поживних речовин, відмирають. Утворюється комплекс мертвих тканин, що містить перидерми, який і називається кіркою. Перидерми можуть закладатися концентричними колами. При цьому зовнішні шари кірки під напором зсередини тріскаються і злушуються у вигляді поздовжніх смуг. Така кірка називається *кільчастою* (виноград, кипарис, евкаліпт). Однак частіше нові перидерми закладаються не суцільним кільцем, а увігнутими дугами. При цьому зовнішні шари кірки злушуються у вигляді лусок — *луската* кірка (дуб, в'яз, береза, платан) (рис. 58).

Для рослин кірка є надійнішим захистом, ніж перидерма, захищаючи їх ще від перегріву й опіків у випадку лісових пожеж.

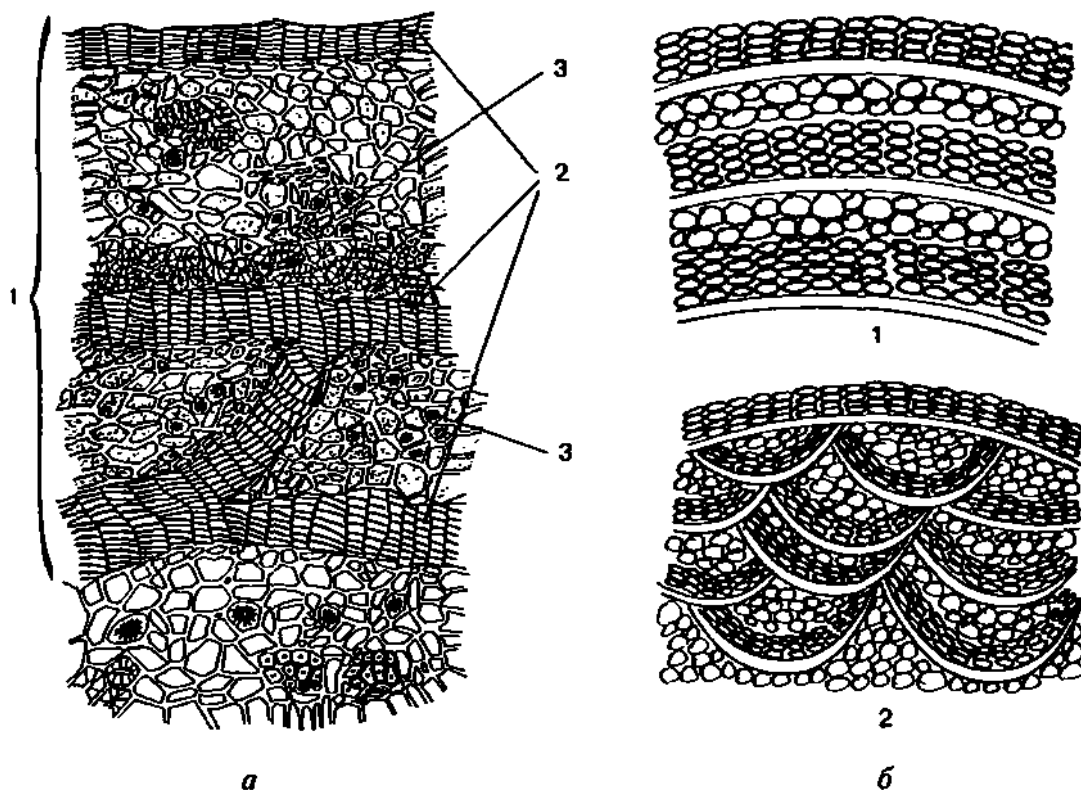


Рис. 58. Кірка:

a — схема будови кірки: 1 — кірка; 2 — перидерми; 3 — мертві тканини між перидермами; *б* — типи кірки: 1 — кільчаста; 2 — луската

Механічні тканини

Водні рослини (водорості) не потребують опори — їх підтримує вода, щільність якої набагато перевищує щільність повітря. У невеликих рослин, що живуть на суші у вологих умовах, опорою є міцна пружна клітинна оболонка і тургор клітин (мохи). Для великих за розміром наземних рослин такої опори недостатньо, хоча і вона відіграє певну роль. Після виходу рослин на сушу в процесі еволюції в них виникли спеціалізовані *механічні тканини*, що підтримують тіло рослин, надають йому форми і положення в просторі. Власне, завдяки механічним тканинам стало можливим збільшення розмірів тіла рослин аж до високих дерев (сосна, дуб, евкаліпт, секвоя).

Основною особливістю механічних тканин, пов'язаною з їх функцією, є наявність потовщених клітинних оболонок, які часто дерев'яніють. Механічні тканини називають ще опорними, або арматурними. Рослину можна порівняти із залізобетонною конструкцією, де механічні тканини подібно до металевої арматури занурені в пружну масу живих клітин, утворюючи напрочуд міцну структуру рослинного організму.

Розрізняють два види механічних тканин — коленхіму і склеренхіму.

Коленхіма складається з більш-менш витягнутих клітин (до 1—2 мм). Клітини живі: містять усі компоненти протопласта, у тому числі хлоропласти, а також центральну вакуолю. Клітинні стінки целюлозні, містять багато геміцелюлоз, пектинів і води (до 60—70 %), мають нерівномірне потовщення. За типом потовщень виділяють три групи коленхіми: куткову, пластинчасту і пухку. Стінки *куткової коленхіми* потовщені в кутах, де сходяться кілька клітин (стебла гречки, гарбуза, шавлю). У клітин *пластинчастої коленхіми* потовщені тангентальні стінки (стебла соняшнику), а в пухкої — стінки, що прилягають до міжклітинників (стебла мати-й-мачухи, беладони). Зустрічається коленхіма змішаного типу: кутково-пластинчаста, кутково-пухка та ін. Нерівномірність потовщення оболонок не перешкоджає росту клітин за рахунок непотовщених ділянок і росту органів, які містять коленхіму. Коленхіма звичайно зустрічається в дводольних рослин у молодих органах, що ростуть. В однодольних рослин коленхіма, як правило, відсутня (рис. 59).

Склеренхіма — основна механічна тканина рослин. Вона характерна як для однодольних, так і для дводольних. Клітини її, як правило, мертві, з дуже товстими здерев'янілими оболонками і простими порами. Склеренхіму поділяють на дві групи: волокна і склереїди.

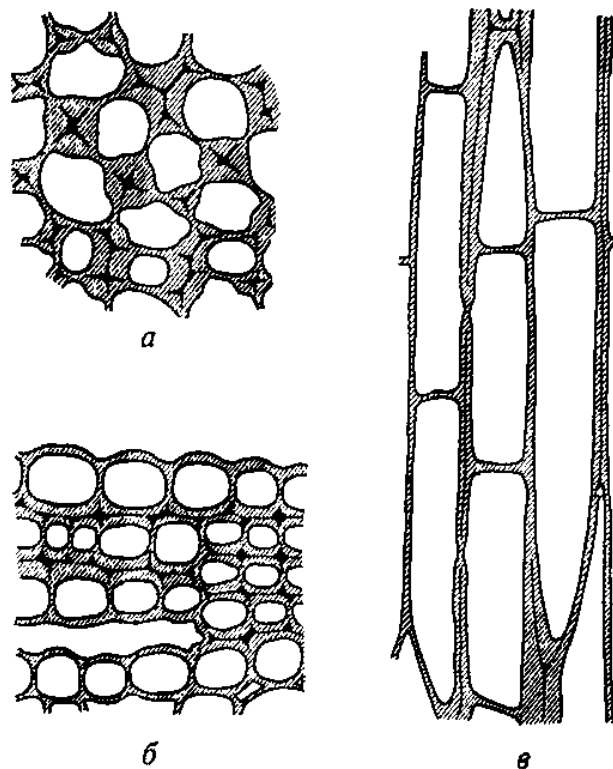


Рис. 59. Коленхіма:
a — куткова; *b* — пластинчаста; *в* — пластинчаста на поздовжньому зрізі

Склеренхімні волокна являють собою довгі прозенхімні клітини із загостреними кінцями. Стінки їх здерев'янілі, потовщені: діаметр внутрішньої порожнини може бути меншим за діаметр товстої оболонки. Пори в них прості, щілиноподібні і розташовуються під кутом до поздовжньої осі клітини. Живий вміст волокон рано відмирає, тому клітини мертві. Склеренхімні волокна — дуже міцна тканина. За міцністю вона наближається до сталі, але поступається їй за пружністю і пластичністю. По рослині волокна проходять не поодинокі, а пучками, в яких окремі клітини закінчуються на різному рівні, перекриваючи одна одну, це ще більше підвищує міцність тканини (рис. 60).

Склеренхімні волокна, що проходять у лубі, називають *луб'яними*, а ті, що проходять у деревині, — *деревинними*, або *лібриформом*. Луб'яні волокна значно довші за лібриформ і більше потовщені. Волокна можуть розташовуватися не тільки поруч із провідними тканинами (луб і деревина), але й у первинній корі стебла під шкіркою у вигляді суцільного кільця або окремих тяжів, а також у жилках листу.

Луб'яні волокна ряду рослин використовуються як сировина для текстильної промисловості (льон, рамі, кендир, кенаф, коноплі та ін.). При цьому цінується довжина волокон і менше їх здерев'яніння. Волокна рамі (до 420 мм), льону (до 60 мм), кендирю (до 55 мм) довгі, слабо здерев'янілі, використовуються для виготовлення високоякісних тканин. Волокна конопель (до 40 мм), канатника менш довгі, здерев'янілі, тому вони йдуть на виготовлення грубих тканин, мотузок, канатів, шпагату, клоччя.

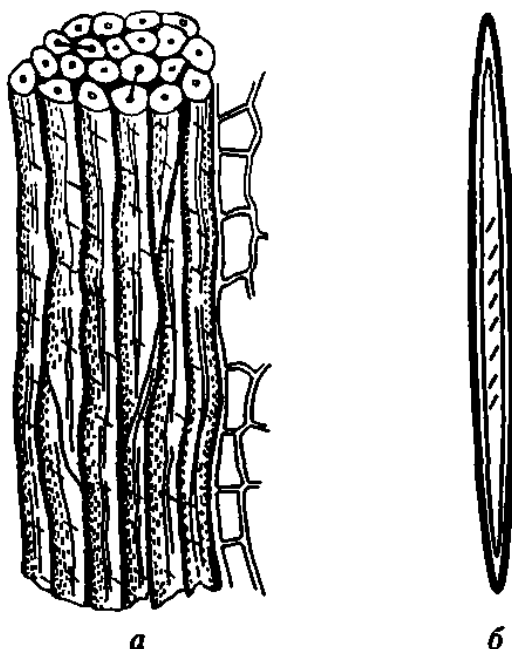


Рис. 60. Склеренхімні волокна:
а — пучок склеренхімних волокон; б — окреме волокно

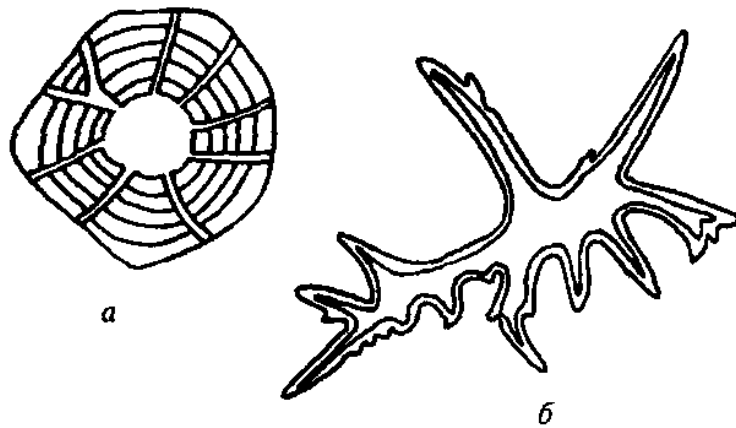


Рис. 61. Склереїди:
 а — брахісклереїда; б — астросклереїда

Склереїди, або *кам'янисті клітини*, частіше паренхімні, рідше витягнуті та розгалужені. Стінки їх сильно потовщені, здерев'янілі, мають прості округлі пори, канали яких можуть розгалужуватися. Клітини мертві, живий вміст їх відмирає. За формою клітин склереїди поділяють на паренхімні *брахісклереїди* і подовжені, розгалужені *астросклереїди*. Брахісклереїди розташовуються поодиноці або групами в плодах (груша, айва, обліпіха), стеблах (дрік), кореневищах (півонія), коренях (хрін). Вони можуть утворювати щільну кам'янисту тканину (шкарлупа горіха, кісточка вишень, слив, абрикосів тощо). Астросклереїди — великі розгалужені, часто зірчасті опорні клітини. Вони зустрічаються у вигляді ідіобластів у м'якушу листка (чай, камелія, маслина), а також у водних рослин у тканинах із великими міжклітинниками (латаття, глечики) (рис. 61).

Асимілюючі, або фотосинтезуючі, тканини

Життя на Землі залежить від основної функції зелених рослин — фотосинтезу — процесу асиміляції вуглекислого газу і води за участю сонячної енергії, внаслідок якого утворюються вуглеводи й інші органічні речовини і виділяється кисень. Фотосинтетичну функцію виконують спеціалізовані тканини, які називаються *асимілюючими* (*фотосинтезуючими*), або *хлоренхімою*. Хлоренхіма представлена живими паренхімними тонкостінними клітинами, у протопласті яких присутні хлоропласти. Виділяють три типи асимілюючих тканин: стовпчаста, губчаста і складчаста. Усі вони містяться, як правило, у пластинках листків.

Стовпчаста, або *палісадна*, — основна фотосинтезуюча тканина в рослині. Клітини її мають циліндричну форму, щільно зімкнуті і розташовуються в листках перпендикулярно до верхньої епідерми.

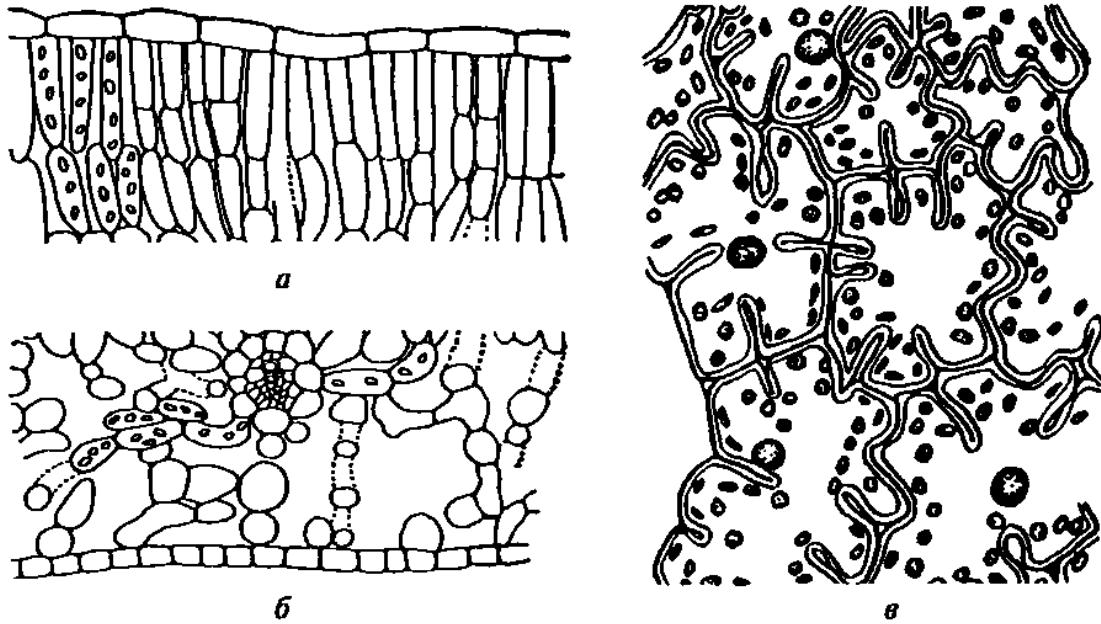


Рис. 62. Хлоренхіма:
a — стовпчаста; *б* — губчаста; *в* — складчаста

Звичайно вони утворюють один шар, рідше два-три. Стовпчасті клітини містять велику кількість хлоропластів, а їх дещо витягнута форма сприяє відтоку продуктів фотосинтезу (рис. 62).

Губчаста, або *пухка*, тканина також розташована в листках, звичайно під стовпчастою. Вона містить багато міжклітинників, про що свідчить її назва. Клітини її мають круглясту або лопатеву форму. Хлоропластів у них менше, ніж у клітинах стовпчастої тканини. Важливою функцією губчастої хлоренхіми, поряд із фотосинтезом, є газообмін і транспірація.

Складчаста хлоренхіма зустрічається в основному в хвої і листках деяких злаків. Оболонка її клітин утворює внутрішність складки, що збільшує поверхню оболонки, а отже, і пристінного шару цитоплазми, який містить хлоропласти. Іноді складки утворюються тільки на стінці, яка повернута до поверхні органа (бамбук, анемона).

Крім перерахованих, до асимілюючих можна віднести й інші тканини, клітини яких містять хлоропласти, хоча фотосинтез не є їх основною функцією. Наприклад, фелодерма, коленхіма, клітини первинної кори стебла, іноді основні клітини епідерми (водні рослини), повітряні корені тощо.

Поглинаючі тканини

Воду і поживні речовини, необхідні для своєї життєдіяльності, рослини поглинають із навколишнього середовища. Водорості та вищі

водні рослини всмоктують їх усією поверхнею свого тіла. У вищих рослин, що живуть на суші, є для цього спеціалізовані *поглинаючі*, або *усмоктуючі*, тканини, які ще називаються *абсорбційними*. До них належать ризоїди і поглинаючі воду волоски мохів, волосконосний шар кореня, спеціальні волоски в епідермі рослин жаркого і сухого клімату, які поглинають воду, покривна тканина повітряних коренів, а також щиток — видозмінена сім'ядоля однодольних.

У мохів відсутні корені, вони поглинають воду в основному за допомогою *ризоїдів* — виростів шкірки, відділених від її клітин перетинкою. Часто ризоїди складаються з однієї тонкостінної подовженої клітини із заокругленою верхівкою. Коли верхівка стикається із субстратом, вона утворює вирости — розгалуження. Іноді ризоїди розгалужуються первісно (рис. 63).

Сфагнові мохи містять *гіалінові клітини*, які поглинають воду. На стеблах вони утворюють покрив із декількох шарів, а в листках розташовуються між вузькими хлорофілоносними клітинами. Гіалінові клітини великі, мертві, їх стінки мають спіральні потовщення і дрібні отвори, що відкриваються назовні. Через отвори капілярним шляхом вода надходить у гіалінові клітини, заповнюючи їх. Саме цим пояснюється велика вологоємність мохів: вони утримують води в багато разів більше, ніж їхня маса (рис. 63).

Волосконосний шар є покривною тканиною кореня в зоні поглинання вище точки росту. Він називається *ризодермою*, або *епіблемою*. Клітини цього шару утворюють вирости — *кореневі волоски*. Вони живі, з тонкими целюлозними оболонками, пристінним шаром цитоплазми

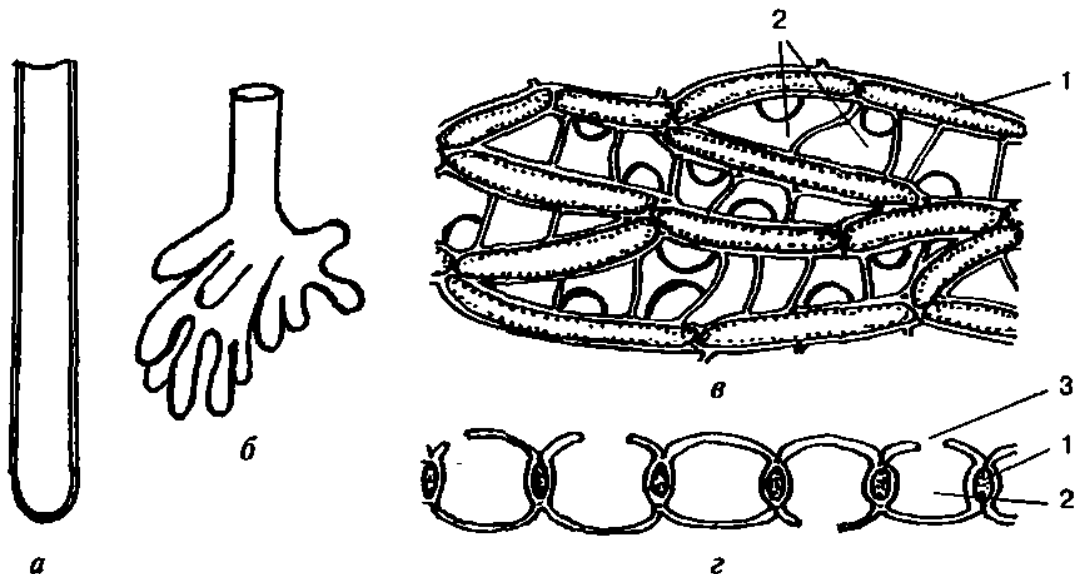


Рис. 63. Ризоїди та гіалінові клітини моху:

a, б — ризоїди; *в* — гіалінові клітини моху в плані; *з* — гіалінові клітини моху в поздовжньому розрізі; *1* — хлорофілоносні клітини; *2* — гіалінові клітини; *3* — отвори в гіалінових клітинах

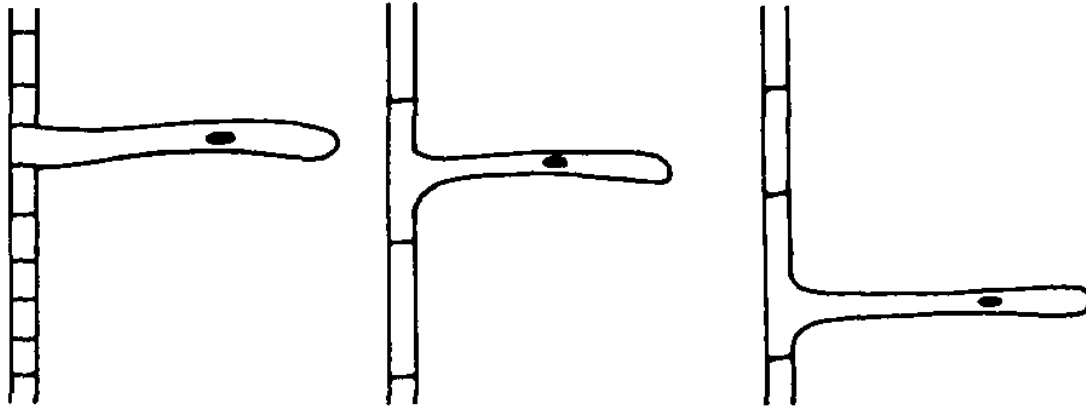


Рис. 64. Типи корневих волосків

і великою центральною вакуолею. Ядро звичайно розташоване в тій частині цитоплазми, що перебуває у волоску, туди ж проникає і вакуоля.

В одних рослин кожна клітина ризодерми утворює волоски, в інших ризодерма містить клітини двох типів — *трихобласти*, що утворюють волоски, і *атрихобласти*, які їх не мають. Причому в корнях різних рослин волоски формуються неоднаково. По-перше — шляхом подовження всієї ризодермальної клітини; по-друге — випинанням середньої частини зовнішньої стінки; по-третє — випинанням ділянок у її нижній частині (рис. 64). Утворення волосків починається з появи на зовнішній стінці трихобласта невеликого горбка, що росте верхівкою і витягується.

Кореневі волоски тісно сполучаються з ґрунтовими частинками, поглинають із них воду осмотичним шляхом і мінеральні речовини за допомогою активних і пасивних механізмів транспорту. Оболонки корневих волосків ослизнюються. Це сприяє склеюванню їх із частинками ґрунту й поглинанию води і речовин. Кореневі волоски самі впливають на ґрунт, виділяючи вугільну, мурашину або оцтову кислоти, які сприяють розчиненню деяких важкорозчинних мінеральних солей.

Довжина корневих волосків — 0,1—1 мм, густота — кілька сотень на 1 мм² поверхні кореня. Волоски функціонують недовго, кілька днів: вони руйнуються при зіткненні з твердими частинками ґрунту і відмирають, замість них вище точки росту формуються нові.

У рослин жарких сухих місць в епідермі є спеціальні волоски, які поглинають воду з повітря. Вони є одно- і багатоклітинними, часто досить складної структури, містять живі або мертві клітини. У багатьох бромелієвих на листках розташовані складні волоски, що поглинають воду з повітря. За загальним виглядом вони схожі на гвіздок або грибок: мають «ніжку» — стрижень і «капелюшок». «Ніжка» занурена в заглибину епідерми і складається з декількох живих клітин, розташованих одна над одною. «Капелюшок» волоска утворений мертвими клітинами.

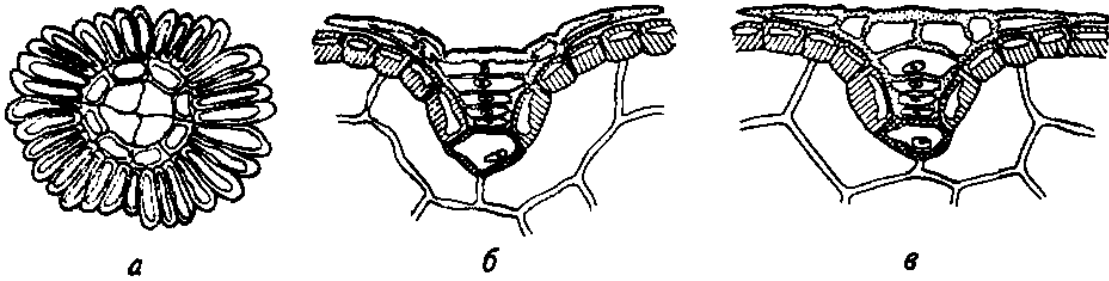


Рис. 65. Водопоглинаючі волоски епідерми:
а — вигляд зверху; *б* — поперечний розріз у зневодненому стані; *в* — поперечний розріз при заповненні клітин водою

У центрі над стрижнем знаходяться декілька паренхімних клітин, навколо яких і перпендикулярно до яких розташовуються подовжені клітини, створюючи зірчасту структуру волоска, добре видну при розгляданні його в плані. Мертві клітини утворюють велику поверхню для поглинання води. У сухому стані радіальні стінки клітин волоска утворюють складки, а «капельшок» прогинається в заглибину шкірки. Коли мертві клітини наповнюються водою, поглинаючи її капілярним шляхом із повітря, живі клітини «ніжки» і далі епідерми та паренхіми листка всмоктують її з них осмотично. При цьому радіальні стінки випрямляються, об'єм клітин збільшується. Випрямляється й увігнутість «капельшка»: тепер він перебуває на рівні поверхні епідерми (рис. 65).

До поглинаючих тканин належить *веламен* — покривна тканина повітряних коренів рослин-епіфітів, що використовують як опору стовбури і гілки дерев. Корені цих рослин знаходяться не в ґрунті, а в повітрі. Веламен складається з декількох шарів мертвих паренхімних клітин, оболонки яких мають спіральні або сітчасті потовщення. В оболонці

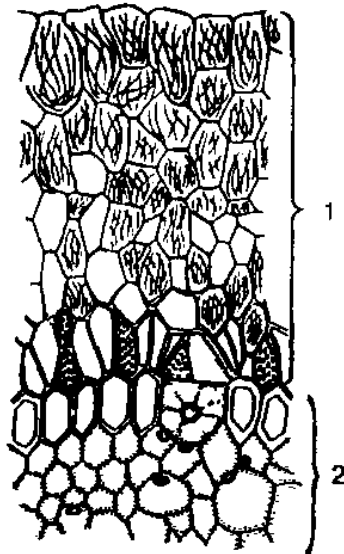


Рис. 66. Веламен повітряних коренів:
1 — веламен; *2* — первинна кора кореня

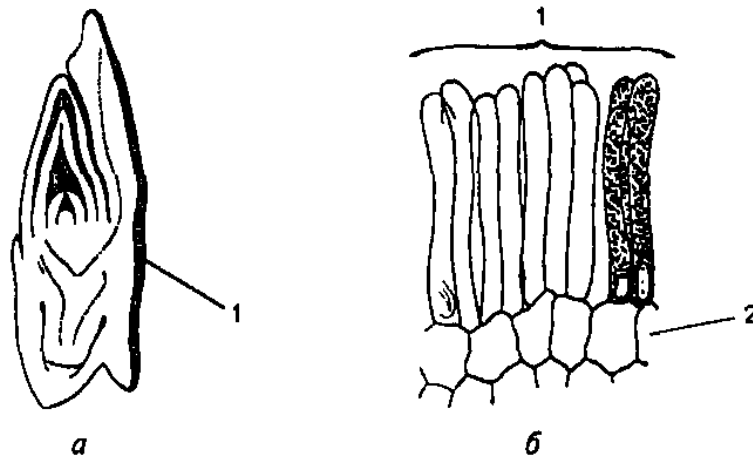


Рис. 67. Щиток зернівки пшениці:

a — зародок із щитком; *б* — клітини щитка; 1 — щиток; 2 — клітини зародка

містяться наскрізні отвори, через які в клітини веламену капілярним шляхом проникає вода звичайно під час дощів або роси (рис. 66).

У зернівці злаків і насінні інших однодольних зародок з'єднується з ендоспермом видозміненою сім'ядолею — *щитком*. Щиток складається з одного шару живих тонкостінних клітин, витягнутих перпендикулярно до ендосперма. При проростанні насіння клітини щитка подовжуються, між їх бічними стінками порушується зв'язок внаслідок часткової мацерації. Подібно до корневих волосків клітини щитка всмоктують з ендосперму цукри, амінокислоти й інші органічні речовини і передають їх у зародок. Ці клітини виділяють в ендосперм гідролітичні ферменти, які розщеплюють запасні речовини (крохмаль, білки, олії). Наприкінці проростання насіння, коли проросток виходить із ґрунту і переходить до автотрофного живлення, клітини щитка відмирають і сплющуються (рис. 67).

Запасаючі тканини

У рослин завдяки процесу фотосинтезу новоутворення речовин переважає над їх розпадом. Тому рослини відкладають у запас велику кількість органічних речовин. Накопичення і зберігання поживних речовин відбувається в *запасаючих тканинах*. Клітини цих тканин звичайно тонкостінні або, рідше, товстостінні, щільно зімкнуті або з міжклітинниками. Їх оболонки мають прості округлі пори. Іноді запасуючі клітини дуже великі, особливо в соковитих плодах: вони досягають розмірів 0,5—0,6 мм у діаметрі. Їх можна побачити неозброєним оком, наприклад, на зламі яблука або кавуна.

Запас поживних речовин може міститися в клітині в протопласті, у вакуолі, рідше — в клітинній оболонці. У протопласті — цитоплазмі,

пластидах, сферосомах — речовини можуть відкладатися у твердому (крохмаль, білок), рідкому (олії) і розчиненому станах. Так, у цитоплазмі звичайно накопичуються білки у вигляді кристалів і алейронових зерен (насіння квасолі, сої, гороху, рицини), крапельок олії (насіння олійних рослин, плоди маслини), у пластидах — крохмаль у вигляді крохмальних зерен (насіння злаків, бобових, бульби картоплі), рідше білки й олії, у сферосомах — олії. У вакуолях у розчині містяться цукри (коренеплоди цукрового буряку, м'якуш соковитих плодів), розчинні полісахариди, наприклад інулін (корені і бульби топінамбура, георгіну, цикорію, кульбаби). У клітинній оболонці запасні речовини представлені геміцелюлозами, що в насінні деяких рослин використовуються при проростанні (люпин, пальми).

В однолітніх рослин запасуючі тканини розташовані в основному в насінні і плодах. Вони витрачаються при проростанні і рості проростка до його позеленіння і переходу до фотосинтезу. У багаторічних рослин запасні речовини відкладаються не тільки в насінні й плодах, але й у вегетативних органах — корі, деревині й серцевині стебла, у корі й деревині кореня. Ці речовини використовуються рослиною при розпусканні бруньок навесні, рості молодих пагонів і коренів. Крім того, у багатьох рослин є спеціалізовані запасуючі органи — кореневища, бульби, цибулини (рис. 68).

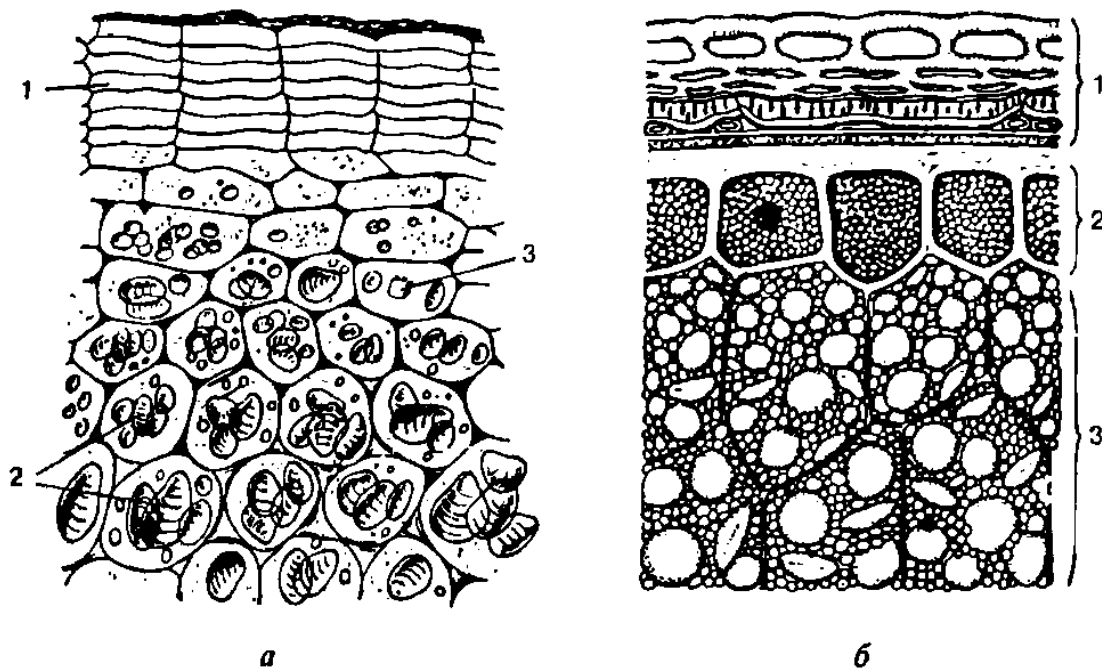


Рис. 68. Запасуючі тканини:
a — частина поперечного зрізу бульби картоплі: 1 — корок; 2 — крохмальні зерна; 3 — кристали запасного білка; *б* — частина поперечного зрізу зернівки пшениці: 1 — оплодень, зростий зі шкіркою насінини; 2 — алейроновий шар; 3 — клітини ендосперму з крохмальними зернами

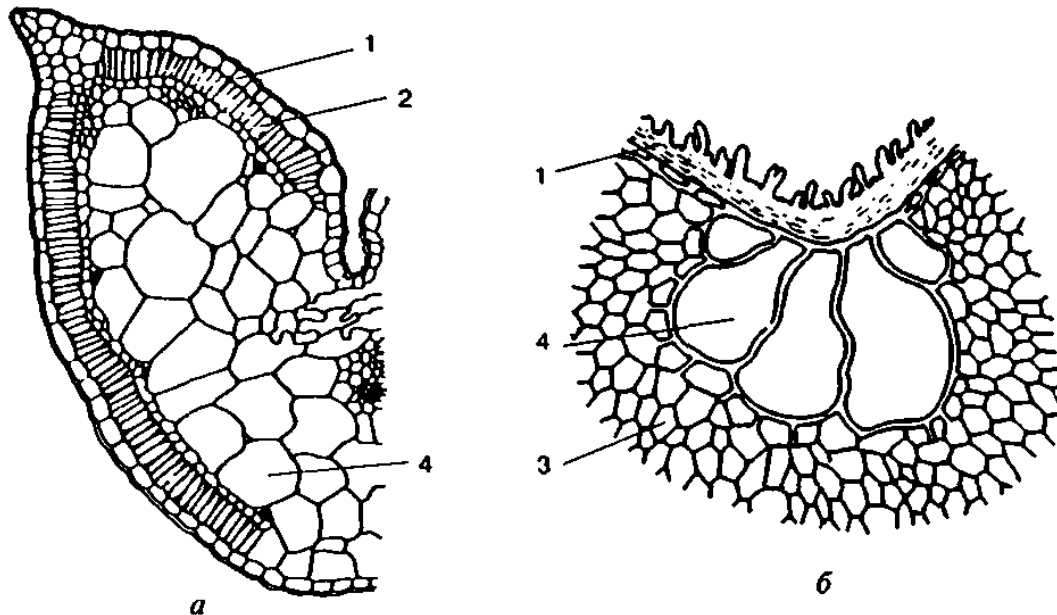


Рис. 69. Водоносна тканина в листку:
а — кураю; *б* — рису; 1 — епідерма; 2 — стовпчаста тканина; 3 — клітини м'якуша листка; 4 — водоносні клітини

До запасуючих тканин належать також водоносні тканини. Вони складаються з клітин із великими вакуолями, що містять водянистий клітинний сік, у якому часто присутній слиз, що поглинає і утримує воду. У міру потреби водоносні клітини віддають воду іншим тканинам, у першу чергу меристемам і хлоренхімі. При втраті води розтягнуті раніше оболонки водоносних клітин скорочуються, утворюючи складки на радіальних стінках. Коли тканини знову збагачуються водою, радіальні стінки клітин розпрямлюються, тургор їх відновлюється. Водоносна тканина характерна для сукулентів — рослин із соковитими, багатими на воду вегетативними органами (алоє, агава, молодило, молочай, очіток, кактус). Великі водоносні клітини зустрічаються в листках деяких злаків, багато води запасується в лусках цибулин, до водоносних можна віднести гіалінові клітини сфагнових мохів (рис. 69).

Провідні тканини

Після виходу рослин на суходіл у процесі пристосування до нових умов існування в них сформувалися дві площі живлення: повітряного (фотосинтезу) — листки і ґрунтового (мінерального) — корені. Звідси виникла необхідність пересування води і поживних речовин на великі відстані в двох протилежних напрямках: з коренів нагору по рослині води і розчинених у ній мінеральних речовин (висхідна течія), з листків униз органічних речовин — продуктів фотосинтезу (низхідна течія).

Функції проведення речовин по рослині виконують спеціалізовані *провідні тканини*. Кожній з двох течій відповідає свій тип тканини. Водний розчин мінеральних і деяких органічних речовин із коренів у листки пересувається по *ксилемі*, органічні продукти фотосинтезу з листків — по *флоемі*. Розчин речовин, який транспортується по провідних тканинах, називають *пасокою*.

Провідні тканини — ксилема і флоема — мають ряд спільних ознак:

1. Обидві тканини формуються з тяжів прокамбію або камбію. При цьому з прокамбію утворюються первинні ксилема і флоема, а з камбію — вторинні.

2. При диференціюванні провідних тканин із прокамбію в онтогенезі спочатку виникають *протоксилема* і *протофлоема*, а пізніше — *метаксилема* і *метафлоема*. Причому протоелементи обох тканин мають примітивнішу будову і, як правило, функціонують недовго.

3. Вторинні ксилема і флоема складаються тільки з металементів.

4. Елементи обох провідних тканин мають видовжену форму, що пов'язано з їх провідною функцією, і численні пори або перфорації, які полегшують пересування речовин.

5. Ксилема і флоема — складні тканини. Крім провідних елементів, до їх складу входять механічні волокна і паренхімні клітини. Однак провідні елементи в цих тканинах є головними, тому що саме вони забезпечують масове пересування речовин по рослині. У цьому підрозділі розглядаються в основному провідні елементи ксилеми і флоєми, а волокна і запасуюча паренхіма докладно описані в підрозділі, присвяченому вторинній будові стебла і кореня.

6. Провідні тканини — ксилема і флоема — звичайно знаходяться поруч, тісно взаємозалежні й тягнуться по всій рослині — від кінчика кореня до верхніх молодих листків, утворюючи провідну систему.

Ксилема

Ксилема являє собою мертві елементи зі здерев'янілими стінками — *трахеїди* і *трахеї*. Їх називають *трахеальними елементами*.

Трахеїди — це прозенхімні клітини, що досягають у довжину від 1—4 до 10 мм при ширині в середньому 10—100 мкм, з косо зрізаними, загостреними або заокругленими кінцями (рис. 70). Косі стінки мають численні пори, через які йде висхідна течія води. Пори є і на бічних стінках клітин. Через них відбувається фільтрація води в радіальному напрямку з однієї трахеїди до іншої, а також між трахеїдами і паренхімними клітинами. У стінках трахеїд, як правило, пори облямовані, а між трахеїдами і паренхімою утворюються напівоблямовані.

У процесі диференціювання прокамбіальні й камбіальні клітини ростуть своїми кінцями, де, як правило, зосереджена основна маса

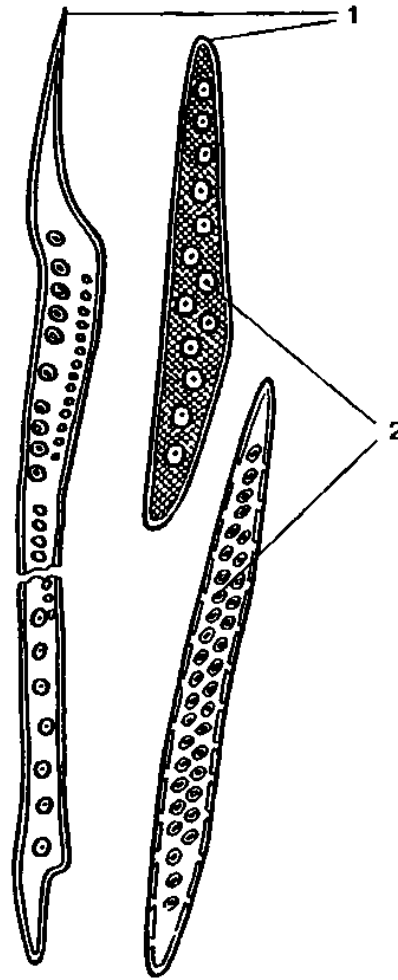


Рис. 70. Трахеїди:
1 — загострені кінці; 2 — облямовані пори

органел протопласта, у тому числі й пухирці Гольджі, які беруть участь в утворенні клітинної оболонки. Центральну частину клітин займають великі вакуолі. Коли ріст клітин і формування їх оболонок закінчуються, в протопласті з'являється багато лізосом. Гідролітичні ферменти лізосом і вакуолей здійснюють автоліз — розщеплення живого вмісту. По суті процеси, що відбуваються при формуванні елементів ксилеми, — це здійснення програми апоптозу. У порожнину відмерлих клітин надходить вода, і з її течією виносяться залишки зруйнованого протопласта. Трахеїди починають функціонувати як водопровідні елементи.

Важлива роль у виконанні трахеальними елементами їх функцій належить клітинним стінкам, що мають бути твердими і міцними. У протилежному випадку при недостатності вологи і зменшенні в клітині гідростатичного тиску оболонки будуть втягуватися всередину, а самі клітини — сплющуватися. Цьому перешкоджає вторинне потовщення клітинної стінки і її здерев'яніння.

За характером потовщення клітинної оболонки трахеїди поділяють на три типи: кільчасті, спіральні та пористі (рис. 71). У *кільчастих* трахеїд вторинна оболонка накладається на первинну не по всій поверхні клітини, а у вигляді окремих кілець різної ширини. Відстань між кільцями також може бути різною. Кільчасті потовщення при нестачі води перешкоджають сплюсненню поздовжніх стінок трахеїд, хоча і не заважають їх деякому прогинанню всередину. У *спіральних* трахеїд вторинна оболонка накладається на первинну у вигляді спіралі, що є надійнішою опорою для клітинної стінки, ніж окремі кільця. Іноді зустрічаються трахеїди, які мають вторинне потовщення одночасно і у вигляді спіралі, і у вигляді кілець, тобто *кільчато-спіральні*.

Кільчасті й спіральні трахеїди притаманні протоксилемі. У них велика частина площі клітинної стінки складається тільки з первинної оболонки, яка здатна розтягуватися, що дуже важливо, тому що звичайно протоксилема диференціюється в органах рослин, які активно ростуть. При розтягненні трахеїд відстань між кільцями збільшується, а кут нахилу витків спіралі зменшується. Зрештою, трахеальні елементи протоксилеми розриваються і руйнуються, втрачаючи провідну функцію. Залишки зруйнованої протоксилеми частіше сплющуються під тиском навколишніх клітин, а в стеблах деяких однодольних на місці розтягнутих трахеїд залишаються порожнини — *протоксилемні лакуни*.

Протоксилема має простішу будову в порівнянні з метаксилемою. Крім трахеальних елементів, вона містить тільки паренхімні клітини, а механічні волокна в ній відсутні.

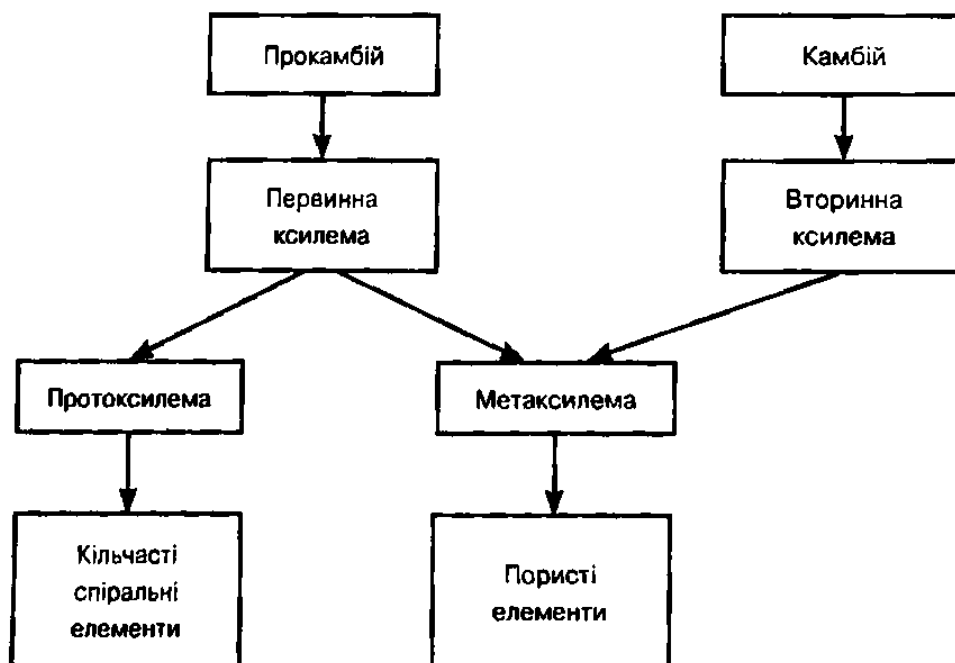


Рис. 71. Походження й типи трахеальних елементів первинної та вторинної ксилеми

Пористі трахеїди є компонентами метаксилеми (первинної і вторинної). Своє формування вони закінчують уже в органах, які припинили ріст. Вони не здатні до розтягування і зберігаються протягом усього життя рослини, хоча згодом і втрачають свою провідну функцію (рис. 71).

Типи поровості трахеїд метаксилеми різні. Розрізняють *драбинчасту, супротивну, чергову і безладну поровість* (рис. 72). У драбинчастих трахеїд велика частина площі клітинних стінок має вторинну оболонку. Непотовщені ділянки представлені великими щілоноподібними облямованими порами, витягнутими поперек поздовжніх стінок. Вважається, що драбинчаста поровість виникла в результаті зближення і часткового зрощення кілець вторинної оболонки, а драбинчасті трахеїди — найбільш ранні з порових трахеальних елементів.

Супротивна, чергова і рідше безладна поровості характерні для трахеальних елементів, у яких клітинні стінки мають суцільне потовщення, непотовщеними залишаються тільки облямовані пори. У супротивних трахеїд пори на стінках розташовуються поздовжніми рядами одна навпроти одної, у чергових — у шаховому порядку, у безладних — без видимого порядку.

Трахеїди — найдавніші водопровідні елементи рослин, особливо спіральні та кільчасті. У давніх наземних рослин псилофітів ксилема складалася тільки зі спіральних і кільчастих трахеїд. У вищих спорових

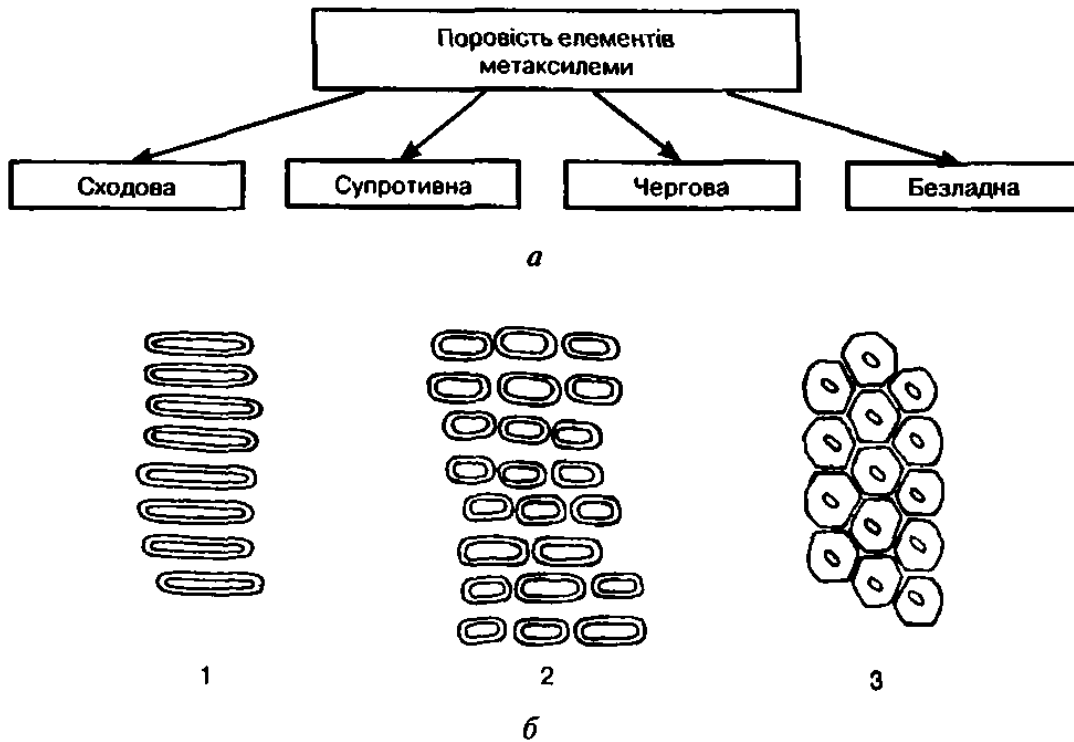


Рис. 72. Типи поровості трахеальних елементів:

а — типи поровості метаксилеми; *б* — розташування пор: 1 — драбинчасте; 2 — супротивне; 3 — чергове

і голтонасінних рослин течія води в основному відбувається по трахеїдах. При цьому рух води зустрічає досить сильний опір, оскільки трахеїди мають невеликий діаметр і з'єднуються у вертикальний ряд ще більш вузькими облямованими порами, що до того ж часто (хвойні) напівзакриті торусом. Однак замикаючі мембрани пор рідко перешкоджають течії води, тому що вони складаються тільки з каркаса целюлозних мікрофібрил, оскільки, як уже зазначалося, речовини матриксу руйнуються в процесі диференціювання, що включає і лігніфікацію клітинної оболонки. Тому, незважаючи на опір і перешкоди, у деревних хвойних вода від коренів піднімається на дуже велику висоту — більше 100 м (секвої) по вертикальному ряду з десятків і сотень тисяч трахеїд. У покритонасінних також зустрічаються трахеїди, але в основному в протоксилемі. Присутність трахеїд у метаксилемі свідчить про давність і певну примітивність цього виду.

Трахеї, або судини, — це трубки, які складаються з вертикального ряду мертвих клітин-члеників, що мають перфорації в поперечних стінках. Вони є більш досконалішими водопровідними елементами, оскільки вода безперешкодно може перетікати з членика в членик крізь великі отвори.

Членики судин у процесі еволюції рослин утворилися з трахеїд, які поступово ставали коротше і ширше за рахунок зменшення клітин прокамбію і камбію. В онтогенезі трахеїди диференціюються з вертикального ряду камбіальних клітин.

Розвиток члеників схожий з розвитком трахеїд. Відмінність полягає в тому, що потовщуються тільки поздовжні стінки, в яких утворюються облямовані пори. Поперечні ж ослизнюються і набрякають за участю пухирців Гольджи, які накопичуються на кінцях членика, що розвивається. При рості членика в ширину ослизнені стінки розриваються і утворюються перфорації. Припускають, що в руйнуванні цих оболонок беруть участь і гідролітичні ферменти лізосом і вакуолей, що розщеплюють речовини клітинної стінки (рис. 73).

Поперечна оболонка членика може мати одну або декілька перфорацій. Це залежить від її положення стосовно поздовжньої стінки. Якщо поперечна стінка розташована похило, то на ній виникає кілька отворів, звичайно розташованих в один ряд. У випадку перпендикулярного або близького до нього розташування поперечних стінок у них утворюється один отвір, діаметр якого майже відповідає діаметрові членика. В усіх випадках перфорації оточені валиком із вторинної оболонки (рис. 74).

Бічні стінки трахей звичайно мають суцільне потовщення й облямовані пори. Поровість судин подібна до трахеїдів: драбинчаста, супротивна, чергова, рідше безладна (див. рис. 72).

Звичайно в більшості покритонасінних рослин протоксилема складається з трахеїд, а метаксилема — з трахей. Однак у деяких рослин

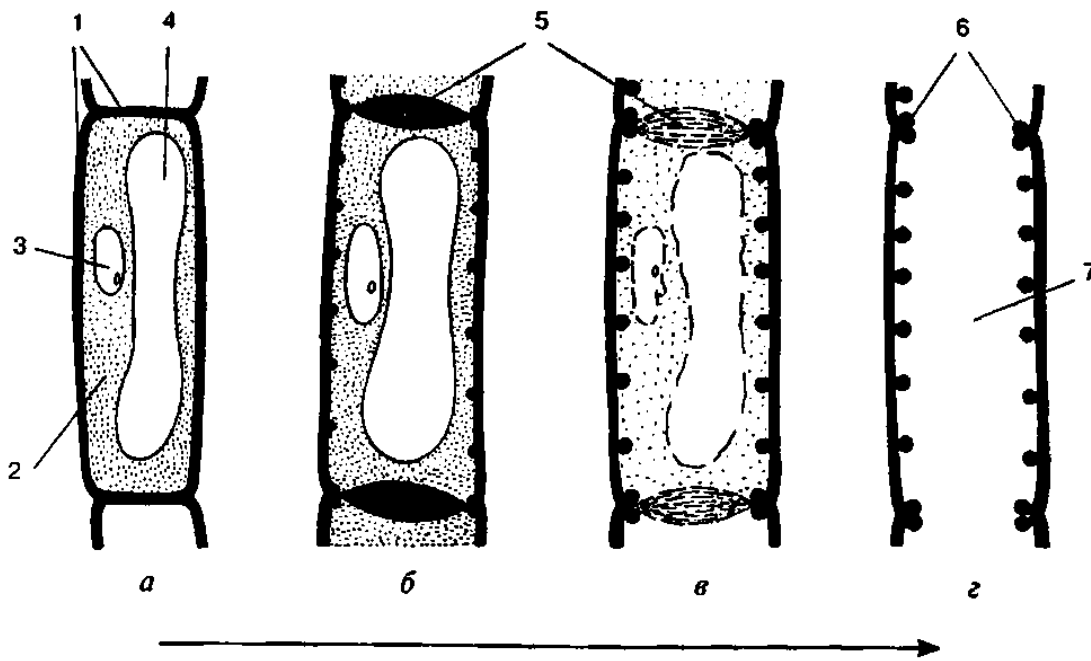


Рис. 73. Схема утворення члеників трахей:

a — вихідна клітина; *б, в* — клітини, в яких відбуваються зміни протопласта і поперечних стінок; *г* — членик трахеї; 1 — клітинна оболонка; 2 — цитоплазма; 3 — ядро; 4 — вакуоля; 5 — набряклі та ослизнені поперечні стінки; 6 — перфорація на місці зруйнованої поперечної стінки; 7 — порожнина членика (стрілкою показано напрям процесу)

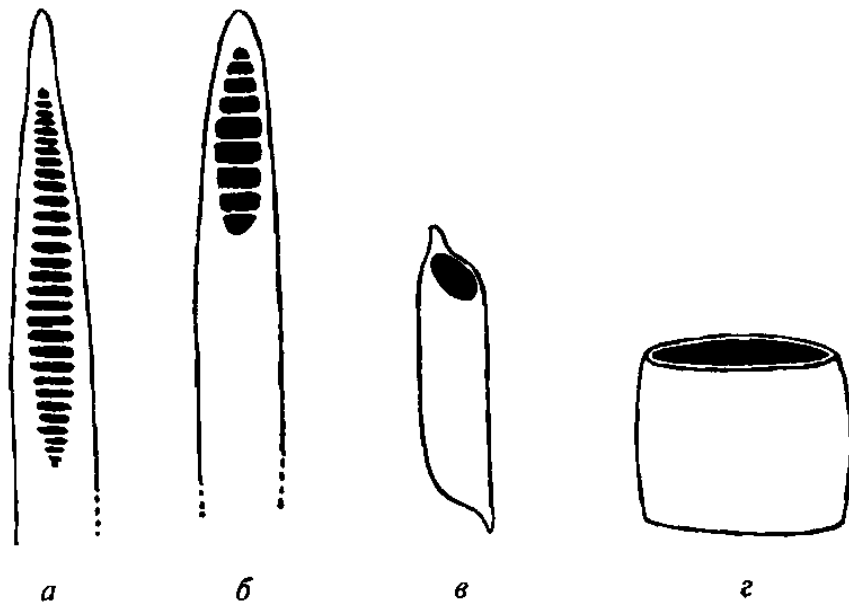


Рис. 74. Еволюція перфорацій у трахеальних елементах:

a — драбинчаста поровість трахеїди; *б* — численні перфорації драбинчастого типу; *в, г* — членики трахей з окремими великими перфораціями

(бобові, складноцвіті та ін.) протоксилема також формується з трахей кільчастих і спіральних, що вважається ознакою більш високої організації.

Трахеї набагато довші за трахеїди і можуть досягати декількох метрів (у дуба — 3,6 м, у ліан — 5 м) і навіть, можливо, десятків метрів. Вони ширше за трахеїди і в діаметрі — 0,1—0,7 мм. У деревних покритонасінних трахеї складаються з багатьох тисяч коротких і широких члеників.

На думку вчених, трахеїди в процесі еволюції дали початок не тільки судинам, але і механічним елементам ксилеми — деревинним волокнам, або лібриформам. У цьому випадку зміни були спрямовані в бік більш значного потовщення оболонки, зменшення кількості пор, що втрачали облямівки і ставали щілиноподібними. Проміжними елементами між трахеїдами і лібриформом є *трахеальні волокна*, які можуть проводити воду, але мають менше пор зі слабо вираженою облямівкою (рис. 75).

Живі елементи ксилеми формуються з клітин прокамбію і камбію. З паренхімних меристематичних клітин диференціюються витягнуті клітини з простими необлямованими порами. Вони можуть також поділятися поперечними перетинками, утворюючи вертикальний ряд живих паренхімних клітин. Паренхіма може формуватися і безпосередньо з камбіальних клітин, що попередньо поділяються поперечними перетинками.

Трахеальні елементи ксилеми виконують провідну функцію. По них від коренів нагору по рослині відбувається течія води і поглинутих з ґрунту мінеральних елементів. Крім того, у пасоці ксилеми міститься

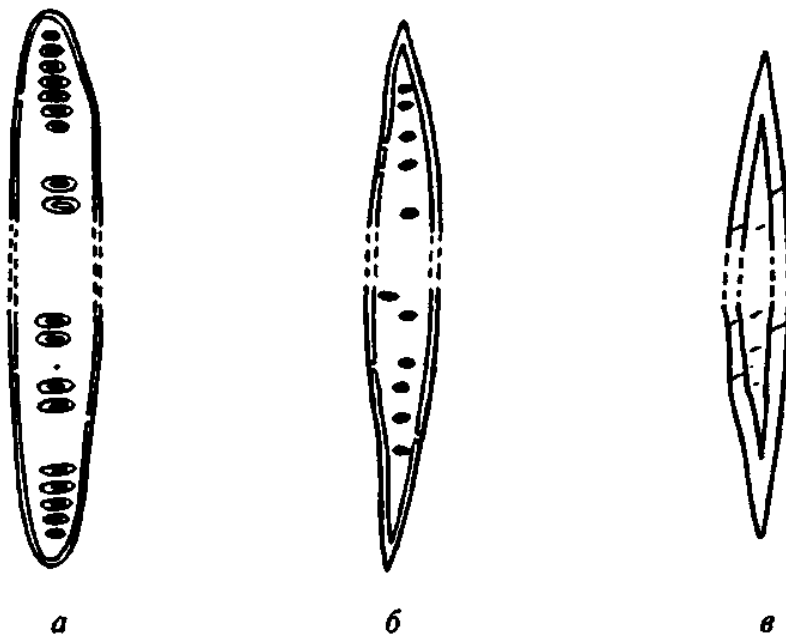


Рис. 75. Еволюційні перетворення трахеїд:
а — трахеїда; б — трахеальне волокно; в — лібриформ

певна кількість органічних сполук: продуктів синтетичної діяльності коренів (амінокислоти, біологічно активні речовини — фітогормони), а також навесні — продуктів гідролізу запасних речовин (амінокислоти, цукри), які відкладаються в коренях. Трахеальні елементи виконують також опорну функцію завдяки твердим здерев'янілим оболонкам. Опорою є і волокна лібриформу. Паренхімні ж клітини здійснюють запасну функцію і проводять воду та речовини в радіальному напрямку.

В однолітніх рослин ксилема функціонує один рік і відмирає разом із рослиною. У багаторічних рослин із віком у ксилемі відбуваються різні зміни. Трахеальні елементи свою функцію можуть виконувати протягом від 1—2 до 40—50 років. Потім вони втрачають її і заповнюються повітрям, мінеральними, органічними речовинами або заростають тилами. З мінеральних речовин це можуть бути вуглекислий або сірчано-кислий кальцій, з органічних — дубильні речовини, ефірні олії, смоли, наприклад живиця хвойних.

Тили — це вирости живих клітин, що проникають у судини, рідше в трахеїди через пори, розсовуючи мікрофібрили целюлози замикаючої плівки (рис. 76). Часто у вирости переходять ядро або одне з ядер після його ділення і центральна вакуоля. Може відбуватися ділення ядра й у самій тилі. Тоді між дочірніми ядрами формуються перетинки і багатоклітинне утворення — псевдотканина. У тилах відкладаються поживні речовини (крохмаль, олії) і продукти життєдіяльності рослини

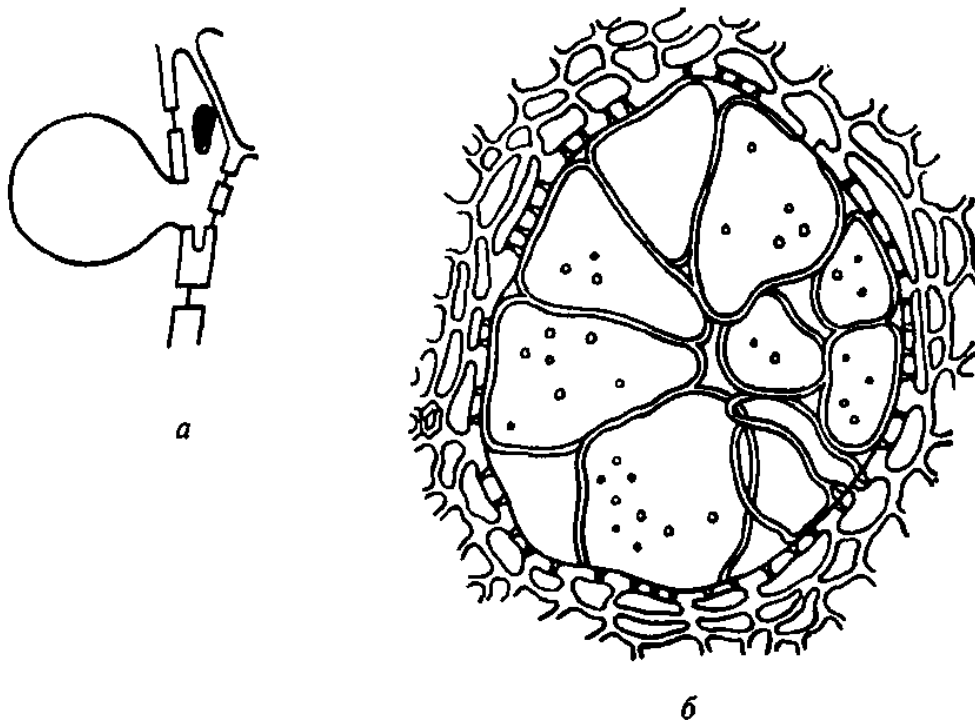


Рис. 76. Тили:

а — вростання паренхімної клітини в порожнину трахеї (поздовжній зріз);
б — тили в порожнині судини на поперечному зрізі (несправжня тканина)

(дубильні речовини, смоли), які захищають деревину від ушкоджень бактеріями, грибами, комахами-шкідниками. Крім того, тили збільшують міцність ксилеми.

Заростання судин тилами звичайно відбувається в старих стеблах деревних рослин, рідше — в молодих (акація), ще рідше — у трав'янистих рослин (гарбузові). У деяких рослин тили взагалі не утворюються і закупорення судин відбувається відкладанням мінеральних і органічних речовин (клен, береза, вишня).

Вікові зміни в ксилемі спричиняють відмирання живих клітин. При цьому в паренхімних клітинах попередньо потовщується і дерев'яніє клітинна оболонка. Цей процес називається *склерифікацією*, тому що живі клітини перетворюються на механічну тканину. Склерифікація посилює механічну міцність органів рослин.

Флоема

Головними структурними компонентами *флоеми*, її провідними елементами є ситоподібні трубки і клітини-супутниці. Останні також називають супровідними клітинами (рис. 77). *Ситоподібні трубки* — це вертикальний ряд живих клітин-члеників, поперечні стінки яких мають перфорації (ситечка). Оболонки двох сусідніх клітин, пронизані отворами, називають *ситоподібними пластинками*. Отвори на них звичайно розташовуються групами, утворюючи *ситоподібні поля*. У перфораціях проходять тяжі цитоплазми, які з'єднують протопласти сусідніх клітин.

Членики ситоподібних трубок мають тонкі целюлозні оболонки і живий вміст, що відрізняється від протопластів звичайних живих клітин. Вони мають плазмалему, що оточує цитоплазму і вистилає перфорації та гладкий ЕР. Тонoplast у них відсутній, і клітинний сік змішується з цитоплазмою. Відсутня також і більшість інших органел — ядра, пластиди, мітохондрії, апарат Гольджі, рибосоми. Усі ці особливості разом із широкими плазматичними тяжами в перфораціях є пристосуванням до транспорту досить концентрованого (20 %) розчину асимілятів. До їх складу входять цукри (80—90 % від загальної концентрації речовин), амінокислоти, органічні кислоти, фітогормони, вітаміни тощо. На ситоподібних пластинках і на стінках перфорацій накопичується особливий полісахарид — *калоза*, що спричиняє поступове зменшення просвітів отворів.

Поруч із кожним члеником ситоподібної трубки розташовуються *клітини-супутниці*, одна або декілька. Це — звичайні живі клітини з целюлозною оболонкою і протопластом з усіма органелами. Особливо багато в цих клітинах мітохондрій. Клітини-супутниці забезпечують надходження в ситоподібні трубки продуктів фотосинтезу з клітин м'якуша листка і вихід їх у місцях споживання рослиною (точки росту,

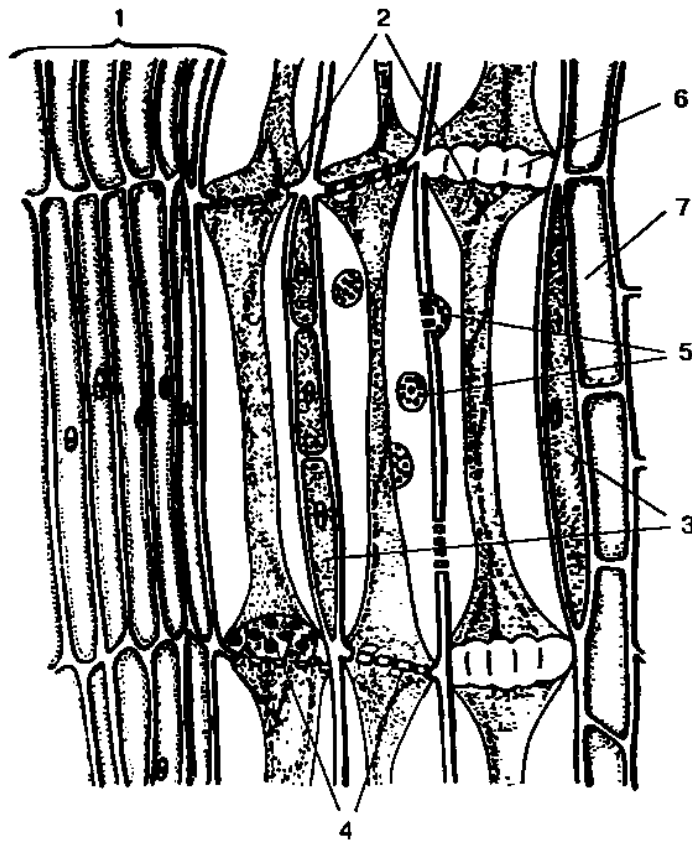


Рис. 77. Флоема в стебліні гарбуза (поздовжній зріз):

1 — камбіальна зона; 2 — ситоподібні трубки; 3 — клітини-супутниці; 4 — ситоподібні пластинки; 5 — ситоподібні поля на поперечних стінках; 6 — калюс; 7 — флоемна паренхіма

запасаючі органи тощо). В одних клітин-супутниць для надходження асимілятів із фотосинтезуючих тканин є численні плазмодесми, зібрані в плазмодесмені поля, в інших — клітинні оболонки утворюють протуберанці, що збільшують поверхню плазмалеми, через яку транспортуються органічні речовини. Причому основна маса і плазмодесм, і протуберанців у клітинах-супутницях розташовується в стінках, що прилягають до клітин мезофілу. Зв'язок клітин-супутниць із ситоподібними трубками дещо інший: з боку супутниць в оболонках є плазмодесмені поля, що зв'язуються із ситоподібними полями трубок.

У тонких жилках листка, де відбувається інтенсивний перехід продуктів фотосинтезу у флоему (завантаження флоєми), у кожного членика ситоподібної трубки є кілька великих клітин-супутниць. Причому їх діаметр часто більше за діаметр ситоподібних елементів. В осьових органах (стебло, корінь), де в основному здійснюється вихід асимілятів (розвантаження флоєми), клітина-супутниця в ситоподібного членика звичайно одна, а якщо їх декілька, то вони утворюють однорядний вертикальний тяж біля його поздовжньої стінки. Кліти-

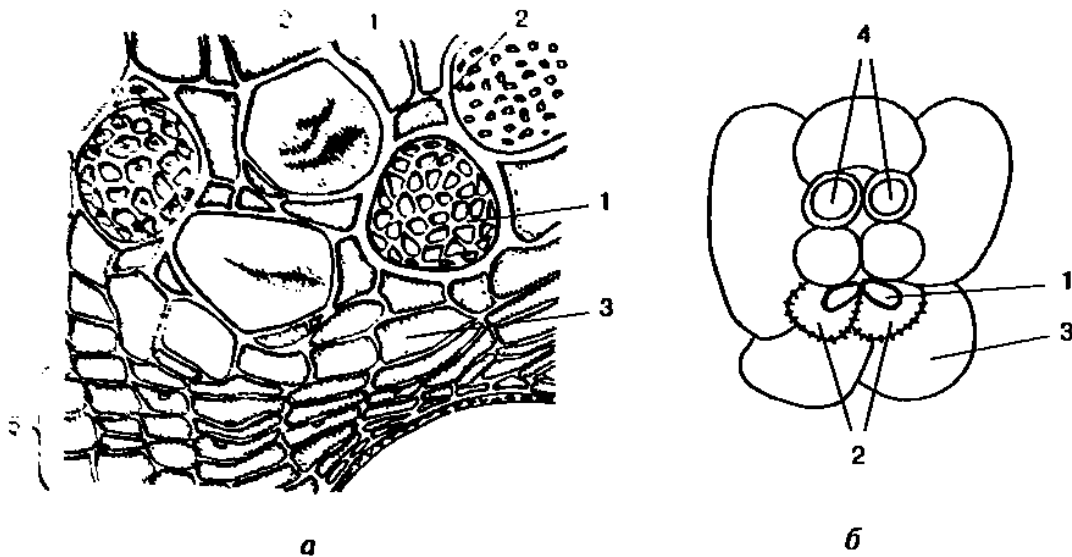


Рис. 78. Особливості флоєми стебел та листків:

a — флоєма у стеблі; *б* — флоєма в листку; 1 — ситоподібні трубки; 2 — клітини-супутниці; 3 — флоємна паренхіма; 4 — трахеальні елементи; 5 — камбіальна зона

ни-супутниці в цьому випадку більш вузькопросвітні, ніж ситоподібні трубки (рис. 78).

Елементи флоєми, як і трахеальні елементи, формуються з тяжів прокамбію і камбію. Меристематичні клітини поділяються поздовжніми перегородками на дві нерівні частини: одна клітина значно вужче за іншу. Далі клітини ростуть у довжину і ширину. З більшої клітини диференціюється членик ситоподібної трубки, з меншої — клітина-супутниця. При цьому друга може поділятися поперечними перетинками, і тоді утворюється вертикальний тяж із 2—3 клітин-супутниць в одного членика.

На початку свого розвитку клітина-членик має в протопласті всі органели, вакуолу і численні плазмодесми в клітинних стінках. У процесі диференціювання, насамперед у цитоплазмі, з'являються округлі тільця з Ф-білка (флоємний білок). Їх ще називають слизовими тільцями (рис. 79). Поступово слизові тільця розпливаються і набувають нитчастої структури. Пізніше, до кінця формування члеників, фібрили Ф-білка розташовуються вздовж плазмалемі й у цитоплазматичних тяжках перфорацій. Існує думка, що фібрили Ф-білка, які мають здатність до скорочення, допомагають просуванню асимілятів по ситоподібних трубках. Одночасно з формуванням ниток Ф-білка відбувається руйнування тонопласта, і вакуолярний сік змішується з цитоплазмою. Після формування ситоподібних полів руйнуються апарат Гольджі, пластиди, мітохондрії, рибосоми. Іноді в ситоподібних трубках зберігається невелика кількість пластид і мітохондрій, майже позбавлених внутрішніх мембран. Останнім руйнується ядро. Незважаючи на значні структурні

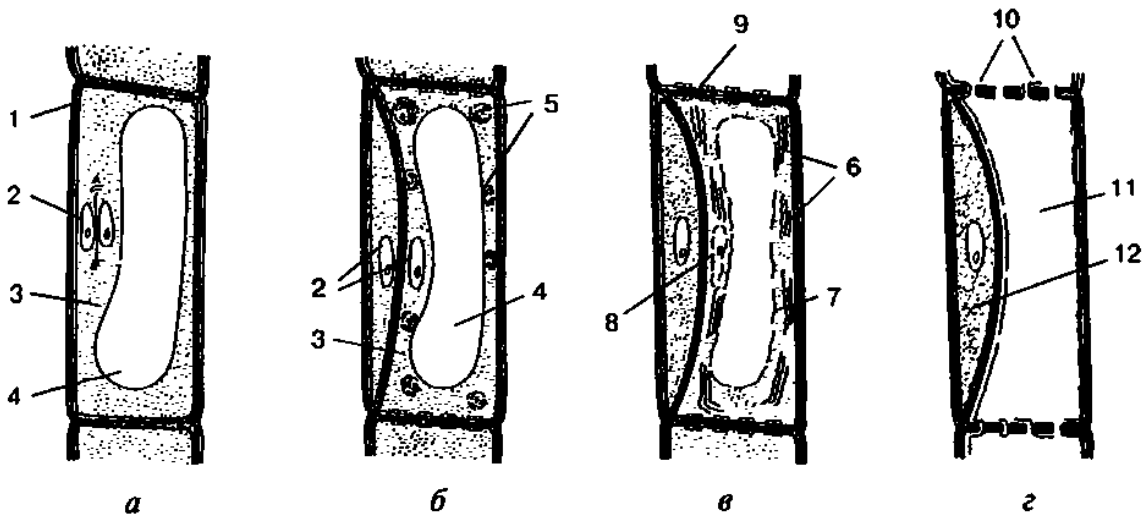


Рис. 79. Схема розвитку клітин-члеників ситоподібних трубок: *а* — вихідна клітина; *б, в* — етапи формування членика ситоподібної трубки з клітиною-супутницею; *г* — зрілий членок ситоподібної трубки з клітиною-супутницею; 1 — клітинна оболонка; 2 — ядра; 3 — тонопласт; 4 — вакуолі; 5 — тільця Ф-білка; 6 — нитки Ф-білка; 7 — тонопласт, який руйнується; 8 — ядро, яке руйнується; 9 — ситоподібні поля, які формуються; 10 — ситоподібні поля; 11 — членок ситоподібної трубки; 12 — клітина-супутниця

зміни протопласта, клітини-членики ситоподібних трубок залишаються живими: вони мають напівпроникну плазмалему, гладкий ЕР, зберігають здатність до плазмолізу.

У ряду подій, що призводять до диференціювання ситоподібних трубок, важливе місце займає формування ситоподібних полів, яке супроводжує зміни у протопласті. На початку розвитку суміжні стінки двох сусідніх клітин пронизані численними плазмодесмами. Потім навколо плазмодесмених каналців починає відкладатися калоза. Відкладення її поступово збільшуються, просуваючись від внутрішнього боку клітинної оболонки до серединної пластинки, і змикаються. Уся порожнина каналців виявляється заповненою калозою. При цьому руйнується матрикс клітинної оболонки і розсовуються мікрофібрили целюлози. У результаті утворюються досить широкі перфорації. Іноді кілька перфорацій зливаються в один більш широкопросвітний отвір (рис. 80). Звичайно ситоподібні поля оточені валиком клітинної оболонки.

В онтогенезі першою утворюється протофлоема. Вона складається з вузьких ситоподібних трубок, а клітини-супутниці часто в ній відсутні. Елементи протофлоеми функціонують недовго і сплющуються (*облітерують*) під натиском тканин, що ростуть. Пізніше формуються елементи метафлоеми. Її будова досконаліша: кожен членок ситоподібної трубки супроводжується клітиною-супутницею. Самі членики більш широкопросвітні, ніж у протофлоеми, ширшими є і перфорації ситоподібних пластинок.

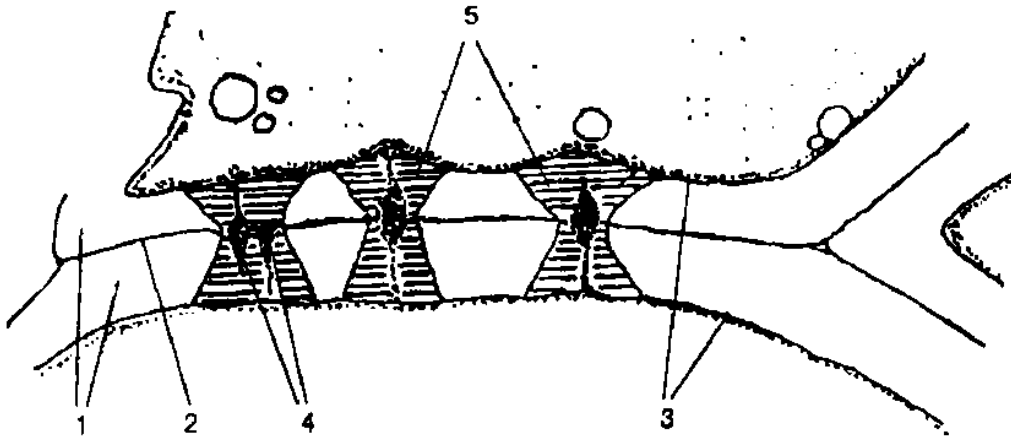


Рис. 80. Схема формування ситоподібних полів:

1 — первинні оболонки двох сусідніх клітин; 2 — середина пластинка; 3 — плазмалема; 4 — плазмодесми; 5 — відкладення калози навколо плазмодесмених каналців

Ситоподібні трубки значно коротші за судини ксилеми. Їх довжина коливається в середньому від 100 до 300 мкм, а ширина складає 20—30 мкм. Діаметр каналців ситоподібних полів варіює від 0,5 до 10 мкм.

Ситоподібні трубки є високоспеціалізованими провідними елементами, що сформувалися в процесі еволюції і функціонують у квіткових рослин. Їх попередниками, мабуть, були ситоподібні клітини, що у наш час присутні у вищих спорових. Це — вузькі довгі клітини із загостреними кінцями, в їх первинних оболонках є численні плазмодесми, зібрані в групи, — плазмодесменні поля. У процесі розвитку плазмодесменні каналці часто перетворюються в наскрізні отвори. Перфорації в ситоподібних клітинах розташовані в основному на поздовжніх стінках, і просвіти їх вузьчі, ніж у ситоподібних трубок, — 0,1—2 мкм (рис. 81).

Еволюція флоєми відбувалася в напрямку вкорочення ситоподібних клітин, збільшення їх діаметра і діаметра перфорацій. Поперечні стінки набували більш близьке до горизонтального положення і на них зосереджувалася основна маса ситоподібних полів. Іншими словами, ситоподібні клітини перетворилися в членики ситоподібних трубок.

У голонасінних функціонують ситоподібні трубки, але відсутні клітини-супутниці. Їх роль виконують клітини паренхіми, названі клітинами Страсбургера — на ім'я вченого, який уперше їх описав. Зовні вони не відрізняються від клітин-супутниць, відмінність полягає в їх походженні: клітини Страсбургера і членики ситоподібних трубок утворюються не з однієї, а з різних меристематичних клітин.

Флоєма, як і ксилема, — тканина складна. Вона містить, крім ситоподібних трубок і паренхімних клітин, ще й механічні волокна. Їх називають луб'яними. Це прозенхімні клітини із загостреними кінцями, з товстими, частіше здерев'янілими стінками з простими порами.

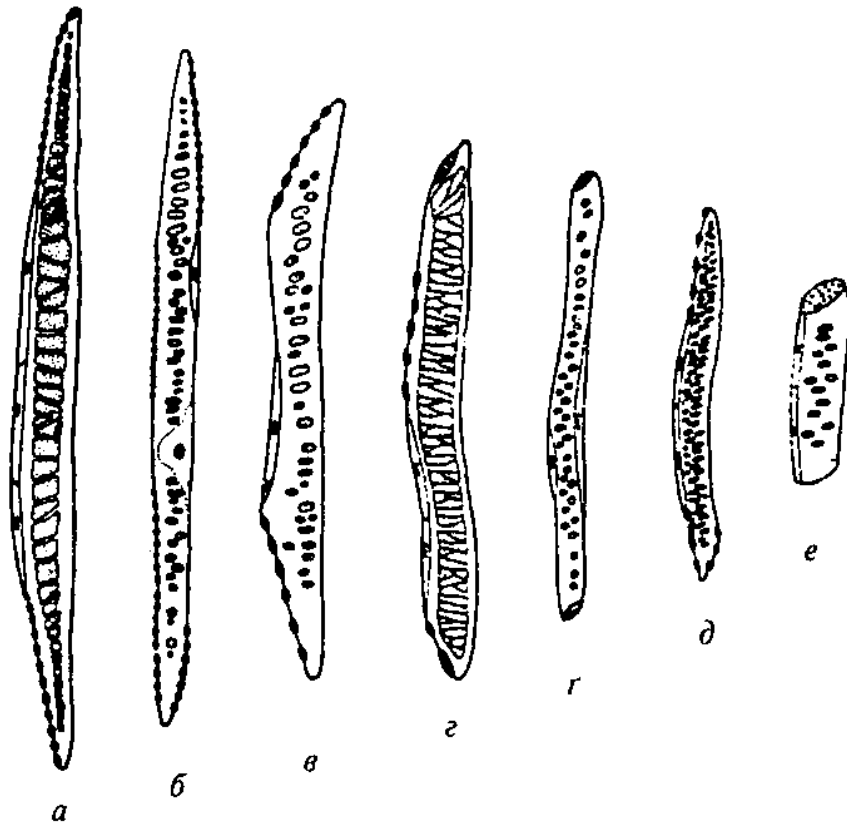


Рис. 81. Перетворення ситоподібних клітин у членики ситоподібних трубок у процесі еволюції:

a, б — ситоподібні клітини; *в, г, д* — етапи еволюції ситоподібних клітин у напрямку їх укорочення, збільшення їх діаметра та діаметра перфорації, а також зосередження основної маси ситоподібних полів на поперечних стінках; *е* — членник ситоподібної трубки

Луб'яні волокна ряду рослин використовують у текстильній промисловості. Причому особливо цінуються їх довжина і відсутність здерев'яніння. Довгі нездерев'янілі волокна є в льону. Вони використовуються для виготовлення високоякісних лляних тканин.

Флоема — тканина недовговічна. Ситоподібні трубки функціонують найчастіше один сезон, рідше — два, ще рідше — кілька років. Причому в однодольних ситоподібні трубки функціонують довше, ніж у дводольних. Нетривалість життя провідних елементів флоєми пояснюють відсутністю ядра і нагромадженням калози. Згодом шар калози на ситоподібних пластинках збільшується, а перфорації перетворюються у вузькі каналці. До кінця вегетаційного періоду каналці зовсім закупорюються, а на ситоподібних пластинках утворюється наплив полісахариду — *калюс*, або *мозолисте тіло*. Ситоподібні трубки, що припинили функціонувати, відмирають і під напором оточуючих клітин облітерують. Слідом за ситоподібними трубками відмирають і сплющуються клітини-супутниці.

Видільні тканини

Ми вже неодноразово згадували про ощадливу витрату рослинами речовин і енергії, про те, що рослинам, як правило, невластиве виділення назовні продуктів обміну. Якщо рослина і виділяє якісь речовини в навколишнє середовище, то це пов'язано з продовженням роду (залучення запилювачів і розповсюджувачів насіння) або із захистом від несприятливих впливів середовища (патогенних грибів і бактерій, понижених і підвищених температур та ін.). Деякі втрати речовин рослинами пов'язані з листопадом, відмиранням частини гілок, злущуванням верхніх шарів кірки, корневих волосків тощо. В основному ж речовини в рослинах використовуються багаторазово, реутилізуються, особливо це стосується азоту.

Після відмирання клітин речовини клітинних оболонок зберігаються в тілі рослин протягом усього життя. Завдяки перевазі асиміляції над дисиміляцією рослини відкладають у запас поживні речовини, а також у спеціальні клітини і вмістища речовини, які одержали назву речовин вторинного походження (органічні кислоти, фенольні сполуки, дубильні речовини, глікозиди, алкалоїди, ефірні олії, смоли тощо). Деякі вчені-ботаніки вважають більшість речовин вторинного походження кінцевими продуктами метаболізму, які більше не використовуються в обміні, а просто як баласт зберігаються в рослині. Ці припущення пов'язані з тим, що довгий час функції багатьох відкладень не були відомі і їх вважали зайвими для рослин. Однак в останні десятиліття завдяки дослідженням в галузі фізіології і біохімії рослин стало ясно, що цілий ряд речовин, які раніше належали до покидьків, можуть залучатися до обміну речовин (органічні кислоти, фенольні сполуки, алкалоїди, глікозиди та ін.), інші — виявляють біологічну активність, активуючи або інгібуючи різні процеси в рослинах, діючи на їхній ріст і розвиток, треті — виконують захисні функції, допомагаючи рослинам протистояти несприятливим умовам середовища. Інші сполуки, віднесені до баласту, ще очікують на з'ясування їх функцій.

Із вищезазначеного зрозуміло, чому в рослин існують *видільні тканини*, а не видільна система. Причому ці тканини більше подібні до секреторних (часто їх так і називають) і частково до запасуючих. Видільні тканини рослин мають ряд особливостей.

1. Елементи видільних тканин, на відміну від уже вивчених, не мають певної локалізації в рослинах, а розташовуються дифузно серед інших клітин і тканин.

2. Елементи видільних тканин за своєю структурою дуже різноманітні: окремі видільні клітини, волоски, клітини-ідіобласти, одноклітинні і багатоклітинні вмістища та ін.

3. Для видільних тканин характерна різноманітність речовин, які накопичуються і виділяються не тільки в різних вмістищах, але і в одному.

Причому продуктами, що виділяються, можуть бути не тільки органічні сполуки, але також і мінеральні солі, і вода.

4. Неоднаковим є походження різних видільних структур. Вони можуть формуватися з протодерми — меристеми, яка утворює епідерму, з прокамбію і камбію тощо. При цьому видільні елементи звичайно диференціюються раніше за інші постійні тканини.

5. Клітини видільних тканин зазвичай мають тонкі целюлозні оболонки з нечисленними плазмодесмами. Вони заповнені цитоплазмою з великим ядром, з пластид в них містяться, як правило, лейкопласти, є мітохондрії. Розвиток інших органел залежить від типу синтезованих для виділення або відкладання речовин. Наприклад, якщо клітини виділяють цукри або слиз, у них розвиваються пластиди й апарат Гольджі (нектарники, слизові залозки). У випадку утворення ефірних олій і смол клітини мають численні пластиди і добре розвинутий гладкий ЕР (вмістища ефірних олій, смоляні ходи). Якщо секрет має білкову природу, у клітинах розвивається гранулярний ЕР і апарат Гольджі (травні залозки комахоїдних рослин).

6. Вихід речовин із секреторних клітин у зовнішнє середовище або в порожнину вмістищ відбувається різними шляхами. Якщо сполуки, які секретуються, є низькомолекулярними, то вони можуть транспортуватися через плазмалему шляхом пасивної дифузії або активно з витратою енергії. Речовини можуть також виділятися за допомогою пухирців Гольджі. У зв'язку з інтенсивним транспортом речовини оболонки видільних клітин часто утворюють протуберанці, збільшуючи поверхню плазмалеми (див. рис. 46). Далі секреторні речовини проходять через клітинну оболонку. У випадку зовнішньої секреції вони накопичуються під кутикулою і виходять назовні через спеціальні каналці або після її руйнування.

Видільні тканини прийнято поділяти на дві групи: *зовнішні*, або *екзогенні*, і *внутрішні*, або *ендогенні*. Перші виділяють речовини в зовнішнє середовище, другі накопичують їх усередині рослини в клітинах і вмістищах (рис. 82).

До зовнішніх видільних тканин належать залозисті волоски, зовнішні залозки, нектарники, гідатоци.

Залозисті волоски дуже різноманітні за будовою, але, як правило, усі вони мають ніжку і голівку як одноклітинні, так і багатоклітинні. Звичайно залозисті волоски утворюються з клітин епідерми.

Часто в рослин зустрічаються ефіроолійні залозисті волоски. Ефірні олії — це суміш багатьох запашних речовин, що надають аромату квіткам та іншим органам рослин (троянда, лаванда, петрушка, розмарин, пеларгонія, кріп, кмин, васильок, м'ята, гвоздика, липа тощо). Ефірними їх називають за аромат і летючість, оліями, тому що вони легше води і не розчиняються в ній. Ефірні олії широко використовуються в парфумерії, миловарінні, харчовій промисловості, у медицині.

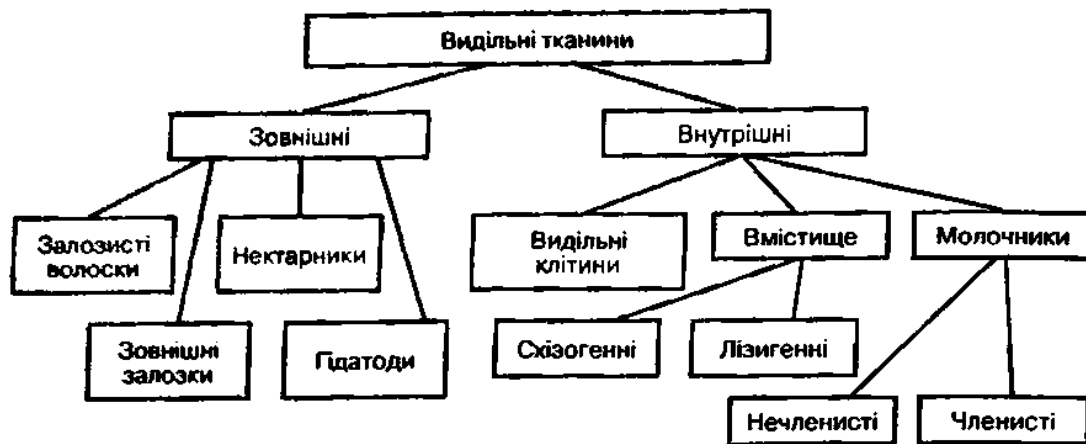


Рис. 82. Класифікація видільних тканин

Залозисті волоски пеларгонії мають багатоклітинну однорядну ніжку і голівку, що складається з однієї великої клітини. Волоски розмарину і лаванди, навпаки, мають одноклітинну ніжку і багатоклітинну голівку. Секреторні клітини голівки виділяють ефірні олії через целюлозну оболонку під кутикулу, яка піднімається і розривається. При цьому ефірні олії випаровуються через щілину або виділяються назовні у вигляді крапельок. Потім утворюється нова кутикула і процес виділення повторюється (рис. 83).

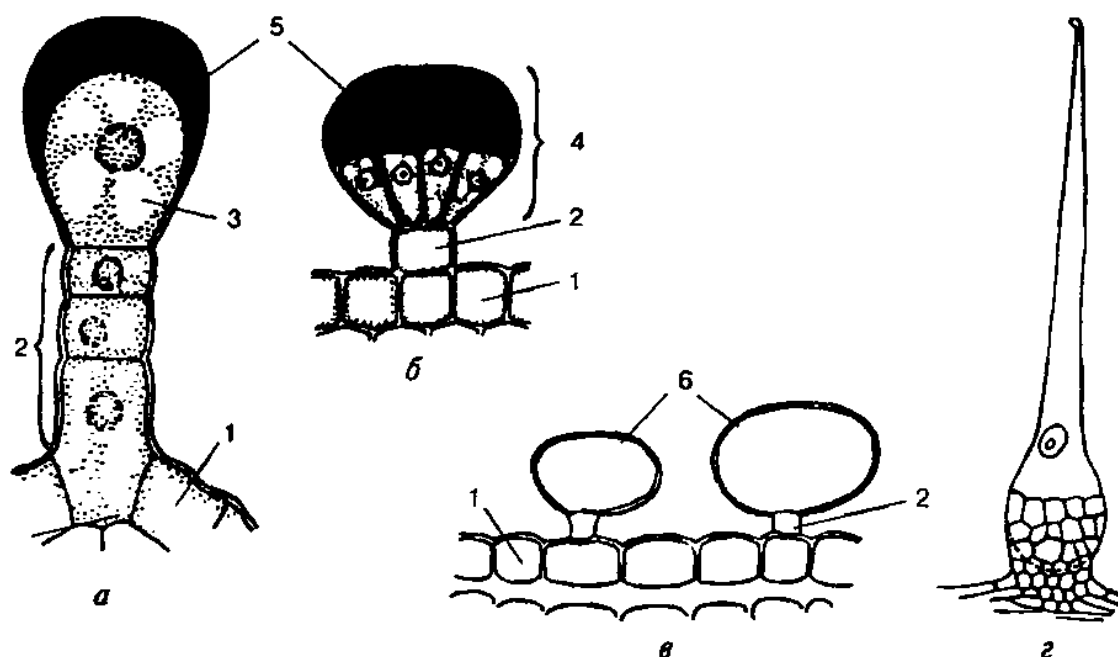


Рис. 83. Залозисті волоски:

a — пеларгонії; *б* — розмарину; *в* — лободи; *г* — кропиви; 1 — епідерма; 2 — ніжки; 3 — одноклітинна голівка; 4 — багатоклітинна голівка; 5 — секрет, який накопичується під кутикулою; 6 — пухирчасті волоски, які накопичують воду й солі

Пухирчасті волоски лободи і марі у вакуолях накопичують воду і мінеральні солі, що надходять у них із ксилеми жилок листка. При руйнуванні волосків солі відкладаються на поверхні листків. Такі волоски притаманні рослинам, які виростають на засолених ґрунтах. Вони підтримують сольовий баланс рослин шляхом секреції надлишку солей (рис. 83).

До залозистих належать і пекучі волоски кропиви, кожен з яких складається з однієї великої колбоподібної клітини, розширена нижня частина якої занурена в м'якуш листка. Верхня частина клітини витягнута і поступово звужується. Вона має потовщену, просочену кремнеземом оболонку, крім верхнього вузького кінця, на якому розташована маленька тонкостінна голівка. Коли тварина або людина доторкається до волоска, голівка легко відламується, утворюючи гострі краї, які впираються в шкіру. При цьому в тіло впорскується пекучий клітинний сік. Якщо звичайна кропива викликає тільки печіння, то укули її тропічних родичів можуть бути навіть смертельними (рис. 83).

Чітку межу між залозистими волосками і зовнішніми залозками визначити дуже важко. В основному *зовнішні залозки* відрізняються від волосків тим, що в їх утворенні беруть участь не тільки клітини епідерми, але і нижчі шари. Крім того, залозки часто більш багатоклітинні. До них звичайно підходять закінчення провідних пучків.

На листках ряду рослин (чорна смородина, тополя запашна), а також на лусках бруньок і молодих стеблах (береза) залозки виділяють ефірні олії. Залозки чорної смородини мають блюдцеподібну форму і з'єднані з епідермою короткою ніжкою. Ефірні олії накопичуються під кутикулою, яка при великому їх скупченні лопається (рис. 84).

У рослин на засолених ґрунтах зустрічаються не тільки сольові волоски, але і сольові залозки. Наприклад, у тамариксу є залозки, що складаються з 8 клітин, які накопичують солі і виділяють їх на поверхню листків через спеціальні каналці в кутикулі (рис. 84).

На бруньках багатьох деревних рослин розвиваються різні за формою і будовою залозки, що секретують речовини, які склеюють брунькові луски і тим самим захищають точку росту від несприятливих зовнішніх впливів.

У комахоїдних, або хижих, рослин (росичка, жирянка, непентес та ін.) залозки виділяють липкий слиз для вловлювання комах і травні ферменти для їх засвоювання. На листочках росички залозки мають вигляд головчастих волосків. Усередині голівки проходить пучок спіральних трахеїд. Його оточують три шари клітин, з яких зовнішній є секреторним (рис. 84).

Нектарники секретують назовні цукристу рідину — нектар, що приваблює комах-запилувачів. Вони частіше розташовуються в квітках — в основі тичинок, маточки, на пелюстках, чашолистках, але можуть міститися і на вегетативних органах — листках, прилистниках, стеблах.

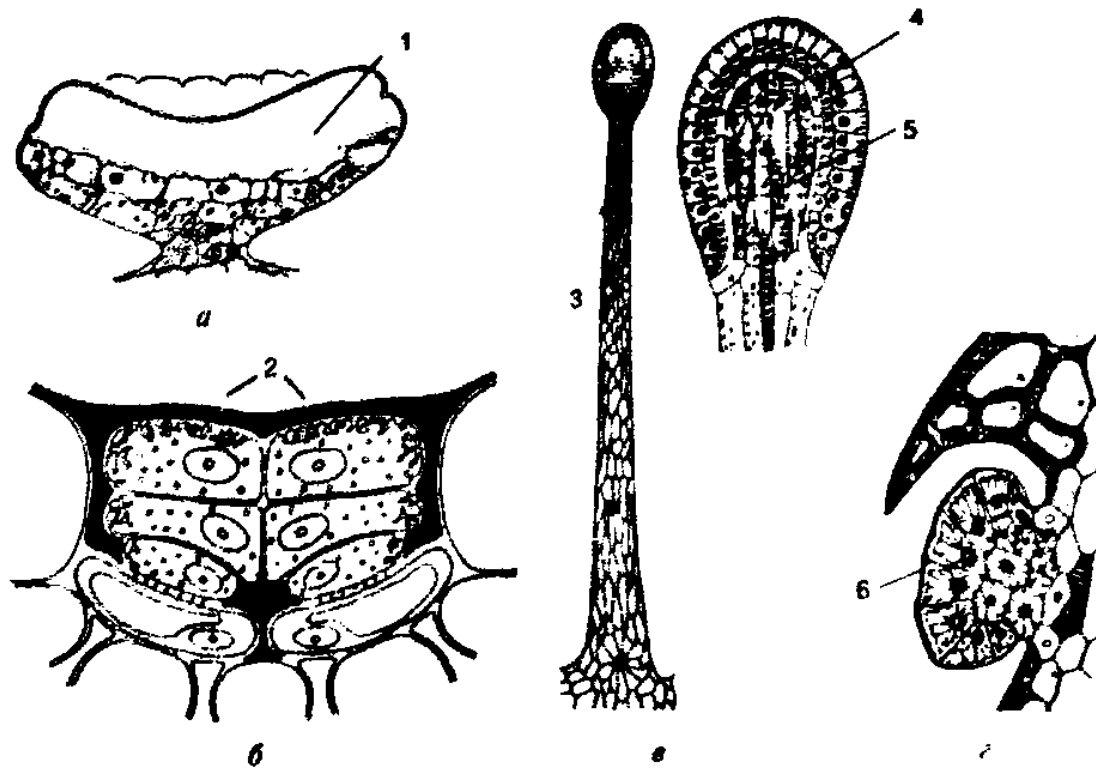


Рис. 84. Зовнішні залозки:

a — залозка з листка чорної смородини; *b* — сольова залозка тамариксу; *в* — перетравлюючі залозки рослянки; *г* — залозки на листі непентеса; 1 — накопичення ефірних олій під кутикулою; 2 — каналці в кутикулі, крізь які на поверхню листа виділяються солі; 3 — залозка, схожа на головчастий волосок; 4 — два шари залозистих клітин на голівці; 5 — трахеїди всередині голівки; 6 — залозки

Форма нектарників різноманітна: нитчаста, головчаста, дископодібна, чашоподібна та ін. Зверху вони вкриті кутикулою, а знизу до них прилягає провідний пучок, головною провідною тканиною якого тут є флоєма. Саме по флоємі в нектарники притікають цукри — головний компонент нектару. Секреторні клітини нектарників містять щільну цитоплазму, розвинуту сітку ЕР і багато мітохондрій. У квітках жимолості розташовані нектарники, які мають вигляд коротких волосків. У процесі активної секреції в їх клітинах велика вакуоля розпадається на багато дрібних, а секрет збирається під кутикулою. Звичайно нектар виходить назовні або крізь тонку кутикулу, або через спеціальні отвори в ній (рис. 85).

У ряду рослин на листках є *гидатоми*, або *восяні провідки*, через які відбувається виділення води в крапельно-рідкому стані. Цей процес називають *гутацією*. Він відбувається в умовах, коли в ґрунті води достатньо, а повітря вологе і випаровування знижене. Гутацію можна спостерігати на листках гороху, квасолі, красолі, бузини, полуниць, фуксії, примули, на озимих посівах у ранкові часи після тихої вологої

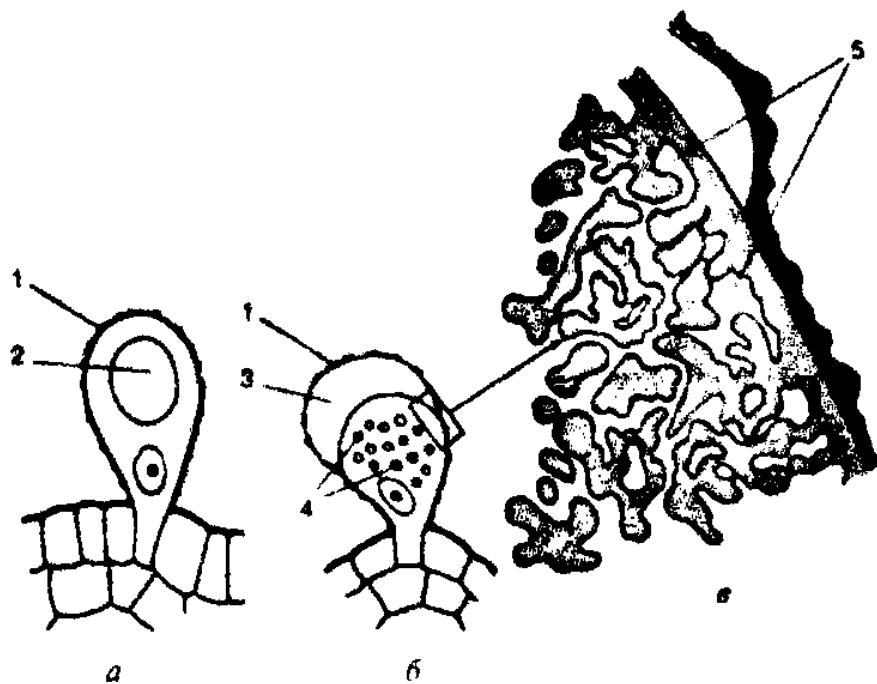


Рис. 85. Нектарники квітки зимовості

a — нектарник, що утворює секрет, *б* — нектарник, який виділяє секрет під кутикулу; *в* — клітинна оболонка нектарника з протуберанціями; 1 — кутикула, 2 — вакуоля, 3 — нектар під кутикулою, 4 — дрібні вакуоли; 5 — галазіалема з лабіринтом

ночі. Особливо сильна гутація спостерігається у вологих тропічних лісах, де під окремими деревами просто йде дощ.

Гідатоли являють собою продихи, замикаючі клітини яких більші за звичайні, рано відмирають, і щілина постійно залишається відкритою. Під продихом розташована повітряна порожнина, вислана тканиною *епітемою*, що складається з дрібних круглястих, тонкостінних, безхлорофільних клітин. Міжклітинники епітеми заповнені водою, яка подається знизу спіральними трахеїдами і виділяється у вигляді крапельок через відкритий продих. Гідатоли звичайно розташовані на кінчику листка, на кінцях зубчиків, рідше у виїмках (рис. 86).

Гутація сприяє рухові по рослині води і мінеральних речовин за умов зниженої транспірації. Вважають, що епітема поглинає частину мінеральних солей із гутаційної рідини, залишаючи їх у рослині. У той же час рідина, яка виділяється під час гутації, не є чистою водою: в ній міститься певна кількість мінеральних речовин, що можуть осідати на поверхні листків, утворюючи наліт (домикамінь).

Внутрішні видільні тканини представлені поодинокими клітинами, частіше щюбластами, багатоклітинними вмістищами і молочниками.

Видільні клітини поодинокі або групами розсіяні між клітинами інших тканин. Багато які з них відрізняються від навколишніх розмірами

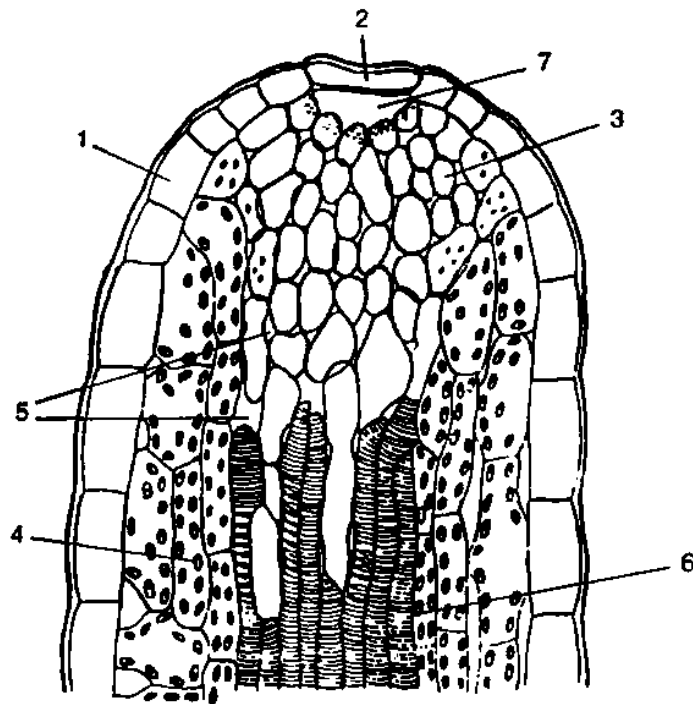


Рис. 86. Гідатода листка примули:

1 — епідерма; 2 — продох із відкритою щілиною; 3 — епітема; 4 — хлорофілоносні клітини; 5 — міжклітинники; 6 — кільчасті трахеїди; 7 — повітряна порожнина під водяним продохом

та формою і являють собою ідіобласти. Залежно від речовин, які в них переважають, розрізняють масляні, слизові, танінові і кристалоносні клітини.

Масляні клітини синтезують ефірні олії, що поступово заповнюють їх, витісняючи протопласт. Іноді олії накопичуються всередині целюлозних пухирців, прикріплених до клітинної оболонки. У міру накопичення секрету пухирець росте, заповнюючи всю порожнину клітини (рис. 87). Ефіроолійні клітини зустрічаються у представників родин лаврових, перцевих, магнолієвих та ін.

Слизові клітини накопичують слиз переважно вуглеводної природи. Вони характерні для рож, кактусів. Іноді в слиз занурені пачки рафід шавлевокислого кальцію.

Часто у видільних клітинах збираються таніни — дубильні речовини. Вони є звичайними компонентами клітинного соку багатьох рослин, але в деяких клітинах їх накопичується велика кількість. Живий вміст таких клітин відмирає, і їх заповнюють таніни. При окисленні дубильні речовини набувають червоно-коричневого забарвлення, тому танінові клітини добре помітні під мікроскопом. Вони поширені в листках, стеблах багатьох рослин (бобові, розові, миртові, виноградові).

До видільних клітин-ідіобластів належать кристалоносні клітини, які містять кристали шавлевокислого кальцію і їх зростки — друзи.

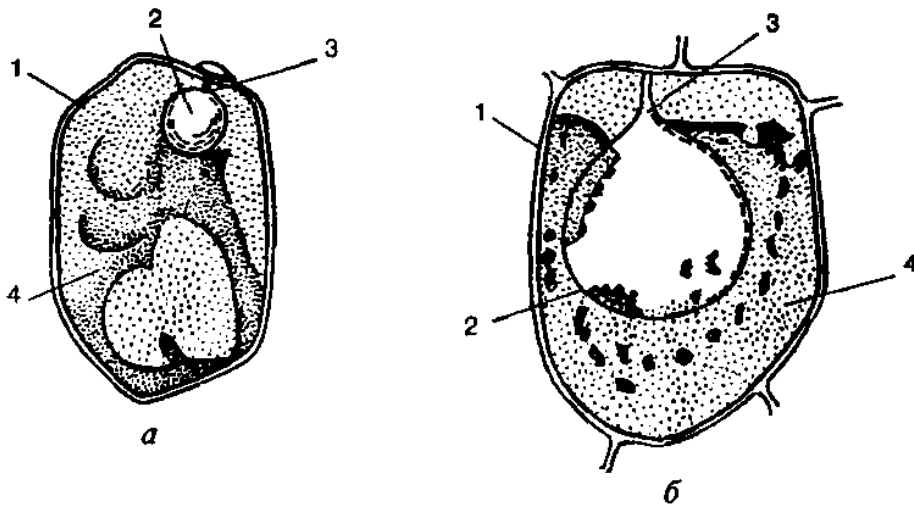


Рис. 87. Накопичення ефірних олій у видільних клітинах:
a — початок накопичення олії всередині целюлозного пухирця, прикріпленого до клітинної стінки; *б* — збільшення пухирця у міру накопичення олії;
 1 — клітинна оболонка; 2 — пухирець з ефірною олією; 3 — ніжка, за допомогою якої пухирець прикріплюється до клітинної стінки; 4 — протопласт секреторної клітини

Сюди ж зараховують і епідермальні клітини з цистолітами. Цікаво, що в деяких рослин кристали оксалату кальцію всередині клітин одягнені в целюлозні мішечки, підвішені до оболонки (рицина, цитрусові). Після розчинення кристала в клітині залишається порожній сплющений мішечок, у стінках якого видно пори (рис. 88).

Багатоклітинні видільні структури називаються вмістищами. В них звичайно виділення секретуються в міжклітинники. Такі вмістища можуть мати форму довгих, часто розгалужених каналів-ходів або округлих порожнин. Залежно від способу утворення міжклітинників вмістища поділяють на схізогенні й лізигенні.

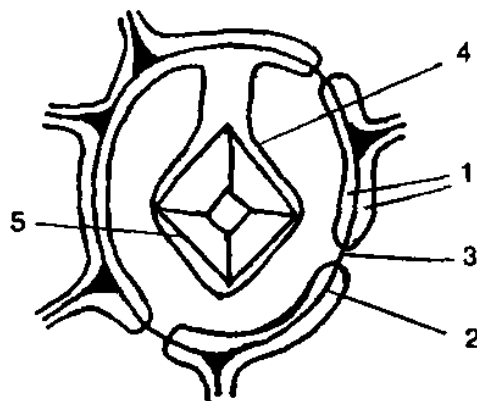


Рис. 88. Кристали оксалату кальцію в клітині лимона:
 1 — клітинні оболонки; 2 — серединна пластинка; 3 — пора; 4 — целюлозний мішечок; 5 — кристал оксалату кальцію

Формування *схізогенних вмістищ* починається з часткової мацерації й утворення невеликого міжклітинника, що збільшується в результаті ділення і росту оточуючих його клітин. Ці клітини стають *епітеліальними*, тобто починають синтезувати і виділяти в міжклітинник секреторні речовини. Схізогенні вмістища мають вигляд довгих і розгалужених трубок, тому саме їх називають ходами. У них накопичуються бальзами (хвойні, звіробійні, бобові) або слизи (деякі папороті) (рис. 89). Добре відома живиця-бальзам смоляних ходів багатьох хвойних. Бальзам — це суміш ефірних олій і смол. Живиця складається на 1/3 з ефірної олії скипидару і на 2/3 зі смоли каніфолі. Компоненти живиці мають широке застосування. Скипидар використовується в медицині, у техніці як розчинник, є вихідною речовиною для синтезу ряду важливих сполук, наприклад камфори. Каніфоль застосовується при паянні, для виготовлення пластмас, у миловарінні. Подрібнена смола служить для збільшення тертя. Нею натирають туюфельки балерин, смички скрипок тощо.

Лізигенні вмістища виникають у результаті розщеплення (лізису) групи клітин. Процес починається з відокремлення в паренхімі клітин, що після ряду поділів починають виробляти і накопичувати секрет. Потім їх оболонки і живий вміст розчиняються. Виникає порожнина, заповнена секретом і залишками оболонок і протопластів. Вмістища, що утворилися, часто мають правильну округлу форму (шкірка цитрусів) (рис. 90). Збільшення таких вмістищ може відбуватися за рахунок лізису клітин, які їх вистилають.

У деяких випадках вмістища, що почали утворюватися схізогенно, потім збільшуються в розмірах шляхом лізису навколишніх клітин. Такі вмістища змішаного походження називають *схізо-лізигенними*.

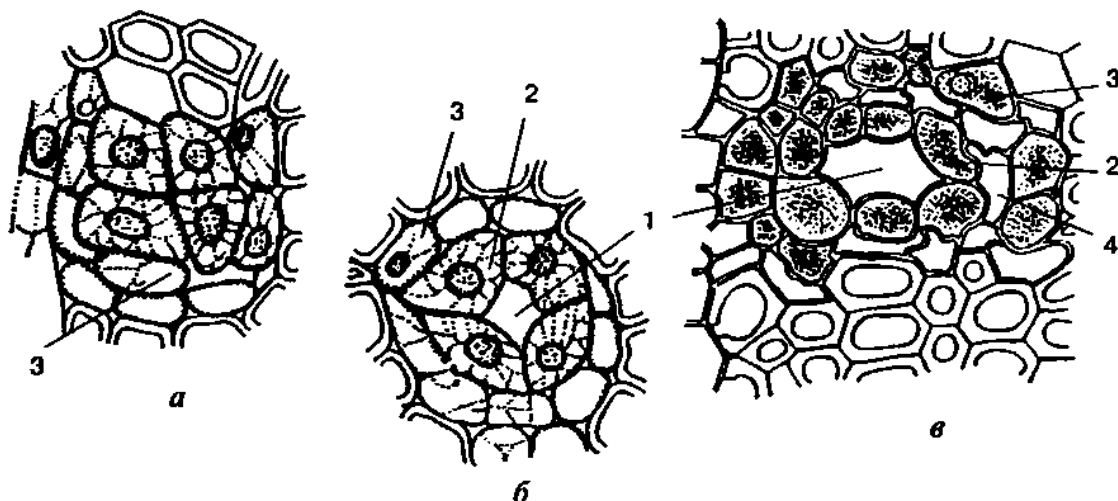


Рис. 89. Розвиток схізогенного вмістища:
a, б, в — стадії розвитку: *1* — міжклітинник; *2* — епітеліальні клітини; *3* — паренхімні клітини; *4* — мертві клітини

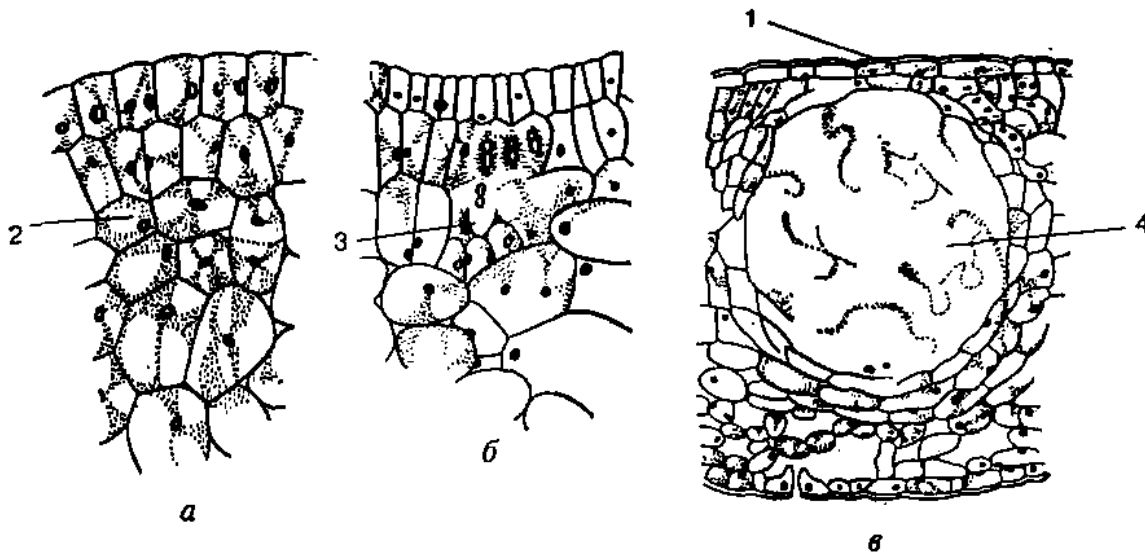


Рис. 90. Розвиток лізигенного вмістища у шкірці цитрусових:
a, б, в — стадії формування: 1 — епідерма; 2 — група клітин, які синтезують секрет; 3 — початок лізису секреторних клітин; 4 — лізигенне вмістище, заповнене секретом і залишками лізованих клітин

Внутрішні видільні структури як одноклітинні, так і багатоклітинні, мабуть, виконують насамперед захисну функцію. Речовини, що містяться в них, по-перше, консервують деревину, захищаючи її від руйнування патогенними грибами, по-друге, захищають рослини від поїдання тваринами й ушкодження комахами. Бальзам при пораненні рослин витікає назовні і затягує рану, сприяючи її загоєнню. Відкладення оксалату кальцію можуть знову залучатися до обміну речовин рослин, причому як кальцій, так і шавлева кислота. Наприклад, плоди цитрусових, чорниці, гарбуза. Так, якщо в незрілих плодах присутні багато кристалів і їх зростків, то наприкінці дозрівання вони зникають.

У деяких рослин при ушкодженні органів виділяється рідина, схожа на молоко, — *молочний сік*, що є клітинним соком *молочників*, або *молочних судин*. Розрізняють два типи молочників — нечленисті й членисті.

Нечленисті молочники — одноклітинні. Кожен такий молочник являє собою гігантську розгалужену багатоядерну клітину. У зародку насіння закладаються одна або кілька клітин, що з ростом рослини збільшуються в розмірі, витягуються, розгалужуються і перетворюються в нечленисті молочники. Клітини молочників тягнуться, не сполучаючись одна з одною, через усю рослину. При величезній довжині діаметр молочників залишається в межах звичайних клітинних розмірів. Нечленисті молочники характерні, наприклад, для олеандра, молочаю (рис. 91).

Членисті молочники багатоклітинні. Вони утворюються з ряду одноклітинних клітин, між якими руйнуються поперечні стінки, а протопла-

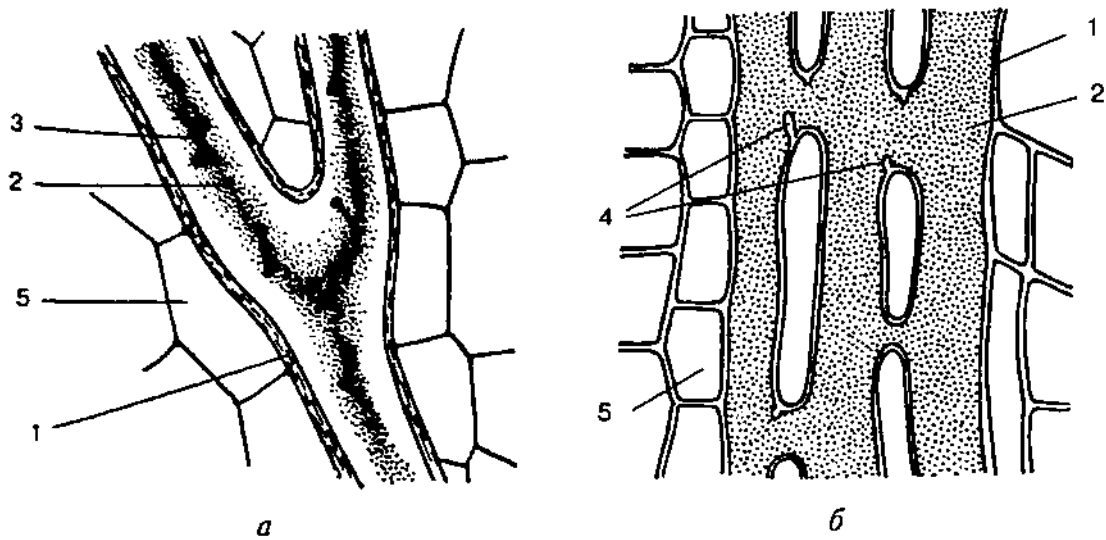


Рис. 91. Молочники:

а — нечленистий молочник молочаю; *б* — членистий молочник латуку;
 1 — клітинна оболонка; 2 — цитоплазма; 3 — крохмальні зерна в лейкопластах;
 4 — закраїни на стінках, які свідчать про багатоклітинне походження члени-
 стих молочників; 5 — паренхіма

сти і вакуолі поєднуються. Між клітинами можуть також утворюватися перемички-анастомози, внаслідок чого виникає одна гігантська багаторядна клітина, що пронизує всі тканини рослини. Про багатоклітинне її походження свідчать тільки закраїни, які збереглися на місці зруйнованих перетинок. Членисті молочники зустрічаються в маку, айстр, цикорію, козлобородника.

Клітинні стінки молочників целюлозні, з нечисленними порами, можуть добре розтягатися. У клітинах є пристінний шар цитоплазми зі значною кількістю ядер. Якщо багаторядність нечленистих молочників виникає внаслідок поділу ядер без утворення в клітинах поперечних перетинок, то в членистих — в результаті об'єднання протопластів багатьох клітин. У цитоплазмі присутні лейкопласти незвичайної форми — гантелеподібні. У них можуть міститися великі крохмальні зерна. У центрі молочника розташована вакуоля з молочним соком — *латексом* — емульсією жироподібних речовин і розчином багатьох сполук. До його складу входять білки, амінокислоти, цукри, глікозиди, алкалоїди, таніни, мінеральні солі, а також часто каучук і гута. Саме останні речовини в основному й утворюють емульсію, надаючи білого кольору молочному соку. Молочний сік може мати й інші забарвлення: у чистотілу — жовтогарячий, у конопель — жовтувато-коричневий, в олеандра і шовковиці сік взагалі прозорий і безбарвний.

Припускають, що молочники виконують у рослині ряд функцій: провідну, запасуючу, захисну. Провідна функція пов'язана з тим, що молочники тягнуться по всій рослині й можуть транспортувати орга-

нічні речовини подібно до флоєми. Про запасуючу функцію свідчить нагромадження в латексі цілого ряду типових запасних речовин (цукрів, інуліну, білків). Захисна роль виявляється, по-перше, в тому, що в латексі містяться деякі отруйні речовини, які захищають рослини від поїдання тваринами (глікозиди, алкалоїди тощо). Крім того, каучук і гута при ушкодженні рослин разом із латексом витікають назовні, густіють на повітрі й закупорюють рани. Рослини, у молочному соку яких багато каучуку і гуту, використовуються для їх добування. Каучук одержують у великих масштабах з каучуконосного дерева гевеї. З насиченого сіркою каучуку виготовляють гуму. Чистий каучук використовують для виготовлення пластирів, гірчичників. Гуту у великих кількостях не добувають, а в малих одержують із чагарнику гваюли сріблястої. З гуту роблять ізоляцію для підводних кабелів.

Молочний сік листків і незрілих коробочок маку снодійного називають опієм. У ньому міститься ряд алкалоїдів, що сильно впливають на людський організм. І хоча деякі з них дуже отруйні, їх використовують у медицині як лікарські препарати (морфін, кодеїн, папаверин).

Система провітрювання

Органи і тканини рослин потребують провітрювання: під час дихання клітини поглинають кисень і виділяють вуглекислий газ, а в процесі фотосинтезу поглинають вуглекислий газ і виділяють кисень; також постійно відбувається випаровування води. Газообмін у рослинах здійснюється за допомогою спеціальних утворень, які поєднують у *систему провітрювання*, або називають *тканинами провітрювання*.

До системи провітрювання належать продиhi в епідермі, сочевички в перидермі і міжклітинники. Міжклітинники можуть бути великих і малих розмірів, поєднуючись один з одним, вони утворюють систему міжклітинників. Склад повітря в міжклітинниках звичайно не ідентичний атмосферному, тому що в них постійно відбувається місцевий газообмін: один газ поглинається, інший виділяється. Причому інтенсивність цих процесів може бути різною і непостійною.

Тканина, що містить дуже великі міжклітинники, називається *аеренхімою*. Часто в ній міжклітинні простори перевищують розміри клітин. Аеренхіма складається з живих тонкостінних клітин. Як правило, їх стінки, звернені до міжклітинників, вкриті слизом. У клітинах є цитоплазма з ядром та іншими органелами. З пластид у них звичайно наявні лейкопласти. Центральну частину клітини займає велика вакуоля.

Аеренхіма може бути утворена клітинами різної форми — круглястими, витягнутими, зірчастими. Так, у латаття і рдесника великі міжклітинники оточені ланцюжками з дрібних округлих клітин. У ситнику міжклітинні простори утворюються при з'єднанні зірчастих клітин своїми променями. У жусеї з родини кіпрейних великі міжклітинни-

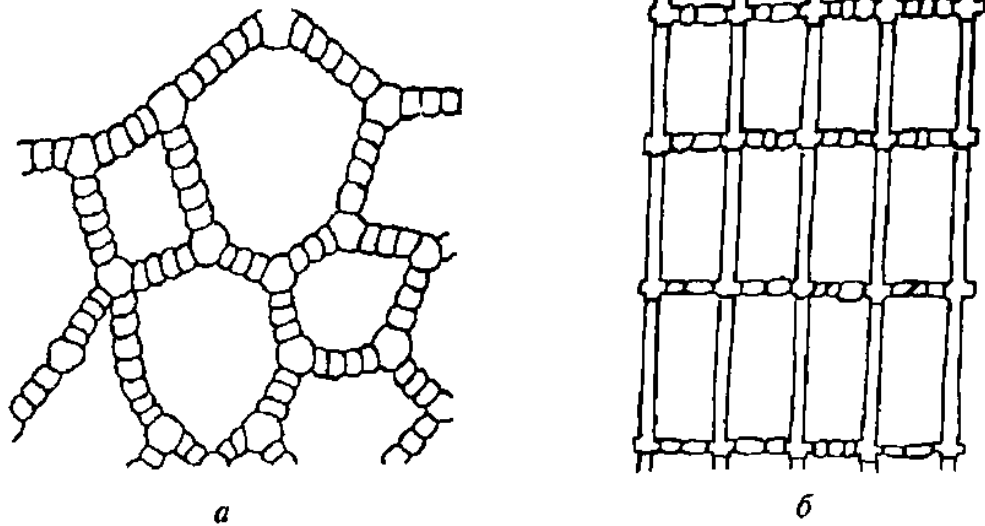


Рис. 92. Аеренхіма:
а — рдесника; *б* — жусеї

ки виникають у результаті чергування клітин різних форми та розмірів — круглястих і дуже видовжених (рис. 92). У ряду рослин аеренхіму зміцнюють великі астроклерейди, що розташовуються між повітряними камерами (рис. 93).

Аеренхіма звичайно розвинута у водних і болотяних рослин, корені, кореневища, а іноді й стебла яких перебувають у воді, мулі або заболоченому ґрунті, а також у занурених у воду листках. Атмосферне повітря проникає в рослину через продихи або сочевички органів, що перебувають над водою, і по міжклітинниках досягає клітин і тканин органів, яким не вистачає кисню, де і накопичується у великих міжклітинниках. Аеренхіма також підтримує рослини у вертикальному положенні і на плаву внаслідок зменшення їх питомої ваги.

Великі міжклітинники зустрічаються в пелюстках квіток деяких рослин. Повітря, що міститься в них, відбиває падаючі на квітки

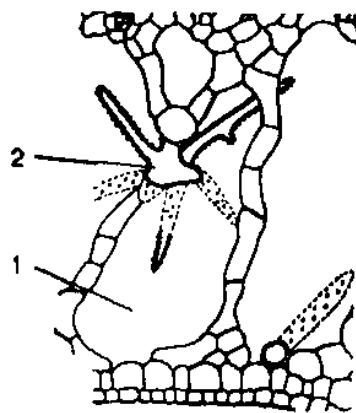


Рис. 93. Астроклерейди в аеренхімі листка латаття:
1 — повітряні порожини; *2* — астроклерейда

сонячні промені, весь їх спектр, тому, якщо клітини не містять пігментів, пелюстки мають білий колір (латаття, троянди, лілії). При зів'яненні квіток і відмиранні клітин вода з вакуолей виходить у міжклітинники, витісняючи повітря, і пелюстки стають прозорими.

Основна паренхіма

Основна паренхіма — головний компонент системи основних тканин рослин, який утворює в тілі рослин безперервну масу (у первинній корі стебла і кореня, у серцевині стебла, у м'якуші листків і плодів тощо) або окремі тяжі та групи клітин (у системі провідних тканин).

Основна паренхіма походить з основної меристеми конуса наростання, тоді як система покривних тканин починає своє утворення з протодерми, а система провідних — із тяжів прокамбію.

Основна паренхіма складається з паренхімних клітин різної форми: округлих, овальних, призматичних, багатогранних, циліндричних, подовжених та ін. Стінки паренхімних клітин частіше утворені первинною оболонкою, рідше на первинну накладається вторинна, відбувається її потовщення і навіть здерев'яніння. У вторинній оболонці є прості пори. Пристінний шар протопласта містить повний набір органел. Із пластид часто присутні хлоропласти. Середину клітини займає велика центральна вакуоля.

Клітини основної паренхіми шляхом диференціювання утворюють різні спеціалізовані тканини. Крім того, вони мають дуже важливу особливість — можуть відновлювати меристематичну активність з появою вторинних меристем. Це забезпечує рослинам загоєння ран, утворення додаткових коренів і пагонів, регенерацію втрачених органів. Групи паренхімних клітин і навіть окремі клітини можуть регенерувати цілі рослини в культурі клітин і тканин.

Функції основної паренхіми різноманітні: асимілююча, запасаюча, видільна, провітрювальна, механічна та ін. Паренхімні клітини за наявності в них хлоропластів виконують асимілюючу функцію. Вони можуть відкладати в запас поживні речовини і воду. При потовщенні клітинної оболонки і її здерев'янінні вони набувають опорної (механічної) функції. Утворюючи численні міжклітинники, паренхіма стає компонентом системи провітрювання. Часто її клітини виконують провідну функцію, транспортуючи речовини в радіальному напрямку. Синтезуючи і накопичуючи речовини вторинного походження, клітини основної паренхіми стають елементами видільної тканини. Тому нерідко в систему основних тканин включають асимілюючі, запасаючі, видільні тканини, аеренхіму і коленхіму. Однак перераховані тканини є високоспеціалізованими, і їх частіше розглядають як окремі групи, що і було зроблено в попередніх підрозділах.

Провідні пучки

До складу провідної системи рослин входять провідні тканини — ксилема і флоема. Звичайно тяжі цих тканин проходять по рослині поруч, утворюючи *провідні пучки* — складний комплекс тканин із різними функціями. Насамперед до їх складу входять провідні елементи ксилеми і флоеми, які виконують функцію транспорту речовин по рослині, а ксилема з її здерев'янілими стінками служить ще й опорою м'яким тканинам. У пучках завжди присутня паренхіма, клітини якої здійснюють радіальний транспорт речовин і відкладають їх у запас. Звичайно в пучках є механічні тканини, частіше склеренхімні волокна. Вони можуть утворювати суцільну обкладку навколо пучка (піхва) або розташовуватися у вигляді тяжа з боку більш м'якої і ніжної флоеми. Звідси ще одна назва пучків — *судинно-волокнисті*.

До складу провідних пучків можуть входити молочники, смоляні ходи й інші вмістища, якщо вони характерні для даного виду рослин.

Провідні пучки формуються з тяжів прокамбію, які вичленовуються з меристеми конуса наростання нижче точки росту рослини. Прокамбіальні тяжі складаються з меристематичних клітин прозенхімної форми із загостреними кінцями. Унаслідок поділу і диференціювання клітин прокамбію утворюються всі елементи провідних пучків. В одних випадках весь прокамбій витрачається на утворення постійних тканин пучка. Такий пучок називають *закритим*. В інших частина прокамбію між ксилемою і флоемою зберігається і диференціюється в пучковий камбій. Провідний пучок, що має прошарок камбію, називають *відкритим*. Відкриті судинно-волокнисті пучки за рахунок діяльності камбію здатні до вторинного потовщення — росту в товщину. Закриті пучки характерні для однодольних рослин, відкриті — для дводольних.

За розташуванням ксилеми і флоеми провідні пучки поділяють на чотири типи: колатеральні, біколатеральні, концентричні та радіальні (рис. 94).

У *колатеральних пучках* тяжі ксилеми і флоеми розташовані поруч. Причому ксилема звичайно розміщується ближче до центра органа, а флоема — до периферії. Колатеральні пучки розташовуються в стеблах і листках. Саме їм і належить розподіл на відкриті й закриті пучки.

Біколатеральні пучки характеризуються тим, що в них до ксилеми прилягають два тяжі флоеми: один ближче до периферії, інший — до центра. Такі пучки також зустрічаються в стеблах, але рідше (гарбузові, пасльонові). Біколатеральні пучки можуть бути закритими і відкритими. В останніх камбій розташований між ксилемою і зовнішнім тяжем флоеми.

У *концентричних пучках* одна провідна тканина оточує іншу: ксилема — флоему або флоема — ксилему. Пучки концентричного типу зустрічаються досить рідко (кореневища папороті, конвалії, стебла драцени).

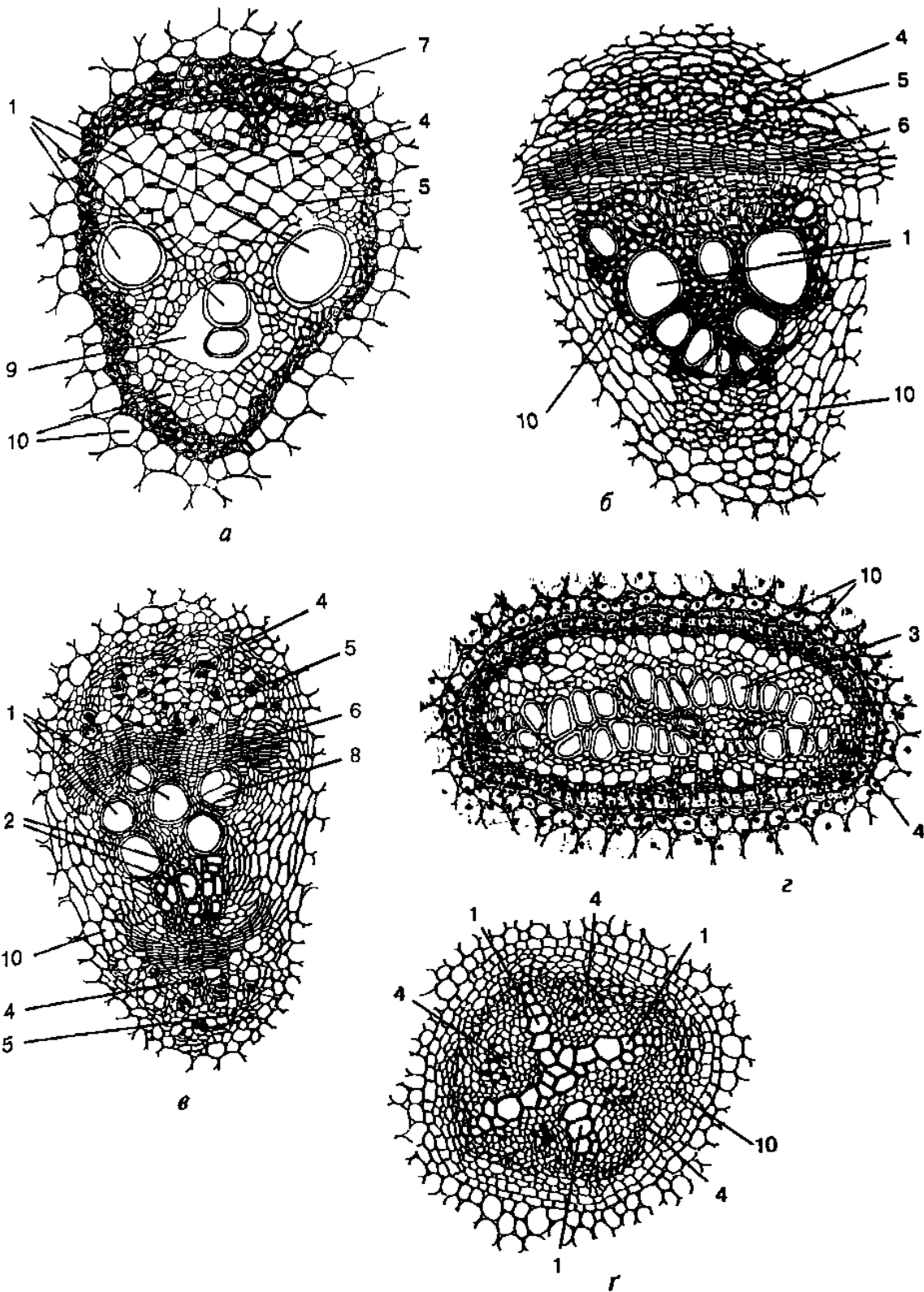


Рис. 94. Типи провідних пучків:

a — закритий колатеральний пучок стебла кукурудзи; *б* — відкритий колатеральний пучок стебла кірказону; *в* — біколатеральний пучок стебла гарбуза; *г* — радіальний пучок кореня кінських бобів; *2* — концентричний пучок кореневища папороті; *1* — судини ксилеми; *2* — елементи первинної ксилеми; *3* — трахеїди; *4* — ситоподібні трубки; *5* — клітини-супутниці; *6* — камбій; *7* — склеренхімні волокна; *8* — судина, закупорена тилами; *9* — повітряна порожнина на місці первинної ксилеми; *10* — паренхіма

Радіальні пучки складаються з променів ксилеми і флоєми, розташованих по радіусу. Кількість променів ксилеми дорівнює кількості променів флоєми. Радіальні пучки характерні для коренів (рис. 94).

Провідна система різних рослин має свої особливості. Чимала роль у її будові належить розташуванню або, інакше кажучи, проходженню провідних пучків в органах рослин.

Проходження провідних пучків у корені вважається найбільш простим: один складний радіальний пучок тягнеться через увесь корінь. У листках провідні пучки утворюють жилки, що по-різному розташовуються у різних рослин. У мохів через листок, не розгалужуючись, проходить одна або дві жилки. У папоротей жилки розгалужуються, утворюючи густу сітку. Дводольні рослини мають у листку одну головну жилку, однодольні — декілька. Головні жилки в дводольних дуже розгалужуються, тонкі жилки зливаються, утворюючи *анастомози*. У цілому виходить сітчасте жилкування. В однодольних головні жилки проходять уздовж листка паралельно. Причому вони не завжди мають однакову товщину. Іноді відбувається чергування товстіших і тонкіших жилок. Поздовжні головні жилки зв'язуються між собою поперечними перемичками з тонких жилок, які розташовуються поодиноці або утворюють складну сітку (рис. 95).

Найбільш складне проходження провідних пучків у стебла, тому що їх провідна система тісно пов'язана з листками. Пучки, що переходять з листка в стебло, називають *лишковими слідами*, а пучки, які зв'язують головне стебло з гілкою, — *гілковими*. Слід може містити 1, 2, 3 або більше провідних пучків. Їх відповідно називають одно-, дво-, три- або багатопучковими. Пучки листового сліду проходять через паренхіму первинної кори і продовжуються вниз по стеблу. Якщо стебло має суцільне кільце провідних тканин, то проти входу листового сліду вони перериваються ділянкою паренхіми. Цю ділянку називають *лакуною*,

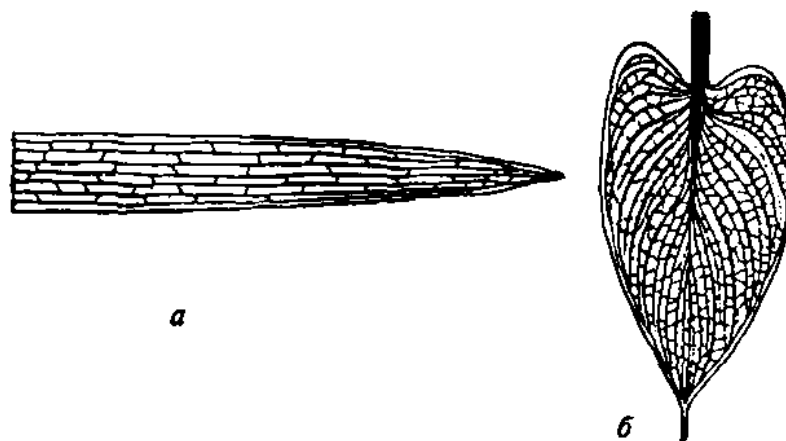


Рис. 95. Проходження провідних пучків у листку:
а — однодольних; б — дводольних

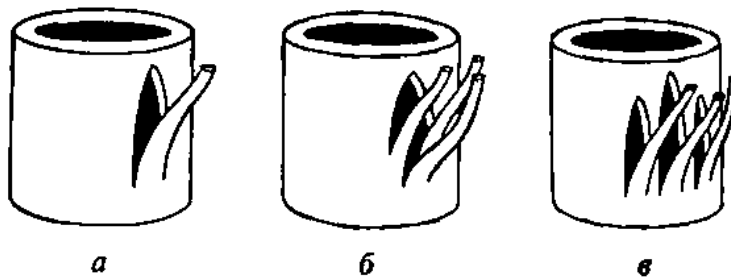


Рис. 96. Типи листкових слідів і лакун:

a — однопучковий однолакунний; *б* — трипучковий однолакунний; *в* — трипучковий трилакунний

або *листяним проривом*. Причому типи лакун різні: кожен пучок листкового сліду може мати свою лакуну або в одну лакуну можуть входити кілька пучків (рис. 96). Бічні гілки утворюються з пазушних бруньок, тому гілкові сліди входять у стебло трохи вище листкових. Причому гілковий слід звичайно з'єднується з провідною системою головного стебла дещо вище, ніж листковий слід.

У стеблах проходять не тільки пучки листкових і гілкових слідів, але і пучки, не зв'язані з листками, їх називають *спеціальними*. Спільні з листками і спеціальні пучки в стеблі розгалужуються і зливаються (анастомозують), утворюючи тривимірну структуру. Особливо складна система провідних пучків у вузлах стебла, де в нього входять нові листкові сліди (рис. 97).

В однодольних листкові сліди, переходячи з листка в стебло, вигинаються радіально, доходячи майже до центра стебла. Далі вони направляються вниз протягом декількох міжвузлів, а потім знову вигинаються до периферії і з'єднуються з іншими пучками. На поперечному зрізі стебла провідні пучки виявляються розташованими безладно по всій його поверхні. Це так званий *пальмовий тип* розташування провідних пучків.

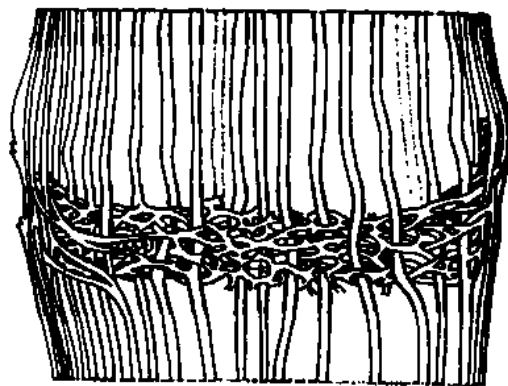


Рис. 97. Складна система пучків у вузлі стебла кукурудзи

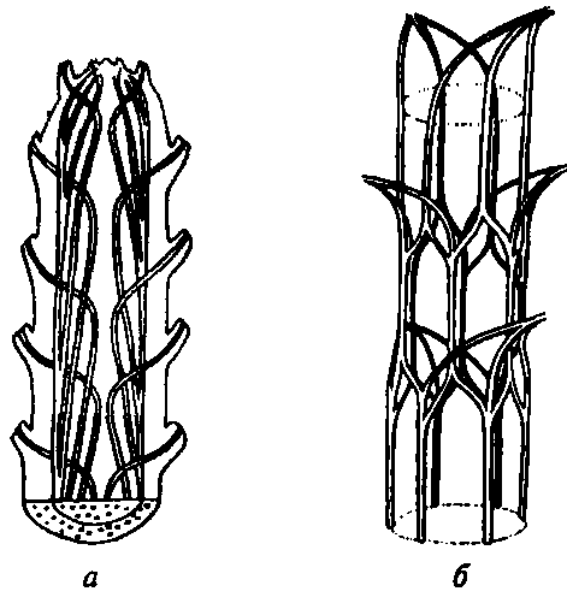


Рис. 98. Проходження провідних пучків у стеблі:
а — однодольних; *б* — дводольних

У дводольних рослин листкові сліди при переході в стебло вигинаються тангентально (паралельно поверхні) і спускаються вниз, зливаючись з іншими пучками. Іноді шлях листкових слідів до злиття буває коротким, але частіше його пучки проходять одно або декілька міжвузлів. На поперечному зрізі провідні пучки розташовуються по колу приблизно на однаковій відстані від поверхні стебла в один або два ряди (рис. 98).

Контрольні запитання та завдання

1. Що таке рослинна тканина? Якими є особливості рослинних тканин?
2. Охарактеризуйте меристеми. Як вони класифікуються?
3. Розкажіть про функції покривних тканин, їх типи.
4. Охарактеризуйте епідерму. Що таке продихи? Яку вони мають будову?
5. Як утворюється перидерма? Що таке кірка?
6. Які особливості механічних тканин, що забезпечує їх функції? Які типи механічних тканин ви знаєте?
7. Охарактеризуйте асимілюючі тканини.
8. Де в рослині розташовані поглинаючі тканини? Дайте їм характеристику.
9. Розкажіть про запасуючі тканини.
10. Порівняйте два типи тканини — ксилему і флоему.

11. Охарактеризуйте трахеальні елементи ксилеми. Як вони утворюються?
12. Розкажіть про будову і формування ситоподібних трубок і клітин-супутниць флоєми.
13. Розкажіть про особливості видільних тканин. Які групи цих тканин ви знаєте?
14. Що ви знаєте про будову і функції молочників?
15. Розкажіть про систему провітрювання.
16. Що являє собою основна паренхіма? Які функції вона виконує?
17. Розкажіть про утворення і склад провідних пучків.
18. Які типи провідних пучків ви знаєте? В яких органах рослин вони зустрічаються?
19. Розкажіть про проходження провідних пучків у рослині.

Тести для самоконтролю

1. Мертва механічна тканина — це:
 - а) коленхіма;
 - б) склеренхіма;
 - в) паренхіма;
 - г) хлоренхіма.
2. Раневі меристеми належать до:
 - а) первинних;
 - б) верхівкових;
 - в) вторинних;
 - г) інтеркалярних.
3. Трихомами називають:
 - а) епідермальні волоски;
 - б) кореневі волоски;
 - в) кристали щавлевокислого кальцію;
 - г) клітини продихів.
4. Клітини епідерми містять хлоропласти у:
 - а) рослин посушливих місць;
 - б) високогірних рослин;
 - в) вологолюбних рослин;
 - г) водних рослин.
5. Трахеїди є єдиними провідними елементами ксилеми у:
 - а) водоростей;
 - б) мохоподібних;
 - в) голонасінних;
 - г) покритонасінних.

6. Завантаження флоєми є основною функцією:
 - а) ситоподібних трубок;
 - б) трахеїд;
 - в) клітин-супутниць;
 - г) ідіобластів.
7. Пучок, у якому одна провідна тканина оточує іншу, називається:
 - а) колатеральним;
 - б) біколатеральним;
 - в) радіальним;
 - г) концентричним.
8. Гідатоци забезпечують функцію:
 - а) гутації;
 - б) транспірації;
 - в) секреції;
 - г) дихання.
9. Поодинокі клітини називають:
 - а) продиховими;
 - б) супутницями;
 - в) ідіобластами;
 - г) трахеїдами.
10. Тили утворюють тканину:
 - а) провідну;
 - б) покривну;
 - в) механічну;
 - г) несправжню.

Розділ 3

Веgetативні органи

Найважливішою подією в еволюції рослинного світу був вихід багатоклітинних рослинних організмів на сушу, де однорідне недиференційоване тіло рослин потрапило в нове ґрунтово-повітряне середовище. Під впливом його факторів відбулося розчленування рослин на підземну і надземну частини. Вони, знаходячись у протилежних умовах, поступово спеціалізувалися на виконанні різних функцій. Розділення функцій сприяло виникненню органів, які складаються з груп спеціалізованих клітин — тканин. Підземна частина рослин диференціювалася в корінь, із надземної утворилися стебло і листки.

Органом називають частину рослини, що має певну будову і виконує певну функцію. У вищих рослин нараховують багато органів: стебла, корені, бульби, цибулини, бруньки, колючки, вусики, квітки, плоди, насіння та ін. Однак значна частина цих органів є видозміною кількох основних.

У сучасних вищих рослин виділяють дві групи органів: *веgetативні* та *генеративні*. До основних веgetативних органів, що забезпечують ріст, розвиток і процеси життєдіяльності рослинного організму, належать корінь і пагін. Останній, у свою чергу, складається з двох тісно взаємозалежних органів — стебла і листків.

Корінь і стебло звичайно ростуть вертикально, утворюючи вісь рослини. Тому їх називають *осьовими органами*. Стебло має більш складну будову, ніж корінь, тому що воно несе листки, а в покритонасінних — ще квітки і плоди.

Основний генеративний орган — насіння, а в покритонасінних до них належать також квітки і плоди. Генеративні органи забезпечують розмноження рослин і безперервність їх існування на Землі.

СТЕБЛО

Незважаючи на різноманітність будови і функцій, стебла різних рослин мають ряд спільних ознак:

1. Стебло характеризується необмеженим ростом. Воно росте все життя за рахунок верхівкової, рідше вставної меристеми.

2. Стебло несе листки і складає разом із ними єдину систему — пагін.

3. На стеблі (у покритонасінних) утворюються квітки, а потім плоди з насінням.

4. У більшості випадків стебло має циліндричну форму і радіальне розташування тканин.

5. Стебло розгалужується екзогенно.

6. Стебло має *метамерну* будову. Воно складається з вузлів і міжвузля. Вузли — це ділянки стебла, до яких прикріплюються листки — один або декілька. Частину стебла між двома вузлами називають міжвузлям. На осі стебла може бути кілька або багато вузлів і міжвузля. Кожна метамерна одиниця стебла складається з вузла і міжвузля, що знаходиться під ним.

Однак не всі стебла мають повний набір перерахованих особливостей. Так, стебла деяких рослин мають іншу форму: тригранну, ребристу, сплюснену та ін. У похилих і горизонтальних стебел часто трапляються відхилення від радіальної будови.

Визначимо функції, виконувані стеблом.

1. Провідна. За висловом К.А. Тимирязєва, стебло зв'язує дві площі живлення — корінь і листки. По стеблу проходить течія розчинених у воді мінеральних речовин із кореня до листків і течія асимілятів із листків у корінь.

2. Запасаюча. Накопичує в тканинах поживні речовини.

3. Опорна. Виносить листки до світла й орієнтує їх у просторі у певному положенні.

4. Стебло може бути органом вегетативного розмноження.

5. Молоді зелені стебла виконують функцію фотосинтезу.

У внутрішній будові стебла чітко простежується взаємозв'язок його структури і функцій.

Конус наростання стебла

На верхівці стебла (головного і бічних) знаходиться верхівкова брунька, в яку замкнений конус наростання, або точка росту, що складається з меристематичної тканини. У бруньці він захищений від несприятливих зовнішніх впливів листковими зачатками і бруньковими лусками. Конус наростання дуже малий: його довжина в середньому 1—1,5 мм. Верхівкова меристема конуса наростання формує первинну будову стебла і визначає його ріст у довжину, а також утворює листки, бічні пагони і генеративні органи.

На верхівку стебла вперше звернув увагу К.Ф. Вольф у 1759 р. Він висловив припущення, що вона є джерелом усіх тканин і органів надземної частини рослини. Майже через 100 років, у 1851 р., В. Гофмейстер, вивчаючи розвиток мохів, знайшов, що стебло починає формуватися з однієї ініціальної клітини, розташованої на верхівці конуса наростання. Уявлення про існування в точці росту однієї ініціальної клітини деякий час поширювалося на всі вищі рослини.

Однак подальші дослідження показали, що ця теорія є правильною тільки для вищих спорових — мохів, плаунів, хвощів і деяких папоротей. У них на верхівці конуса наростання дійсно розташовуються одна, рідше кілька ініціальних клітин, що відрізняються від навколишньої

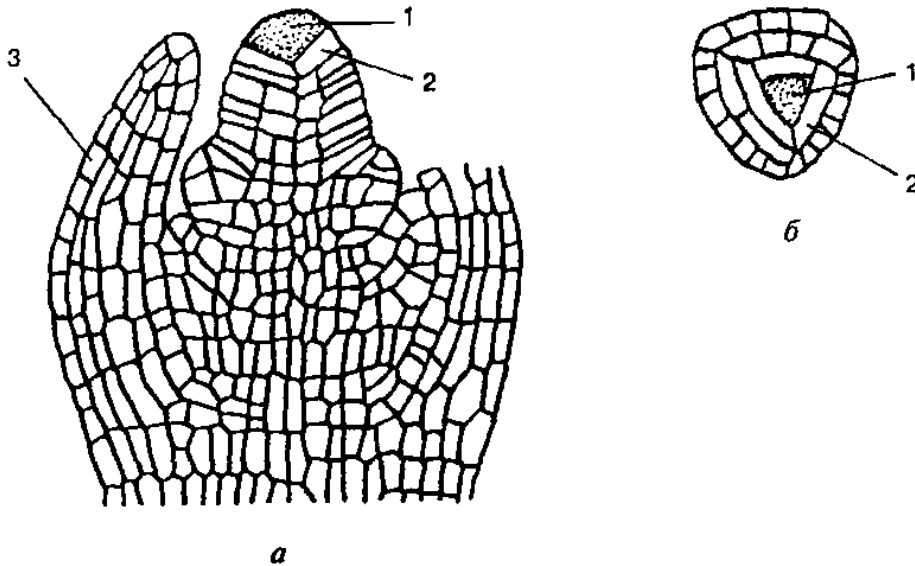


Рис. 99. Конус наростання пагона хвоща:
 а — на поперечному зрізі; б — верхівка конуса в плані; 1 — ініціальна клітина;
 2 — її похідні; 3 — листкові зачатки

меристеми розміром, формою і здатністю до постійного ділення. Наприклад, у хвощів у точці росту знаходиться одна велика тригранна ініціальна клітина, що ділиться по черзі паралельно граням. Центральна клітина залишається ініціальною, а ті, що відокремилися після ряду поділів, диференціюються в постійні тканини (рис. 99).

У голонасінних і покритонасінних рослин у точці росту є ціла група ініціальних клітин. У 1868 р. німецький ботанік І. Ганштейн, намагаючись пояснити розвиток тканин стебла з маси ініціальних клітин верхівкової меристеми, сформулював *теорію гістогенів*, згідно з якою конус наростання насінних рослин складається з трьох шарів меристематичних клітин — гістогенів, розташованих один над одним. У центрі кожного шару є група ініціальних клітин, що діляться й утворюють меристеми. Ініціалі й утворені ними меристематичні клітини складають гістогени.

Гістогени в міру їх ділення і диференціювання перетворюються на постійні тканини. За теорією Ганштейна, гістогенів три: *дерматогени*, *периблема* і *плерома*. Дерматоген — одноклітинний зовнішній шар, клітини якого, поділяючись перпендикулярно поверхні, утворюють епідерму. Під дерматогеном розташовується багатоклітинна периблема, клітини якої поділяються у всіх напрямках і спричиняють появу первинної кори. Вона ж бере участь в утворенні листкових горбків. У центрі конуса наростання знаходиться плерома, що утворює центральний циліндр, або стелу (рис. 100).

Однак теорія гістогенів виявилася далеко не універсальною. У конусі наростання стебел більшості рослин неможливо знайти три різні зони меристематичної тканини. Водночас з'ясувалося, що в багатьох

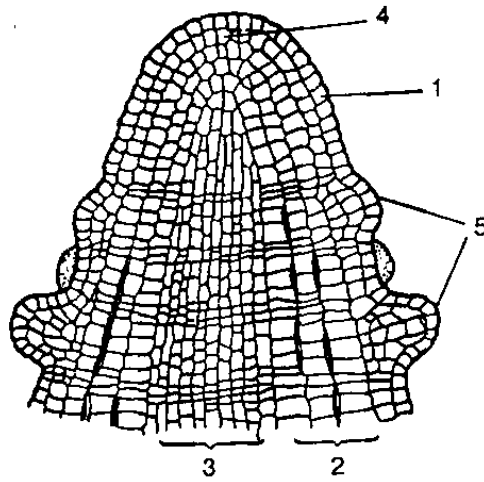


Рис. 100. Гістогени в конусі наростання стебла водної сосонки на продольному зрізі:
 1 — дерматоген; 2 — перилема; 3 — плерома; 4 — група ініціальних клітин;
 5 — листкові зачатки

випадках вона пояснює формування кореня, тобто може бути застосована до його точки росту.

У 1924 р. А. Шмідт запропонував іншу теорію для пояснення розвитку стебла, відповідно до якої конус наростання поділяється на два багатоклітинних шари — *туніку* і *корпус*. Туніка складається з декількох зовнішніх шарів клітин (частіше з двох), що діляться перпендикулярно поверхні стебла і формують епідерму і частину первинної кори або всю первинну кору. Клітини корпусу, розташовані в центрі конуса, діляться у всіх напрямках і утворюють відсутні шари первинної кори і центральний циліндр стебла. Зачатки листків закладаються в туніці, частіше в другому її шарі, а пазушні бруньки — у корпусі (рис. 101).

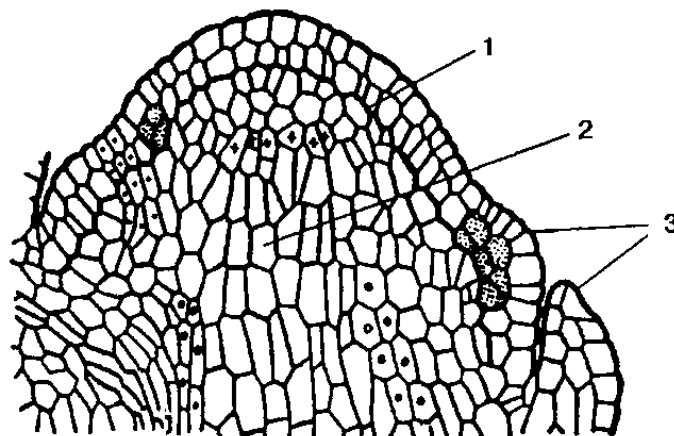


Рис. 101. Туніка і корпус на продольному зрізі конуса наростання стебла спаржі:
 1 — туніка; 2 — корпус; 3 — листкові зачатки

Пізніше, у 1938 р., американський ботанік А. Фостер розширив уявлення про будову верхівкових меристем і диференціювання їх у постійні тканини й органи. Різноманітність верхівкової меристеми спочатку була виявлена в гінкго, а потім в інших голонасінних і в більшості покритонасінних. Головним чином це стосується меристем корпусу.

Згідно з цими уявленнями, на верхівці конуса наростання знаходиться група *апикальних* (ініціальних) *клітин*, що беруть участь в утворенні *мантії* і корпусу. В останньому виділяють три зони: *центральної материнських клітин* і розташовані під нею *периферичну* і *стрижневу* зони.

Мантія вкриває верхню частину конуса наростання і складається з приблизно однорідних клітин, що діляться перпендикулярно поверхні й утворюють спочатку протодерму, що диференціюється пізніше в епідерму. Мантія відповідає туніці Шмідта.

Зона центральних материнських клітин розташована під апікальними клітинами й утворюється з них. Центральні материнські клітини найбільші серед клітин верхівкових меристем. Вони дуже вакуолізовані, мають нерівномірно потовщену оболонку з добре вираженими порами, діляться повільно, з чим пов'язують їх значну вакуолізацію.

Із центральних материнських клітин виникають клітини двох інших зон корпусу — периферичної і стрижневої. Клітини периферичної зони утворюють шар під мантією. Вони дрібні, з великими ядрами і тонкими стінками. Їм притаманна висока мітотична активність. Саме тут закладаються листові горбки й утворюються тяжі прокамбію, за рахунок якого надалі стебло росте в товщину.

Стрижнева меристема розташовується в центрі конуса наростання. Її клітини вакуолізовані й часто утворюють вертикальні ряди в результаті поперечного ділення. При вертикальному діленні кількість рядів збільшується. Зі стрижневої меристеми формується серцевина стебла (рис. 102).

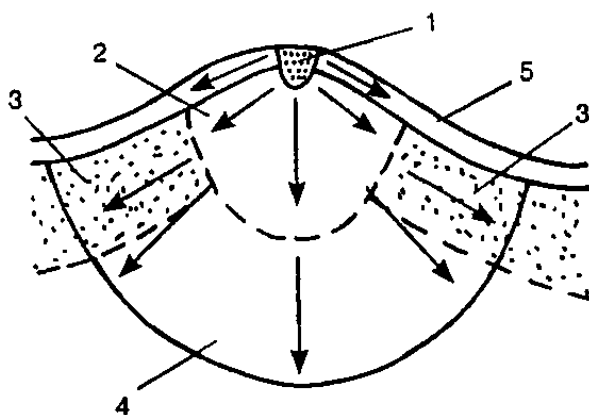


Рис. 102. Зональність меристеми конуса наростання стебла:
 1 — апікальні (ініціальні) клітини; 2 — зона центральних материнських клітин;
 3 — периферична зона; 4 — стрижнева зона; 5 — мантія
 (стрілками показане походження клітин визначеної зони)

Форма і розміри конуса наростання непостійні. Найменш мінливі мантия і зона центральних материнських клітин. Периферичні й стрижневі меристеми мають значну мінливість, їх розміри збільшуються навесні та влітку в період активного ділення конуса і зменшуються восени і взимку. Коли закладаються листкові зачатки, конус наростання сплющується, а після закладання витягується. У проростків конус наростання складається звичайно тільки з мантиї і групи центральних материнських клітин, а в період вегетації можна розрізнити всі меристематичні зони.

Метамери стебла вицеляються в конусі наростання, а формуються вже нижче точки росту. Це пов'язано з виникненням зачатків листків у верхівковій меристемі і наступним ростом стебла, що несе листки. При утворенні листкових горбків у конусі наростання вони розташовуються тісно один за одним, і відповідно до цього зародкове стебло начебто складається з плоских дисків, накладених один на одній, кожен з яких несе один або кілька листків відповідно до листкорозміщення на даній рослині. Потім відбувається ріст основи дисків, і місця прикріплення листків віддаляються одне від одного. Виникає описана раніше структура стебла з поділом на вузли і міжвузля. Іноді міжвузля не розвиваються і листки виявляються зібраними на вкороченому стеблі (роzetка листів, цибулина) (рис. 103).

Стебло має цілу систему первинних меристем, що формує конус наростання. До неї, крім верхівкової, належать вставні меристеми і прокамбій. Вставні являють собою залишкові меристеми, що зберігаються тривалий час в основі міжвузля після диференціювання твірної тканини точки росту. Прокамбій виникає під листковим горбком. У його основі починається ділення і виникає група дрібних клітин, що, поступово витягуючись, формують прокамбій. Прокамбіальні тяжі

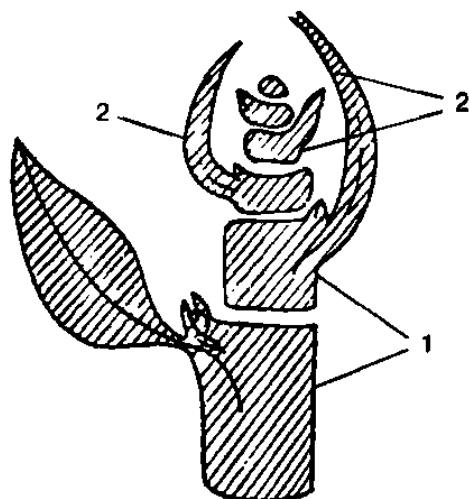


Рис. 103. Схема розвитку метамерів стебла:
1 — метамери; 2 — листкові зачатки

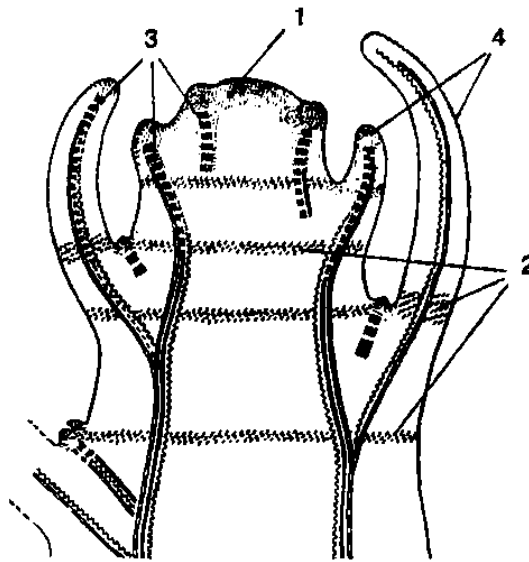


Рис. 104. Система первинних меристем у конусі наростання стебла (схема): 1 — верхівкові; 2 — вставні; 3 — прокамбій; 4 — зачаткові листки

розвиваються в двох напрямках: нагору — до верхівки листкового зачатка і вниз по стеблу (рис. 104). Як відомо, вставні меристеми забезпечують ріст стебел деяких рослин у довжину (злаки), а тяжі прокамбію формують провідні пучки.

Унаслідок диференціювання верхівкових меристем виникає первинна будова стебла. В однодольних рослин вона зберігається впродовж усього життя, у дводольних, завдяки діяльності камбію, слідом за первинною формується вторинна будова стебла.

Первинна будова стебла

Виконання стеблом його функцій забезпечується присутністю і розташуванням у ньому певних тканин. Це насамперед провідні й механічні тканини, що пов'язані з основними функціями стебла — провідною й опорною. Незважаючи на різноманітність стебел, більшість з них мають подібні риси будови.

Загальний план будови стебла

При первинній будові в осьових органах рослин — стеблі й корені звичайно розрізняють три частини: покривну тканину, первинну кору і центральний циліндр, або стелу. Однак у стеблі ці частини не завжди чітко виражені, наприклад, межа між первинною корою і центральним циліндром виявляється не у всіх рослин.

Стебло з первинною будовою вкрите одношаровою *епідермою*, яка має всі характерні риси, описані в розділі «Тканини». Відмінністю є

дещо витягнута уздовж осі органа форма клітин і мала кількість про-
дихів (рис. 105).

Первинна кора розташовується під епідермою. Вона утворена бага-
тошаровою паренхімною тканиною, клітини якої часто містять хлоро-
пласти. Це визначає зелений колір молодих стебел і їх фотосинтетичну
функцію. Крім паренхіми в первинній корі можуть бути присутніми й
інші тканини. Часто в ній знаходяться механічні тканини — коленхіма
і склеренхіма. Вони утворюють окремі тяжі або суцільне кільце під
епідермою. У клітинах коленхіми звичайно присутні хлоропласти.
У первинній корі можуть знаходитися молочники, смоляні ходи, різні
вмістища, характерні для даного виду рослин, а також ідіобласти, що
містять дубильні речовини, кристали тощо. Тканини первинної кори
можуть мати міжклітинники, а у водних рослин вони такі великі, що
первинна кора перетворюється на аеренхіму.

Внутрішній шар первинної кори, що межує з центральним цилін-
дром, називають *ендодермою*, яка складається з одного шару паренхім-
них клітин. Клітини ендодерми в деяких рослин мають пояски Каспарі
(докладніше про них див. у підрозділі «Корінь»), але частіше в них нако-
пичуються крохмальні зерна, і тоді її називають *крохмаленосною піхвою*.
Функції ендодерми поки що не з'ясовані. Деякі вчені припускають, що
крохмальні зерна в її клітинах відіграють роль статолітів і допомагають
рослині підтримувати стебло у вертикальному положенні. У деяких

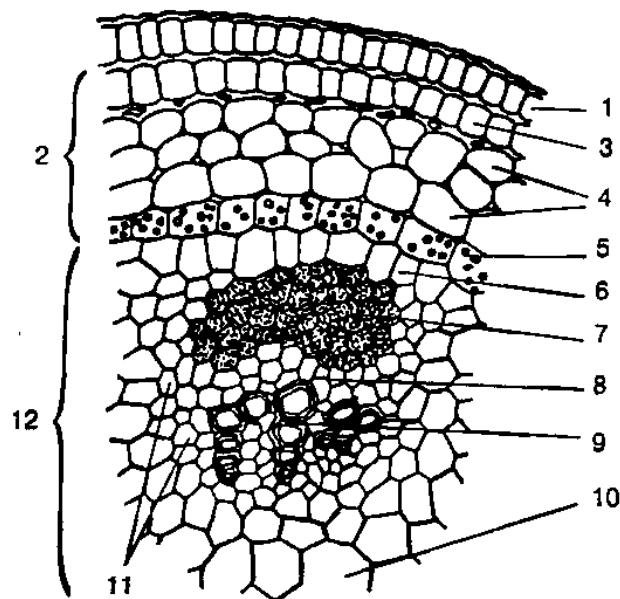


Рис. 105. Первинна будова стебла дводольних (на прикладі поперечного зрізу
стебла проліска):

1 — епідерма; 2 — первинна кора; 3 — пластинчаста коленхіма; 4 — паренхіма
первинної кори; 5 — ендодерма; 6 — перицикл; 7 — ситоподібні трубки фло-
еми; 8 — камбій; 9 — судини ксилеми; 10 — серцевина; 11 — серцевинний
промінь; 12 — центральний циліндр

рослин ендодерма зовсім відсутня або зберігаються лише її залишки. Це дозволило вченим припустити, що внутрішній шар первинної кори є філогенетично давнішою структурною одиницею стебла.

Центральний циліндр, розташований усередину від первинної кори, звичайно складається з трьох частин — перициклу, провідних тканин і серцевини.

Перицикл зовні оточує центральний циліндр. Він представлений одним або декількома шарами паренхімних клітин. Часто в перициклі містяться склеренхімні волокна. Вони розташовуються окремими тяжами, змикаючись зі склеренхімою провідних пучків, а в деяких рослин у багат шаровому перициклі утворюють суцільне кільце (кірказон). Звичайно склеренхімні перициклічні волокна слабо здерев'янілі. У перициклі можуть закладатися додаткові бруньки, додаткові корені, утворюватися вторинні меристеми (корковий камбій, додаткові камбіальні кільця). У деяких рослин перицикл у стеблі відсутній (лютикові, зонтичні, складноцвіті). У цьому випадку ендодерма безпосередньо прилягає до склеренхіми провідних пучків центрального циліндра.

Під перициклом розташовуються провідні тканини у вигляді судинно-волоконистих пучків або суцільного кільця. У стеблі частіше зустрічаються колатеральні провідні пучки, відкриті й закриті, рідше — біколлатеральні. Провідні пучки оточені основною паренхімою (рис. 105).

У центрі стебла знаходиться *серцевина*. Вона складається з пухко розташованих паренхімних клітин, розміри яких, а також кількість і розміри міжклітинників збільшуються до центра стебла. У клітинах серцевини можуть відкладатися в запас поживні речовини (крохмаль, олії). Спочатку її клітини живі, містять протопласт з органелами, у тому числі можуть бути присутніми хлоропласти. У деяких рослин серцевина довго залишається живою, в інших — її клітини швидко відмирають і замість запасаючої функції починають виконувати опорну, тим більше що стінки клітини дерев'яніють. У багатьох рослин серцевина зберігається до кінця життя стебла. У деяких вона залишається тільки у вузлах (вузлові діафрагми), а у міжвузлях руйнується, утворюючи порожнину (злаки, зонтичні). Це пов'язано з тим, що клітини серцевини рано закінчують ріст, а інші тканини стебла продовжують рости та її розривають. У ній можуть розташовуватися смоляні ходи, молочники, вмістища, якщо вони характерні для даного виду рослин.

Серцевинні промені — це тяжі паренхіми, що розташовані між провідними пучками. Вони тягнуться від серцевини до первинної кори. У різних рослин їх ширина неоднакова (рис. 105).

Особливості первинної будови стебла дводольних і однодольних рослин

При загальному плані будови стебла однодольні й дводольні рослини мають свої особливості.

Стебло дводольних рослин містить відкриті колатеральні, рідше біколатеральні провідні пучки. Звичайно вони на поперечному зрізі розташовуються по колу в один або два ряди. Крім того, у дводольних у стеблі присутня коленхіма у вигляді суцільного кільця або окремих тяжів під епідермою. Зустрічається як куткова, так і пластинчаста коленхіма, рідше пухка або змішаного типу (кутково-пластинчаста, кутково-пухка та ін.) (рис. 105). Завдяки наявності камбію в провідних пучках у дводольних первинна будова змінюється на вторинну.

Стебло однодольних відрізняється наявністю закритих колатеральних провідних пучків, розташованих безладно на всій поверхні зрізу — пальмовий тип. У зв'язку з цим часто неможливо виділити в стеблі первинну кору і центральний циліндр. Стебла однодольних містять багато механічної тканини, що в основному представлена склеренхімою. У багатьох рослин склеренхіма утворює під епідермою суцільне кільце. У ньому можуть бути розміщені дрібні провідні пучки, а зсередини до нього примикають пучки наступного ряду своїми склеренхімними

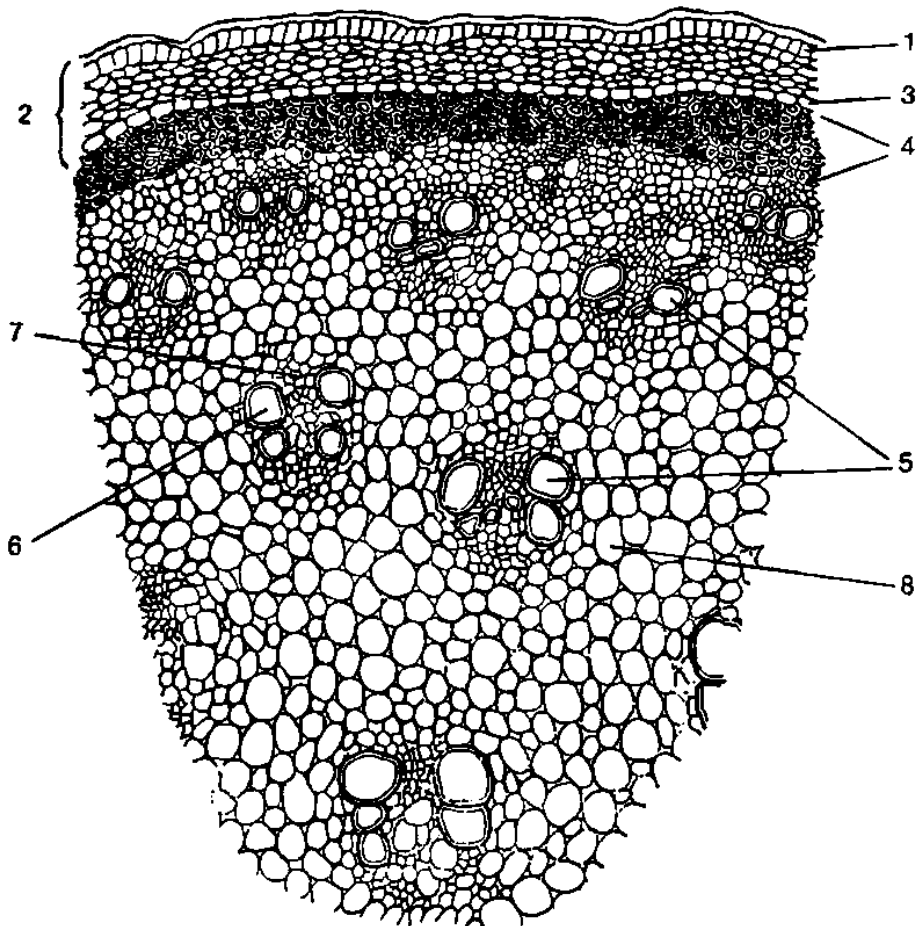


Рис. 106. Будова стебла однодольних (на прикладі поперечного зрізу стебла спаржі):

1 — епідерма; 2 — первинна кора; 3 — ендодерма; 4 — кільце зі склеренхімних волокон; 5 — закриті колатеральні провідні пучки; 6 — ксилема; 7 — флоема; 8 — паренхіма

обкладками (пшениця). Іноді в склеренхімний шар включаються ділянки хлорофілоносної паренхіми (жито). У ряду рослин (злаки) стебла в міжвузлях порожні (рис. 106). У зв'язку з відсутністю в провідних пучках камбію первинна будова стебла однодольних зберігається впродовж усього життя.

Стелярна теорія

Стелярна теорія розглядає принцип будови стели у різних таксономічних груп вищих рослин і його зміни в процесі еволюції. Класифікація стел заснована на співвідношенні провідних тканин і живої паренхіми.

Найдавнішим і примітивним типом стели є *протостела*, що проходить у центрі стебла і складається з тяжа ксилеми, оточеної кільцем флоєми. Паренхіма в протостелі відсутня. Цей тип стели знайдений у стеблах вимерлих рослин (риніофіти, псилофіти) і деяких сучасних папоротей. Рослини з протостелою можуть мати тільки невеликі розміри, оскільки діаметр стели дуже малий (до 3 мм) і її ксилема є слабкою опорою для стебла (рис. 107).

Наступним етапом розвитку стели стала *сифонстела*, у центрі якої з'явилася серцевина. Це більш прогресивна структура центрального циліндра, тому що, по-перше, за рахунок серцевини збільшилася поверхня зіткнення провідних тканин з живими паренхімними клітинами; по-друге, внаслідок переміщення міцної ксилеми на периферію стела перетворилася в трубчасту конструкцію, що зробило її міцнішою і дало поштовх розвитку більш високих рослин. Сифонстела зустрічається в папоротей.

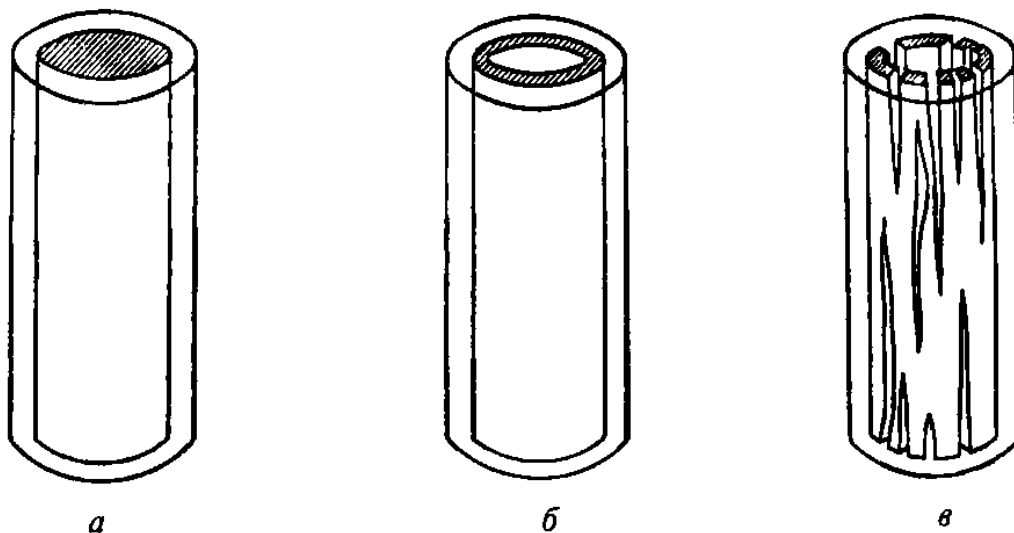


Рис. 107. Типи стел:
а — протостела; б — сифонстела; в — диктіостела

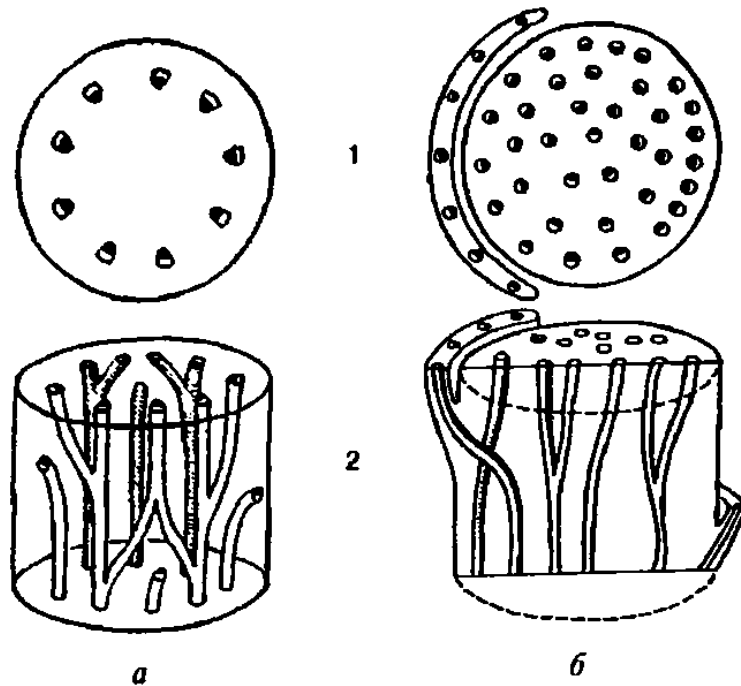


Рис. 108. Еустела (а) і атактостела (б):
1 — схема поперечного зрізу; 2 — об'ємне зображення

Далі в процесі еволюції з'явилася *диктіостела*. Вона сформувалася в результаті проривів суцільного кільця провідних тканин паренхімними тяжами, що йдуть від серцевини до первинної кори, іншими словами, диктіостела розпалася на окремі провідні пучки. Цьому сприяв розвиток листків і бічних гілок, провідні системи яких при входженні в стебло утворюють листкові й гілкові лакуни. У диктіостелі багато паренхіми, з якою стикаються провідні елементи: серцевина, серцевинні промені, листкові та гілкові лакуни, перицикл (рис. 107). Диктіостела притаманна папоротям.

Подальший еволюційний розвиток сифоностели і диктіостели визначив утворення сучасної структури стели голонасінних і покритонасінних рослин — *еустели* й *атактостели*. Еустела характерна для голонасінних і багатьох дводольних. Вона складається з розташованих по колу відкритих колатеральних провідних пучків і міжпучкових тяжів паренхіми (серцевинні промені). В атактостелі однодольних закриті колатеральні пучки характеризуються складним проходженням і на поперечному зрізі стебла розсіяні безладно (рис. 108). Найбільш високоорганізованими вважаються стели квіткових рослин, що містять велику кількість паренхіми (багато трав'янистих рослин).

Вторинна будова стебел дводольних

Як уже зазначалося, у стеблах дводольних при первинній будові присутній камбій, у результаті роботи якого утворюються вторинні

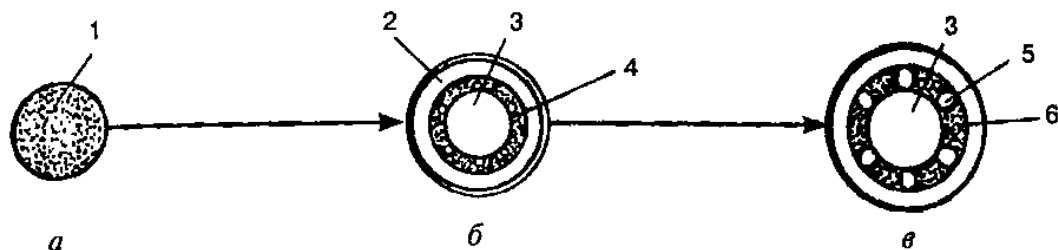


Рис. 109. Схема утворення прокамбію в конусі наростання (поперечний зріз): *а* — меристема в точці росту; *б* — диференціювання первинної кори і серцевини; *в* — виникнення пучків прокамбію; 1 — твірна тканина; 2 — первинна кора; 3 — серцевина; 4 — залишкова меристема; 5 — пучки прокамбію; 6 — міжпучкова паренхіма

тканини і формується вторинна будова стебла. Камбій виникає з прокамбію конуса наростання стебла.

Утворення прокамбію

У конусі наростання нижче листкових горбків починається диференціювання первинної кори і серцевини, на що вказує вакуолізація клітин у зонах формування цих частин стебла. Між диференційованими шарами залишається кільце меристематичних клітин, які називають *залишковою меристемою*. У ній шляхом поздовжнього ділення і росту в довжину утворюються перші витягнуті прокамбіальні клітини.

Далі в залишковій меристемі формуються прокамбіальні тяжі. Перші з них є листковими слідами найближчих листкових зачатків (див. рис. 104). Після формування всіх прокамбіальних пучків на даному рівні конуса наростання ділянки залишкової меристеми між ними перетворюються в міжпучкову паренхіму. У вузлах частина залишкової меристеми утворює паренхіму листкових лакун. У кільці залишкової меристеми різних рослин може утворюватися різна кількість прокамбіальних пучків: багато дрібних, невелика кількість великих або пучки можуть з'єднуватися в суцільне кільце (рис. 109).

Типи закладення прокамбію й особливості будови стебел

Російський ботанік С.П. Костичев у 1917—1920 рр. визначив, що будова стебел дводольних, у першу чергу їх стели, залежить від особливостей закладення прокамбію.

1. Із суцільного кільця прокамбію, сформованого в точці росту, утворюється кільце провідних тканин: до периферії відкладається флоема, до центра — ксилема. Між ними залишається прошарок прокамбію, що диференціюється в камбій і відкладає безперервні шари вторинної

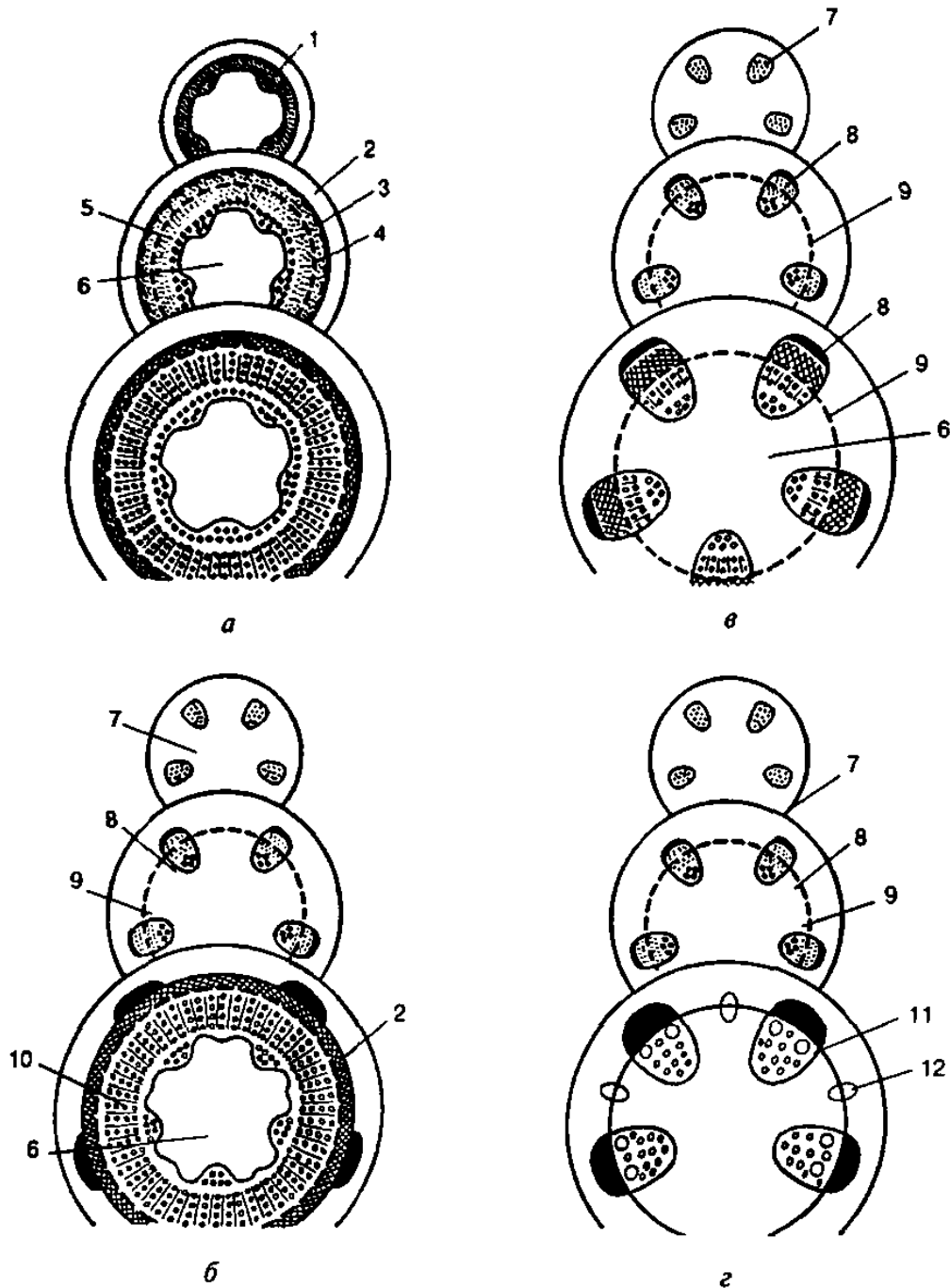


Рис. 110. Типи будови стебел дводольних залежно від закладення прокамбію: *a* — непучковий тип будови стебла, який утворився при непучковому закладанні прокамбію; *б* — непучковий тип будови стебла, який утворився при пучковому закладанні прокамбію; *в* — пучковий тип будови стебла, який виник при пучковому закладанні прокамбію; *г* — проміжний тип будови стебла; 1 — суцільне кільце прокамбію; 2 — первинна кора; 3 — первинна флоєма; 4 — камбій; 5 — первинна ксилема; 6 — серцевина; 7 — пучки прокамбію; 8 — провідні пучки з пучковим камбієм; 9 — міжпучковий камбій; 10 — суцільне кільце вторинного лубу і вторинної деревини з камбіальною зоною між ними; 11 — великі провідні пучки; 12 — дрібні додаткові пучки

флоеми (лубу) і вторинної ксилеми (деревини). У результаті формується стебло з непучковою (суцільною) будовою стели (рис. 110).

2. У випадку пучкового закладення прокамбію кожен пучок утворює первинні флоему і ксилему. Виходить пучковий тип первинної будови стебла. Між пучками знаходиться паренхіма серцевинних променів. Потім після тангентального ділення клітини прокамбію в пучках диференціюються в камбій, який називають *пучковим*. Водночас паренхіма серцевинних променів під впливом пучкового камбію набуває здатності ділитися. Клітини її витягуються, загострюються на кінцях і утворюють камбій. На відміну від пучкового його називають *міжпучковим*. У такий спосіб виникає суцільне камбіальне кільце, що складається з пучкових і непучкових ділянок. Далі пучковий камбій завжди формує вторинні провідні тканини, а міжпучковий може працювати по-різному, від чого залежать типи вторинної будови стебел:

а) міжпучковий камбій функціонує так само, як і пучковий, утворюючи вторинні луб і деревину. У результаті виходить непучковий тип будови стебла, як і у випадку роботи суцільного прокамбіального кільця. Непучковий тип стебла мають більшість деревних і деякі трав'янисті рослини (деревій, в'юнок, гвоздика, барвінок, лобода та ін.) (рис. 110);

б) міжпучковий камбій формує паренхіму серцевинних променів, тому стебло при вторинній будові зберігає пучковий тип (рис. 110). Така будова центрального циліндра зустрічається в трав (кірказон, гарбуз, конюшина, чистотіл та ін.);

в) можливий перехідний тип будови стебла. Він виникає в тому випадку, коли міжпучковий камбій у широких серцевинних променях, крім паренхіми, утворює дрібні додаткові провідні пучки, які мають ряд особливостей: по-перше, вони не пов'язані з листками, тобто є спеціальними; по-друге, на відміну від великих, вони не мають первинних тканин. *Додаткові пучки* відділені від великих вузькими серцевинними променями. У міру росту стебла великі й дрібні пучки зливаються в суцільне кільце. Такий тип будови можна бачити в стеблі соняшника, топінамбура (рис. 110).

3. У деяких рослин міжпучковий камбій не закладається, а пучковий працює слабо. У цьому випадку провідні пучки занурені в однорідну паренхіму (жовтецеві).

Робота камбію

Після утворення первинних флоеми і ксилеми в дводольних між ними залишається прошарок прокамбію, що перетворюється в камбій після тангентального (паралельно поверхні органа) поділу прокамбіальних клітин. Камбій складається з одного шару тонкостінних витягнутих уздовж осі стебла клітин із загостреними кінцями. Цей шар, що

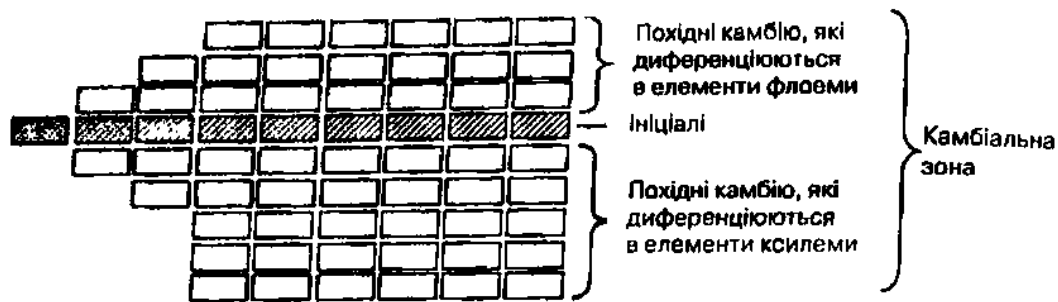


Рис. 111. Схема камбіальної зони

виник із прокамбію, називають *ініціальним камбієм*. Кожна камбіальна клітина ділиться тангентально. Одна з двох дочірніх клітин залишається ініціальною, здатною до необмеженої кількості поділів, а інша після декількох поділів диференціюється в елемент вторинного лубу, якщо це відбувається з клітиною, розташованою назовні від шару камбію, або вторинної деревини, якщо перетворенню піддається клітина, що знаходиться до середини від камбіального кільця. При цьому в бік вторинної деревини звичайно відчленовується більша кількість (у 3—5 разів) похідних камбію, тому шар вторинної деревини, особливо в деревних рослин, набагато ширший, ніж шар вторинного лубу. Камбій разом із пов'язаними з ним по обидва боки найближчими похідними клітинами, подібними до нього за зовнішніми ознаками, називають *камбіальною зоною*. Власне ініціальний камбій у цій зоні представлений одним шаром клітин (рис. 111).

У деревних рослин ініціальний шар камбію складається з клітин двох типів: прозенхімних із загостреними кінцями й округлих паренхімних. Перші називають *веретеноподібними ініціалами*, другі — *променевими ініціалами*. Променеві ініціали утворюють паренхіму серцевинних променів, які у деревних рослин називають *лубодеревними*.

З ростом стебла в товщину камбій зазнає натягу по колу, тому час від часу його клітини діляться радіально, що призводить до збільшення спільної поверхні камбіального шару. Крім того, веретеноподібні ініціали діляться поперечними перегородками, збільшуючи кількість радіальних рядів камбіальних клітин, а отже, і рядів елементів вторинних лубу і деревини.

Променеві ініціали утворюються з веретеноподібних клітин шляхом їх нерівномірного поперечного поділу. При поділі поперечні перетинки зміщуються до одного з кінців клітини. Менша з дочірніх клітин, що утворилися, стає променевою ініціалю і далі, поділяючись поперечними і поздовжніми перегородками, формує багат шаровий багаторядний промінь (рис. 112).

У зв'язку з тим, що камбій деревних рослин складається з ініціалей двох типів, його похідні — елементи вторинної будови стебла — розріз-

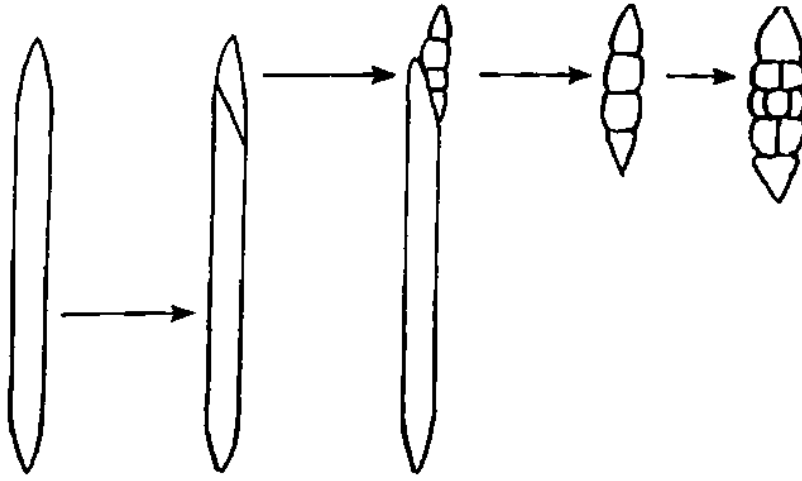


Рис. 112. Утворення променевих ініціалей

няються за структурою й орієнтацією стосовно поздовжньої осі органа. З веретеноподібних ініціалей формуються поздовжні елементи, витягнуті уздовж органа (трахеї, трахеїди, ситоподібні трубки, волокна), а з променевих — поперечні, або радіальні (клітини лубодеревних променів).

У деревних розрізняють два типи камбію: *ярусний* і *неярусний*. У ярусному кінці камбіальних клітин розташовуються приблизно на одному рівні, а в неярусному — на різних. Перший тип камбію характерний для більшості листяних дерев (акація, ясен), а другий — для хвойних і деяких листяних (яблуня, груша). Неярусний камбій вважається давнішим і примітивнішим (рис. 113).

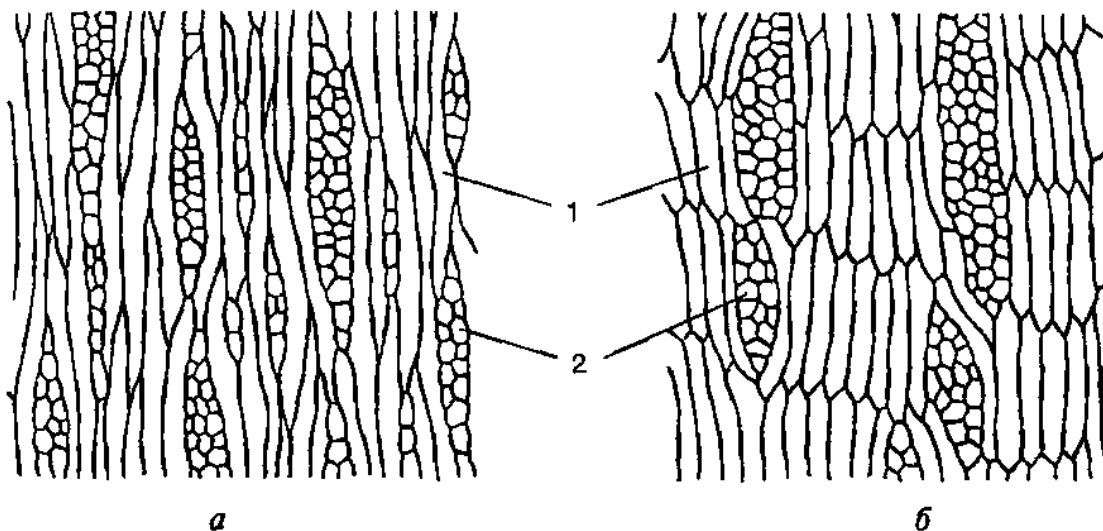


Рис. 113. Типи камбію на тангентальному зрізі стебла:
а — неярусний камбій; *б* — ярусний камбій; *1* — веретеноподібні ініціалі;
2 — променеві ініціалі

У зонах із помірним кліматом камбій у деревних рослин працює періодично — за сезонами. Активний поділ камбіальних клітин починається навесні, влітку уповільнюється, а восени зовсім припиняється. Отже відкладення нових шарів вторинного лубу і вторинної деревини також відбувається по сезонах.

Вторинна будова стебел трав'янистих рослин

Анатомічна будова стебел трав'янистих рослин після вторинних змін має свої особливості. Це, по-перше, наявність великої кількості паренхіми (первинна кора, серцевина, серцевинні промені); по-друге, великий діаметр центрального циліндра, який значно перевищує діаметр первинної кори; по-третє, розміщення механічної тканини (частіше коленхіми) на периферії стебла.

Стебла трав, навіть багаторічних, звичайно живуть один сезон, а потім відмирають, зберігаючи при цьому підземні органи (кореневища, бульби). Тому як покривна тканина в них функціонує епідерма навіть при вторинній будові.

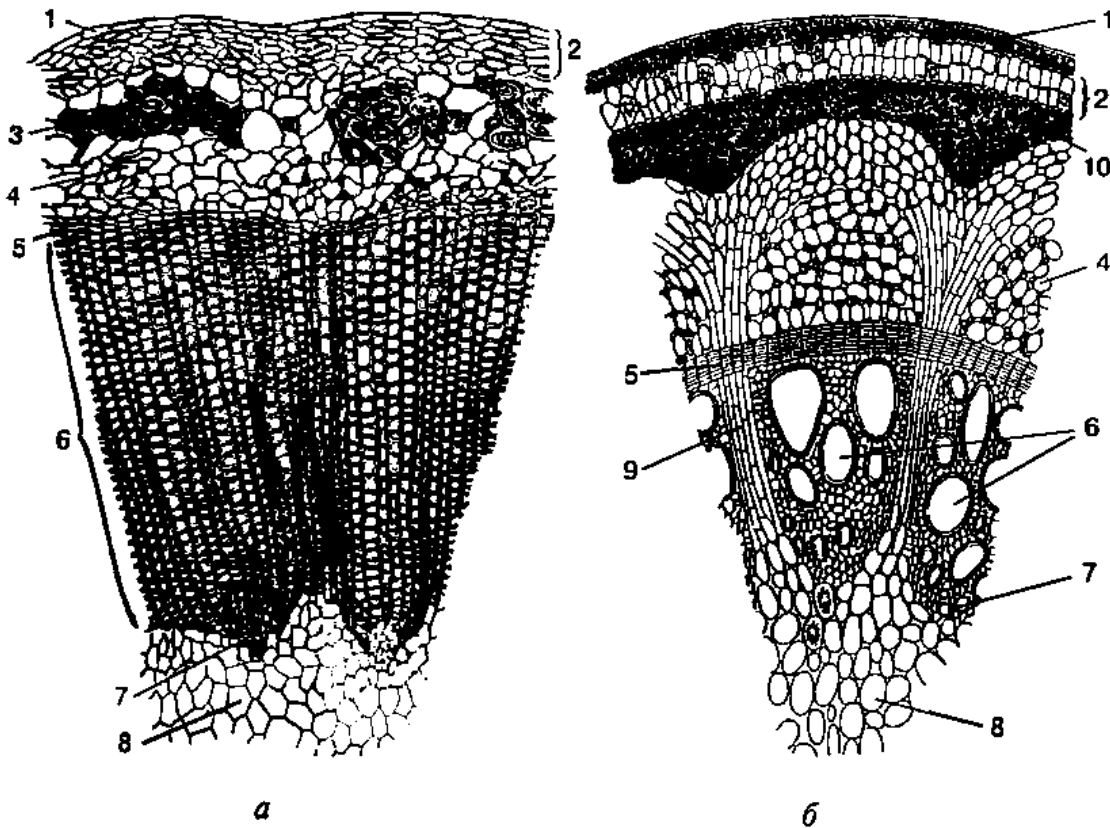


Рис. 114. Вторинна будова стебел трав'янистих рослин на поперечному зрізі: *a* — льон; *б* — кірказон; 1 — епідерма; 2 — первинна кора; 3 — пучки склеренхімних волокон; 4 — вторинна флоєма (луб); 5 — камбіальна зона; 6 — вторинна ксилема (деревина); 7 — первинна ксилема; 8 — серцевина; 9 — серцевинні промені; 10 — кільце механічної тканини

Під епідермою розташовується паренхімна первинна кора. У багатьох рослин у ній знаходиться коленхіма куткова, пластинчаста або змішана. Вона надає трав'янистим стеблам міцності і пружності, що дозволяє їм витримувати сильні удари вітру, навіть такі, що ламають стовбури дерев.

Ендодерма перетворюється на крохмаленосну піхву, а перицикл у трав'янистих рослин виявляється далеко не завжди.

Як уже зазначалося, внаслідок вторинних змін у стеблах трав'янистих рослин може формуватися пучковий або непучковий тип будови стели. Пучкову будову має, наприклад, стебло кірказону (рис. 114, б). Його відрізняє суцільне кільце механічної тканини на межі первинної кори і центрального циліндра, а також широкі серцевинні промені. Непучкова будова характерна для стебла льону. Його особливістю є пучки товстостінних луб'яних волокон, що служать сировиною для текстильної промисловості. У серцевині льону помітні виступи первинної ксилеми (рис. 114, а).

Проміжний тип будови стебла можна спостерігати в соняшника. Його особливістю є наявність дрібних додаткових провідних пучків, які розміщуються між великими основними і складаються тільки з вторинних флоєми і ксилеми. У старішій частині стебла пучки зливаються, утворюючи суцільне кільце провідних тканин (рис. 115).

У центрі стебла знаходиться паренхімна серцевина, яка залишилася від первинної будови стебла.

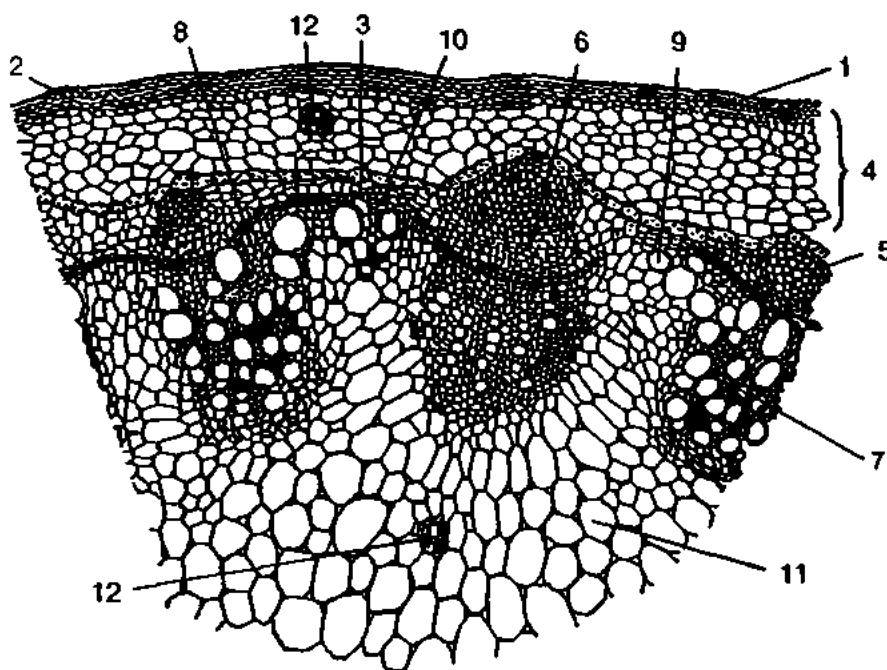


Рис. 115. Частина поперечного зрізу стебла соняшника:

1 — епідерма; 2 — коленхіма; 3 — ендодерма; 4 — первинна кора; 5 — пучки склеренхіми; 6 — флоєма; 7 — ксилема; 8 — пучковий камбій; 9 — міжпучковий камбій; 10 — додаткові провідні пучки, утворені міжпучковим камбієм; 11 — серцевина; 12 — смоляні ходи

Будова стебла деревних рослин

У стеблах деревних рослин камбій працює впродовж усього життя, відчленовуючи все нові й нові шари елементів вторинної будови. Для деревних стебел характерна присутність великої кількості мертвих клітин зі здерев'янілими стінками, що підвищує їх міцність і дозволяє підтримувати вагу крони. При цьому велику частину стебла (до 90 %) займає вторинна деревина.

Зовні деревного стебла знаходиться покривна тканина, під нею — первинна кора, далі розташовується вторинний луб, за ним йде камбіальна зона. Усередину від камбіальної зони розташовується могутня вторинна деревина, а в центрі стебла — серцевина. Через вторинну

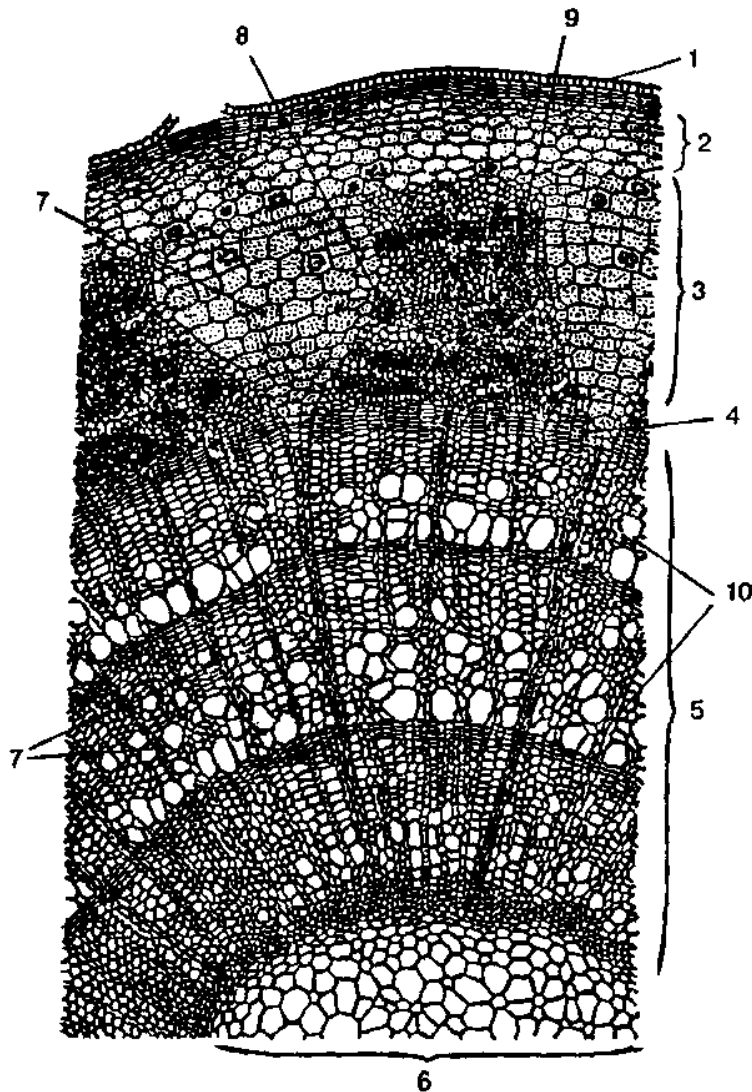


Рис. 116. Поперечний зріз трирічної гілки липи:

1 — перидерма; 2 — первинна кора; 3 — вторинний луб; 4 — камбіальна зона; 5 — вторинна деревина; 6 — серцевина; 7 — лубодеревні промені; 8 — м'який луб (ситоподібні трубки); 9 — твердий луб (луб'яні волокна); 10 — річні кільця

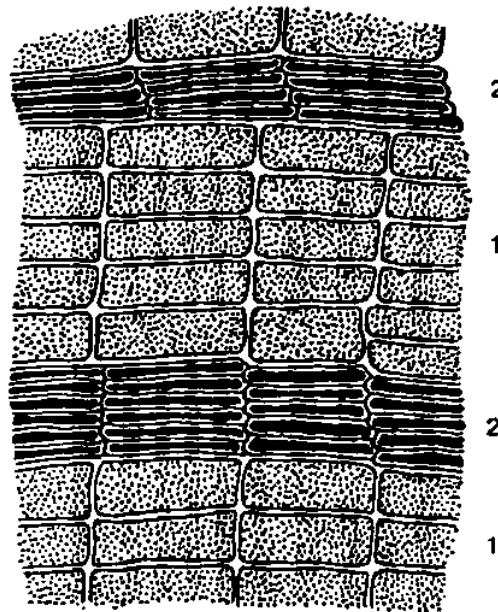


Рис. 117. Корот берези:
 1 — шари тонкостінних клітин; 2 — шари товстостінних клітин

деревину і вторинний луб тягнуться серцевинні (лубодеревні) промені. Будову деревних променів зручно спостерігати на зрізах (поперечному, радіальному, тангентальному) липи, яблуні, бузини, груші, в'яза, дуба, берези та ін. (рис. 116).

При вторинних змінах у стеблі деревних рослин епідерма як покривна тканина функціонує недовго. Наприкінці першого року життя формується вторинна покривна тканина — перидерма. Її основна частина — корок — може складатися з тонкостінних клітин (черемха, бузина) або з шарів тонкостінних і товстостінних клітин, що чергуються (береза) (рис. 117). При цьому клітинні стінки потовщуються не завжди рівномірно. Наприклад, у верби збільшуються тільки тангентальні стінки, а в калини — тільки внутрішні. У деяких рослин перидерма зберігається протягом усього життя (бук, осика), в інших вона з часом змінюється третинною покривною тканиною — кіркою (дуб, береза, в'яз).

Під покривною тканиною розташовується багат шарова первинна кора, що залишилася від первинної будови стебла. В основному вона складається з паренхімних клітин. Зовнішні шари часто містять хлоропласти. У клітинах первинної кори іноді присутні кристали і друзи оксалату кальцію. У паренхімі можуть розташовуватися механічні клітини і тканини — коленхіма, склеренхімні волокна, кам'яністі клітини. Крім того, у первинній корі проходять молочники і смоляні ходи, якщо вони характерні для даного виду рослин. У клітинах первинної

кори, особливо її внутрішніх шарів, відкладаються запасні поживні речовини. При утворенні третинної покривної тканини в первинній корі закладаються нові перидерми, тому з часом вона може злущуватися разом із шарами кірки.

Вторинний луб ще називають вторинною корою. Він складається з трьох груп елементів — провідних, механічних і паренхімних. Провідні елементи представлені ситоподібними трубками і клітинами-супутницями. На поперечних зрізах ситоподібні трубки мають більший діаметр, ніж клітини-супутниці, що до того ж відрізняються густішим і темнішим вмістом. Ділянки, які містять ситоподібні трубки, називають *м'яким лубом* (рис. 118).

Механічні елементи вторинного лубу представлені склеренхімними волокнами, що у цій частині стебла називають луб'яними, і склереїдами. Луб'яні волокна товстостінні, з невеликою внутрішньою порожниною. Склереїди також товстостінні, з більшим діаметром

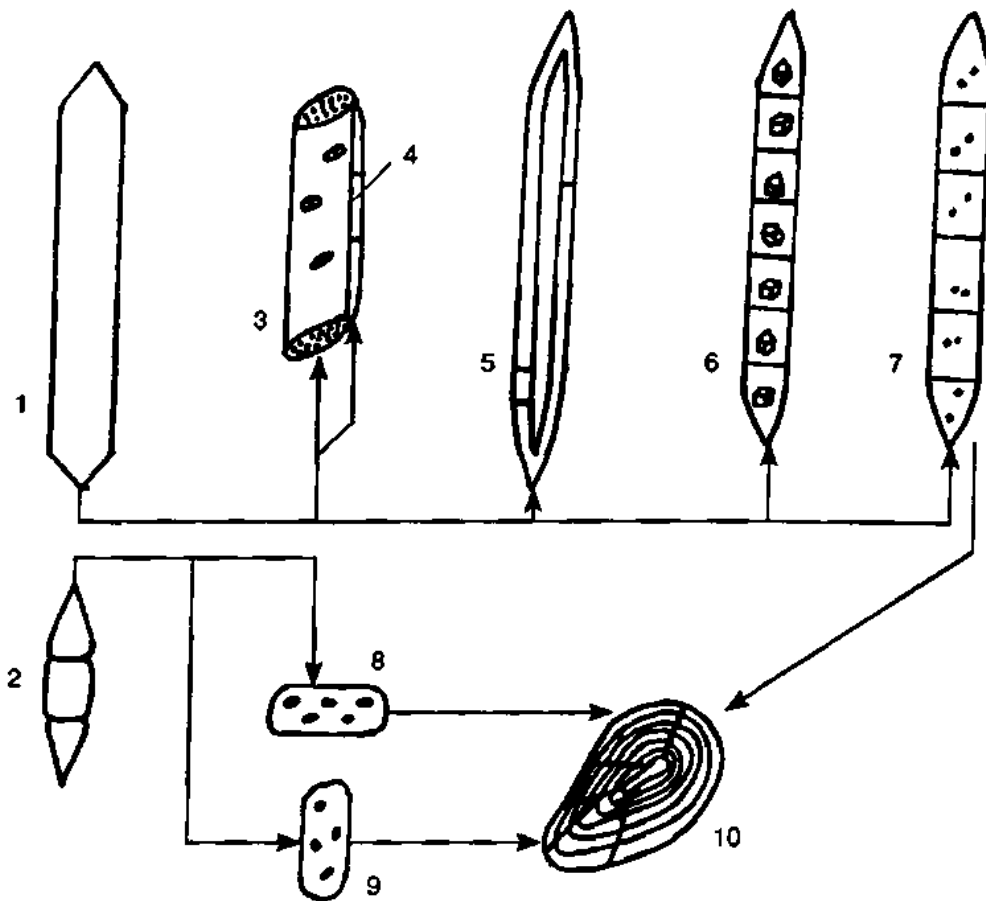


Рис. 118. Елементи вторинного лубу та їх походження:

1 — веретеноподібні ініціалі; 2 — променеві ініціалі; 3 — членики ситоподібних трубок; 4 — клітини-супутниці; 5 — луб'яні волокна; 6 — кристалоносна тяжова паренхіма; 7 — запасна тяжова паренхіма; 8 — лежачі клітини променів; 9 — стоячі клітини променів; 10 — склереїди
(стрілками показане походження елементів вторинного лубу)

на поперечному зрізі. Однак не у всіх рослин зустрічаються водночас луб'яні волокна і склереїди (дуб, ясен). Одні рослини у вторинному лубі містять тільки луб'яні волокна (липа, шовковиця), інші — тільки склереїди (береза, вільха). Ряд рослин зовсім не мають спеціальних механічних тканин у лубі (кизил, лавр). Ділянки механічної тканини в лубі називають *твердим лубом*. Звичайно у вторинному лубі м'який і твердий луби чергуються (рис. 118).

Луб'яна паренхіма складається з *тяжової* і *променевої*. Клітини тяжової паренхіми утворюють тяжі уздовж провідних і механічних елементів. Зустрічаються два типи тяжової паренхіми: *крохмаленосна* і *кристалоносна*. Клітини першої містять зерна запасного крохмалю, клітини другої — кристали оксалату кальцію або їх зростки (рис. 118, 119). Тяжова паренхіма так само, як і ситоподібні трубки і луб'яні волокна, виникає з веретеноподібних ініціалей, у той час як променева паренхіма формується з променевих ініціалей. Променева паренхіма утворює серцевинні (лубодеревні) промені в області лубу (рис. 119).

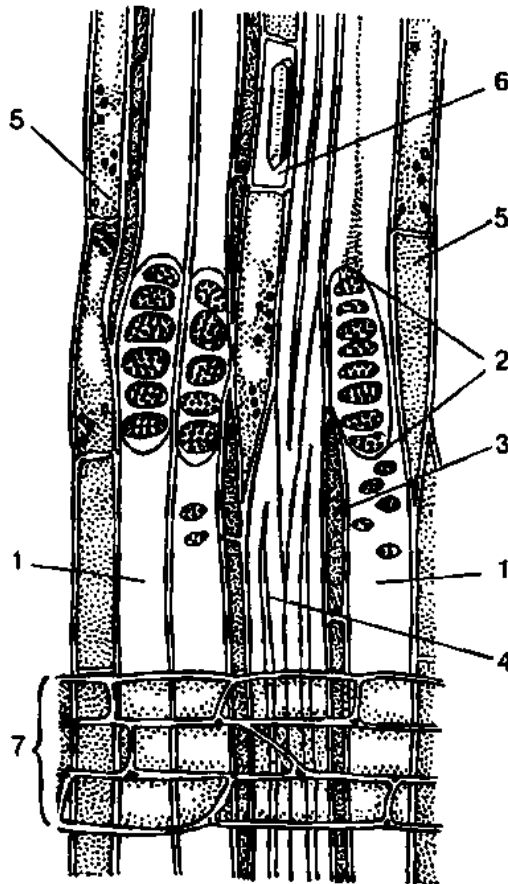


Рис. 119. Поздовжній радіальний зріз вторинного лубу липи:

1 — ситоподібні трубки; 2 — ситоподібні клітини; 3 — клітини-супутниці; 4 — луб'яні волокна; 5 — запасна паренхіма з крохмальними зернами; 6 — кристалоносна паренхіма з кристалами оксалату кальцію; 7 — лежачі клітини лубодеревного променя

Причому клітини променевої паренхіми можуть бути двох типів — *стоячі й лежачі*. Перші дещо витягнуті в поздовжньому, другі — у поперечному напрямку. Промені різних рослин складаються з клітин одного або двох типів.

Склерейди вторинного лубу утворюються як з клітин тяжової, так і променевої паренхіми в результаті їх склерифікації (див. рис. 118).

У складі вторинного лубу у відповідних рослин можуть бути присутніми елементи видільних тканин.

Унаслідок періодичної, сезонної роботи камбію щороку відкладається новий шар лубу на старий, торішній. Однак межа між річними шарами, як правило, не помітна. Звичайно навесні утворення лубу починається з того моменту диференціювання, на якому в камбіальній зоні восени зупинилися.

Із часом у вторинному лубі багаторічних рослин відбуваються зміни. Ситоподібні трубки функціонують недовго (один, рідше два-три роки), потім відмирають і сплющуються — облітерують. У рідких випадках облітерації не відбувається і відмерлі ситоподібні трубки закупорюються тилами. Разом із ситоподібними трубками сплющуються клітини-супутниці, молочники й інші вмістища. У луб'яній паренхімі відбувається склерифікація клітин, що надає міцності луб'яній частині стебла.

Вторинний луб, який відкладається назовні від камбіальної зони, зазнає під дією деревини, що розростається, деформації в двох напрямках: здавлюється в радіальному напрямку і розтягується по колу. З тиском у радіальному напрямку саме і пов'язана швидка втрата провідної функції ситоподібними трубками і їх облітерація. Функціонуюча зона у зв'язку з цим у вторинному лубі дуже мала, приблизно 1 мм. Склерифікація луб'яної паренхіми допомагає вторинній корі витримувати здавлювання.

Що стосується реакції лубу на розтягування по колу, то щоб уникнути розривів, відбувається розростання живих паренхімних клітин у тангентальному напрямку. Найчастіше це відбувається в серцевинних променях, які в області вторинного лубу сильно розширюються і виглядають як трикутники, звернені основою до первинної кори, а вершиною — до камбіальної зони і деревини. Самі ж ділянки вторинного лубу набувають форми трапецій, широка основа яких звернена в бік деревини (див. рис. 116).

Вторинна кора бере участь у формуванні третинної покривної тканини. При цьому під першою перидермою у більш глибоких шарах стебла закладаються все нові й нові перидерми: спочатку в первинній корі, а потім і у вторинному лубі, утворюючи кірку.

Камбіальна зона розташовується всередину від вторинного лубу, між лубом і деревиною. Шар ініціального камбію, що входить у камбіальну зону, працює з певною періодичністю відповідно до сезонів року. Робота камбію пов'язана з листками. Найбільш активний камбій навесні

під час розпускання листків і росту бічних пагонів. Коли поверхня листків досягає максимальної величини і вони припиняють ріст, активність камбію значно знижується і до осені зовсім припиняється.

Усередину від камбіальної зони знаходиться *вторинна деревина*, що займає велику частину діаметра стебла. Вона, як і вторинний луб, складається з тканин трьох типів: провідної, механічної і паренхімної (див. рис. 116).

Провідна тканина вторинної деревини представлена трахеями і трахеїдами, найчастіше пористими. У більшості деревних дводольних у деревині зустрічаються трахеї і трахеїди, але основну масу провідних елементів складають усе ж таки трахеї. У деяких рослин зустрічаються тільки судини або тільки трахеїди. Наприклад, у платана і ясена провідні елементи деревини представлені тільки трахеями, а в магнолії — лише трахеїдами. У ряду рослин усередині судин утворюється додаткове потовщення стінок у вигляді спіралей або кілець, що збільшує їх міцність (липа, бересклет, клен) (рис. 120).

Механічна тканина вторинної деревини представлена склеренхімою, волокна якої в цій частині стебла називають деревинними, або

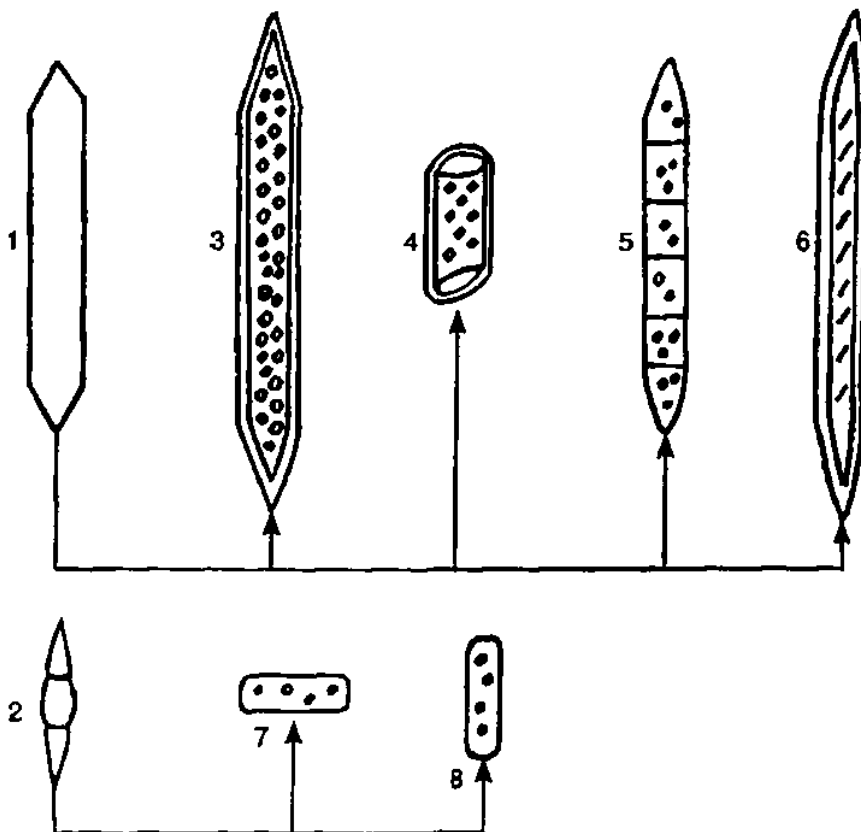


Рис. 120. Елементи вторинної деревини та їх походження:

1 — веретеноподібні ініціалі; 2 — променеві ініціалі; 3 — трахеїди; 4 — членики судин; 5 — тяжова паренхіма; 6 — лібриформ; 7 — лежачі клітини променів; 8 — стоячі клітини променів

(стрілками показане походження елементів вторинної деревини)

лібриформом. Волокна лібриформу більш короткі й тонкостінні, ніж луб'яні.

У вторинній деревині, як і в лубі, є тяжова і променева паренхіма, у клітинах якої відкладаються в запас поживні речовини (крохмаль, олії). Клітини паренхіми відрізняються від інших елементів деревини більш тонкими, слабо здерев'янілими оболонками і наявністю живого вмісту, часто з крохмальними зернами. Клітини тяжової паренхіми в різних рослин розташовані в деревині таким чином: тяжами уздовж провідних і механічних елементів, навколо судин, дифузно, у вигляді окремих клітин тощо. Якщо клітини тяжової паренхіми розташовані поздовжнім ланцюжком, то вони звичайно утворюються з однієї прозенхімної клітини, яка поділяється поперечними перегородками. На кінцях такого ланцюжка знаходяться клітини із загостреними кінцями, що визначає їх походження (рис. 120, 121).

Серцевинні промені утворюються лежачими і стоячими клітинами променевої паренхіми. Причому в одних рослин у променях містяться клітини одного типу, в інших — одразу двох типів. Промені є широкими багаторядними (бук, дуб, платан) або вузькими, які містять всього 1—3 ряди клітин (береза, верба, вільха).

Не всі серцевинні промені досягають лубу і продовжуються в ньому. Деякі більш короткі та проходять тільки в деревині. Їх називають

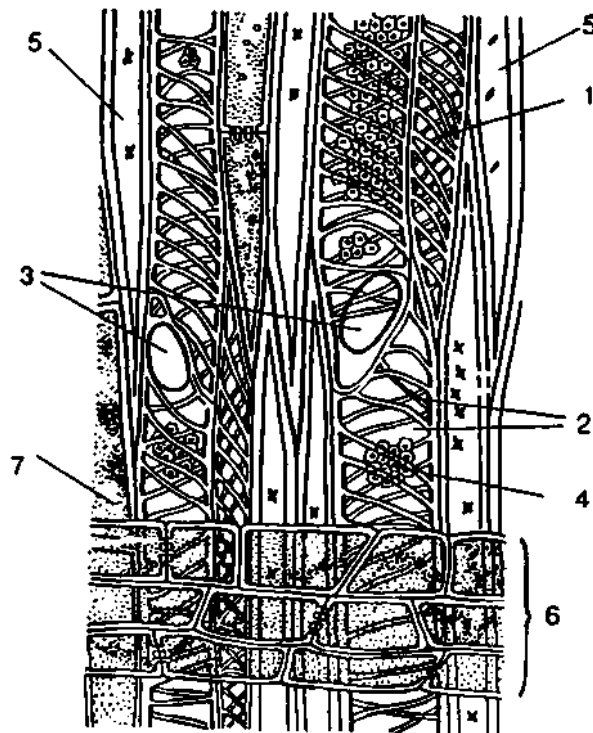


Рис. 121. Поздовжній радіальний зріз вторинної деревини липи:
1 — трахеїда; 2 — трахея; 3 — перфорації трахей; 4 — облямовані пори; 5 — лібриформ; 6 — лежача паренхіма лубодеревного променя; 7 — тяжова паренхіма

відповідно первинними і вторинними серцевинними променями. Вторинні промені звичайно короткі, складаються з одного ряду клітин. Променева паренхіма функціонує як запасуюча тканина.

Видільні елементи у вторинній деревині зустрічаються рідко. Причому частіше за інші присутні клітини з кристалами оксалату кальцію.

На відміну від вторинного лубу сезонні зміни в деревині добре видно. Робота камбію пов'язана з листками. Він починає активно ділитися навесні, коли розпускаються листки. У цей час камбій утворює в основному широкопросвітні судини з не дуже потовщеними стінками, необхідні рослині для забезпечення листків, що розвиваються, водою і мінеральними речовинами. Коли листки закінчують свій ріст, ділення камбіальних клітин уповільнюється, і влітку камбій продукує в основному механічну тканину і в меншій кількості — товстостінні вузькопросвітні судини. Восени діяльність камбію припиняється. Наступною весною на осінню деревину накладається весняна із широкопросвітними трахеями. Структурні й хімічні відмінності в осінній і весняній деревині виявляються оптично — у різному заломленні світла, тому ми бачимо між ними межу. Упродовж вегетаційного періоду перехід від весняної деревини до осінньої відбувається поступово. У результаті добре видно щорічні зони приросту у вигляді концентричних кілець, які називають *річними кільцями*. Вони характерні для дерев помірного клімату, де існує сезонність і камбій працює періодично. У рослин вологих тропіків, де пори року майже не розрізняються за температурою і кількістю опадів, річні кільця не утворюються (рис. 122).

За кількістю річних кілець в основі стовбура можна визначити вік дерева, а також погодні умови в той або інший рік його життя. Справа

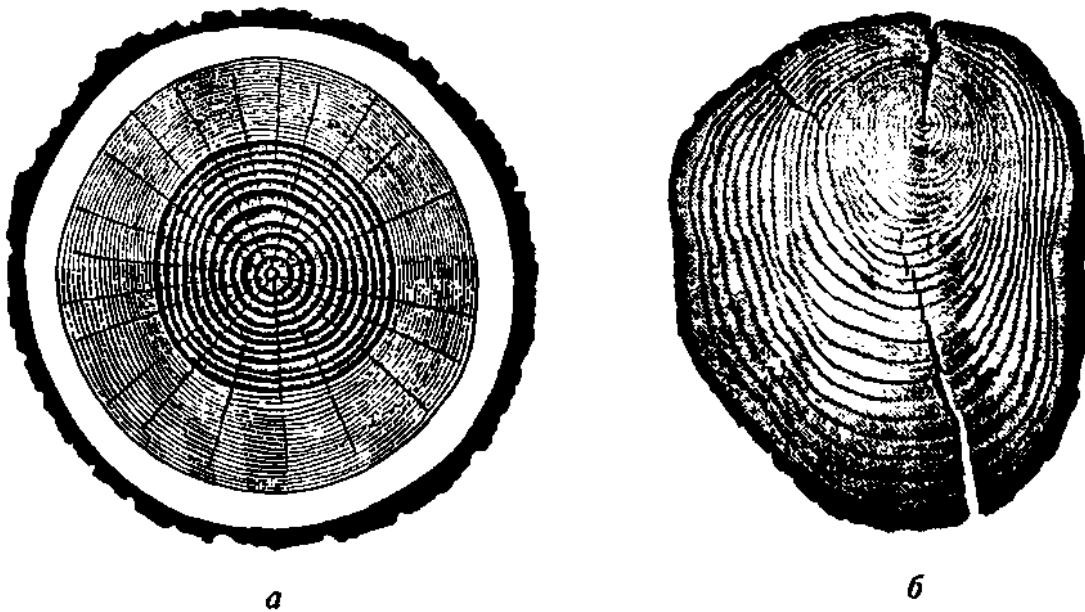


Рис. 122. Річні кільця:
а — схема; б — на спилі стовбура

в тому, що в роки зі сприятливою погодою камбій функціонує активно і довгостроково. При цьому утворюються широкі річні кільця. Якщо погода менш сприятлива, кільця виходять вузькими.

Іноді, за певних умов, може відбуватися випадання або подвоєння річних кілець. Випадання кільця може траплятися в умовах холодних або посушливих весни і початку літа. Тоді на торішню осінню деревину камбій відкладає таку ж — вузькопросвітні судини і механічну тканину. При цьому межа між кільцями є непомітною.

Подвоєння кільця приросту відбувається при дворазовій за один сезон появі листків. На початку весни розпускаються листки і камбій продукує весняну деревину. Потім листки гинуть від посухи, приморозків або поїдаються шкідниками, а камбій у цей час утворює деревину за типом осінньої. Пізніше, при настанні сприятливих умов дерева знову покриваються листками. Цьому відповідає утворення весняної деревини. Два кільця приросту за один сезон відрізняються від звичайних річних кілець: вони більш вузькі і межа між ними виявляється недостатньо різко. Часто при подвоєнні кілець вони утворюють неповне коло.

За розміщенням судин усередині річних кілець деревину поділяють на два типи — *кільцесудинну* і *розсіянно-судинну*. У кільцесудинній деревині судини весняного й осіннього приросту різко відрізняються за діаметром: весняні судини набагато ширше за осінні, де всі елементи вузькопросвітні (дуб, липа, ясен). У дерев із розсіянно-судинною деревиною судини в річних кільцях розташовані більш рівномірно, немає великої різниці в діаметрах судин, хоча ранні трахеїди широкопросвітніші (береза, вільха, тополя) (рис. 123).

З роками провідні елементи деревини втрачають свою функцію і закупорюються тилами, в яких відкладаються запасні поживні речовини — крохмаль, олії. Згодом оболонки тил потовщуються, дерев'яніють, живий вміст відмирає, а клітини заповнюються різними консервувальними речовинами: поряд із лігніном клітинних оболонок це ефірні олії, смоли, дубильні речовини (таніни) тощо. Вони слабо розкладаються грибами і тим самим перешкоджають руйнуванню деревини. Тили можуть утворюватися рано. Наприклад, у білої акації трахеї закупорюються тилами вже до кінця першого року життя стебла. Однак частіше утворення тил починається набагато пізніше. У деяких дерев (клен, вишня, береза) тили не утворюються, і судини після втрати провідної функції заповнюються мінеральними (вуглекислий кальцій) або органічними речовинами. Згодом деревна паренхіма склерифікується і відмирає.

Деревину багаторічних дерев поділяють на дві частини — *заболонь* і *ядро*. Заболонь — зовнішня більш молода функціонуюча частина деревини. Вона містить багато води і має світле забарвлення.

Старішу внутрішню частину стовбура, що втратила провідну функцію, містить мало води і часто має темне забарвлення, називають *ядром*

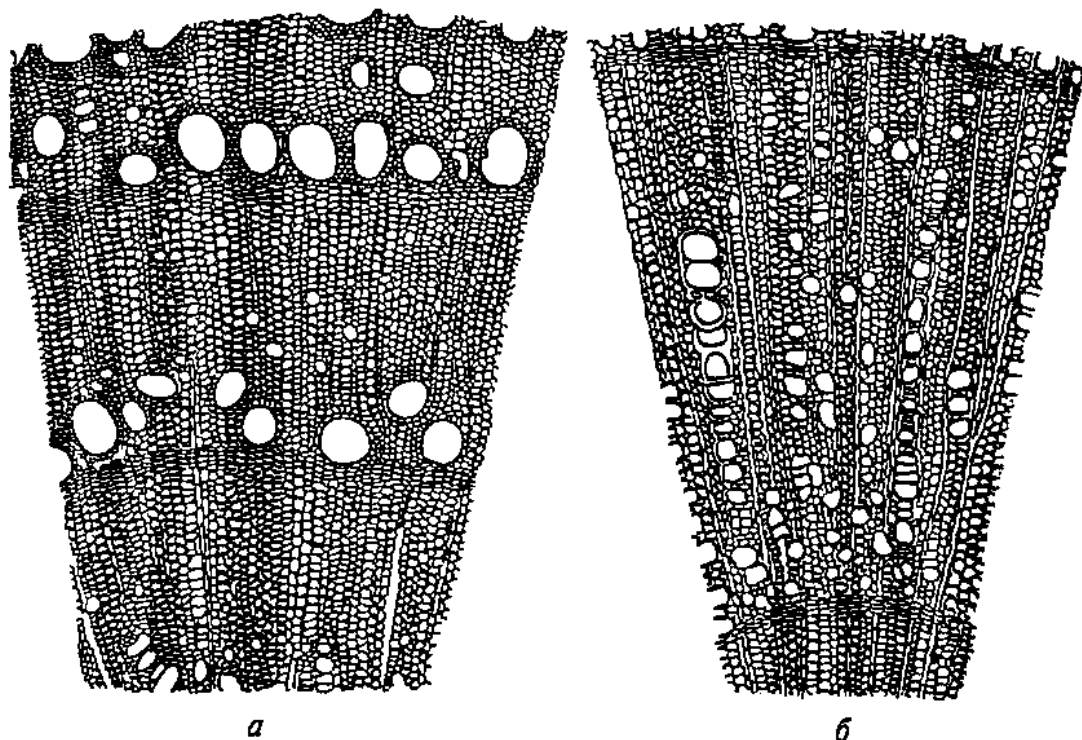


Рис. 123. Типи вторинної деревини за структурою річних кілець:
а — кільцесудинна; *б* — розсіяно-судинна

деревини. Забарвлення ядра різноманітне і характерне для даного виду рослин: у барбарису — жовте, у вільхи — жовтогаряче, у кипариса — червоне, у тиса — темно-червоне, у дуба — коричневе, у кампешового дерева — синє, в ебенового дерева — чорне. Колір ядрової деревини залежить від речовин, що відкладаються в ній. Так, коричневий колір ядра пов'язаний із забарвленням речовин, що утворюються в результаті окислення танінів. Ядро дерева використовується для виготовлення різних виробів.

У деяких деревних порід (тополя, верба) стара деревина стає м'якою і легко руйнується грибами, внаслідок чого утворюються дупла.

Дерева широко використовується з урахуванням анатомічної будови і хімічного складу. Для виготовлення меблів і оздоблення приміщень використовують деревину, що має гарний колір і малюнок, який виявляється на зрізі променів і річних кілець. З деревини дуба й акації, судини якої щільно закупорюються тилами, виготовляють бочки для лива і спирту. Як паливо найбільш калорійною є деревина, що містить велику кількість товстостінних клітин зі здерев'янілими стінками (дуб, бук). Добре піддається обробці деревина, яка бідна на лігнін і складається з тонкостінних елементів (осика, липа). Крім того, її використовують у целюлозно-паперовій промисловості і для одержання гідролізної глюкози, а потім технічного спирту. З деревини виробляють ряд цінних речовин: метиловий спирт, оцтову кислоту, дьоготь, фарби тощо.

Серцевина — це залишок первинної тканини в центрі стебла. З віком її клітини склерифікуються і запасуюча функція змінюється опорною.

Будова стебел хвойних

Завдяки присутності камбію в стеблах хвойних, їх вторинна будова подібна до дводольних. Зокрема, стебла хвойних при вторинній будові мають ті ж частини, що і деревні дводольні. Однак ця подібність зовнішня, у чому легко переконатися, розглянувши подробиці їх анатомічної будови. До особливостей будови хвойних належать, наприклад, менша, ніж у дводольних, різноманітність елементів вторинного лубу і вторинної деревини, їх точно радіальне розташування, примітивніша будова провідних елементів.

При вторинній будові стебло хвойних вкрите спочатку перидермою, що досить швидко (через 4—5 років) змінюється кіркою, частіше лускатою, рідше кільчастою (кипарис, яловець). У деяких представників хвойних кірка не утворюється (ялиця) (рис. 124).

Первинна кора — це, як і в дводольних, залишок первинних тканин. Вона складається з великоклітинної паренхіми, що може містити хлоропласти. Механічна тканина в первинній корі, як правило, відсутня. У той же час первинна кора містить смоляні ходи.

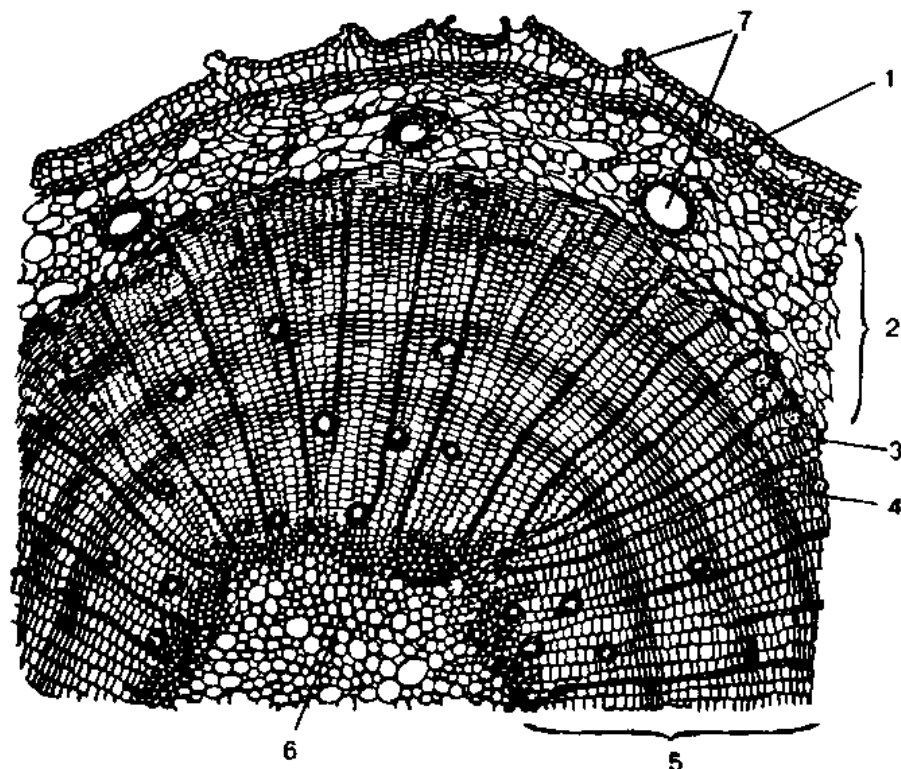


Рис. 124. Поперечний зріз стебла сосни:
1 — кірка; 2 — первинна кора; 3 — вторинний луб; 4 — камбіальна зона;
5 — вторинна деревина; 6 — серцевина; 7 — смоляні ходи

Компонентами вторинного лубу у хвойних є провідні, механічні й паренхімні тканини (рис. 124). Транспорт асимілятів здійснюють ситоподібні трубки, розташовані правильними радіальними рядами. У них відсутні клітини-супутниці, функції яких, як відзначалося у розділі «Тканини», виконують клітини паренхіми, названі клітинами Страсбургера.

Паренхімні елементи представлені тяжовою і променевою паренхімою. Тяжова паренхіма розташовується між ситоподібними трубками. Вона виконує запасуючу функцію, відкладаючи крохмаль і кристали оксалату кальцію. Крім того, її клітини можуть піддаватися склерифікації, перетворюючись в склереїди, які часто розташовуються групами. У деяких хвойних (кипарис, яловець) присутні механічні волокна, які диференціюються з веретеноподібних клітин камбію (рис. 124, 125).

Променева паренхіма утворює серцевинні промені. Саме клітини цієї тканини, що стикаються із ситоподібними трубками, перетворюю-

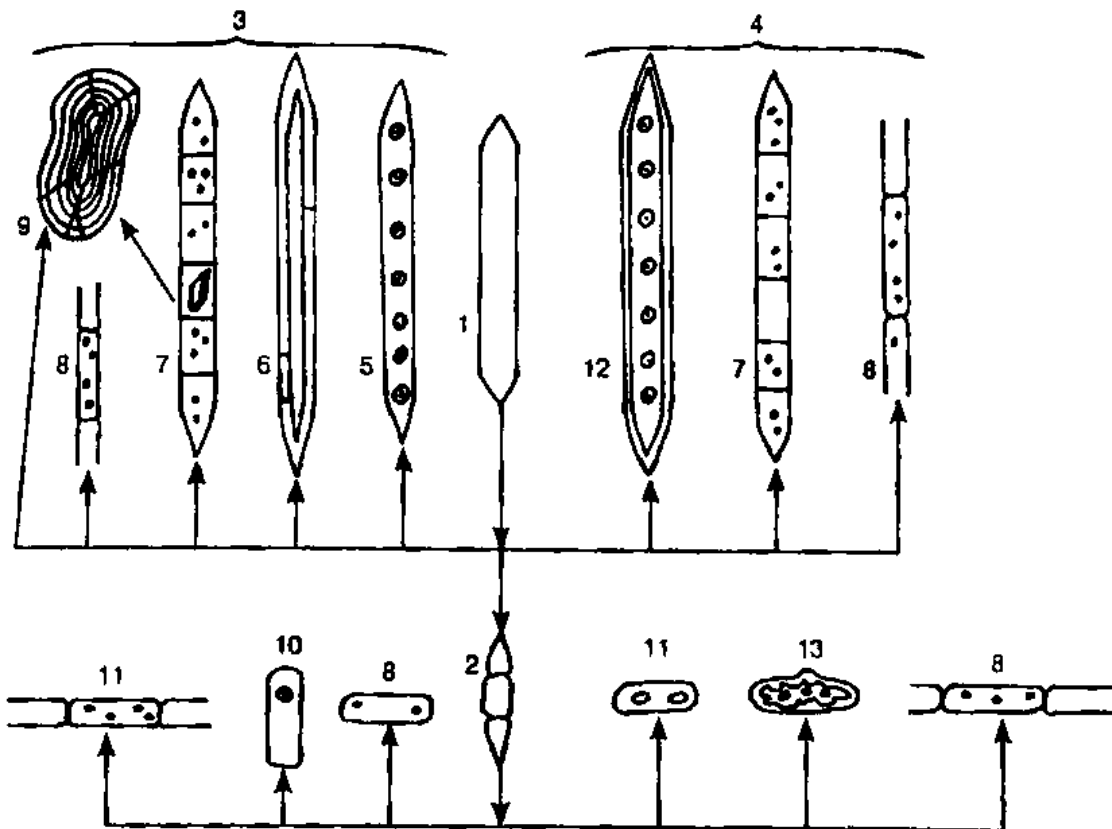


Рис. 125. Склад вторинних лубу і деревини хвойних:

1 — веретеноподібні ініціали; 2 — променеві ініціали; 3 — вторинний луб; 4 — вторинна деревина; 5 — ситоподібні клітини; 6 — луб'яні волокна; 7 — тяжова паренхіма; 8 — епітеліальні клітини смоляних ходів; 9 — склереїди; 10 — клітини Страсбургера; 11 — променева паренхіма; 12 — трахеїди; 13 — променеві трахеїди

(стрілками показане походження елементів лубу і деревини)

ються в клітини Страсбургера. У променях лубу зустрічаються смоляні ходи й окремі смоляні вмістища (рис. 124, 125).

У хвойних, як і у дводольних, у стеблі за камбіальною зоною знаходиться вторинна деревина, що складається з провідних і паренхімних елементів. Провідна частина деревини представлена трахеїдами з більш примітивними провідними структурами, ніж судини квіткових рослин. Трахеїди в стеблі розташовуються радіальними рядами (рис. 124, 125). У хвойних при вторинній будові добре видно кільця річного приросту. Весняні трахеїди відрізняються від осінніх як за структурою, так і за функціями. Перші більш тонкостінні й широкопросвіті, мають багато облямованих пор. Вони виконують транспортну функцію, проводячи воду і мінеральні речовини. Другі вузькі, товстостінні, сплюснені в радіальному напрямку, облямованих пор у них набагато менше. Їх функція — механічна. Спеціальної механічної тканини в деревині хвойних немає. Між весняною й осінньою деревиною видна чітка межа (рис. 126).

Тяжова паренхіма утворює одноклітинні вертикальні ряди уздовж трахеїд, кількість її неоднакова у різних порід хвойних. Її багато в кипариса, мало в модрина, майже немає в сосни.

У променевій паренхімі, що утворює серцевинні промені, зустрічаються клітини двох видів. Одні містять запасні поживні речовини, інші мають дрібні облямовані пори і стикаються з поздовжніми трахеїдами. Ці клітини називають *променевими трахеїдами*. Вони здійснюють транспорт води в радіальному напрямку (рис. 125).

У вторинній деревині хвойних поширені смоляні ходи. Особливо багато їх у пізній деревині річних кілець. Смоляні ходи являють собою довгі міжклітинники, вистелені епітеліальними клітинами, які утворюють і виділяють у порожнину ходу живицю — бальзам, що складається

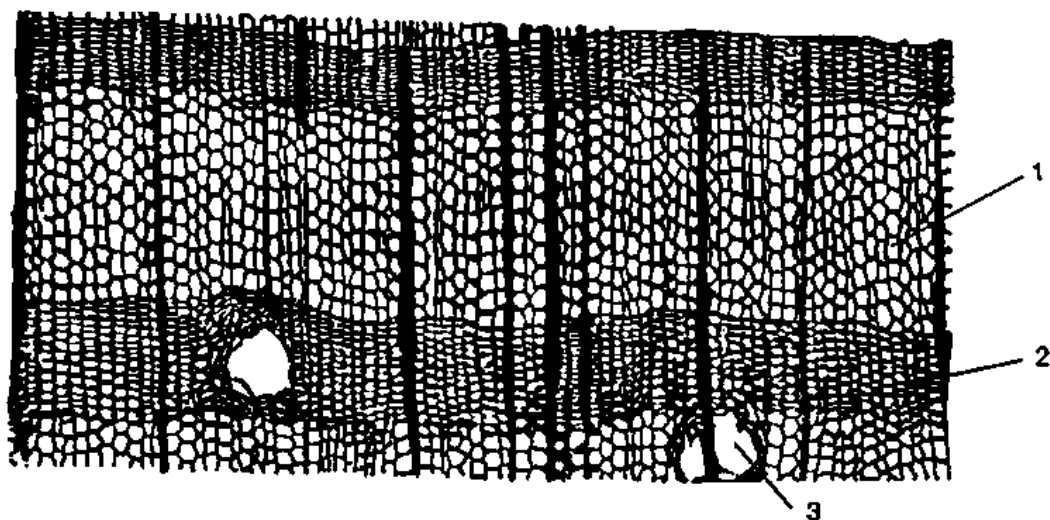


Рис. 126. Річне кільце в стеблі сосни:

1 — весняна деревина; 2 — осіння деревина; 3 — смоляні ходи

із суміші ефірної олії (скипидару) і смоли (каніфолі). Смола й ефірна олія відіграють захисну роль. Вони підвищують стійкість рослин до патогенних грибів, шкідників, затагують рани при ушкодженні тканин. Скипидар використовують у медицині, хімічній промисловості, застосовують як розчинник; каніфоль — при паянні, для збільшення тертя, при виготовленні клею, лаків, пластмас.

Завдяки рівній будові деревина хвойних легко піддається обробці, мало жолобиться при висиханні. Просочена живицею, вона стійка до гниття. Деревину хвойних широко використовують у будівництві, при виготовленні меблів та інших дерев'яних виробів, у целюлозно-паперовій, хімічній, інших галузях промисловості.

Атипове вторинне потовщення у дводольних

У деяких представників дводольних вторинний приріст незвичайний. При вторинному потовщенні в ліан, наприклад, відбувається розсічення деревини паренхімою на ділянки внаслідок сильного розростання тяжової і променевої паренхіми. Кількість і ширина паренхімних ділянок у деревині різні і збільшуються з часом. Паренхімні зони м'які й пружні. Вони надають стеблу ліани гнучкості, роблять його схожим на канат (рис. 127).

У ряду видів ліан ділянки камбію працюють по-різному. У деяких місцях камбій відкладає вторинний луб не тільки назовні, але й усередину. У результаті ділянки лубу виявляються зануреними у вторинну деревину, яка набуває вигадливих обрисів (рис. 128).

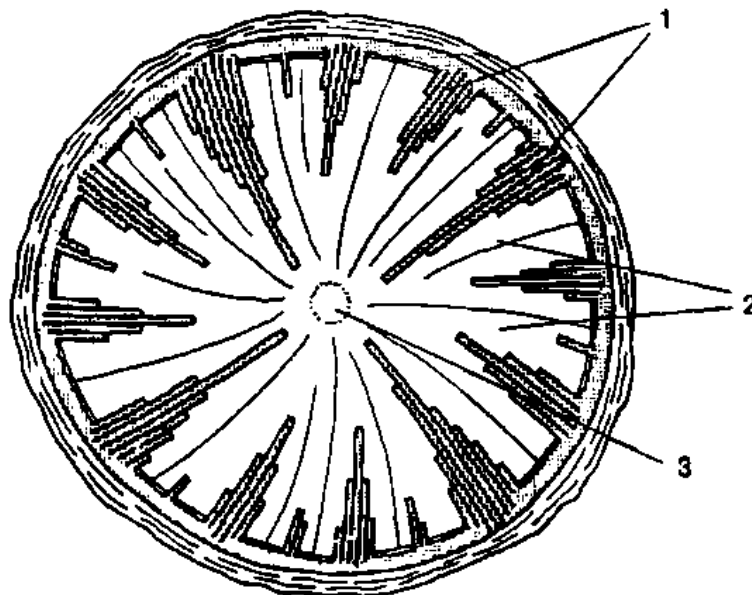


Рис. 127. Схема поперечного зрізу стебла ліани:

1 — паренхіма, що проникає в деревину; 2 — деревина; 3 — серцевина

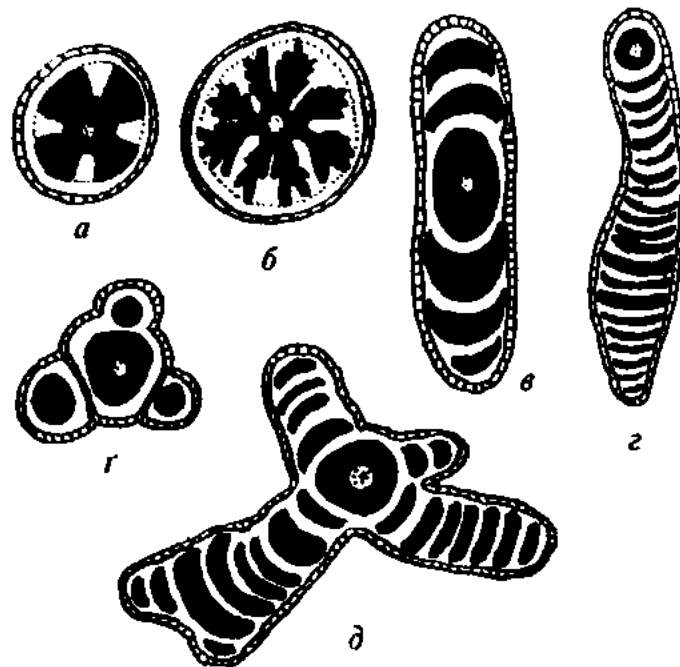


Рис. 128. Схема будови стебел ліан з атиповим потовщенням:
a — бігонія; *б* — мелоа; *в* — елісрена; *г* — махеріон; *д* — тинуя

У рослин із родини маревих (саксаул) вторинне потовщення стебла відбувається за рахунок діяльності декількох додаткових камбіальних кілець. Перше кільце породжується перициклом, інші продукуються першим у бік периферії стебла. Усередину камбіальні кільця утворюють провідні пучки і паренхіму. Іноді додаткові кільця закладаються не по всьому колу, а окремими дугами, що в результаті надає стеблам незвичайної форми на поперечному зрізі (рис. 128).

Вторинні зміни в стеблах однодольних

Як уже зазначалося, у дводольних нижче точки росту формується твірне кільце, що дає початок прокамбіальним тяжам. В однодольних таке кільце не виявляється, а під конусом наростання на рівні перших листових зачатків закладається *меристема первинного потовщення*, яка складається з клітин, розташованих радіальними рядами. Ця меристема не бере участі у формуванні тяжів прокамбію. Унаслідок ділення клітин меристеми первинного потовщення верхівка стебла розростається в товщину. Далі стебло потовщується дуже мало, тільки за рахунок розростання клітин паренхіми і їх склерифікації (рис. 129).

Як правило, однодольні зберігають первинну будову стебла на все життя. Однак існують деревні однодольні, стебла яких ростуть у товщину (драцена, юка, алое). У цих рослин у стеблі є постійно діюча меристематична зона, що походить від меристеми первинного потовщення. У стеблі зі сформованою первинною будовою ця меристема розташову-

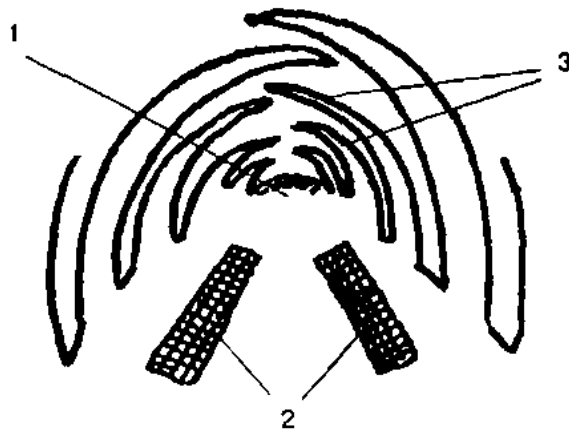


Рис. 129. Меристема первинного потовщення під конусом наростання стебла однодольних:

1 — конус наростання; 2 — меристема первинного потовщення; 3 — зачаткові листки

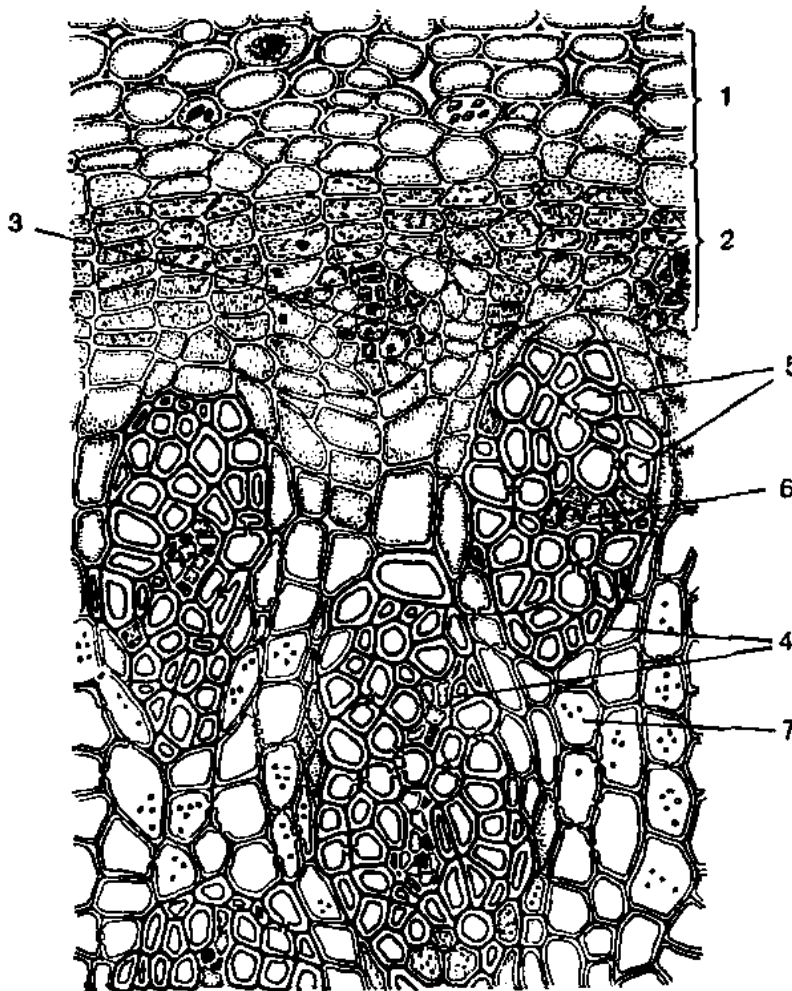


Рис. 130. Вторинне потовщення в стеблі драцени:

1 — первинна кора; 2 — меристематична зона; 3 — провідні пучки, які формуються; 4 — концентричні провідні пучки; 5 — ксилема; 6 — флоєма; 7 — паренхіма

ється між первинною корою і центральним циліндром і відповідає кільцю перициклу. У внутрішній частині перициклу утворюються ділянки клітин, що активно діляться і всередину відкладають вторинні провідні пучки і паренхіму між ними. Знов утворені пучки часто відрізняються від первинних пучків центрального циліндра. Якщо пучки у внутрішній частині стебла звичайно колатеральні, то утворені меристематичною зоною можуть бути як колатеральними, так і концентричними. У них, крім провідних елементів, присутня склеренхіма (рис. 130).

Меристема може також відкладати деяку кількість паренхіми назовні. Виникає кільце вторинного приросту. У міру формування такого кільця меристематичні клітини, розташовані назовні від нього, діляться і відновлюють товщину меристематичної зони, що починає формувати наступне кільце вторинного приросту. З часом паренхіма між пучками піддається склерифікації. На поверхні потовщеного стебла епідерма змінюється перидермою, а потім і кіркою.

Будова видозмінених стебел

Значний розвиток однієї з функцій даного органа, частіше другорядної, або набуття органом нової, невласливої йому функції, пов'язаної з пристосуванням до умов життя, приводить до істотних змін його структури. У стебла такі зміни спостерігаються, наприклад, у зв'язку з розвитком запасуючої функції. У результаті утворюються такі видозміни стебла, як кореневища і бульби. Крім запасуючої, вони виконують також функцію вегетативного розмноження і забезпечують рослині перенесення несприятливих умов (зима, період посухи), тому що залишаються в ґрунті після відмирання надземної частини рослини і дають нові пагони при настанні сприятливих умов.

Кореневище зовні схоже на корінь (звідси його назва), але як стебло воно відрізняється від кореня тим, що несе листки, хоча і зародкові у вигляді лусочок, у пазухах яких знаходяться бруньки, що дають початок надземним і підземним пагонам. На кінці кореневища є верхівкова брунька, за рахунок меристеми якої воно росте в довжину. Кореневища мають багато рослин: конвалія, купина, лепеха, рогоз, пирій, хвощ, папороть орляк та ін.

За анатомічною будовою кореневища в основному подібні до надземних стебел, але мають деякі відмінності: більш могутню первинну кору з розвинутою запасуючою паренхімою, добре виражену ендодерму з поясками Каспарі або підковоподібним потовщенням стінок, слабо розвинені або відсутні механічні тканини. Молоді кореневища вкриті епідермою, багаторічні — перидермою.

Внутрішню будову кореневища можна розглянути у конвалії (рис. 131). Воно вкрите епідермою, під якою розташовується широка первинна кора з великих паренхімних клітин. Внутрішня її частина

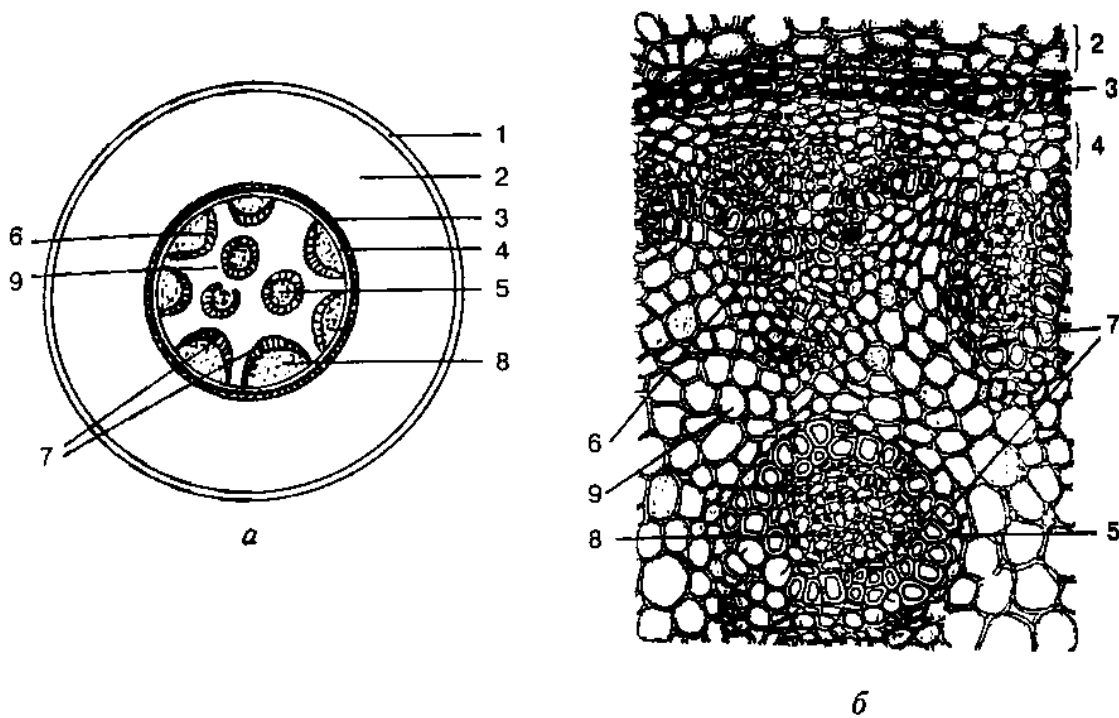


Рис. 131. Будова кореневища конвалії:

a — схема будови; *б* — поперечний зріз частини центрального циліндра; 1 — епідерма; 2 — первинна кора; 3 — ендодерма; 4 — перицикл; 5 — концентричний провідний пучок; 6 — колатеральний провідний пучок; 7 — ксилема; 8 — флоема; 9 — паренхіма

складається з двошарової ендодерми, бічні й внутрішні стінки клітин якої потовщуються і дерев'яніють. За ендодермою знаходиться шар перициклу. У центральному циліндрі розміщуються провідні пучки двох типів: колатеральні й концентричні. Перші примикають до перициклу флоемою, яку півколом охоплює ксилема. Другі, у яких ксилема цілком оточує флоему, розкидані усередині центрального циліндра.

Ще більшою спеціалізацією характеризуються *бульби* як підземні, так і надземні. Вони утворюються на осі головного стебла (капуста кольрабі) або на його бічних відгалуженнях — *столонах* (рис. 132).

Бульби картоплі утворюються шляхом потовщення верхівки столона. Вони покриті перидермою із сочевичками, що змінює епідерму столона. На їх поверхні розташовуються пазушні бруньки — *вічка*. Бруньки знаходяться в заглибинах по одній або групами. Вічка розміщуються на бульбі по черзі. Причому на верхівці бульби їх більше, ніж в основі, якою бульба з'єднана зі столоном. Під перидермою розміщується паренхіма первинної кори, під корою — в один ряд відкриті біколateralні пучки. Міжпучковий камбій працює активніше, ніж пучковий, і утворює велику кількість паренхіми. У центрі бульби знаходиться пухка серцевина, що тягнеться в поздовжньому напрямку й утворює відгалуження до вічок. Простір між провідними пучками

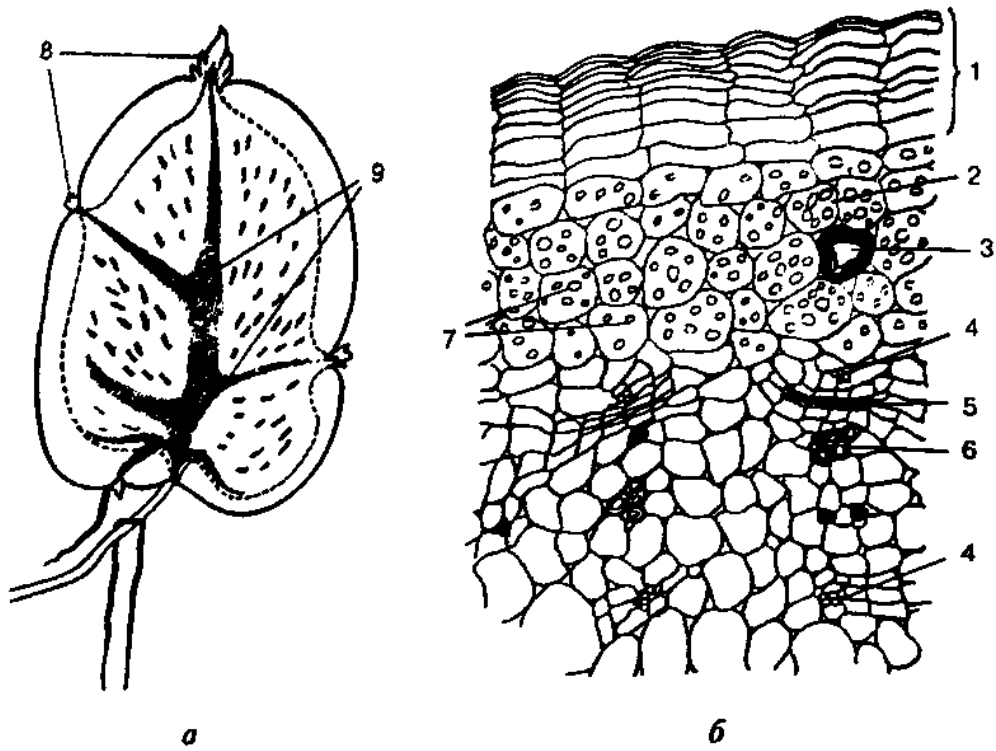


Рис. 132. Будова бульби картоплі:
a — поперечний зріз бульби; *б* — частина поперечного зрізу; 1 — корок;
 2 — паренхіма; 3 — склереїда; 4 — флоєма; 5 — камбій; 6 — ксилема; 7 — крох-
 мальні зерна; 8 — вічка; 9 — серцевина

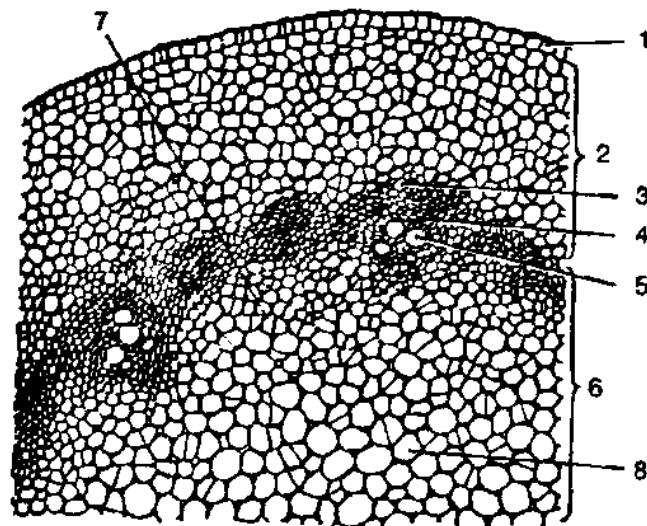


Рис. 133. Поперечний зріз потовщеного стебла капусти кольрабі:
 1 — епідерма; 2 — первинна кора; 3 — флоєма; 4 — камбій; 5 — ксилема;
 6 — центральний циліндр; 7 — широкий серцевинний промінь; 8 — запасна
 паренхіма

і серцевиною заповнює щільніша паренхіма. Паренхіма бульб картоплі містить запасний крохмаль у вигляді крохмальних зерен (рис. 132).

У капусти кольрабі бульби утворюються в результаті розростання нижньої частини стебла зі вкороченими міжвузлями. Бульба покрита епідермою, під якою розташовується паренхімна первинна кора. У центральному циліндрі по колу розміщуються відкриті колатеральні пучки із широкими серцевинними променями між ними. Центральна частина бульби також заповнена запасуючою паренхімою. Основні запасні речовини тут — цукри, розчинені в клітинному соку вакуолей (рис. 133).

Поживні речовини бульб використовуються рослинами, що виростають із пазушних бруньок. Бульби ряду рослин (картопля, топінамбур, кольрабі, таро) людина використовує в їжу.

Стебла водних рослин

На будові стебел водних рослин відбиваються: слабка освітленість, збіднення киснем і вуглекислим газом, забезпеченість водою, досить велика щільність води, що підтримує рослини. У зв'язку з цим стебла рослин, які занурені у воду, мають цілий ряд відмінностей від стебел сухопутних рослин. Епідерма в них слабо диференційована, продишки не розвиваються, тому що розчинені у воді кисень і вуглекислий газ стебла поглинають усією поверхнею.

Часто замість замикаючих клітин продишки видно їх ініціальну клітину. Клітини епідерми містять хлоропласти і здійснюють фотосинтез, використовуючи промені світла, що проникають крізь шар води. Первинна кора займає велику частину діаметра стебла. Паренхіма кори пухка, з великими міжклітинниками, нерідко перетворюється в аеренхіму. Часто повітроносні порожнини розділяються перегородками з дрібних клітин із хлоропластами, а довгі міжклітинники — *діафрагмами*, у яких між клітинами є невеликі повітряні порожнини. Вони пропускають повітря, але перешкоджають проходженню води, що у випадку ушкодження тканин стебла не дозволяє воді заповнити повітряні порожнини (рис. 134).

Діаметр центрального циліндра у водних рослин невеликий. Провідні пучки сильно зближені й у більшості водних рослин перетворилися на один пучок, що складається з тяжа ксилеми і тяжа флоєми. Причому ксилема звичайно розвинута слабо або зовсім відсутня, і на її місці утворюється повітряна порожнина. Це пов'язано з тим, що стебло поглинає воду усією поверхнею і не треба проводити її по стеблу. Механічної тканини в таких стеблах мало або вона зовсім відсутня. Рослину підтримує вода, тим більше, що велика кількість повітроносних порожнин надає їй плавучості.

Камбій у стеблах, занурених у воду, працює дуже слабо, і вторинна будова, як правило, не формується.

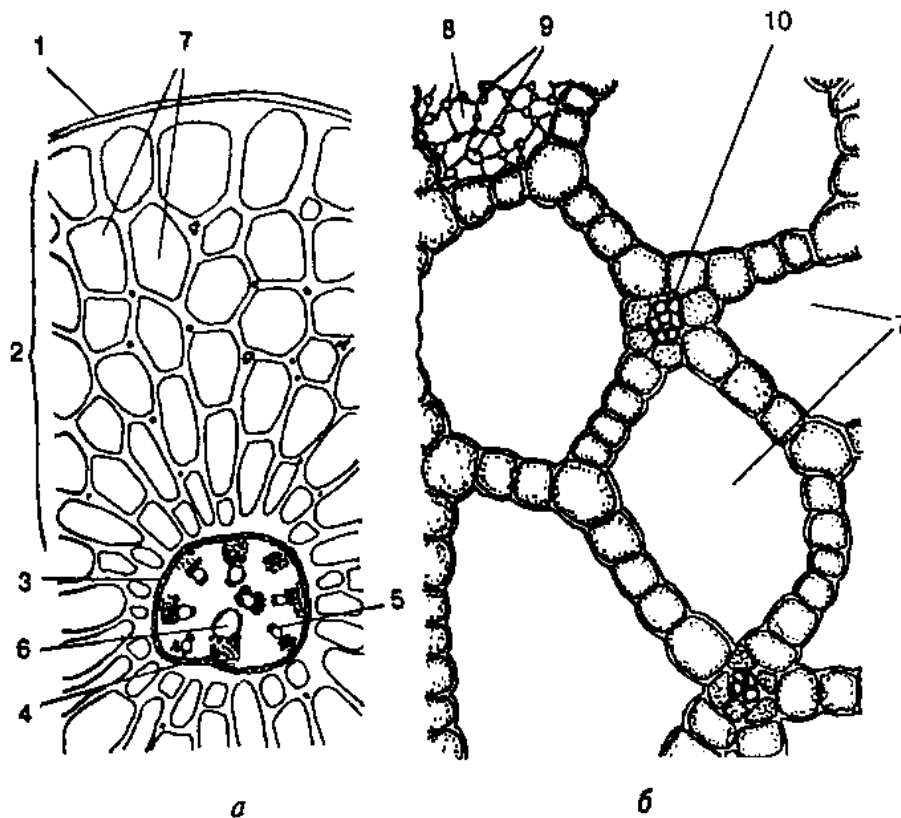


Рис. 134. Будова стебла рдесника:

a — поперечний зріз частини стебла; *б* — аеренхіма стебла; 1 — епідерма; 2 — первинна кора, яка перетворилася в аеренхіму; 3 — ендодерма; 4 — флоєма; 5 — ксилема; 6 — водонесний канал у ксилемі; 7 — повітронесні порожнини; 8 — клітини діафрагми в повітряній порожнині; 9 — міжклітинники в діафрагмі; 10 — недорозвинені провідні пучки

ЛИСТОК

Листок — бічний орган рослин. Як відомо, листки зі стеблом утворюють єдину систему — *пагіт*. Листок пов'язаний із стеблом еволюційно, онтогенетично і функціонально. У процесі еволюції листки виникли з осевого органа перших наземних рослин, що пізніше перетворився на стебло. В онтогенезі вони формуються з меристеми конуса наростання стебла. Провідна система листка пов'язана зі стеблом листовими слідами, що забезпечує транспорт води і мінеральних речовин з кореня через стебло в листки і відтік асимілятів із листків, тобто тісний функціональний взаємозв'язок цих органів.

Основні функції листка — фотосинтез і транспірація. Його анатомічна будова добре пристосована до виконання цих функцій. Присутність хлорофілоносною тканини забезпечує фотосинтез, а елементи системи провітрювання і покривна тканина — випаровування води і його регуляцію. Провідна система бере участь в обох процесах. У деяких рослин листки виконують додаткові функції. Наприклад, запасна функція характерна для листків сукулентів, у клітинах яких накопичу-

ється вода (алоє, агава). Листки деяких рослин можуть бути органами вегетативного розмноження (бігонія, узумбарська фіалка).

Листок складається з листової пластинки, черешка, а в ряду рослин також і прилистків. Найважливіша частина — *листова пластинка*, саме в ній здійснюються фотосинтез і транспірація. Листкова пластинка, як правило, плоска і має дорзовентральну будову, тобто верхній і нижній її боки мають певні структурні та функціональні відмінності. Будова черешка подібна до стебла, а прилистків — до листової пластинки.

Листок, на відміну від осьових органів, характеризується обмеженим ростом. Його меристеми функціонують недовго, і листок, досягнувши певних розмірів, зберігає їх до кінця життя. Камбій у листку не утворюється, і тому він складається тільки з первинних тканин.

Розвиток листка

Листки закладаються в конусі наростання стебла екзогенно у вигляді листових горбків. У їх утворенні беруть участь мантия і корпус. У рослин з одношаровою мантиєю при закладанні листових зачатків діляться клітини верхніх шарів корпусу, а саме периферичної меристеми. У рослин, мантия яких складається з 2—3 шарів клітин, закладання горбків відбувається в другому або третьому шарі. Найвищий шар мантиї утворює протодерму, що потім диференціюється в епідерму листка, тому листовий зачаток завжди вкритий протодермою. Недиференційовані листові зачатки називають *примордіями*.

У листовому горбку розрізняють нижню і верхню частини. З нижньої пізніше утворюється основа листка, яка у відповідних груп рослин дає початок листовій піхві або прилисткам (рис. 135). Спочатку

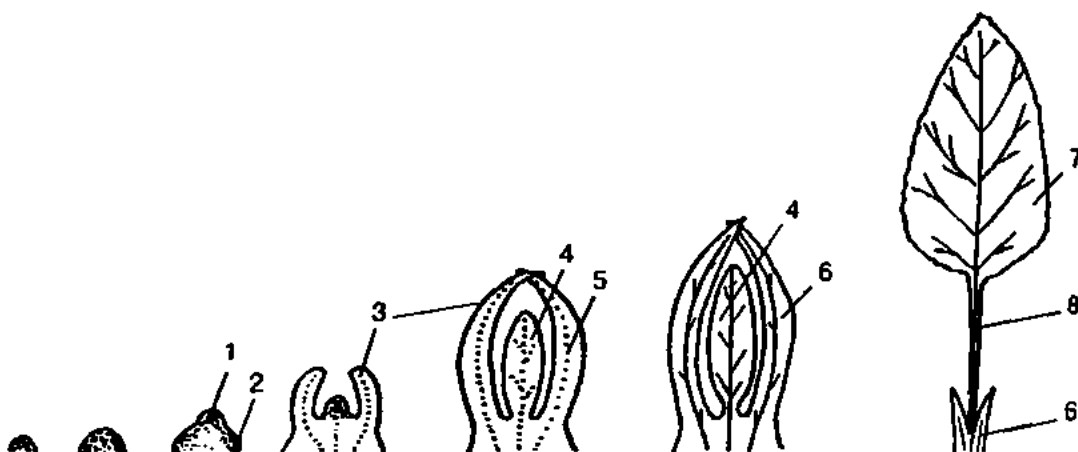


Рис. 135. Етапи розвитку листка у дводольних:

1 — верхівка зачатка листка; 2 — основа зачатка; 3 — прилистки, які формуються; 4 — пластинка листка, яка формується; 5 — тяж прокамбію; 6 — прилистки; 7 — пластинка листка; 8 — черешок

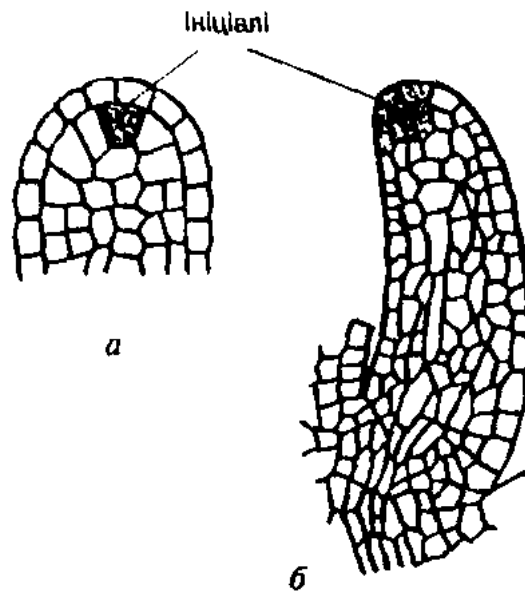


Рис. 136. Ініціальні клітини на верхівці листкового зачатка:
 а — зачаток має одну ініціалю; б — зачаток має групу ініціалей

зачаток листка росте своєю верхівкою, на якій знаходяться одна або кілька ініціальних клітин (рис. 136). Верхівковий ріст триває недовго, до досягнення зачатком певних розмірів. Причому гранична довжина зачатка в різних рослин неоднакова, звичайно від 0,8 до 3 мм. Після завершення верхівкового росту зачаток починає рости основою. Це вставний (інтеркалярний) ріст (рис. 137). Він триваліший за верхівковий, особливо в однодольних рослин.

У результаті обох типів росту листковий зачаток подовжується. При цьому формується його осьова частина, тобто область середньої жилки. З двох боків уздовж осі закладається у вигляді валиків меристема, яку називають крайовою. Саме *крайова меристема* утворює листкову пластинку (рис. 138). Якщо меристема по всій довжині осі зачатка працює з однаковою активністю, виходить цільна листкова пластинка, а якщо її ділянки діляться з різною швидкістю, формується порізана пластинка

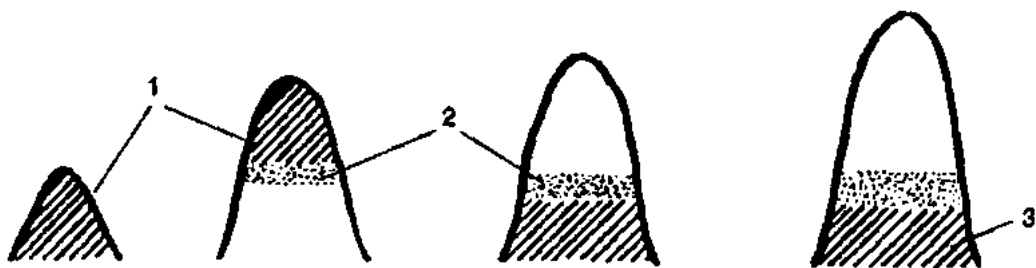


Рис. 137. Послідовні етапи росту зачатка листка:
 1 — зона верхівкового росту; 2 — зона переходу до інтеркалярного росту;
 3 — зона інтеркалярного росту

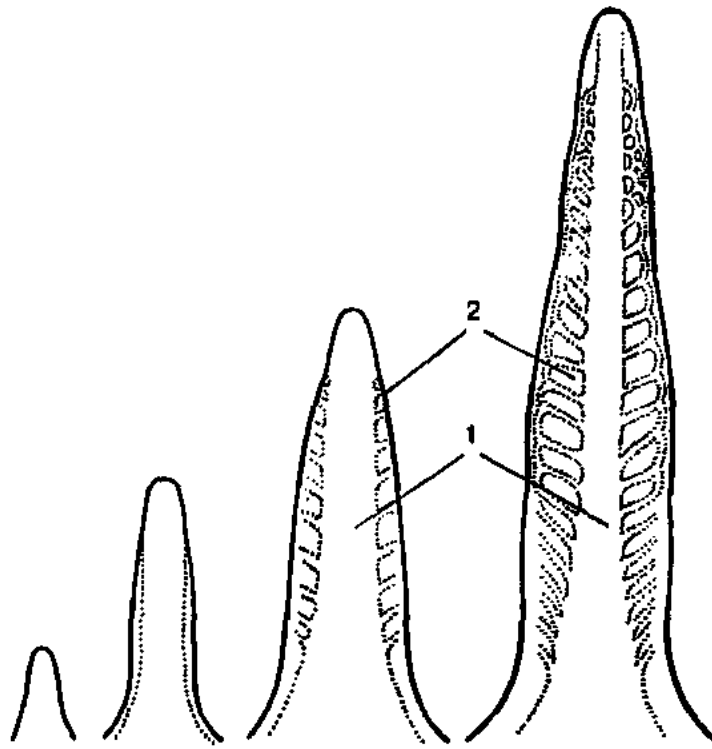


Рис. 138. Послідовні етапи росту листкової пластинки:
 1 — область серединної жилки; 2 — крайова меристема

або така, що має зубчасті краї. При розвитку складних листків на зачатках з'являються горбки другого порядку, які розвиваються в тій же послідовності (рис. 139).

У багатьох деревних рослин листки, що розпускаються навесні, проходять два етапи розвитку: *внутрішньобруньковий* (закритий) і *позабруньковий* (відкритий). У процесі внутрішньобрунькового розвитку формуються в основному всі тканини листкової пластинки, в усякому

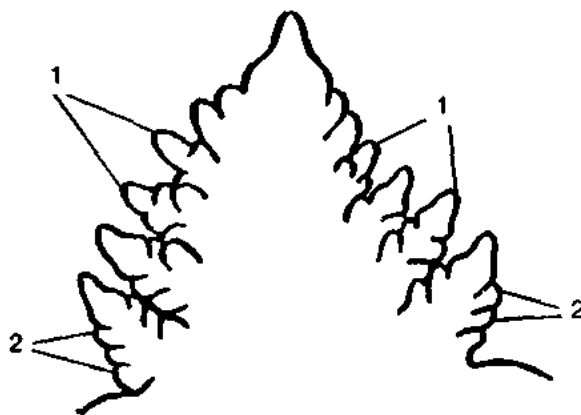


Рис. 139. Розвиток складних листків:
 1 — зачатки листків; 2 — листкові горбки другого порядку

разі присутні їх материнські клітини. Позабруньковий етап починається навесні після опадання брунькових лусок. Листкова пластинка розпрямляється. Її клітини не відразу втрачають меристематичний характер. Відбуваються поділ і ріст клітин, причому не тільки поверхневого шару, але і м'якуша листка. Пластинка збільшується в розмірах — у площині й у товщину. З основи листка інтеркалярно виростає черешок. Ріст листка однодольних більш тривалий, ніж у дводольних, особливо це характерно для листків злаків. Їх вставні меристеми довго зберігають активність, що забезпечує також відростання листків після ушкодження або поїдання їх тваринами. Однак і в однодольних ріст листків обмежений.

Сьогодні відома тільки одна рослина, листки якої ростуть протягом усього її життя. Це голонасінна рослина вельвічія дивовижна, що росте в пустелі Наміб у Південно-Західній Африці. Вона має всього два листки, у основі яких постійно функціонує вставна меристематична зона. Довгі листки стеляться по землі. Їх верхівки постійно старіють і відмирають, а фотосинтезуюча частина досягає кількох метрів у довжину.

Будова пластинки листка

Листкові пластинки зовні дуже різноманітні за розмірами, формою, навіть за забарвленням. Внутрішня структура їх більш однорідна, тому що забезпечує виконання їх основних функцій. У пластинці листка розрізняють чотири частини: покривну тканину, м'якуш, або мезофіл, провідну систему і систему механічних тканин (рис. 140).

Листок зверху і знизу вкритий *епідермою*. Причому це стосується як листкової пластинки, так і черешка. Епідермі листка притаманні всі особливості цієї тканини. При цьому верхня і нижня епідерма мають ряд відмінностей. Стінки клітин нижньої епідерми більш звивисті, тонше зовнішня стінка, шар кутикули і воскового нальоту. Опушеність в основному властива покривній тканині нижнього боку листкової пластинки. Продихи в більшості рослин розташовуються також в нижній епідермі. У ряду трав'янистих рослин, особливо в тих, листки яких розташовані під гострим кутом до стебла, продихи є на обох боках листка, але на нижньому їх більше. Щільність продихів звичайно коливається від декількох десятків до декількох сотень на 1 мм² поверхні листкової пластинки. Звичайно їх більше всередині пластинки і менше по краях. Продихи на листках більшості рослин розташовані безладно, а на витягнутих листках однодольних — рівними рядами паралельно до поздовжньої осі листка.

Продихи можуть знаходитися на одному рівні з клітинами епідерми, підніматися над ними або розташовуватися нижче рівня покривної тканини. Іноді в заглибинах присутні групи продихів (рис. 141), що пов'язано з умовами росту рослини.

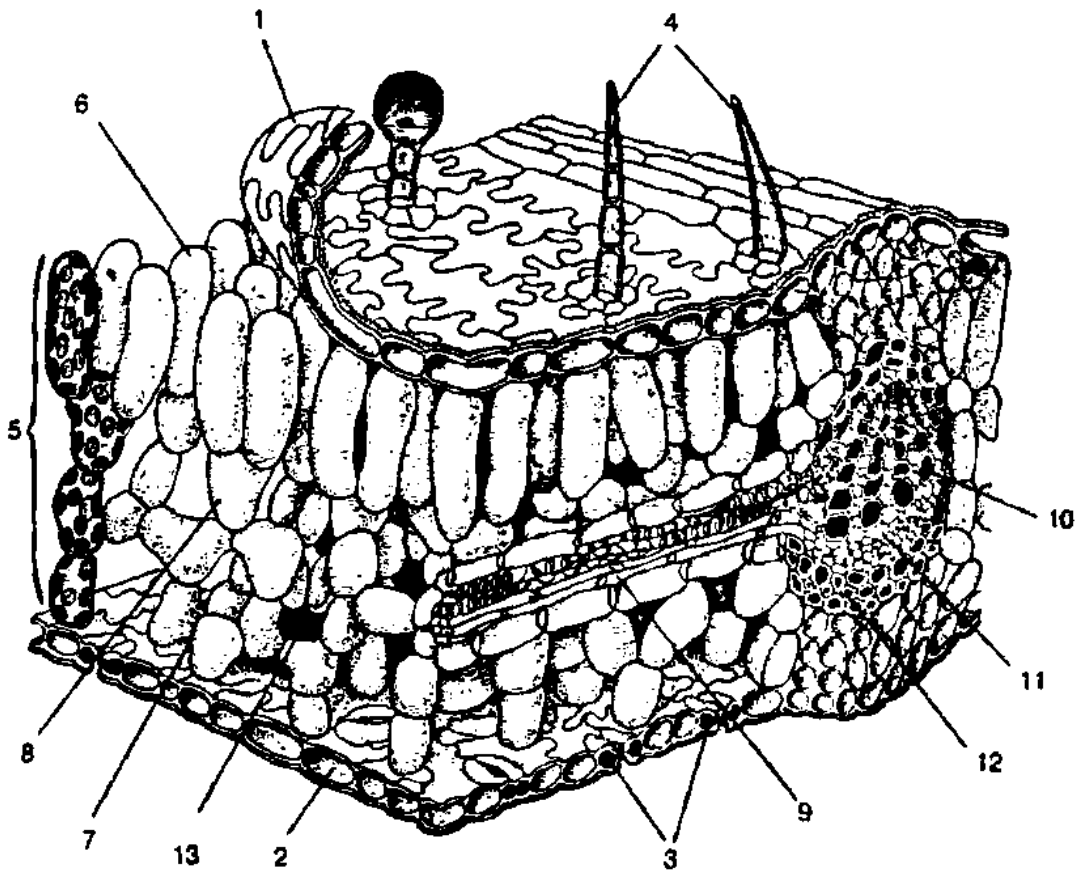


Рис. 140. Об'ємне зображення пластинки листка:

1 — верхня епідерма; 2 — нижня епідерма; 3 — продихи; 4 — волоски; 5 — мезофіл; 6 — стовпчаста тканина; 7 — губчаста тканина; 8 — збірні клітини; 9 — жилка; 10 — ксилема; 11 — флоема; 12 — склеренхіма; 13 — міжклітинники

Звичайно епідерма одношарова, рідко зустрічається дво-, тришарова (фікус, філодендрон, олеандр) (рис. 141). Над жилками клітини епідерми мають трохи витягнуту форму, і тут відсутні продихи. Іноді в епідермі листка зустрічаються ідіобласти — опорні клітини механічної тканини і великі клітини з цистолітами.

Епідерма захищає листок від механічних пошкоджень, проникнення патогенних мікроорганізмів, висихання. Разом з тим вона забезпечує фотосинтез, тому що, з одного боку, прозора і вільно пропускає сонячні промені до хлорофілоносних тканин, з іншого — через її продихи відбуваються газообмін, а також транспірація. Остання допомагає транспорту води і мінеральних речовин у листок і сприяє його охолодженню, що створює сприятливі умови для життєдіяльності.

М'якуш листка, або *мезофіл*, розташовується в листковій пластинці між верхнім і нижнім шарами епідерми. Мезофіл представлений хлорофілоносною тонкостінною паренхімою. Розрізняють два типи мезофілу: однорідний, або недиференційований, і диференційований. *Недиференційований* зустрічається в основному в однодольних і голо-

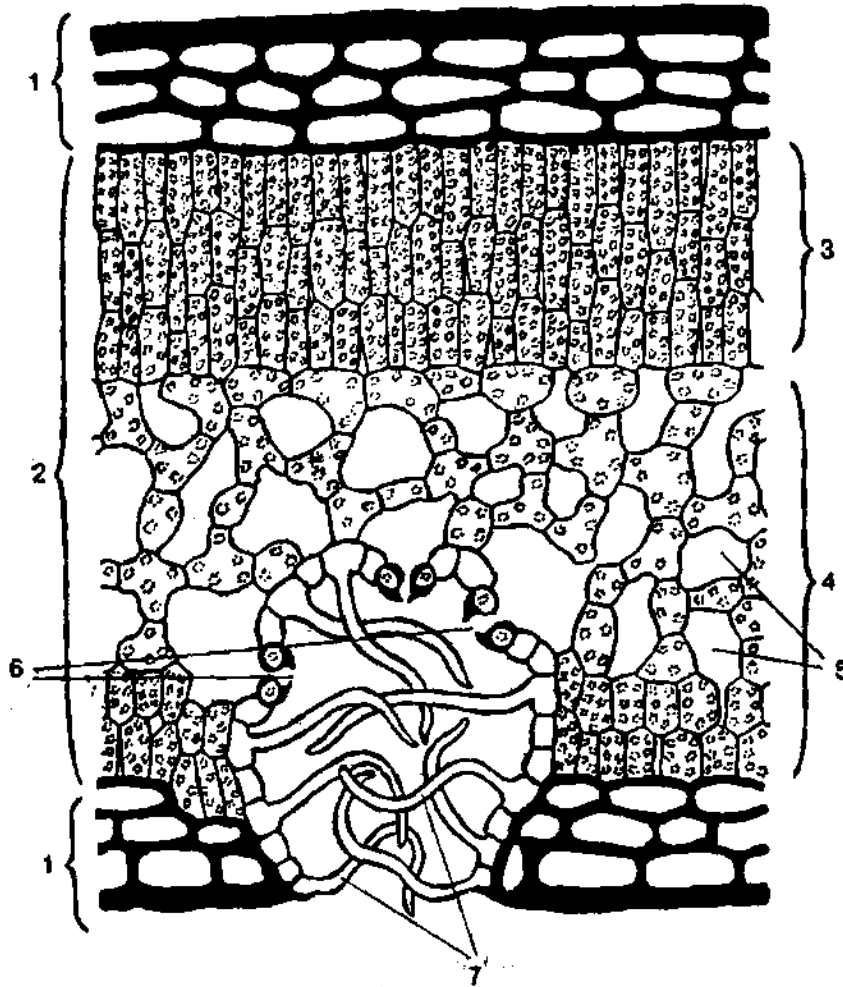


Рис. 141. Булова листка олеандра:

1 — тришарова епідерма; 2 — мезофіт; 3 — стовпчаста тканина; 4 — губчаста тканина; 5 — міжклітинники; 6 — продишки; 7 — волоски

насінних рослин. Він складається з приблизно однакових за формою паренхімних клітин. Клітини однорідного мезофілу можуть бути майже ізодіаметричними (злаки), трохи витягнутими уздовж (гладіолус) або поперек листка (ірис). До недиференційованого також належить *складчастий мезофіл* більшості хвойних (рис. 142). У деяких рослин складки утворюються не на всіх стінках, а тільки на тих, які повернені до верхньої епідерми (анемона, бамбук). Такі клітини називають *далонеподібними* (рис. 143).

Диференційований мезофіл представлений двома типами хлорофілоносною тканини — стовпчастою, або палісадною, і губчастою, або пухкою. *Стовпчаста тканина* звичайно розташовується під верхньою епідермою у вигляді одного шару дещо видовжених, щільно зімкнених клітин (бузок, бук, платан, чай, соняшник). Це основна фотосинтезуюча тканина листка. У деяких рослин є 2—3 шари палісадної тканини під верхньою епідермою (камелія, савфлор, брусниця, лимон) або по одному шару під верхньою і нижньою епідермами (евкаліпт) (рис. 144). У шовко-

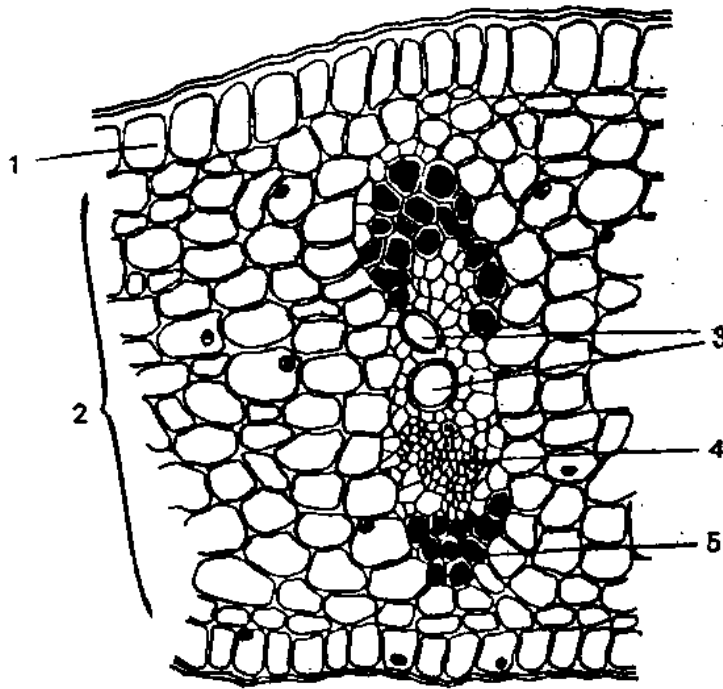


Рис. 142. Недиференційований мезофіл у листку хлорофітуму:
1 — епідерма; 2 — мезофіл; 3 — ксилема; 4 — флоема; 5 — склеренхіма

виці м'якуш листка цілком складається зі стовпчастої тканини, довжина клітин якої зменшується в напрямку до нижньої епідерми (рис. 145).

Між стовпчастою тканиною і нижньою епідермою розташована *губчаста паренхіма*. Вона багатошарова, її клітини мають округлу або лопатеву форму. Ця тканина містить багато міжклітинників. Крім фотосинтетичної, вона виконує функцію газообміну і транспірації. Хлоропластів у клітинах губчастої тканини менше, ніж у стовпчастої, у середньому в 2—5 разів. У зв'язку з цим забарвлення нижнього боку листка світліше, ніж верхньої.

Серед губчастої паренхіми виділяється шар клітин, що межують зі стовпчастою тканиною. Їх називають *збірними*. Вони мають воронкопо-

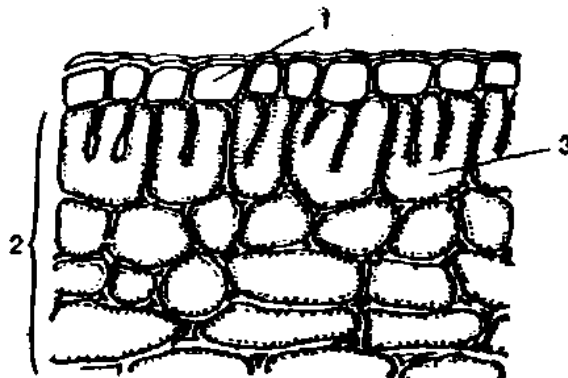


Рис. 143. Мезофіл із долонеподібними клітинами в листку борця:
1 — епідерма; 2 — мезофіл; 3 — долонеподібні клітини

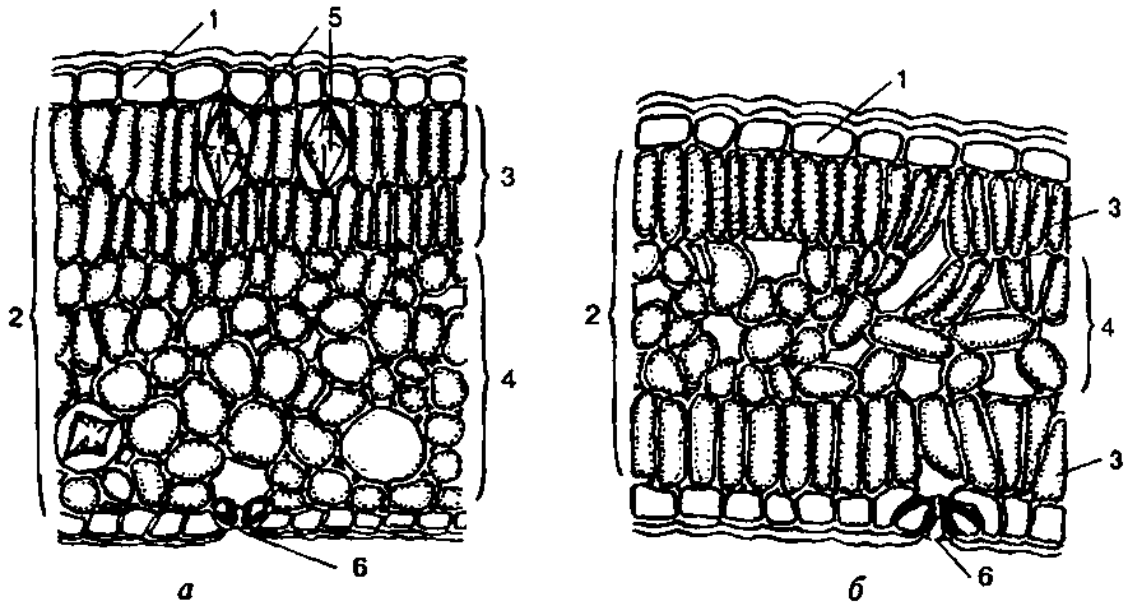


Рис. 144. Диференційований мезофіл у пластинці листка:
a — лимона; *б* — евкаліпта; 1 — епідерма; 2 — мезофіл; 3 — стовпчаста паренхіма; 4 — губчаста тканина; 5 — клітини з кристалами оксалату кальцію; 6 — продихи

дібну форму, широким кінцем примикають до двох-трьох стовпчастих клітин, а вузьким — до однієї з губчастих. Ці клітини збирають асиміляти від стовпчастої тканини і передають їх губчастій в напрямку жилок (рис. 140, 146).

У губчастій паренхімі зустрічаються видільні елементи — різні вмістища, смоляні ходи, молочники, а також ідіобласти з друзами й окремими кристалами оксалату кальцію. Іноді кристалоносні клітини розташовуються й у стовпчастій тканині (лимон).

Провідна система листка представлена *жилками*. Жилки диференціюються з тяжів прокамбію, що закладаються в осьовій частині

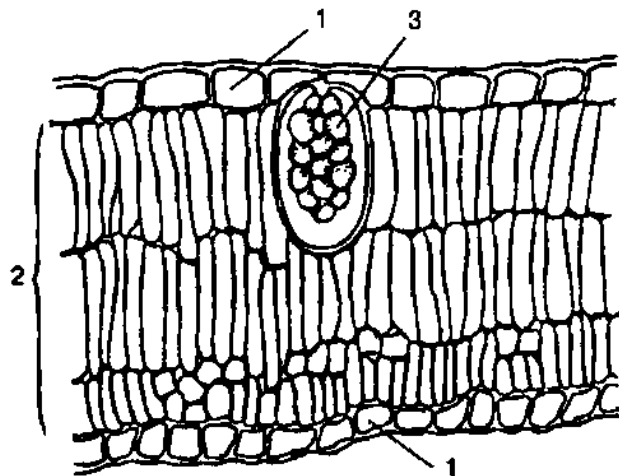


Рис. 145. Пластинка листка шовковиці на поперечному зрізі:
 1 — епідерма; 2 — стовпчастий мезофіл; 3 — цистоліт

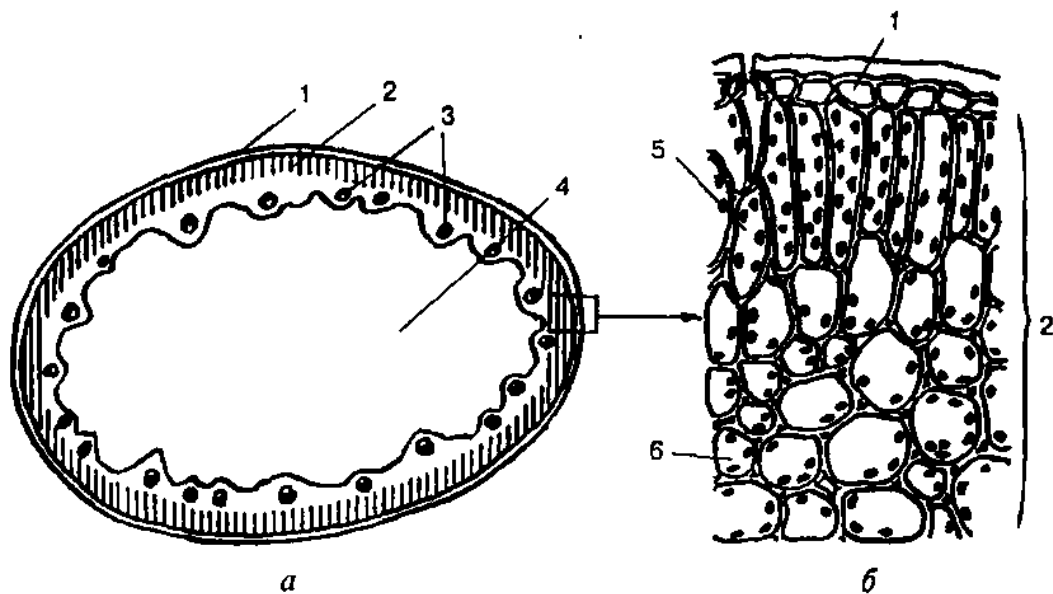


Рис. 146. Будова пластинки листка цибулі:

а — схема будови; *б* — ділянка поперечного зрізу; 1 — епідерма; 2 — мезофіл; 3 — провідні пучки; 4 — повітряна порожнина; 5 — стовпчаста тканина; 6 — губчаста тканина

зародкового листка. Прокамбіальний тяж утворює головну жилку. З розвитком пластинки від неї відходять тяжі прокамбію, що утворюють бічні жилки.

У листках дводольних є одна головна жилка 1-го порядку. Жилки 1-го порядку розгалужуються, утворюючи жилки 2-го порядку, які, у свою чергу, розгалужуючись, дають жилки 3-го порядку, і так далі, аж до 7-го і 8-го порядків у деяких рослин. Більш великі жилки утворюють ребра — виступи в основному на нижньому боці листка. Дрібні жилки видно, якщо листок розглянути на світлі, тоді як дрібніші можна побачити тільки під мікроскопом. Дрібні жилки з'єднуються перемичками-анастомозами. Унаслідок чого пластинка листка виявляється розділеною на дрібні ділянки, обмежені жилками. У деяких рослин усередину таких ділянок заходять закінчення найтонших жилок (рис. 147).

В однодольних є кілька головних жилок. Вони можуть мати приблизно однакову товщину, або товсті жилки можуть чергуватися з тонкішими. Жилки звичайно проходять уздовж пластинки листка паралельно (злаки) або дугами (конвалія), з'єднуючись у її верхівці. Головні жилки зв'язуються перемичками, що розташовуються по-одиноці або групами (див. рис. 95).

Таким чином, жилки на листовій пластинці утворюють досить густу сітку. Кожна клітина мезофілу розташована від жилки звичайно не більше ніж за кілька клітинних діаметрів, що забезпечує постачання клітин листка водою і мінеральними речовинами, а також відтік асимілятів.

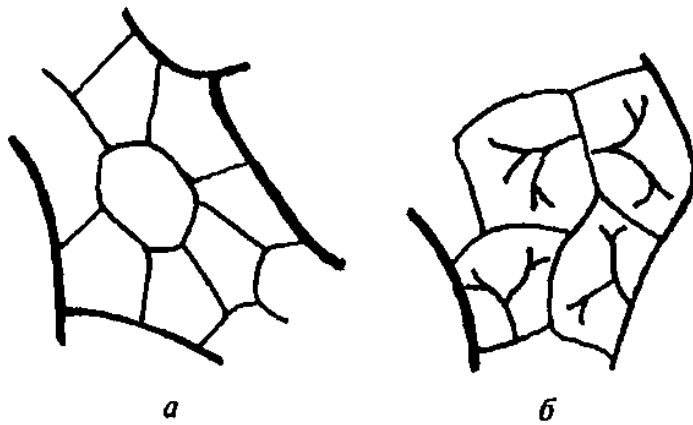


Рис. 147. Сітка дрібних жилок у листках дводольних:
a — бузку; *б* — гречки

Найбільші жилки містять кілька провідних пучків, дрібніші — по одному. Пучки листка звичайно колатеральні, закриті, при цьому ксилема звернена до поверхні листка, а флоема — до нижнього боку. Рідко в дводольних рослин у найтовстіших жилках може бути присутнім камбій, але функціонує він дуже слабо. У рослин із біколateralними пучками у великих жилках пучки теж біколateralні. Як і всі провідні пучки, жилки, крім ксилеми і флоеми, містять паренхіму, а великі — також склеренхіму у вигляді обкладки або тяжа з боку флоеми.

Провідні пучки листової пластинки через черешок зв'язуються з пучками стебла і далі — кореня й утворюють єдину провідну систему рослини. У черешку пучки розташовуються кільцем або дугою. У першому випадку в черешку можна визначити первинну кору і центральний циліндр, що підтверджує походження листків від осевих органів.

Тканини провідних пучків у листку безпосередньо не контактують з клітинами мезофілу. Вони оточені одним шаром паренхімних витягнутих уздовж жилки клітин, які називають *обкладкою*. У більшості рослин клітини обкладки не містять хлоропластів і служать для проведення асимілятів у флоему. Однак у деяких рослин (кукурудза, сорго, цукрова тростина) у клітинах обкладки присутні хлоропласти. У листках таких рослин є хлоропласти двох типів: мезофілу і обкладки. Хлоропласти мезофілу — дрібні, мають гранальну будову, в них ніколи не виявляються крохмальні зерна. Хлоропласти обкладки крупніше, не містять гран, у них присутні крохмальні зерна. Така особливість будови листків одержала назву *кранц-анатомії*.

Розгалужуючись, жилки стають тоншими. Спочатку в них зменшується кількість склеренхіми (до повного її зникнення), потім — кількість провідних тканин — ксилеми і флоеми. Подальші зміни в складі тонких жилок залежать від умов зростання рослин, а в деревних — ще й від положення листків у кроні.

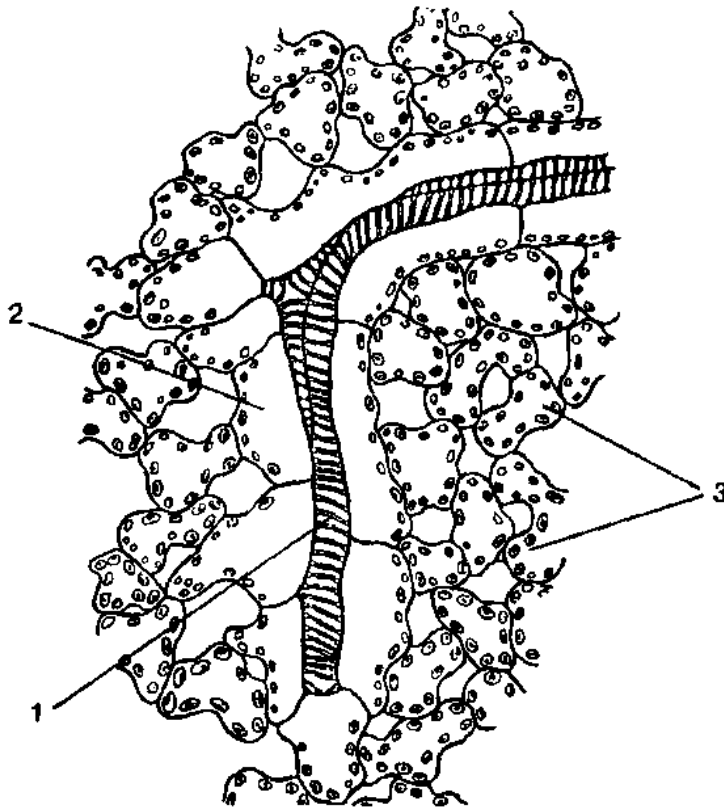


Рис. 148. Закінчення жилки в листку розрив-трави:

1 — кільчасті трахеїди; 2 — клітини обкладки; 3 — хлорофілоносна паренхіма

В умовах нестачі вологи в рослин з інтенсивною транспірацією в дуже тонких жилках залишається одна ксилема, представлена однією або двома кільчастими чи спіральними трахеїдами (рис. 148). Однак, незважаючи на те, що до кінця жилки кількість трахеїд зменшується, у її закінченні може відбуватися розгалуження трахеїд (рис. 149). Таку будову кінцевих жилок мають рослини посушливих місць і верхні яруси крон дерев.

У рослин зі зниженою транспірацією кінцеві жилки містять одну флоему. Узагалі в листках рослин вологих місць, особливо у водних, ксилема розвинена слабкіше, ніж флоема.

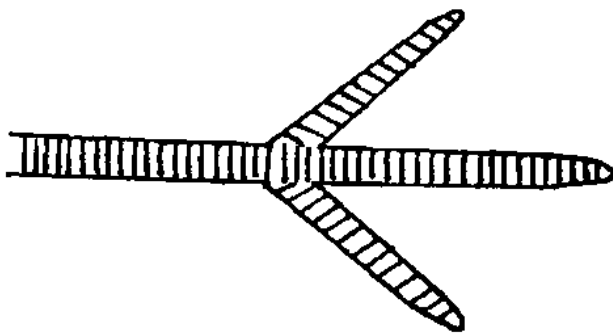


Рис. 149. Розгалужена трахеїда закінчення жилки

В умовах помірного зволоження, особливо у трав, у дрібних жилках і їх закінченнях присутні приблизно в однаковій кількості ксилема і флоема. Причому незалежно від складу провідного пучка його до кінця супроводжує обкладка. Якщо флоема відсутня, її клітини беруть участь у транспорті асимілятів.

У тонких жилках, починаючи з 4-го порядку, відбувається завантаження флоєми. У зв'язку з цим структура флоємних елементів у тонких жилках відрізняється від флоєми осьових органів:

1. Ситоподібні трубки дуже вузькі: їх діаметр у 10—20 разів менше за діаметр цих елементів у стеблі.

2. Ситоподібні трубки в тонких жилках мають примітивнішу будову, що виявляється в присутності в їх цитоплазмі досить великої кількості пластид, мітохондрій і малої фібрил Ф-білка.

3. Клітини-супутниці в тонких жилках, на відміну від осьових органів, крупніше і значно перевищують діаметр ситоподібних трубок. У них міститься більше мітохондрій і менше вакуолей. Крім того, кожна ситоподібна трубка має не одну, а декілька (2—3) великих клітин-супутниць (див. рис. 78).

Саме клітини-супутниці забезпечують завантаження ситоподібних трубок. Асиміляти, в основному цукри, надходять із клітин мезофілу в клітини-супутниці, а з них — у ситоподібні трубки. Інтенсивність транспорту цукрів із мезофілу до клітин-супутниць забезпечується численними плазмодесмами і протуберанціями в стінках, повернених до клітин мезофілу.

Пластинки листків дуже міцні, незважаючи на малу товщину і велику кількість живої, нездерев'янілої тканини. Вони протистоять сильному вітру, ударам дощу. Після бурі на деревах не буває розірваних листків. У багатьох пальм, папоротей і деяких інших рослин довжина листків сягає кількох метрів, але, незважаючи на сильний вітер і зливи, листки зберігають свою форму і положення в просторі.

Міцність листовим пластинкам надають потовщення зовнішньої стінки клітин епідерми, товста кутикула і восковий наліт, мінералізація клітинної оболонки. Однак основну роль відіграють механічні тканини, усі види яких можуть бути присутніми у листках — коленхіма в дводольних, склеренхіма в одно- і дводольних.

Склеренхімні волокна, крім судинно-волокнистих пучків, можуть розташовуватися під епідермою над і під жилками, змикаючись з механічною тканиною пучків. Волокна можуть також знаходитися під епідермою у вигляді окремих тяжів або суцільного кільця, перериваючись тільки під продихами. У дводольних під епідермою звичайно розташовується коленхіма, частіше окремими тяжами. На дні виїмок лопатевих листків, де існує небезпека розриву, обов'язково присутня механічна тканина — дуги із склеренхімних волокон чи коленхіми або окремі великі клітини-склереїди. Астросклереїди у вигляді ідіобластів

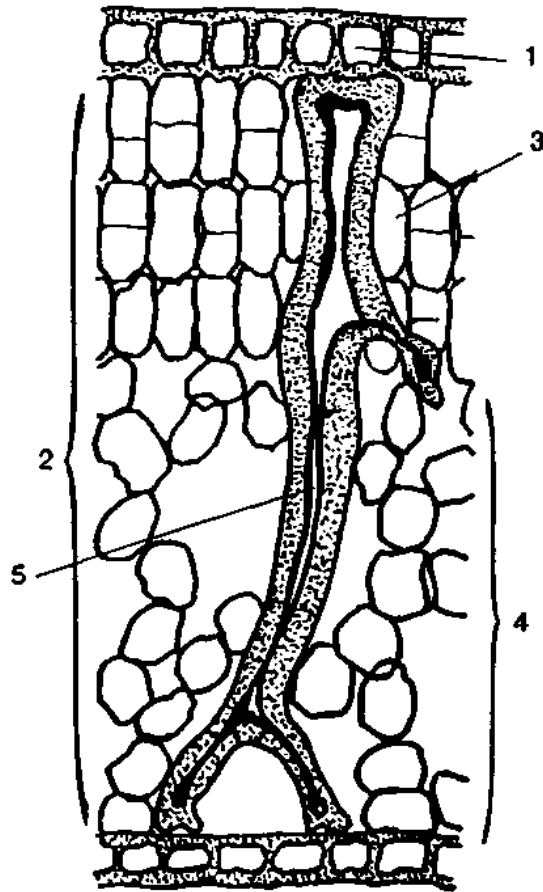


Рис. 150. Поперечний зріз пластинки листка бігонії:
 1 — епідерма; 2 — мезофіл; 3 — стовпчаста тканина; 4 — губчаста тканина;
 5 — астроклереїда

часто зустрічаються в мезофілі листка, пронизуючи його від верхньої до нижньої епідерми (рис. 150).

Вплив факторів довкілля на будову пластинки листка

Пластинка листка дуже пластична, що пов'язано з виконанням ним життєво важливої для рослин функції — фотосинтезу. Зберігаючи загальний план будови, деталі структури листка можуть змінюватися залежно від дії різних факторів середовища (світло, температура, вологість, положення на рослині тощо).

Світлові й тіньові листки

У кронах дерев і чагарників формуються світлові й тіньові листки. *Світлові* звичайно утворюються на периферії крони, де краще освітлення, а *тіньові* — у середині крони, куди потрапляє менше світла. Світловий і тіньовий тип будови пластинки листка розвивається також у трав'янистих рослин, що ростуть на відкритих місцях і в тіні під пологом лісу.

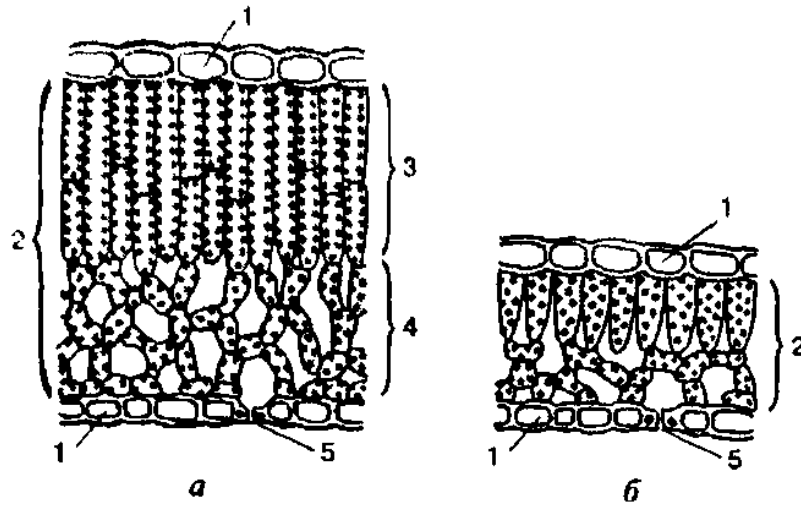


Рис. 151. Світловий і тіньовий листки на поперечному зрізі (схема); *а* — світловий листок; *б* — тіньовий листок; 1 — епідерма; 2 — мезофіл; 3 — стовпчаста тканина; 4 — губчаста тканина; 5 — продих

Структура світлових і тіньових листків розрізняється за певними ознаками. Пластинка світлових листків характеризується більшою товщиною і жорсткістю. Стінки клітин епідерми в них менш звивисті, а зовнішня оболонка дуже потовщена. У них могутніше кутикула і восковий наліт, густіше опушеність. Листки світлового типу мають більш тонкі та густіше розташовані жилки, дрібніші продихи, але їх більше на одиницю площі поверхні. У цих листків у порівнянні з тіньовими краще розвинута стовпчаста тканина, але вони бідніші на хлорофіл. У світлових листків переважає механічна тканина, а в тіньових більше міжклітинники (рис. 151).

Особливості будови світлових і тіньових листків обумовлені не лише різницею в освітленні, але і неоднаковими умовами водопостачання: листки, розташовані на поверхні крони, забезпечуються водою гірше, ніж ті, що ростуть внизу або всередині крони.

Умови освітлення визначають ступінь диференціювання мезофілу, розвиток стовпчастої тканини, вміст хлорофілу. Щодо густоти і товщини жилок, кутикули й опушеності епідерми, кількості продихів, то ці особливості визначаються умовами водозабезпечення рослин.

Формування світлових і тіньових листків залежить також від фізіологічного стану рослинного організму. Так, молоді дерева спочатку утворюють листки тіньового типу, і тільки в зрілому віці розвиваються світлові листки.

Ярусність у будові листків

У рослин спостерігаються деякі розходження в будові пластинки листка залежно від ярусності, тобто положення їх на стеблі. Основні закономірності в будові листків різних ярусів визначив і сформулював

у 1904 р. російський учений В.Р. Заленський. Його формулювання одержало назву закону Заленського: сумарна довжина жилок на одиницю поверхні листкової пластинки зростає від нижнього ярусу до верхнього. Пізніше було визначено, що різниця полягає не тільки в густоті жилок, але й у ступені диференціювання мезофілу, кількості хлорофілу, товщині зовнішньої стінки епідерми тощо. Виявилось, що за будовою листки верхніх ярусів дуже схожі на світлові, а нижніх — на тіньові. Від нижнього до верхнього ярусу ознаки тіньових листків зменшуються, а світлових — зростають. Фактори, що впливають на особливості будови листкової пластинки, ті самі — освітлення і водопостачання. Зрозуміло, що листки верхніх ярусів знаходяться в більш сприятливих умовах освітлення, але потерпають від нестачі води.

Листки рослин посушливих місць

Як уже зазначалося вище, листок виконує функції фотосинтезу і транспірації. За нестачі вологи ці дві функції вступають у протиріччя, тому що газообмін при фотосинтезі і транспірація здійснюються через ті самі утворення — продихи. У посушливих умовах продихи закриваються, запобігаючи втраті рослиною води. Одночасно припиняється фотосинтез, що негативно відбивається на життєдіяльності рослин, анатомічній будові їх листка і насамперед на епідермі — тканині, що захищає рослину від втрати води. У рослин, що потерпають від нестачі вологи, в епідермі можуть виникати такі пристосування:

1. У клітинах епідерми розвивається товста зовнішня стінка, могутня кутикула і восковий наліт.
2. Шкірка, особливо нижня, часто має сильну опушеність.
3. У деяких рослин епідерма складається з декількох шарів клітин.
4. Продихи частіше розташовані в заглибинах, тобто нижче рівня епідерми. Над ними звичайно нависають виступи кутикули.

Крім змін в епідермі, у рослин розвиваються й інші пристосування, що допомагають їм перенести водний дефіцит.

Сукуленти — м'ясисті соковиті рослини, які пристосувалися до запасання води у водоносних тканинах (кактус, алое, агава, молодило, очиток). Алое, агава, очиток водоносну тканину містять у листках, кактуси — у стеблах. У період дощів корені сукулентів активно поглинають воду і запасують її у вакуолях великих клітин водоносної тканини, а в посушливий період дуже ощадливо її витрачають.

У кактусів для зменшення випаровування води редукуються листки — вони перетворюються на колючки, а функцію фотосинтезу бере на себе стебло, що сильно розростається від водоносної тканини, площа якого невелика. Епідерма, що вкриває стебло кактуса, має всі перераховані вище пристосування до посушливих умов. Продихів у шкірці мало, та й вдень вони звичайно закриті. Під епідермою розташовані

кілька рядів клітин хлорофілоносної паренхіми, глибше — безбарвна крупноклітинна тканина, що запасає воду. У м'ясистому стеблі проходять окремі провідні пучки. У кактусів у зв'язку з редукцією листів дуже зменшена фотосинтезуюча поверхня і невелика продуктивність фотосинтезу, тому вони ростуть повільно.

М'ясисті листки алое й агав також вкриті епідермою з усіма пристосуваннями до зменшення випаровування. Заглибини, в яких розміщуються нечисленні продири, засипані воском. Під епідермою знаходиться хлоренхіма, а середня частина листка заповнена безбарвною водоносною тканиною. Провідні пучки дрібні і розташовані під шаром фотосинтезуючої тканини, а іноді і серед водоносних клітин (див. рис. 69).

Сукулентні рослини за малої кількості продихів, до того ж закритих удень, мало випаровують води. Це, з одного боку, запобігає її втраті, а з іншого — не забезпечує охолодження, що спричиняє сильне їх нагрівання — до 50—60 °С. Однак цитоплазма сукулентів пристосована до перенесення таких температур без коагуляції колоїдів і втрати життєдіяльності.

Свої пристосування до посушливих умов мають *ксерофіти* — рослини сухих степів і пустель. У них вузькі довгі (злаки) або дрібні листки. Епідерма має всі перераховані захисні пристосування. У деяких злаків (ковила) листки в найбільш посушливий період згортаються в трубочку. При цьому продири, що розташовані на одному боці листка,

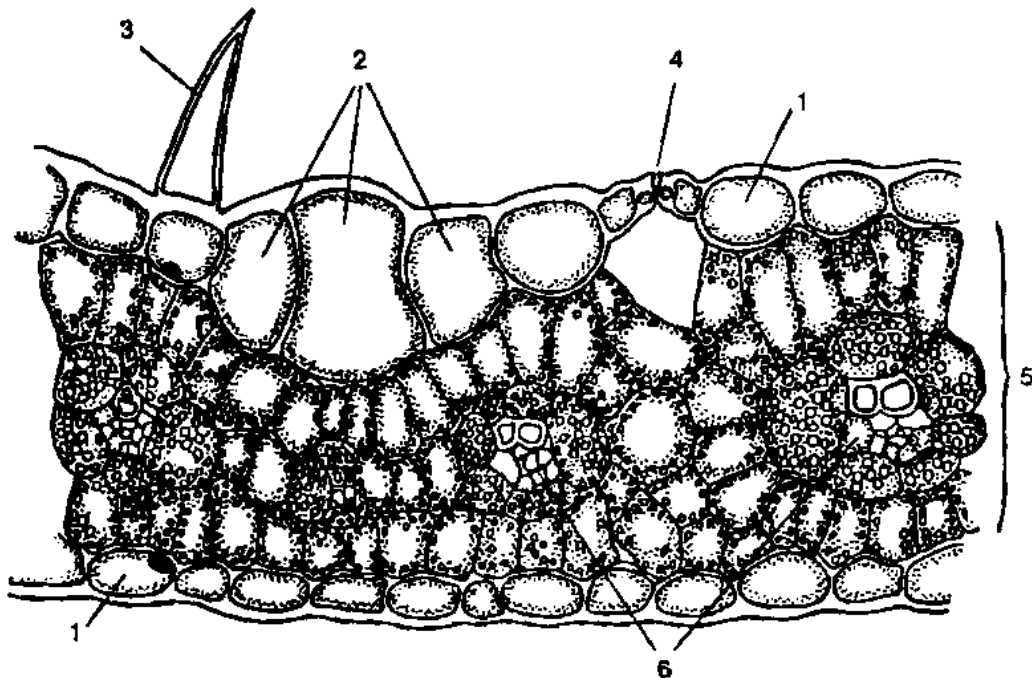


Рис. 152. Листок кукурудзи:

1 — епідерма; 2 — пухиреподібні клітини; 3 — волосок; 4 — продири; 5 — мезофіл; 6 — жилки

опиняються всередині трубочки, що знижує випаровування. У листках цих рослин є великі клітини, які називають *пухиреподібними*. Вони розташовуються у верхній епідермі й утворюють поздовжні тяжі над середньою жилкою або по обидва її боки (рис. 152). Ці клітини раніше називали моторними і вважали, що вони забезпечують згортання листків внаслідок втрати ними води під час засухи. Сьогодні визначну роль у цьому процесі відводять склеренхімі, розташованій під епідермою. Вважають, що саме її клітини при підсиханні скорочуються, а пухиреподібним належить лише допоміжна роль у згортанні листків. Незважаючи на різноманітні пристосування до зниження транспірації, ксерофіти в період посухи втрачають до 50 % води, але колоїди цитоплазми клітин при цьому не коагулюють, тому що пристосовані до сильного збезводнювання.

Деякі рослини сухих степів і пустель інакше пристосувалися до перенесення посушливих умов. Наприклад, верблюжа колючка на листках має тонку епідерму і кутикулу, але в неї інше пристосування — довгий корінь, що досягає ґрунтових вод і забезпечує рослину водою.

Становить інтерес група рослин із коротким вегетаційним періодом — *ефемери* і *ефемероїди*. За 20—30 днів вони встигають закінчити життєвий цикл — від насіння до насіння (тришетенник лілейний, тонконіг, жовтозілля, тюльпани). У цих рослин є свої особливості в будові листків. За короткий період формується примітивніша листкова пластинка без будь-яких пристосувань до посушливих умов. Пластинка тонка, з недиференційованим мезофілом із декількох шарів паренхімних клітин. Для збільшення фотосинтетичної функції при малому мезофілі в деяких ефемерів і ефемероїдів хлоропласти утворюються й у епідермі, хоча і дрібніші. У деяких ефемерних злаків продиhi розташовуються у верхній епідермі і вони завжди відкриті. При цьому ефемери переживають посушливий період у вигляді насіння, а в ефемероїдів після відмирання надземної частини в ґрунті залишаються бульби або цибулини, які й переносять посуху (рис. 153).

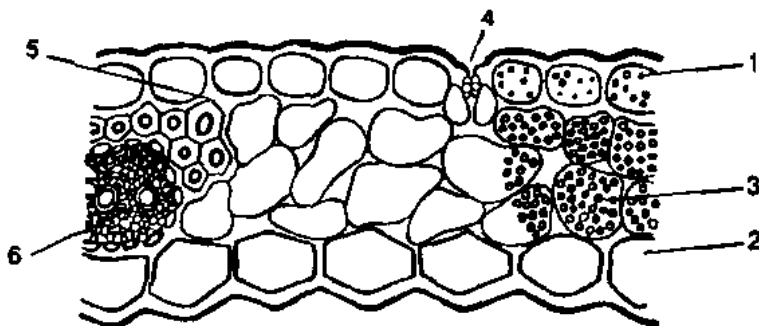


Рис. 153. Листок ефемерного злаку тришетенника:

1 — верхня епідерма з хлоропластами; 2 — нижня епідерма; 3 — недиференційований мезофіл; 4 — продиhi; 5 — склеренхімні волокна; 6 — жилка

Будова хвої. Хвойні рослини мають два типи листків — голчасті (сосна, ялина, ялиця, модрина) і лускаті (кипарис, яловець, туя). Вони, як правило, не скидають листя на зиму. З цим пов'язані особливості анатомічної будови хвої. Узимку рослини потерпають від нестачі води, тому що корені при низькій температурі втрачають поглинаючу здатність. Однак транспірація в зимових умовах не припиняється. Тому хвоя має пристосування до зменшення випаровування і перенесення низьких температур. Крім того, взимку на хвої затримується багато снігу, тому вона повинна бути досить міцною, щоб витримати його вагу.

Голчата форма хвої є пристосуванням до зниження транспірації за рахунок зменшення поверхні, що випаровує. Хвоя вкрита епідермою, клітини якої витягнуті уздовж листка і мають сильно потовщені стінки. Зверху розташовується товстий шар кутикули, а потім — восковий наліт. Продихи занурені в заглибини, замикаючі клітини знаходяться нижче рівня клітин шкірки. Над заглибинами з продихами нависають вирости кутикули. Під епідермою розташовані один або кілька шарів товстостінних здерев'янілих мертвих клітин. Це — *гіподерма*, або підшкірка. Вона переривається тільки під продихами і разом із потовщеною епідермою служить захистом від зимового випаровування і низьких температур. Крім того, гіподерма виконує механічну функцію (рис. 154).

Мезофіл у хвої недиференційований, часто складчастий, що трохи компенсує малу поверхню голчастих листків. У мезофілі знаходяться

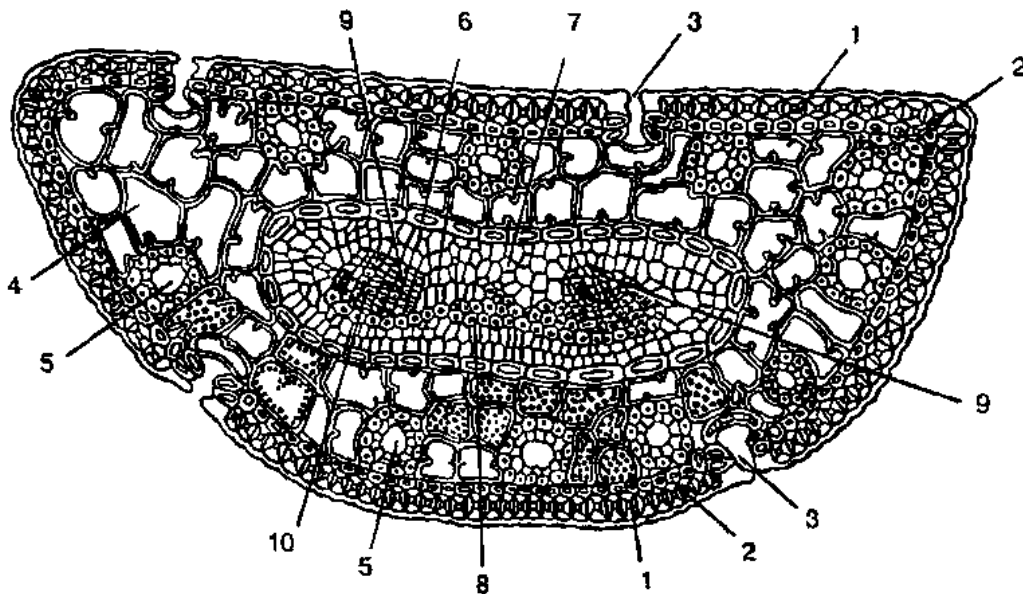


Рис. 154. Будова хвої сосни (поперечний зріз):

1 — товстостінна епідерма; 2 — гіподерма; 3 — продихи; 4 — складчастий мезофіл; 5 — смоляні ходи; 6 — ендодерма; 7 — трансфузійна паренхіма; 8 — склеренхіма; 9 — ксилема; 10 — флоєма

смоляні ходи. Вони вистелені одношаровим епітелієм, який виробляє живицю, і оточені шаром товстостінних нездерев'янілих механічних клітин. Кількість смоляних ходів у різних голонасінних у хвої неоднакова: у сосни звичайної їх багато, у сосни європейської — 2—3, у ялини — одиниці, у кедра їх немає взагалі.

У центрі хвої знаходиться безбарвна область, яку оточує одношарова ендодерма. Вона може мати пояски Каспарі або диференціюватися шляхом потовщення й здерев'яніння клітинних стінок. Іноді в ендодермі накопичуються крохмальні зерна. За ендодермою розміщується тканина, яку називають *трансфузійною*. Вона складається з двох типів паренхімних клітин. Одні клітини — мертві, з тонкими здерев'янілими стінками й облямованими порами — служать для проведення води і мінеральних речовин із трахеїд у клітини мезофілу. Інші клітини — живі, тонкостінні, часто містять крохмальні зерна — транспортують асиміляти з мезофілу у флоему. У центрі хвої серед трансфузійної тканини знаходиться тяж склеренхіми, по обидва боки якого розташовуються два провідних пучки колатерального типу. Як уже зазначалося, ксилема в пучках представлена трахеїдами, а у флоєми відсутні клітини-супутниці. Склеренхіма в центрі хвої разом із розташованою на периферії гіподермою надає листю хвойних міцності (рис. 154).

Луски хвойних рослин за анатомічною будовою подібні до голчастої хвої. У них є товстостінна епідерма з кутикулою, під нею гіподерма. Продихів у шкірочці мало. Мезофіл однорідний, але не завжди складчастий. Ендодерма часто не виявляється. Щодо провідних пучків, то їх у центрі лусок так само, як і голчастих листків, може знаходитися два або один.

Листки водних рослин можуть бути розташовані над водою, лежати на воді, бути цілком зануреними в неї. Прикладом рослини, що має всі три типи листків, є стрілолист. Його стрілоподібні листки стирчать з води, лежать на поверхні, а занурені у воду мають стрічкову форму. Два типи листків — на воді і під водою — мають латаття, глечики. Водне середовище певною мірою відбивається на будові листової пластинки.

Надводні листки практично не відрізняються від листків рослин, що зростають на суші в досить вологих умовах. Листки, що лежать на воді, звичайно мають товсту, іноді шкірясту пластинку (латаття). Верхня епідерма, як правило, товстостінна, покрита добре розвиненою кутикулою. Очевидно, кутикула захищає листя від змочування водою. Продихи у верхній епідермі численні, а в нижній їх немає: вони там не потрібні, тому що листок поглинає гази з води. Кутикула на нижньому боці листка тонка або зовсім відсутня. Мезофіл у таких листків може бути диференційованим. Наприклад, у латаття стовпчаста тканина багатшарова і складається з дрібних клітин із великою кількістю хлоропластів. Губчаста тканина листків, які лежать на воді, містить

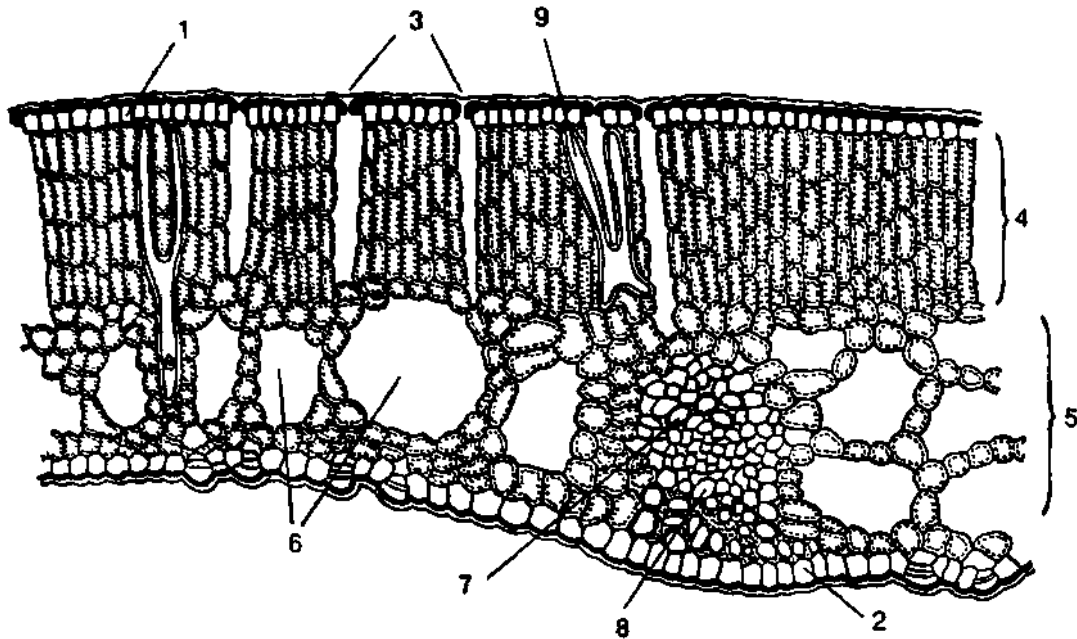


Рис. 155. Поперечний зріз пластинки листка латаття:

1 — верхня епідерма; 2 — нижня епідерма; 3 — продири; 4 — стовпчаста тканина; 5 — губчаста тканина; 6 — повітряні порожнини; 7 — ксилема; 8 — флоема; 9 — астроклереїда

великі міжклітинники. У мезофілі часто присутні великі астроклереїди (рис. 155).

У листків, цілком занурених у воду, насамперед змінюється форма пластинки. Вона стає тонкою, стрічковою або розсіченою, що збільшує площу контакту листка з водою, з якої він одержує кисень, вуглекислий газ і мінеральні речовини. У покривній тканині відсутні кутикула й продири, але в її клітинах є хлоропласти. Остання особливість пов'язана з тим, що вода поглинає частину сонячних променів, тому світло, яке дійшло до рослини, повинне використовуватися максимально вже в клітинах епідерми.

Мезофіл у занурених листків недиференційований. Він складається з губчастої тканини з великими міжклітинниками. Об'єм повітряних порожнин дуже великий: він може дорівнювати половині об'єму листка і більше. Наявність великих міжклітинників забезпечує запасання вуглекислого газу і кисню, що пов'язано з їх малою розчинністю у воді.

У підводних листків слабо розвинуті жилки, в них дуже мало ксилеми, оскільки листок поглинає воду всією поверхнею і нема потреби в її транспорті. Іноді на місці ксилеми в пучках утворюється повітряна порожнина, флоєми в них теж менше, ніж у повітряних листків. Це пов'язується із низькою інтенсивністю фотосинтезу занурених у воду листків.

В епідермі багатьох водних рослин, листки яких стикаються з водою, утворюються спеціальні клітини — *гідропоти*. За формою і функціями

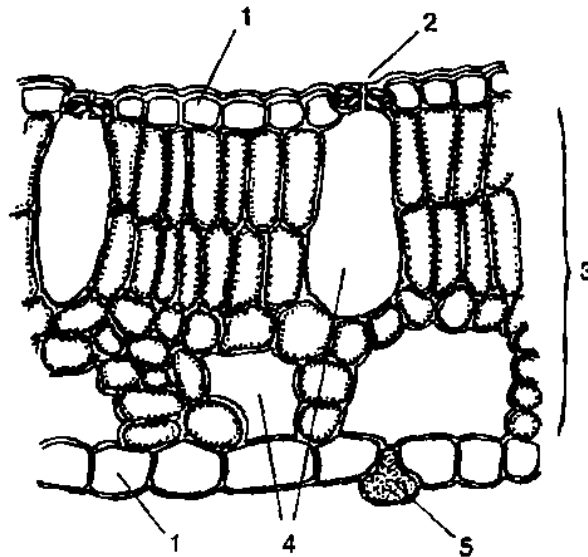


Рис. 156. Поперечний зріз пластинки листка водокраса:
1 — епідерма; 2 — продишки; 3 — мезофіл; 4 — повітряні порожнини; 5 — гідропот

вони відрізняються від епідермальних. Клітинні стінки в них целюлозні, звивисті, клітини багаті цитоплазмою з дрібними хлоропластами. Їх цитоплазма добре проникна для води і мінеральних речовин. Вважають, що гідропоти залежно від потреби рослин можуть поглинати воду або виділяти її надлишок. Гідропоти частіше розташовуються в епідермі дифузно — по одній або групами (водокрас, латаття, глечики), а в рдесника, наприклад, уся нижня епідерма представлена гідропотами (рис. 156).

Листопад

Тривалість життя листків невелика. У кліматичних зонах, де відбувається зміна сезонів, — у помірному кліматі або в посушливому — листки живуть один вегетаційний період. У теплому вологому кліматі період їх життя довший — 3–5 років. Кілька років живуть також листки хвойних. Наприкінці життя в них розвиваються процеси старіння, і вони відмирають або опадають.

У трав'янистих однодольних і дводольних рослин восени або перед посухою листки відмирають разом із надземними пагонами. У деревних однодольних і папоротей листки не опадають, а засихають на стеблі і поступово обламуються, основи яких ще довго зберігаються на стеблі, надаючи йому механічної опори і захисту.

Листопад — масове опадання листків у деревних, звичайно дводольних, рослин.

У вічнозелених зміна листків здійснюється поступово і тому малопомітна, а масове їх опадання може бути пов'язане з початком росту

нових пагонів із бруньок. Наприклад, у хвойних помірного клімату таке явище спостерігається навесні.

Підготовка до листопаду починається задовго до його здійснення. В основі черешків утворюється *віддільний, або відокремлюючий, шар*, що складається з тонкостінних клітин із целюлозними оболонками і густою цитоплазмою. Він перпендикулярно перетинає черешок, перериваючись тільки провідним пучком. Механічної тканини, як правило, у районі віддільного шару немає (рис. 157).

Диференціювання віддільного шару в більшості рослин відбувається за кілька тижнів до листопаду. Але існують рослини, у яких він закладається дуже рано, ще навесні під час розвитку листка (каштан, клен). Спочатку відокремлюючий шар складається з одного ряду клітин, потім вони діляться, утворюючи багат шарову пластинку.

Перед листопадом у листках відбуваються біохімічні зміни, коли реалізується програма старіння й апоптозу клітин. З листя до інших органів відтікають поживні речовини. Завчасно відбувається розпад полімерів і їх перетворення. Білки гідролізуються до амінокислот, крохмаль — до глюкози, жири перетворюються на цукри. Амінокислоти і цукри, а також деякі мінеральні речовини (фосфор, калій) транспортуються в запасуючі органи і відкладаються в них. Однак, незважаючи на відтік, листки, що опадають з дерев, несуть ще достатню кількість різних речовин. Підраховано, що в опалому листі під столітніми буками міститься до 1,5 кг білків і по 0,5 кг жирів і вуглеводів. Крім того, з листками рослина скидає багато кальцію, кремнію, а іноді й хлору. Ці елементи з течією води піднімаються в листки і накопичуються, переповняючи їх до кінця вегетації.

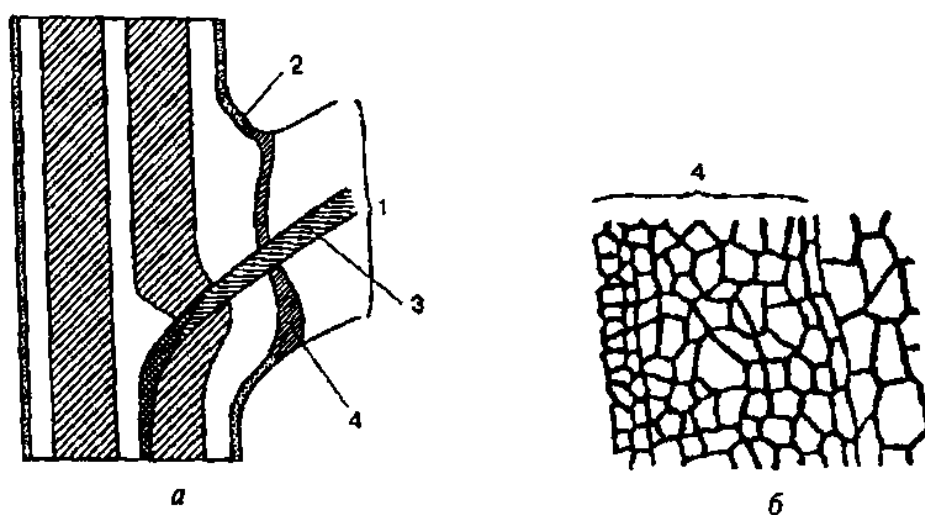


Рис. 157. Віддільний шар в основі черешка:
а — схема будови вузла стебла на продовольному зрізі; б — клітини віддільного шару; 1 — черешок; 2 — перидерма; 3 — провідний пучок листкового сліду; 4 — віддільний шар

У клітинах листка деградують органели. У хлоропластах насамперед руйнується хлорофіл, накопичуються каротиноїди, і листя жовтіє. У клітинному соку деяких рослин присутні антоціани, що після розпаду зеленого пігменту надають листкам червоного забарвлення (вишня, клен червонолистий). У ряду рослин листя опадає зеленим (бузок, вільха).

Відбуваються певні процеси і поблизу відокремлюючого шару, спрямовані на захист рослинних тканин, що оголюються після опадання листя. У провідних пучках, що примикають до віддільного шару, трахеальні елементи закупорюються тилами, а іноді камедями і слизами, на ситечках ситоподібних трубок утворюється калюс. Стінки клітин, розташованих глибше віддільного шару, корковіють, а іноді й дерев'яніють, утворюючи захисний бар'єр.

Перед опаданням листя у відокремлюючому шарі здійснюється природна мацерація, а також може відбуватися ослизнення клітинних оболонок. Клітини віддільного шару втрачають зв'язок одна з одною, і листок продовжує триматися тільки на провідному пучку. Тепер при будь-якому механічному впливі — ударах вітру, дощу або навіть під дією власної ваги — листок відривається від стебла й опадає.

На місці листка, що відірвався, на стеблі залишається рана (*листяний рубець*), але вона не може залишатися відкритою, тому що, по-перше, з її поверхні йде інтенсивне випаровування; по-друге, через відкриту поверхню в тканини можуть легко проникнути бактерії і гриби. Тому під раневою поверхнею закладається фелоген, що утворює перидерму, яка остаточно відокремлює місце колишнього прикріплення листка від внутрішніх тканин стебла. Пізніше перидерма листового рубця стикається із загальною перидермою стебла.

Листопад у деревних рослин є важливим пристосуванням до перенесення несприятливих умов (зима, посуха). Скидаючи листя, рослини різко скорочують випарувальну поверхню, що важливо в зимовий період, коли корені не поглинають воду, а транспірація продовжується. Звільняючись від листя, дерева уникають поломок під вагою снігу, оскільки на голих безлистяних гілках сніг не затримується. Відомі випадки, коли ранній рясний сніг, що випав до листопаду, призводив до масової поломки гілок і стовбурів. Листопад у зонах із різко вираженим посушливим періодом допомагає деревам пережити посуху, коли в ґрунті різко зменшується кількість води, а висока температура підсилює випаровування.

Ще одне важливе значення листопаду полягає в тому, що, скидаючи листя, рослина звільняється від ряду речовин, накопичених у великій кількості, гальмуючи її життєдіяльність і насамперед фотосинтез (кальцій, кремній та ін.). Саме це є основною причиною скидання листя у рослин теплого і вологого клімату.

Листопад має велике екологічне значення не тільки як пристосування рослин до перенесення несприятливих умов. Він впливає (особливо

в лісі) на водний і тепловий режим ґрунту, його структуру. Речовини, які містяться в опалому листі, піддаються мінералізації за участю бактерій і грибів. Утворені мінеральні речовини знову повертаються в рослини, усмоктуючись їх коренями і включаючись в біосинтез органічних сполук. Іншими словами, листопад є частиною круговороту речовин у природі.

КОРІНЬ

Корінь, як і стебло, є основним осьовим вегетативним органом. Тому він має цілий ряд спільних зі стеблом особливостей, але водночас і ряд відмінностей, пов'язаних із характерними для кореня функціями.

Основні особливості кореня:

1. Корінь, як і стебло, характеризується необмеженим ростом за рахунок меристем, розташованих у конусі наростання.

2. Як і стебло, звичайно корінь має циліндричну форму і радіальне розташування тканин.

3. На відміну від стебла, корінь не несе листків, квіток і плодів. Він пов'язаний тільки зі стеблом, тому має простішу будову.

4. На відміну від стебла, корінь розгалужується ендогенно, тобто зачатки бічних коренів закладаються у внутрішніх тканинах.

Функції кореня:

1. Закріплює рослину в ґрунті, що забезпечує її вертикальний ріст. Про міцність закріплення рослини свідчить хоча б той факт, що дуже рідко вдається спостерігати рослини, вирвані з коренем під час бурі.

2. Поглинає воду і мінеральні речовини і транспортує їх нагору в стебло. У зв'язку з цим довжина і розгалуження коренів значно перевершує надземні пагони. Наприклад, довжина коренів полину може досягати 3,5 м, а висота надземної частини — 120 см, будяка відповідно — 6 м і 125 см, верблюжої колючки — 15 м і 80 см.

3. Виконує запасуючу функцію. У його паренхімі відкладаються в запас поживні речовини, іноді в значній кількості (коренеплоди).

4. У коренях із мінеральних речовин, які поглинаються з ґрунту й асимілюються, що надійшли з листків, синтезується ряд необхідних рослинам речовин (амінокислоти, фітогормони, алкалоїди та ін.).

5. Може служити органом вегетативного розмноження.

6. Здійснює у ґрунті взаємодію з коренями інших рослин і вступає в симбіотичні взаємини з грибами і бактеріями.

Як стверджують учені, корінь у процесі еволюції виник пізніше за пагін. У перших рослин, що вийшли на сушу, підземна частина була схожа на кореневище, від якого відходили численні ризоїди. Корені сформувалися пізніше, коли клімат став сухішим і в рослин виникла необхідність закріплюватися в ґрунті, поглинати з нього воду і поживні речовини. Незважаючи на те, що корінь філогенетично молодший

орган, його вважають консервативнішим, оскільки він зазнав менше змін у зовнішній і внутрішній будові, ніж пагін. Це, мабуть, пов'язано з тим, що він знаходився в постійному життєвому середовищі — ґрунті.

Серед сучасних вищих рослин коренів не мають тільки мохоподібні, які поглинають воду за допомогою ризоїдів. Однак існує ряд представників вищих, що втратили корені у зв'язку з переходом до водного способу життя. Це, наприклад, папороть сальвінія, квіткові рослини кушир, пухирчатка та ін.

Зони кореня

Вертикальні ділянки кореня виконують різні функції, що відбивається на їх анатомічній будові, тому на поздовжньому зрізі молодого кореня можна бачити декілька зон, які добре виявляються (рис. 158).

1. *Зона ділення* клітин знаходиться на самому кінчику кореня. Вона складається з меристематичної тканини і являє собою конус наростання кореня. Розміри її дуже малі — до 1 мм. Зона ділення вкрита кореневим чохлаком, який захищає нижні меристематичні клітини від ушкодження твердими частинками ґрунту.

2. *Зона росту, або розтягання*, розташовується над зоною ділення. Тут кількість клітин не збільшується, а відбувається їхній ріст розтяганням, особливо значно в поздовжньому напрямку. Розтягання клітин і збільшення їх об'єму відбуваються за рахунок поглинання води вакуолями, які, збільшуючись, розтягують клітинну оболонку. Унаслідок розтягання клітин кінчик кореня просувається в ґрунті. Наприкінці зони розтягання припиняється ріст клітин і починається диференціювання тканин кореня. Довжина цієї зони досягає декількох міліметрів.

3. *Зона всмоктування, або вбирання*, має диференційовані тканини. Тут можна розглядати первинну будову кореня. Тому її ще називають зоною первинної будови. Покривна тканина на цій ділянці кореня утворює численні волоски, що забезпечують інтенсивне поглинання води і мінеральних речовин з ґрунту, яке у багато разів переважає усмоктування в інших зонах. Довжина зони поглинання — від одного до декількох сантиметрів. У нижній частині зони кореневі волоски формуються, потім функціонують, а у верхній частині руйнуються і відмирають. Тривалість життя корневих волосків у середньому складає 10—20 днів.

4. *Зона проведення*. Вище поглинаючої зони після відмирання корневих волосків покривну функцію починають виконувати верхні шари первинної кори, стінки клітин якої корковіють. У цій частині здійснюється транспорт речовин із кореня в стебло і листки та з листків у корінь. Крім того, тут закладаються і формуються бічні корені, тому цю зону називають ще зоною розгалуження. У дводольних у провідній зоні формується вторинна будова кореня.

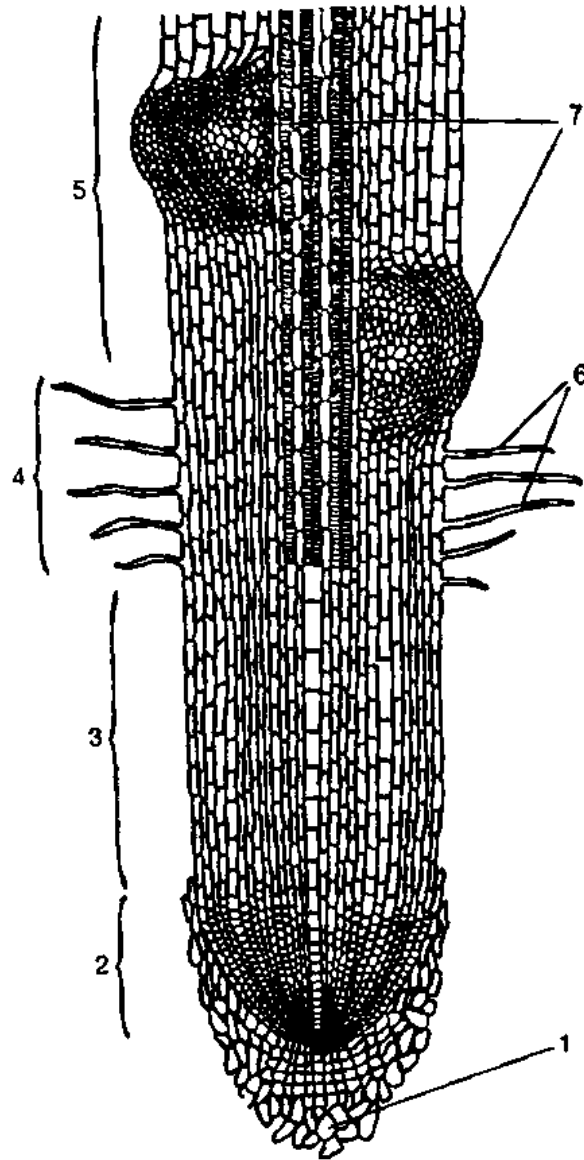


Рис. 158. Зони кореня:
 1 — кореневий чолик; 2 — зона ділення; 3 — зона росту; 4 — зона всмоктування;
 5 — зона проведення; 6 — кореневі волоски; 7 — зачатки бічних коренів

Конус наростання кореня

Верхівкова меристема кореня за своїми функціями відрізняється від такої стебла. Це пов'язано з тим, що корінь, на відміну від стебла, не несе на собі інших органів. Тому верхівкові кореневі меристеми утворюють тільки тканини, тобто здійснюють *гістогенез*, у той час як верхівкові меристеми стебла — тканини й органи, тобто здійснюють *гістогенез* і *органогенез*.

На верхівці конуса наростання кореня знаходяться ініціальні клітини: у хвощів і папоротей — одна, у голонасінних і покритонасінних — група клітин.

У більшості покритонасінних у конусі наростання ініціалі розташовуються в три шари. До розвитку кореня певною мірою пристосована теорія гістогенів, сформульована ще в середині ХІХ ст. Згідно з цією теорією, в групі ініціальних клітин розрізняють три шари: найнижчий — дерматоген, середній — периблема, верхній — плерома.

При цьому розвиток кореня з верхівкової меристеми в однодольних і дводольних рослин дещо розрізняється. В основному ці розходження стосуються утворення покривної тканини і чохла.

У дводольних із похідних нижнього шару — дерматогену диференціюються покривна тканина і кореневий чолик, тому цей гістоген часто називають ще *дерматокаліптрогеном*. Із середнього шару — периблеми — виникає первинна кора, з верхнього — плероми — центральний циліндр (рис. 159).

У багатьох однодольних також є три шари ініціалей. Однак із нижнього шару формується тільки кореневий чолик, тому цей гістоген називають каліптрогеном. Покривна тканина диференціюється з похідних периблеми, що одночасно утворює і первинну кору. Центральний циліндр, як і в дводольних, формується з плероми (рис. 160).

Ще однією особливістю верхівкової кореневої меристеми є те, що її ініціалі поділяються дуже рідко. Вони становлять так званий *спочиваючий центр*. Звичайно поділяються їх похідні — меристематичні

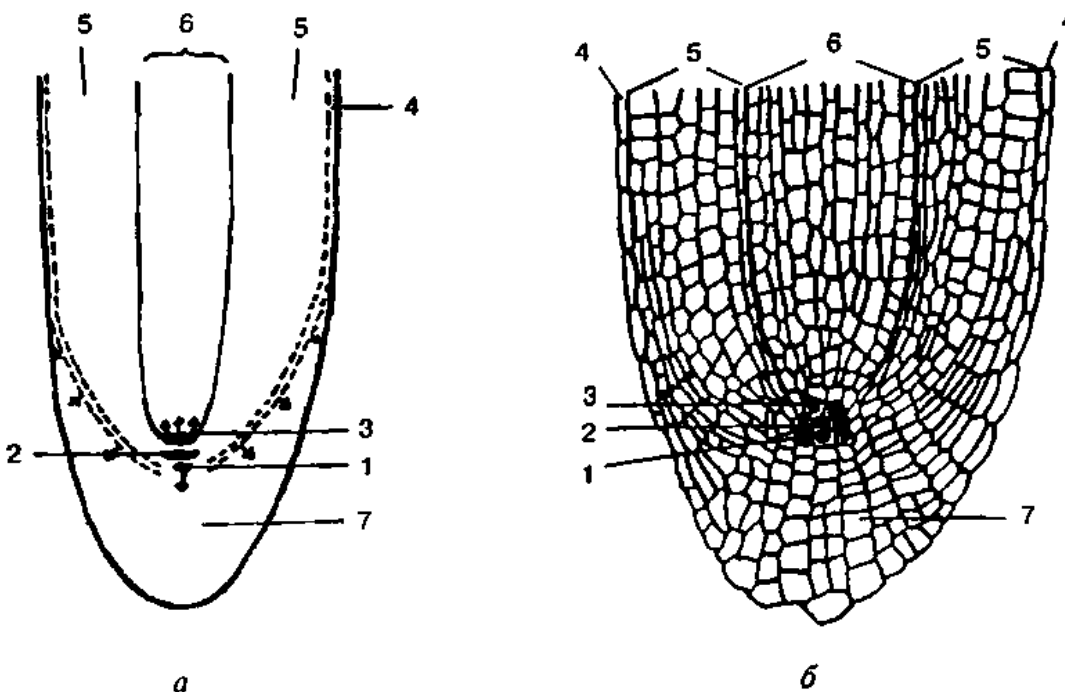


Рис. 159. Кінчик кореня дводольної рослини на поздовжньому зрізі:
a — схема; *б* — корінець капусти; 1 — дерматокаліптроген; 2 — ініціальні клітини периблеми; 3 — ініціальні клітини плероми; 4 — ризодерма; 5 — первинна кора; 6 — центральний циліндр; 7 — кореневий чолик

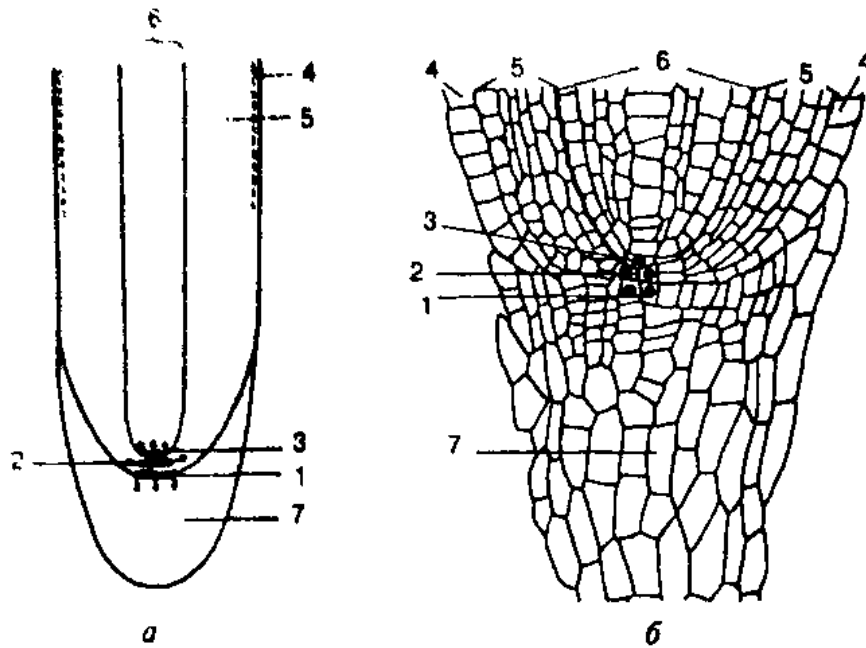


Рис. 160. Кінчик кореня однодольної рослини на продольному зрізі:
a — схема; *b* — корінець пшениці; 1 — каліптроген; 2 — ініціальні клітини перифлеми; 3 — ініціальні клітини плероми; 4 — ризодерма; 5 — первинна кора; 6 — центральний циліндр; 7 — кореневий чохлак

клітини. Ініціалі спочиваючого центру починають інтенсивно ділитися за несприятливих умов і ушкоджень кореня, сприяючи регенерації його тканин.

Кореневий чохлак

Кореневий чохлак являє собою ковпачок із паренхімних клітин, які покривають верхівкові меристеми кореня. Функції чохлака дуже важливі для росту, розвитку і життєдіяльності кореня.

1. Чохлик захищає меристему кореня від ушкодження твердими частинками ґрунту. Поверхні шари його клітин поступово злущуються, але товщина чохлака не зменшується, оскільки поступово зсередини відбувається утворення нових клітин.

2. Чохлик полегшує просування кінчика кореня в ґрунті завдяки ослизненню клітин на його поверхні. Крім того, руху корінця серед частинок ґрунту сприяє також тургор клітин чохлака.

3. Утворення слизу на поверхні чохлака забезпечує більш тісний контакт корінця з частинками ґрунту і сприяє поглинанню з них води і мінеральних речовин.

4. У клітинах чохлака міститься багато крохмалю. Крохмальні зерна звичайно розташовуються в нижній частині клітин. Вважають, що вони відіграють роль статолітів, які визначають геотропізм кореня, тобто його ріст униз.

5. Клітини, що ослизнюються і злущуються з поверхні чохла, виділяють органічні кислоти і ферменти, які сприяють розчиненню і розщепленню речовин у ґрунті і полегшують їх поглинання коренями.

Кореневий чохлик є на кінчиках усіх коренів, що ростуть у ґрунті. Він відсутній тільки у водних рослин. У них на верхівці кореня утворюється спеціальна *коренева кишенька*, яка захищає меристему від вимивання з клітин речовин. Якщо корені водних рослин досягають дна водойми і заглиблюються в ґрунт, кишенька спадає і на її місці формується кореневий чохлик.

Первинна будова кореня

У сформованій первинній будові кореня, як і в стеблі, розрізняють покривну тканину, первинну кору і центральний циліндр. Однак у корені межа між корою і центральним циліндром виявляється більш чітко, починаючи ще з меристематичної зони.

Покривна тканина кореня — *ризодерма*, або *епіблема*, або *волосконосний шар*, утворює кореневі волоски, про які докладно сказано в підрозділі про поглинаючі тканини. Ризодерма першою починає диференціюватися в нижній частині зони поглинання, що дуже важливо для розвитку кореня і всієї рослини, тому що волоски одразу починають поглинати воду і мінеральні речовини, подаючи їх у провідну систему кореня. Кореневі волоски розвиваються досить швидко — протягом 30—40 годин. Довжина їх у середньому від 0,15 до 8 мм, але можуть досягати і 1 см (цукровий буряк). Причому кореневі волоски в трав'янистих рослин довші, ніж у деревних. Кількість волосків у перерахунку на 1 мм² залежить від виду рослин і вологості ґрунту. Найбільша щільність корневих волосків у рослин, що ростуть на досить зволжених ґрунтах. У водних рослин волосків мало або вони зовсім відсутні. У таких рослин поглинаюча поверхня зростає за рахунок розгалуження коренів (латаття).

Кореневі волоски створюють величезну поглинаючу поверхню, забезпечуючи інтенсивне усмоктування води і мінеральних речовин. Довжина волосків однієї рослини може досягати декількох десятків кілометрів. Наприклад, у пшениці, яка вирощена за оптимальних умов, довжина всіх корневих волосків склала 10 000 км, загальна їх площа — 400 м². Крім поглинаючої, кореневі волоски виконують закріплювальну функцію.

Як відомо, кореневі волоски недовговічні. Вони злущуються від тертя об тверді частинки ґрунту і відмирають разом із клітинами епіблеми, що їх утворили. Це відбувається звичайно у верхній частині зони поглинання.

Первинна кора — багат шарове утворення з паренхімних клітин. У коренях вона товстіша, ніж у стеблах. Причому її діаметр в однодоль-

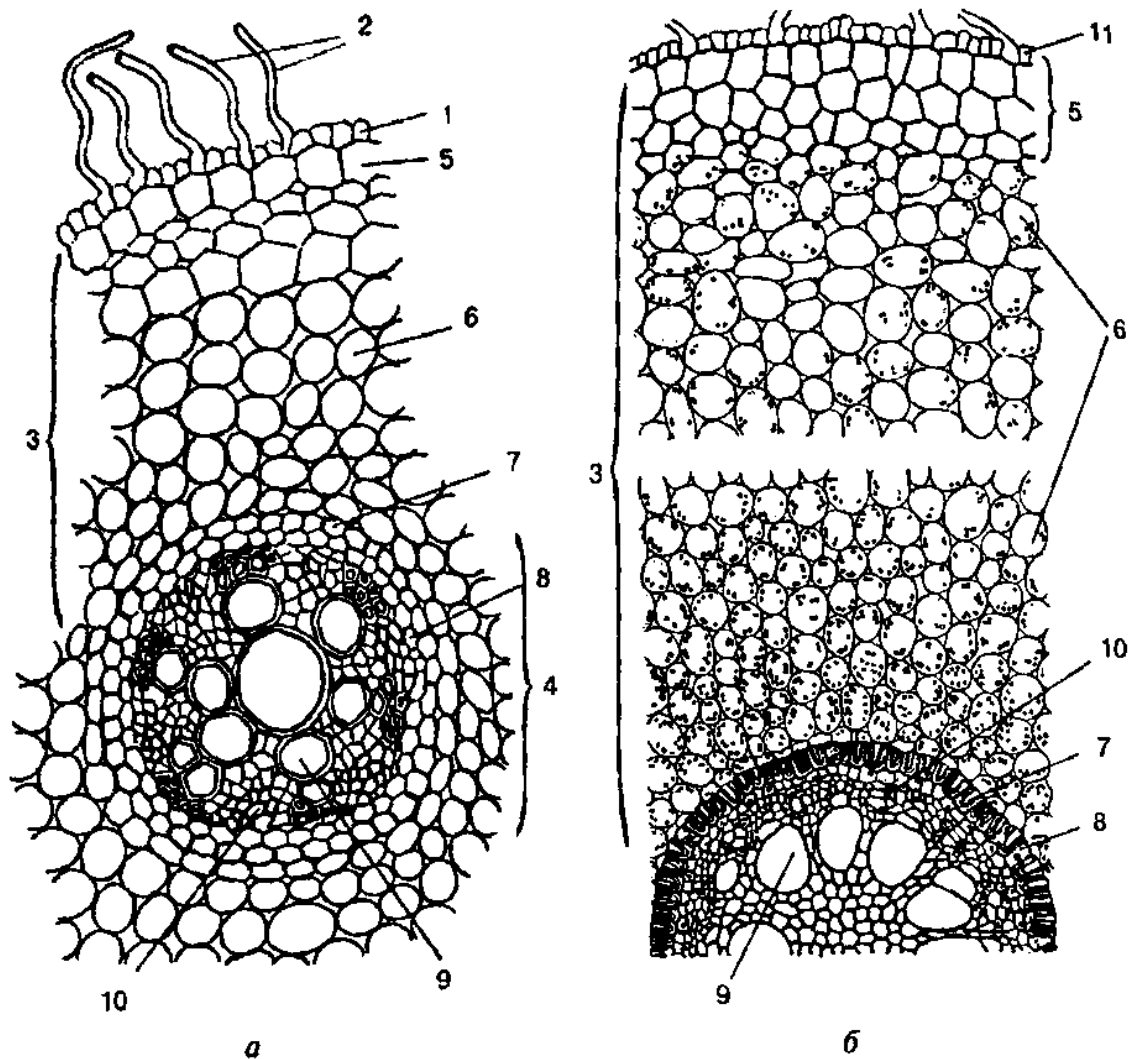


Рис. 161. Поперечний зріз кореня іриса:

a — у зоні всмоктування; *б* — у зоні проведення; 1 — ризодерма; 2 — кореневі волоски; 3 — первинна кора; 4 — центральний циліндр; 5 — екзодерма; 6 — мезодерма; 7 — ендодерма; 8 — перицикл; 9 — судини ксилеми; 10 — флоема; 11 — залишки ризодерми після злушування корневих волосків

них більше, ніж у дводольних. У первинній корі розрізняють три шари: екзодерму, мезодерму, або корову паренхіму, і ендодерму (рис. 161).

Екзодерма — зовнішня частина первинної кори, що складається з одного або декількох шарів щільно зімкнутих клітин, часто багатогранної форми, іноді з потовщеними стінками. Під ризодермою вона виконує провідну функцію, транспортуючи воду з розчиненими мінеральними речовинами від волосків далі по первинній корі. Коли ж волосконосний шар відмирає, екзодерма стає покривною тканиною. Стінки її клітин корковіють, і вона захищає корінь від механічних впливів і проникнення мікроорганізмів. Серед мертвих окорковілих клітин зберігається деяка кількість живих. Це *пропускні клітини*, які після втрати корневих волосків забезпечують у невеликих розмірах поглинаючу функцію в цій частині кореня. В однодольних екзодерма

має кілька шарів клітин, а в дводольних — частіше один. У деяких рослин екзодерма не виявляється.

За екзодермою розміщується коро́ва паренхіма — *мезодерма*. Вона могутня, особливо в однодольних. Клітини в ній розташовані пухко зі значною кількістю міжклітинників. Причому розмір клітин збільшується від периферії мезодерми до її середини, тобто по краях мезодерми вони дрібніші та щільніше зімкнуті, а в середині крупніші та мають більше міжклітинників (рис. 161).

У коровій паренхімі можуть знаходитися різні вмістища, а іноді й групи механічних волокон. Мезодерма здійснює транспорт речовин у радіальному напрямку. У ній можуть відкладатися запасні речовини, а також синтезується ряд речовин, необхідних рослині.

Закінчується первинна кора одношаровою *ендодермою*, яка оточує центральний циліндр. Спочатку вона складається з живих тонкостінних, чотирикутних на поперечному зрізі клітин. Її основна функція — регуляція транспорту речовин і води з кори в судини центрального циліндра як по апопласту — системі клітинних оболонок, так і по симпласту — системі протопластів, пов'язаних плазмодесмами. У своєму розвитку ендодерма проходить три стадії, що підсилюють її регуляторну функцію.

На першій стадії відбуваються зміни оболонок в екваторіальній частині її клітин. Клітинні оболонки дещо потовщуються і просочуються суберином — корковіють. Утворюються потовщені непроникні для води пояски, які оточують клітину по екватору. Вони мають назву на ім'я вченого, який їх відкрив, *пояски Каспарі* (рис. 162). Пояски сусідніх клітин стикаються.

Вода і розчинені в ній речовини, що рухаються по апопласту первинної кори, можуть дійти тільки до поясків, а далі, щоб потрапити в центральний циліндр, повинні перейти в симпласт, тобто в цитоплазму клітин ендодерми через плазмалему.

У дводольних при формуванні вторинної будови кореня первинна кора відмирає і злущується. Тому в тих рослин, у яких вторинні зміни починаються рано, диференціювання ендодерми закінчується на першому етапі. При пізніших змінах у ендодермі деяких дводольних відбувається другий етап диференціювання. Він полягає в тому, що на всіх клітинних стінках відкладається шар, що складається із суберину і целюлози. Це робить клітинні оболонки непроникними. Однак не всі клітини піддаються таким змінам. Залишаються пропускні клітини, розташовані проти променів ксилеми. Вони мають тільки пояски Каспарі й продовжують здійснювати транспорт речовин із первинної кори в центральний циліндр.

В однодольних рослин, у яких відсутні вторинні зміни і первинна кора в корені зберігається впродовж усього їх життя, здійснюється третя стадія змін в ендодермі. Радіальні та внутрішні стінки її клітин по-

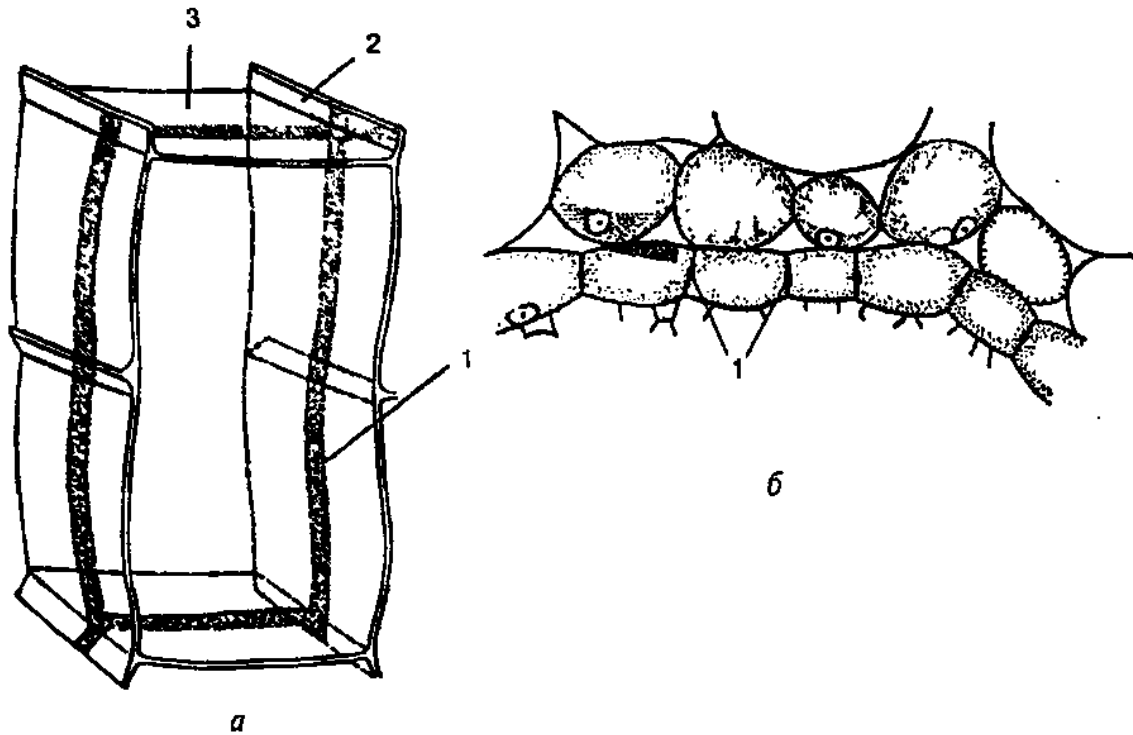


Рис. 162. Пояски Каспарі в ендодермі кореня:

а — об'ємне зображення клітини ендодерми; *б* — поперечний зріз ендодерми; 1 — пояски Каспарі; 2 — поздовжньо-радіальні стінки; 3 — поперечні стінки

товщуються і дерев'яніють. Здерев'янінню піддаються і тонкі зовнішні оболонки. У результаті клітини ендодерми набувають підковоподібної форми. Протопласти клітин відмирають, і ендодерма виконує механічну функцію. Для транспорту речовин із кори в центральний циліндр в ендодермі залишаються пропускні клітини з поясками Каспарі і живим протопластом, розташовані напроти судин ксилеми (рис. 163).

У цілому первинна кора кореня виконує ряд важливих функцій.

1. По первинній корі здійснюється радіальний транспорт води і мінеральних речовин від корневих волосків до ксилеми й асимілятів від флоєми до корневих волосків.

2. Після відмирання ризодерми первинна кора (екзодерма) функціонує як покривна тканина, а поглинаюча функція здійснюється лише в невеликих розмірах пропускними клітинами.

3. У паренхімі первинної кори можуть відкладатися в запас поживні речовини.

4. У клітинах первинної кори (мезодерма) синтезується ряд важливих для рослин сполук (алкалоїди, глікозиди).

5. У первинну кору проникають гіфи грибів, утворюючи мікоризу.

Центральний циліндр, або *стела*, кореня складається з перициклу і складного радіального провідного пучка.

Перицикл є зовнішнім шаром, що оточує центральний циліндр. Він складається з дрібних живих тонкостінних клітин. Частіше перицикл

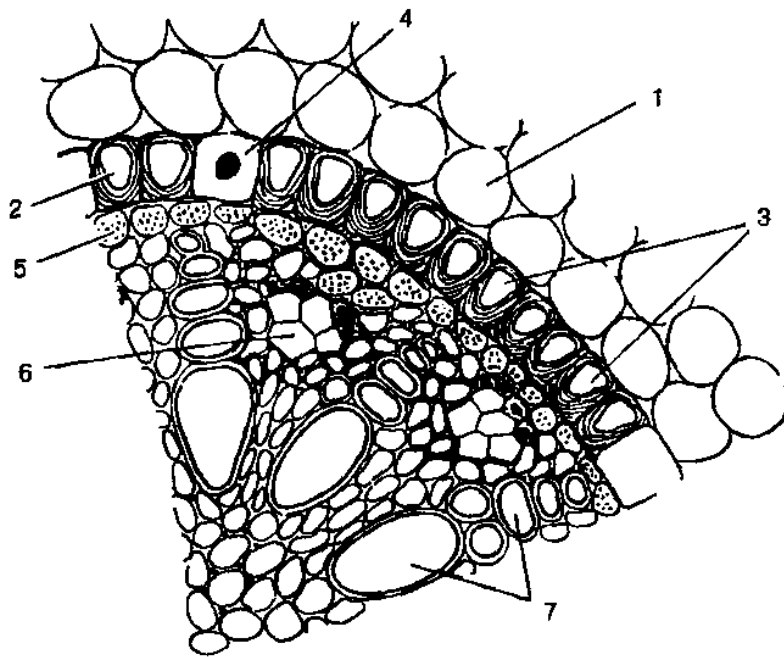


Рис. 163. Підковоподібні клітини в ендодермі кореня іриса:
 1 — паренхімні клітини мезодерми; 2 — ендодерма; 3 — підковоподібні клітини; 4 — пропускна клітина; 5 — перицикл; 6 — флоема; 7 — ксилема

одношаровий, що скорочує шлях речовин від корневих волосків через первинну кору до судин ксилеми, але є і багатошаровий у голонасінних. Наприклад, у голонасінних (гінкго, саговники), у деяких квіткових (агава, драцена, волоський горіх, хміль). У ряду рослин кільце перициклу переривається променями ксилеми, які стикаються безпосередньо з ендодермою і поділяють його на сегменти (злаки), що також скорочує шлях транспорту речовин у корені до трахеальних елементів. Іноді в перициклі, звичайно проти променів ксилеми, утворюються вмістища виділень, що також робить його переривчастим (зонтичні). У коренях водних рослин перицикл відсутній. У старих коренях деякі клітини цього шару, а іноді і всі, дерев'яніють, перетворюючись у механічну тканину і виконуючи опорну функцію.

Перициклу в коренях належить дуже важлива роль. Назвемо його основні функції:

1. У перициклі закладаються бічні корені.
2. Він бере участь в утворенні камбію в коренях дводольних.
3. З нього в корені виникає фелоген.
4. із перициклу формуються додаткові камбіальні кільця.
5. У перициклі закладаються додаткові бруньки, з яких утворюється коренева порість.
6. У перициклі утворюються різні вмістища.

Центральну частину стели кореня займає провідний пучок, що складається з радіальних променів ксилеми і флоєми, які чергуються.

Як відомо, у радіальному пучку кількість променів ксилеми і флоеми є однаковою. Кількість променів у провідній тканині в пучках може бути різною залежно від виду рослин. Так, у буряку їх два, у бобових і гарбузових — чотири, в ірисів — багато. Кількість променів в одній рослини в різних її коренях може змінюватися внаслідок їх редукції. Так, у бобових в одних корінцях виявляється чотири тяжі провідних тканин, в інших — три.

Провідний пучок у корені утворюється з прокамбію. Першою з усіх його елементів на периферії прокамбіального тяжу диференціюється протофлоема, необхідна для подачі до точки росту кореня асимілятів. Потім формується протоксилема. Утворення провідних тканин відбувається доцентрово, тому найбільші елементи метаксилеми виявляються в центрі кореня. Оскільки ксилема і флоема — складні тканини, вони містять певну кількість паренхіми, а іноді і механічні волокна.

Як правило, в корені серцевини немає. На її місці звичайно знаходяться судини ксилеми. Однак у деяких рослин у центрі кореня можна спостерігати паренхімні клітини або механічну тканину (кукурудза, ірис). Але це не справжня серцевина, тому що її клітини утворюються з прокамбію, а не з основної меристеми конусу наростання, як це відбувається в стеблі.

Перехід від будови стебла до будови кореня

Як відомо, провідні системи стебла і кореня мають суттєві відмінності як у будові, так і в походженні. Провідні колатеральні та біколлатеральні пучки стебла утворюються з тяжів прокамбію і розташовуються на його поперечному перерізі по колу або розкидані безладно, у той час як у корені радіальний пучок розвивається з осьового тяжа прокамбію і відповідно проходить у центрі органа. Крім того, на формування

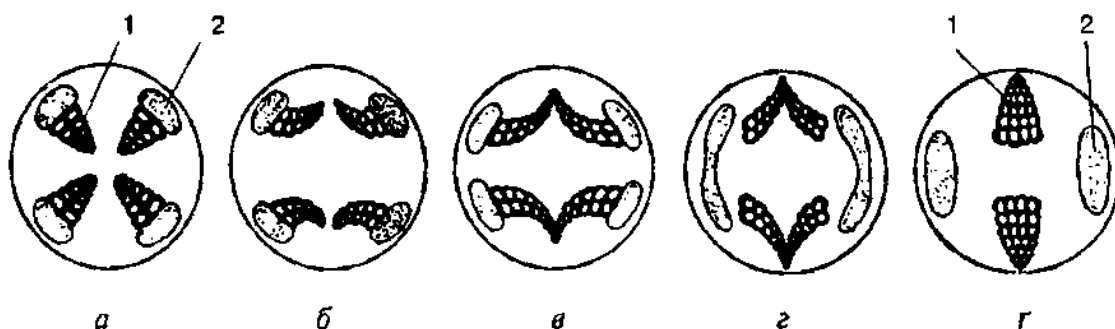


Рис. 164. Схема переходу будови провідної системи від стебла до кореня: *а* — поперечний зріз центрального циліндра стебла з колатеральними провідними пучками; *б, в, г* — етапи переходу будови провідної системи стебла до кореня в гіпокотилі; *д* — поперечний зріз центрального циліндра кореня з радіальним провідним пучком; *1* — ксилема; *2* — флоема

провідної системи стебла значною мірою впливають листки, утворюючи листові сліди. Незважаючи на ці розходження, провідні пучки осевих органів утворюють єдину безперервну систему, що дозволяє безперешкодно транспортувати речовини з кореня в стебло і зі стебла в корінь. Справа в тому, що між стеблом і коренем існує перехідна зона, у межах якої здійснюється зміна провідної системи від стеблового типу до кореневого.

Ця зона — *гіпокотиль*, або *підсім'ядольне коліно*, що являє собою ділянку стебла від кореневої шийки до місця прикріплення сім'ядолі. Перехід у розташуванні провідних тканин протягом гіпокотиля пов'язаний зі зміною положення ксилеми і флоєми одна відносно іншої. Найбільш розповсюджений такий шлях переходу, характерний для багатьох голонасінних і дводольних (рис. 164).

Тяжі ксилеми в колатеральних пучках викривляються і з'єднуються попарно кінцями, на яких розташована протоксилема. З чотирьох тяжів виходить два. Дещо пізніше зміни починаються у флоємі. Тяжі флоєми витягуються в тангентальному напрямку і теж зливаються своїми кінцями, утворюючи два компактних пучки, що розташовуються між двома тяжами ксилеми кожний.

Оскільки диференційовані тканини не можуть змінювати свого положення в органі, перехід від одного типу будови провідної системи до іншого пов'язаний із напрямком розвитку метаксилеми з прокамбію, від якого залежить взаємне розташування її прото- і металементів.

Тут подано найпростіший тип переходу, а більш складні типи характерні для однодольних, у яких провідні пучки в корені мають велику кількість променів провідних тканин.

Варто врахувати, що перехід від стеблового до кореневого типу провідної системи відбувається тільки в головному корені, що розвивається із зародкового корінця насіння і є продовженням стебла. Що стосується бічних і додаткових коренів, то в них провідна система розвивається безпосередньо з осевого тяжа прокамбію.

Закладення і розвиток бічних коренів

У більшості рослин бічні корені закладаються в перициклі в провідній зоні. Це має певне біологічне значення для рослин. При утворенні кореневих зачатків на коренях виникають горбики. Якби це відбувалося в зоні поглинання, то шлях речовин від кореневих волосків до центрального циліндра подовжувався б. Закладення ж бічних корінців у провідній зоні не заважає процесу поглинання і радіальному транспорту речовин. Ендогенне розгалуження коренів захищає їх зачатки на початкових етапах розвитку від зіткнення з ґрунтом.

Утворення бічних коренів у перициклі має певну локалізацію. Частіше бічні корінці диференціюються в перициклі проти променів кси-

леми, а в деяких рослин (злаки, зонтичні) — проти променів флоєми. В обох випадках рослини мають стільки рядів бічних коренів, скільки променів ксилеми (або флоєми) у радіальному провідному пучку. У рослин, що мають по два ряди провідних тканин, бічні корінці закладаються між променями ксилеми і флоєми, тобто утворюються два ряди бічних коренів.

Процес починається з ділення декількох клітин перициклу спочатку перпендикулярно, а потім паралельно поверхні, що призводить до виникнення невеликого горбика. У зачатку формується конус наростання майбутнього бічного корінця. Одночасно поділяються клітини ендодерми, які примикають до зачатка, що формується, а іноді і найближчі шари корової паренхіми. З них утворюється *кишенька*, що допомагає зародковому корінцю пробитися крізь досить могутню первинну кору головного кореня. Кишенька діє не тільки механічно, розсовуючи клітини кори, але і впливає на неї за допомогою ферментів, що розщеплюють клітинні оболонки і тим самим полегшують просування бічного корінця. Коли він виходить назовні, кишенька спадає з його кінчика (рис. 165).

У кореневому зачатку формуються всі анатомічні структури і зв'язуються з відповідними структурами головного кореня. Цьому сприяє перицикл, клітини якого діляться і диференціюються в елементи провідних тканин і паренхіми і зв'язують провідні системи обох коренів. Кореневий чолик також формується на кінчику зачатка і після розриву кишеньки починає виконувати свої функції.

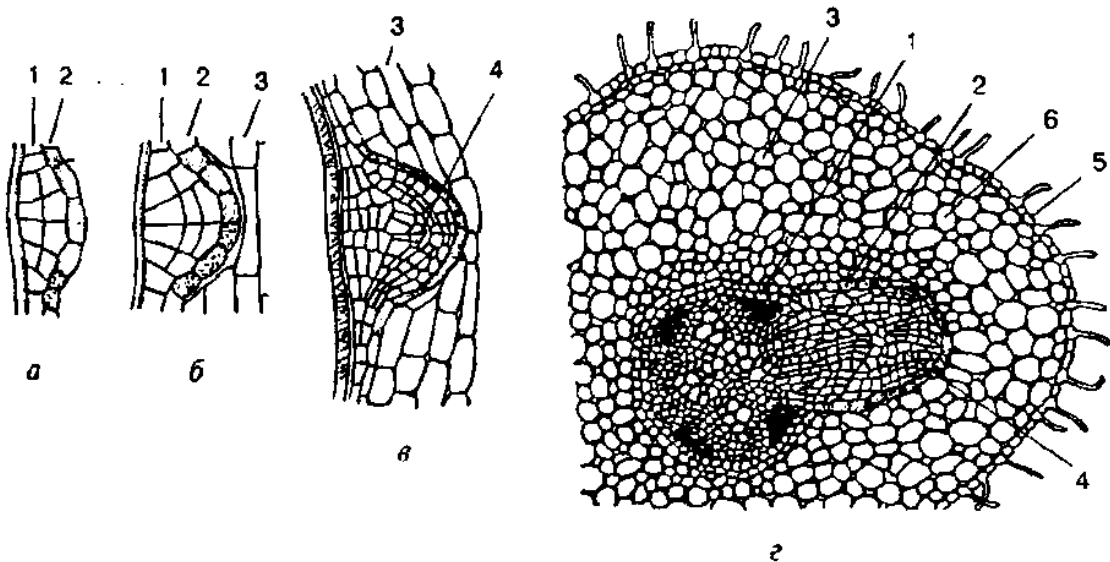


Рис. 165. Закладення і розвиток бічного кореня:
a, б, в — послідовні етапи розвитку бічного корінця; *г* — зачаток бічного корінця на поперечному зрізі кореня соняшника; 1 — перицикл; 2 — ендодерма; 3 — паренхіма первинної кори; 4 — конус наростання зачаткового корінця; 5 — епілема; 6 — первинна кора

Бічні корені, як правило, закладаються в перициклі при первинній будові кореня. Однак трапляється, що корінь розгалужується і при вторинній будові. У таких випадках кореневі зачатки утворюються в різних живих тканинах кореня: у камбіальній зоні проти паренхімних променів, у фелогені тощо.

Не всі кореневі зачатки виходять назовні, досягають повного розвитку і перетворюються в бічні корені. Деякі з них відмирають, а інші затримуються у своєму розвитку і стають сплячими. Останні можуть продовжувати ріст ще тривалий час.

Вторинна будова кореня

У папоротей і однодольних первинна будова зберігається в коренів упродовж усього життя. У голонасінних і дводольних вона змінюється вторинною будовою, яку можна спостерігати в провідній зоні.

Спочатку в коренях дводольних камбію немає, він виникає перед вторинними змінами і формує їх. Камбій закладається дугами під променями первинної флоєми, утворюється з розташованої там паренхіми. При цьому її клітини витягуються і поділяються тангентальними перегородками. Оскільки центр кореня займає первинна ксилема, камбіальна дуга опиняється між ксилемою і флоємою. До першої вона повернена своїм опуклим боком, до другої — угнутим. Далі камбіальні дуги подовжуються уздовж променів ксилеми, доходячи до перициклу. Клітини перициклу також починають ділитися, утворюючи камбій. Камбіальне кільце замикається, однак форма його виявляється лопацевою (рис. 166).

Камбіальні клітини починають працювати в дугах під променями флоєми ще до замикання повного кільця. Звичайно, вторинної деревини утворюється більше, ніж лубу, і камбіальне кільце поступово випрямляється. Зрозуміло, що воно неоднорідне за походженням: одні його ділянки виникли з паренхіми провідного пучка, інші — з перициклу. Функціонують ці ділянки також по-різному: похідні паренхіми утворюють елементи вторинного лубу і вторинної деревини, а похідні перициклу — паренхімну тканину. Іншими словами, меристема, утворена з паренхіми, працює як пучковий камбій, а утворена з перициклу, — як міжпучковий.

У центрі кореня залишається первинна ксилема. Тяжі паренхіми йдуть від променів первинної ксилеми, розсікаючи вторинну деревину і вторинний луб. Вони аналогічні серцевинним променям стебла, але, оскільки в коренях немає серцевини, тут їх називають паренхімними променями. *Паренхімні промені*, що тягнуться від первинної ксилеми, називають первинними. Але утворюються і вторинні промені. Вони проходять у вторинній деревині й лубі та коротше і вужче за первинні. У зв'язку з тим, що первинні паренхімні промені досить широкі,

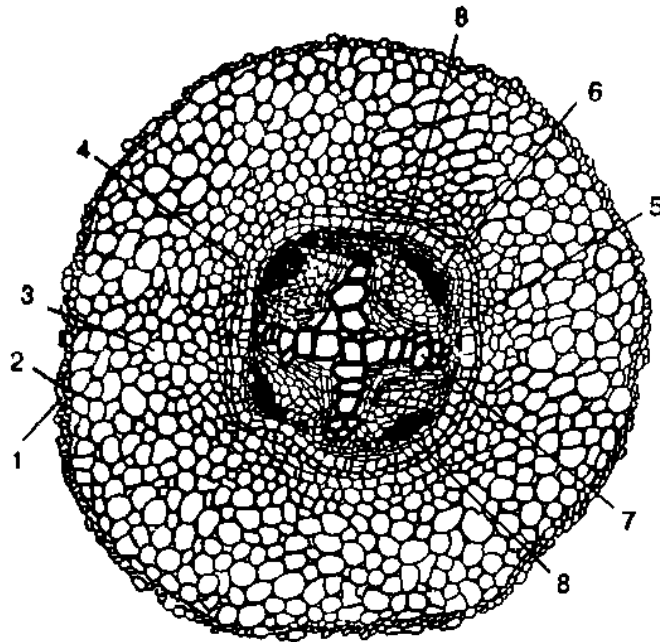


Рис. 166. Закладення камбію в корені дводольних (кінські боби):
 1 — епіблема; 2 — екзодерма; 3 — мезодерма; 4 — ендодерма; 5 — перицикл;
 6 — флоема; 7 — ксилема; 8 — камбій, що формується

у корені при вторинних змінах утворюється пучкова будова. Причому пучки, що виникли, є колатеральними і відкритими (рис. 167).

Первинна флоема при формуванні вторинної структури кореня відтискується вторинним лубом далеко на периферію, де втрачає свою функцію і сплющується. У коренях унаслідок сезонних змін утворюються річні кільця, але вони більш вузькі, ніж у стеблах, і межі між ними виражені слабо.

У формуванні вторинної будови кореня бере участь не тільки камбій, що утворює луб і деревину, але і корковий камбій.

Ще в процесі формування камбіальних дуг перицикл вишлює назовні, у бік первинної кори, кільце фелогену, що утворює перидерму. Первинна кора, ізольована шаром непроникного корка від провідних тканин, відмирає і під тиском деревини, що розростається, тріскається і скидається. Тому первинна кора у вторинній будові кореня відсутня. Замість неї під перидермою може знаходитися луб'яна паренхіма, а також паренхіма, яку утворює фелоген до формування ним перидерми. У старих коренів перидерма може замінюватися кіркою.

Вторинна будова кореня відрізняється від такої стебла цілим рядом особливостей.

1. У корені більш широкопросвітні й тонкостінні елементи вторинної ксилеми і розташовані вони щільніше.

2. Клітини паренхіми кореня більші за розміром, а складені з них паренхімні промені значно ширші за серцевинні промені стебла.

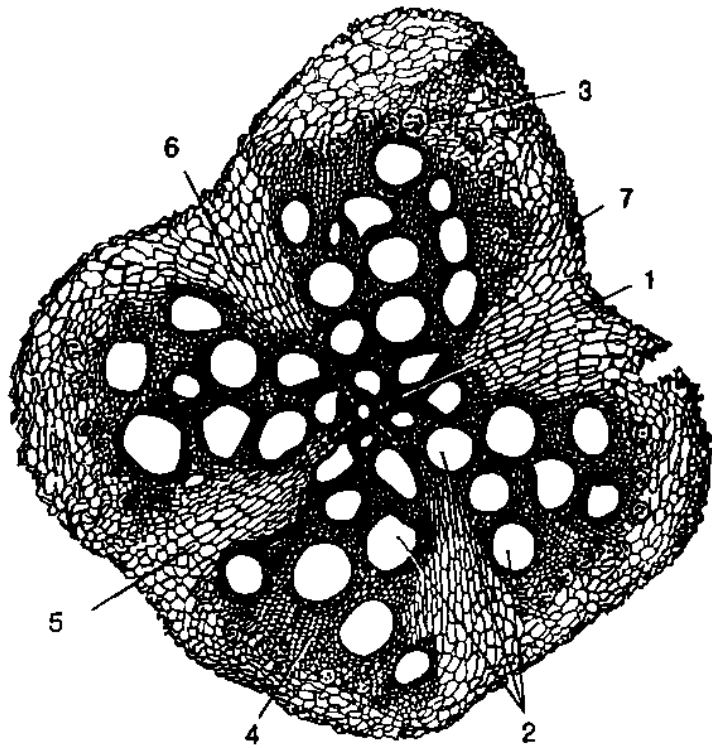


Рис. 167. Вторинна будова кореня гарбуза:

1 — первинна ксилема; 2 — вторинна ксилема; 3 — вторинна флоема; 4 — пучковий камбій; 5 — міжпучковий камбій; 6 — паренхімні промені; 7 — перидерма

3. У коренях мало механічної тканини.

4. У них відсутня первинна кора.

5. Річні кільця тонші і виявляються нечітко.

6. Судини в коренях рідко закупорюються тилами.

Розходження в анатомічній будові основних осьових органів рослин — стебла і кореня пояснюються тим, що вони виконують різні функції, а також існуванням їх у різних середовищах — повітряному і ґрунтовому.

Вторинні зміни в коренях однодольних

Корені однодольних, як і їх стебла, зберігають первинну будову протягом усього життя. При цьому з віком відбувається склерифікація паренхіми, що підсилює механічну міцність рослин. Однак у ряді деревних однодольних, у яких відбувається потовщення стебла, росте в товщину і корінь. У корені, як і в стеблі, це відбувається за рахунок роботи додаткових камбіальних кілець, які формуються частіше з перичиклу, рідше — з паренхімних клітин первинної кори (драцена, юка). При цьому перше додаткове камбіальне кільце доцентрово відкладає багато паренхіми і закриті провідні пучки, а назовні — нове камбіальне

кільце, що працює в такому ж режимі. Зверху такий корінь покривається перидермою, а іноді пізніше формується кірка.

Метаморфози коренів

Видозміни, або метаморфози, коренів відбуваються звичайно у зв'язку з пристосуванням рослин до умов навколишнього середовища або з посиленням будь-якої однієї з його функцій, наприклад запасуючої. При цьому відбуваються значні зміни в структурі кореня. Однак, незважаючи на всі зміни в зовнішній і внутрішній будові, у кореня завжди залишається стела з радіальним провідним пучком у центрі.

Потовщені запасуючі корені утворюються у випадку сильного розвитку запасуючої функції. При цьому в коренях формується велика кількість запасуючої тканини, і вони потовщуються. Потовщуватися можуть головний корінь, бічні й додаткові корені. При потовщенні головного кореня, разом із ним звичайно і гіпокотилля, а часто і вкороченого стебла, утворюються *коренеплоди* (морква, буряк, редиска, ріпа); при потовщенні бічних і додаткових коренів — *кореневі бульби* (жоржини). Усі запасуючі корені характеризуються наявністю великої кількості паренхіми, у клітинах якої накопичуються поживні речовини (крохмаль, інулін, цукри, слизи), тонкостінних дифузно розташованих елементів ксилеми зі слабо здерев'янілими або зовсім нездерев'янілими стінками, відсутністю механічних тканин. Зверху потовщені корені вкриті перидермою.

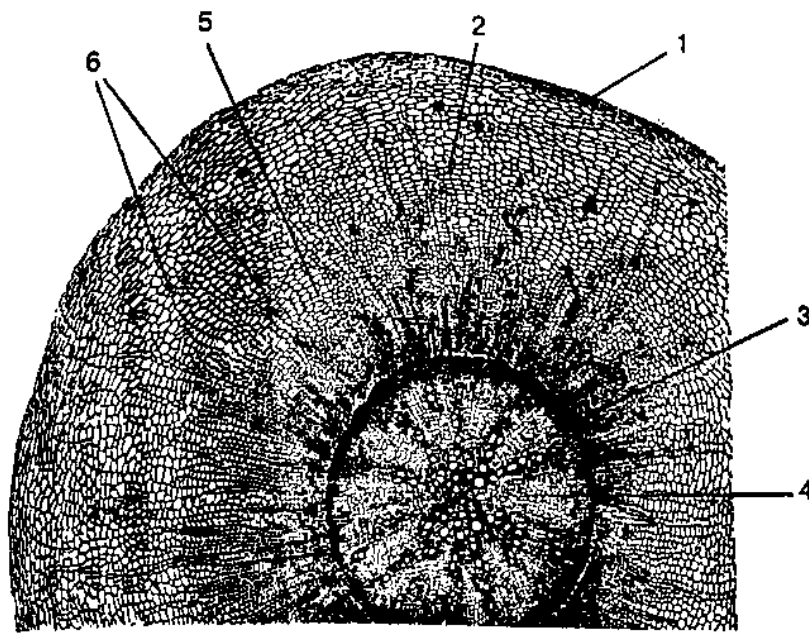
Коренеплоди залежно від місця розвитку і походження запасуючої паренхіми поділяють на три групи.

1. Запасуюча паренхіма в основному зосереджена у вторинному лубі. У таких рослин у коренях діаметр лубу великий і перевищує вторинну деревину (морква, петрушка) (рис. 168).

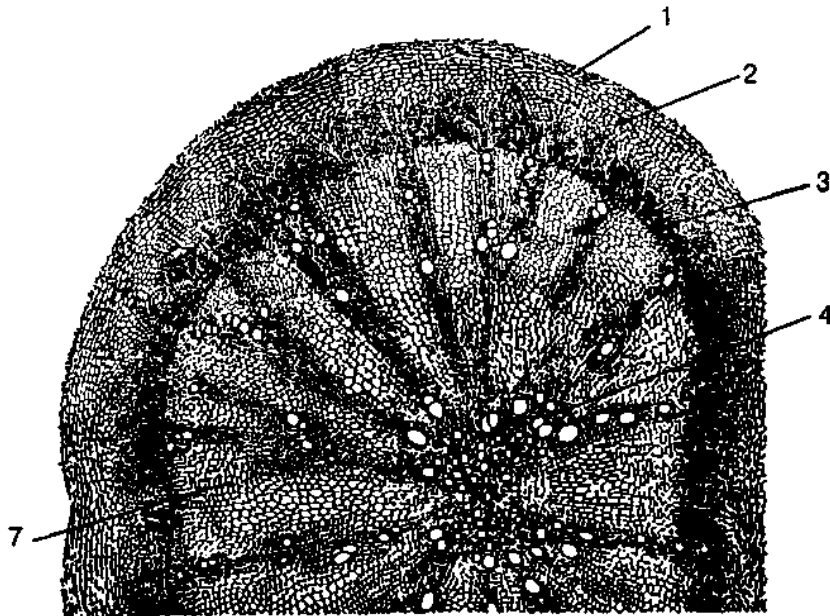
2. Запасуюча паренхіма знаходиться у вторинній деревині, в той час як луб представлений тонким шаром (редиска, редька, ріпа) (рис. 168).

3. Запасуюча тканина утворюється в результаті діяльності додаткових камбіальних кілець. Така будова притаманна коренеплодам буряка (рис. 169).

Корінь буряка при первинній будові має по два промені ксилеми і флоєми в провідному пучку. У нього рано формується вторинна будова, за якої утворюються два відкритих колатеральних пучки з двома широкими паренхімними променями. При цьому камбіальне кільце як у пучках, так і в паренхімних променях рано припиняє свою роботу. У той же час починають тангентально ділитися клітини перициклу, перетворюючись на меристематичну тканину. Зовнішній шар її диференціюється у фелоген, а внутрішній — у додаткове камбіальне кільце. Додатковий камбій усередину відкладає закриті колатеральні пучки



a



б

Рис. 168. Будова коренеплодів:

a — моркви; *б* — редьки; 1 — перидерма; 2 — вторинна флоема; 3 — камбій; 4 — вторинна ксилема; 5 — запасуюча паренхіма во вторинній флоемі; 6 — ефіроолійні канали; 7 — запасуюча паренхіма во вторинній ксилемі

і багато паренхіми між ними, а назвні вичленовує нове камбіальне кільце, що функціонує в такий же спосіб. Подібних кілець у буряка може утворитися до 9—11, але звичайно працюють 4—5. Периферичні кільця іноді утворюють тільки паренхіму, а деякі зовсім не працюють (рис. 169). У вакуолях паренхімних клітин буряка накопичується сахароза.

У деяких рослин корені потовщуються за рахунок розвитку паренхіми в первинній корі (чистяк), а іноді в первинній корі і серцевині. У багатьох болотяних рослин корені потовщені, але це пов'язано не з відкладенням поживних речовин, а з розвитком у первинній корі аеренхіми.

Повітряні корені утворюються в деяких тропічних рослин (орхідні, ароїдні). Звичайно такі корені притаманні *епіфітам* — рослинам, що використовують стовбури і гілки дерев для прикріплення. Їхні корені вільно висять у повітрі.

Зверху повітряні корені вкриті багат шаровою покривною тканиною *веламеном*, яка захищає їх від висихання і перегріву. Він складається з мертвих клітин, що мають пори і спіральні потовщення, які перешкоджають їх зминанню. Повітряні корені за допомогою веламену поглинають воду з повітря, але не осмотично, як звичайні корені,

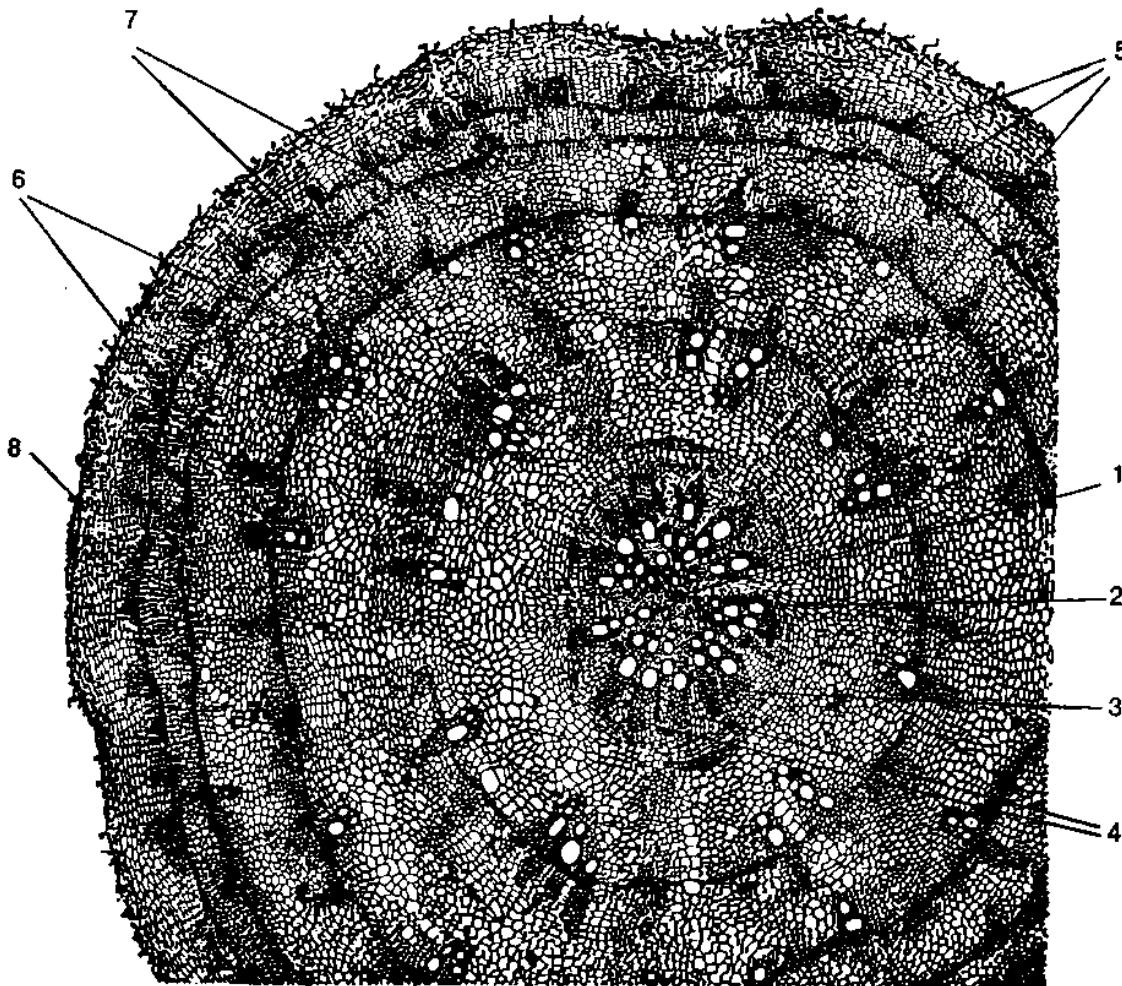


Рис. 169. Поперечний зріз коренеплоду буряка:

1 — первинна ксилема; 2 — вторинна ксилема; 3 — вторинна флоема; 4 — паренхіми промені; 5 — додаткові камбіальні кільця; 6 — колатеральні провідні пучки, утворені камбіальними кільцями; 7 — запасуюча паренхіма, утворена додатковими камбіальними кільцями; 8 — перидерма

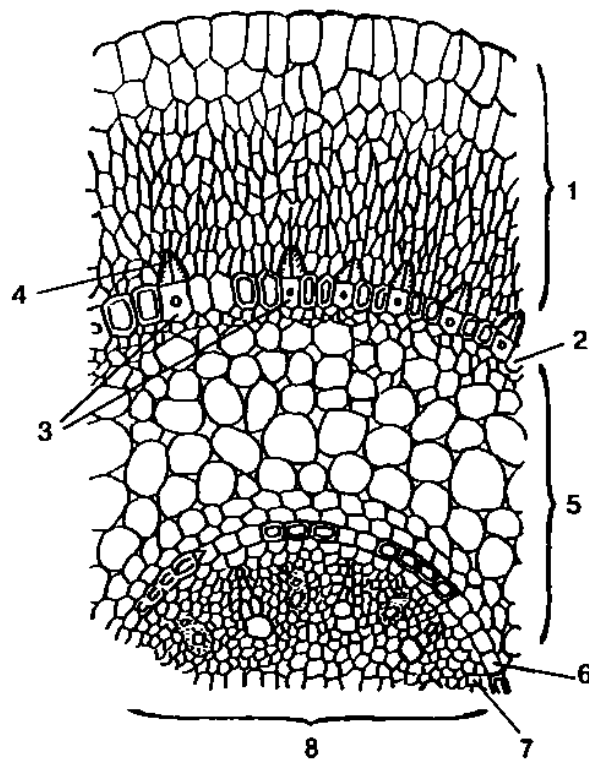


Рис. 170. Будова повітряного кореня (поперечний зріз кореня орхідеї):
 1 — веламен; 2 — екзодерма; 3 — пропускні клітини екзодерми; 4 — покривні клітини; 5 — кора паренхіма; 6 — ендодерма; 7 — перицикл; 8 — центральний циліндр зі складним радіальним провідним пучком

а капілярним шляхом. Капіляри утворюються порами і найтоншими міжклітинниками. По них вода доходить до екзодерми, розташованої під веламеном. Стінки мертвих клітин екзодерми окорковілі. Серед мертвих є живі *пропускні клітини*, які проводять воду всередину кори. Пропускні клітини зовнішнього шару екзодерми вкриті особливими *криючими клітинами* веламену у формі пірамідок, основи яких прилягають до пропускних клітин, а вершини спрямовані у бік веламену.

За екзодермою знаходиться кора паренхіма, клітини якої містять хлоропласти і здійснюють фотосинтез, тому що веламен добре пропускає світло. Закінчується первинна кора типовою ендодермою з підковоподібних мертвих клітин, серед яких є пропускні. Глибше знаходиться звичайний для кореня центральний циліндр, оточений перициклом зі складним радіальним провідним пучком (рис. 170).

Мікориза

Мікориза — симбіоз грибів із коренями рослин. Звичайно вона виникає в зоні поглинання. Гіфи гриба можуть обплітати корінь зовні — *ектомікориза*, або проникати в клітини кори кореня — *ендомікориза*. Іноді поєднуються обидва типи мікоризи (рис. 171).

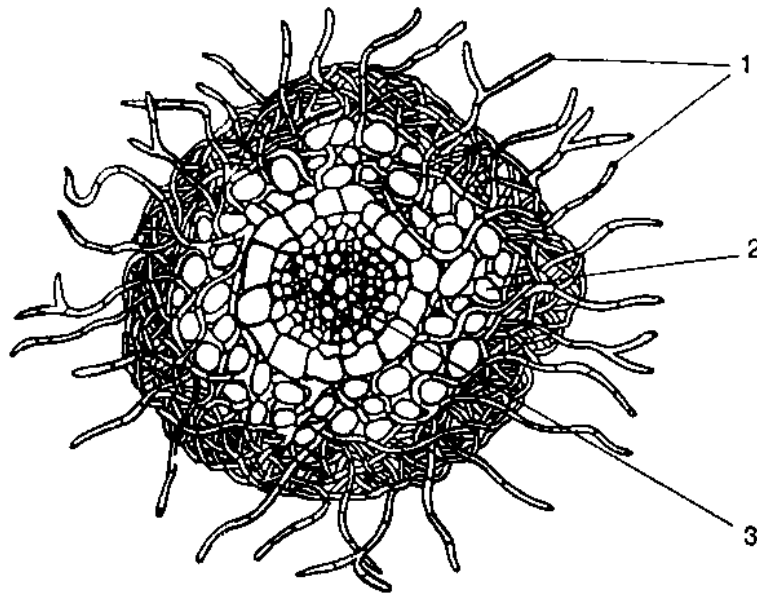


Рис. 171. Мікориза на коренях дуба:

1 — гіфи гриба; 2 — міцелій гриба у первинній корі кореня; 3 — центральний циліндр кореня

Корені з ектомікоризою не мають волосків, їх замінюють гіфи гриба, що залишаються назовні та виглядають як кореневі волоски. У первинній корі гіфи поширюються по міжклітинниках, іноді доходять до ендодерми. Мікориза затримує ріст коренів, але на кінчику головного кореня вона не утворюється, і він продовжує нормально рости в довжину.

Гіфи ендомікоризних грибів розвиваються усередині клітин кори, а іноді і ризодерми, але кореневі волоски при цьому утворюються і функціонують нормально. Співіснуючи з рослиною, гриби одержують від неї органічні речовини, утворені в процесі фотосинтезу. Рослини також мають користь від симбіозу з грибами.

1. Гіфи гриба утворюють велику поглинаючу поверхню і забезпечують рослину мінеральними речовинами навіть у збіднених ними ґрунтах.

2. Гриби, як сапротрофи, розкладають органічні залишки і мінералізують їх, поліпшуючи постачання рослин мінеральними елементами і насамперед азотом і фосфором. Інакше кажучи, мікоризні гриби покращують мінеральне живлення рослин.

3. Гриби сприяють підвищенню концентрації клітинного соку рослин, по-перше, за рахунок поглинання мінеральних речовин з ґрунту; по-друге, виділяючи в рослинну клітину гідролітичні ферменти, підсилюють розщеплення крохмалю до цукрів, частина яких надходить у вакуолю. У результаті зростає осмотичний тиск і тисна сила клітин кореня, а отже, і поглинання ним води, тобто мікориза поліпшує водопостачання рослин.

4. Мікориза захищає корені рослин від проникнення патогенів, виробляючи антибіотичні речовини.

Завдяки користі, що рослини мають від симбіозу з грибами, мікориза широко розповсюдилася в природі. Понад 70 % голонасінних і покритонасінних і 60 % вищих спорових рослин мають мікоризу. Не утворюють її рослини деяких родин (хрестоцвіті, осокові, макові, кропивові тощо), відсутня вона й у мохів.

Кожен вид рослин пристосований до співіснування з певним видом гриба. Відсутність мікоризи в багатьох рослин гальмує їх ріст і розвиток.

У коренів рослин зустрічаються й інші види симбіозу. Так, у бобових на коренях утворюються *бутьбочки*. Це прояв симбіозу коренів із азотфіксуючими бактеріями з роду *Rhizobium*, які через кореневі волоски проникають у паренхіму первинної кори і викликають там активне ділення клітин. Це сприяє утворенню на коренях здуття — *бутьбочок*. Бактерії потрапляють в клітини і утворюють там бактероїди, що у десятки разів більше за вихідні бактерії. Групу клітин, усередині яких утримуються бактероїди, називають *бактероїдною тканиною* (рис. 172). Зверху *бутьбочки* вкриті перидермою. Під нею в паренхімі розташовуються провідні пучки, пов'язані з провідною системою кореня.

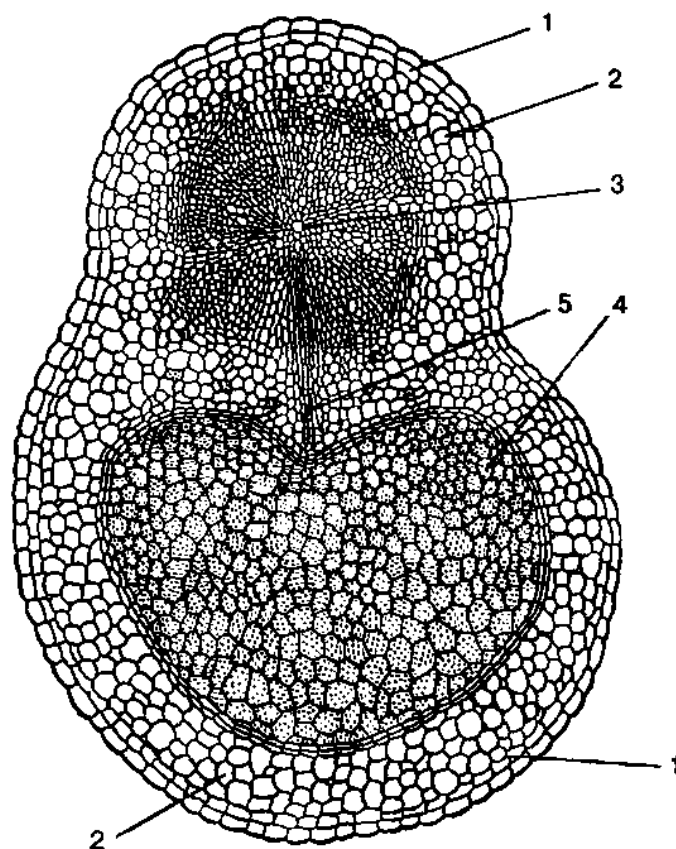


Рис. 172. Поперечний зріз кореня люпину з *бутьбочкою*:

1 — перидерма; 2 — первинна кора; 3 — центральний циліндр; 4 — бактероїдна тканина; 5 — провідний пучок, що йде від центрального циліндра до *бутьбочки*

Бульбочкові бактерії здатні засвоювати атмосферний азот тільки при взаємодії з рослиною і використанні її органічних речовин. Фіксований азот включається в амінокислоти, що надходять у рослину.

Робота бульбочкових бактерій ефективна. Бактерії-симбіонти витрачають на фіксацію 1 г атмосферного азоту всього 3—4 г вуглеводів, тоді як вільноіснуючі азотфіксатори використовують на засвоєння тієї ж кількості азоту 50—100 г вуглеводів. Проте не всі бульбочкові бактерії працюють однаково інтенсивно. Висока активність характерна для бактерій у великих бульбочках, розташованих на головному корені.

Бульбочкові бактерії забезпечують азотом рослини навіть на ґрунтах, бідних його доступними формами. Після відмирання бобових рослин або їх частин ґрунт збагачується доступним азотом. Серед представників родини бобових далеко не всі мають бульбочки, їх нараховується не більше 10 %. Але навіть вони розрізняються за інтенсивністю фіксації азоту.

Бульбочки з азотфіксуючими бактеріями зустрічаються не тільки на коренях бобових, але і деяких інших рослин (вільха, лох, обліпіха).

Контрольні запитання та завдання

1. Що спричинило виникнення в рослин органів? Які з вегетативних органів належать до основних?
2. Перелічіть особливості стебла і його функції.
3. Розкажіть, як розвивалися уявлення про будову точки росту пагона і формування з неї всіх його тканин і органів?
4. Який загальний план первинної будови стебла?
5. Порівняйте первинну будову стебла дводольних і однодольних рослин.
6. Розкажіть про стелярну теорію й еволюцію стел стебла.
7. Як у конусі наростання стебла закладається прокамбій?
8. Що ви знаєте про типи закладення прокамбію в дводольних? Як вони пов'язані з будовою стебел?
9. Розкажіть про роботу камбію в стеблі дводольних. Що таке камбіальна зона?
10. Що ви знаєте про вторинну будову стебла трав'янистих рослин?
11. Розкажіть про будову стебла деревних дводольних.
12. Розкажіть про склад вторинного лубу і вторинної деревини.
13. Які сезонні та вікові зміни відбуваються у вторинному лубі й вторинній деревині?
14. Порівняйте вторинну будову хвойних і деревних дводольних.
15. Які ви знаєте атипові форми вторинного приросту в дводольних?
16. Розкажіть про будову видозмінених стебел. Що може бути причиною виникнення видозмін?

17. Як відбувається навколишнє середовище на будові стебел водних рослин?
18. Розкажіть про особливості листка і його взаємозв'язки зі стеблом.
19. Як відбуваються закладення і розвиток листка?
20. Яку будову має пластинка листка?
21. Розкажіть про типи мезофілу.
22. Що ви знаєте про провідну систему листка?
23. Як впливають на будову пластинки листка фактори зовнішнього середовища (світло, температура, вода, положення на рослині)?
24. Розкажіть про будову хвої у зв'язку з пристосуванням її до перенесення зимових умов.
25. Що таке листопад? Яке його значення? У чому полягає підготовка рослин до опадання листків?
26. Порівняйте особливості та функції кореня і стебла.
27. Охарактеризуйте вертикальні зони кореня і розкажіть про його конус наростання.
28. Розкажіть про первинну будову кореня.
29. Як відбувається перехід провідної системи від стеблового типу до кореневого?
30. Як відбувається закладення і розвиток бічних коренів?
31. Дайте характеристику вторинній будові кореня дводольних і порівняйте її з такою стебла.
32. Що ви знаєте про вторинні зміни в коренях однодольних?
33. Розкажіть про метаморфози коренів.
34. Що ви знаєте про мікоризу?

Тести для самоконтролю

1. Згідно з теорією гістогенів, периблема започатковує:
 - а) епідерму;
 - б) центральний циліндр;
 - в) первинну кору;
 - г) серцевину.
2. Крохмаленосна піхва деяких рослин — це видозміна:
 - а) епідерми;
 - б) ендодерми;
 - в) екзодерми;
 - г) перидерми.
3. Непучковий тип будови стебла виникає шляхом відкладання провідних тканин:
 - а) одним кільцем камбію;
 - б) пучковим і міжпучковим камбієм;
 - в) тільки пучковим камбієм;

- г) пучковим і міжпучковим камбієм за умов, що міжпучковий камбій формує дрібні пучки у широких серцевинних променях.
4. Вторинне потовщення у ліан формується за рахунок:
- а) розростання деревини;
 - б) розростання лубу;
 - в) розсічення лубу паренхімою;
 - г) розсічення деревини паренхімою.
5. Листки хвойних містять:
- а) стовпчастий мезофіл;
 - б) губчастий мезофіл;
 - в) водоносну тканину;
 - г) недиференційований мезофіл.
6. Листки водних рослин мають:
- а) товсту кутикулу;
 - б) фотосинтезуючу епідерму;
 - в) розвинену аеренхіму;
 - г) розвинену водозапасаючу тканину.
7. Галуження кореня відбувається:
- а) ендогенно;
 - б) мезогенно;
 - в) екзогенно;
 - г) по-різному.
8. Корені рослин, які ростуть у водному середовищі, відрізняються:
- а) відсутністю корневих волосків;
 - б) більш раннім розвитком корневих волосків;
 - в) наявністю корневих волосків на всьому корені;
 - г) формою корневих волосків.
9. Відкладення запасних поживних речовин у коренеплодах моркви відбувається:
- а) за рахунок додаткових камбіальних кілець;
 - б) у центральному циліндрі;
 - в) у лубі;
 - г) у перидермі.

Список літератури

Билич Г.Л., Катинас Г.С., Назарова Л.В. Цитология: Учебник. — 2-е изд., испр. и доп. — СПб.: Деан, 1999. — 112 с.

Ботаника: Учебник / Курсанов Л.И., Комарницкий Н.А., Раздорский В.Ф., Уранов А.А.; Под общ. ред. Л.В. Кудряшова: В 2 т. — Т. 1: Анатомия и морфология растений. — 7-е изд., испр. и доп. — М.: Просвещение, 1966. — 423 с.

Брайон О.В., Чикаленко В.Г. Анатомія рослин: Підручник. — К.: Вища шк., 1992. — 272 с.

Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3 т. / Пер. с англ.; Под ред. Р. Сопера. — М.: Мир, 1990. — Т. 1. — 368 с.

Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений: В 2 т. / Пер. с англ. — М.: Мир, 1986. — Т. 1. — 393 с.

Лобов В.П., Петров И.А. Хлоропласты. — Киев: Наук. думка, 1987. — 128 с.

Логова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. — М.: Эдиториал УРСС, 2001. — 528 с.

Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2 т. / Пер. с англ. — М.: Мир, 1990.

Сингер М., Берг П. Гены и геномы: В 2 т. / Пер. с англ. — М.: Мир, 1998. — Т. 1. — 373 с.

Стеблянка М.І., Гончарова К.Д., Закорко Н.Г. Ботаніка: Анатомія і морфологія рослин: Навч. посіб./За ред. М.І. Стеблянка. — К.: Вища шк., 1995. — 384 с.

Эзау К. Анатомия семенных растений: В 2 кн. / Пер. с англ. — М.: Мир, 1980.

Ключ до тестів

	№ тесту									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Розділ 1	в, г	б	в	а	б, в	а	а	а, г	б	—
Розділ 2	б	в	а	г	в	в	г	а	в	г
Розділ 3	в	б	а, б	в, г	г	б, в	а	а	в	—

Зміст

Список скорочень	3
Від авторів	4
Вступ	5
Загальна характеристика анатомії рослин	5
Методи дослідження анатомії рослин	6
З історії анатомії рослин.....	6
Значення анатомії рослин та її зв'язок з іншими науками	9
Контрольні запитання та завдання.....	10
Розділ 1. Рослинна клітина	11
Основні відмінності рослинної клітини від тваринної	11
Форма і розмір рослинних клітин	12
Склад рослинної клітини	13
Протопласт	16
Фізико-хімічні властивості протопласта.....	16
Хімічний склад протопласта.....	17
Цитоплазма	19
Матрикс цитоплазми, або цитозоль.....	20
Клітинні органели.....	20
Мембранні органели	20
Плазмалема	21
Тонoplast.....	23
Ендоплазматична сітка.....	23
Плазмодесми	24
Рух цитоплазми.....	25
Корпускулярні органели.....	26
Пластиди	26
Хлоропласти.....	27
Хромопласти	33
Лейкопласти.....	34
Взаємоперетворення пластид.....	35
Мітохондрії	36
Лізосоми	38
Апарат Гольджі.....	39
Концепція ендомембран.....	42
Рибосоми.....	43
Мікротільця (мікрочастинки)	45
Ядро	47
Поділ ядра і клітини.....	51
Продукти життєдіяльності протопласта	58
Запасні поживні речовини.....	58
Вакуолі та клітинний сік.....	62
Осмотичні властивості рослинної клітини	63
Плазмоліз	66
Склад клітинного соку.....	67

Функції вакуолей	70
Клітинна оболонка	71
Склад клітинної оболонки.....	71
Структура клітинної оболонки.....	74
Утворення і ріст клітинної оболонки	78
Пори	78
Фізико-хімічні видозміни клітинної оболонки	79
Мацерація.....	82
Утворення міжклітинників.....	82
Тривалість життя клітини	83
Контрольні запитання та завдання	84
Тести для самоконтролю	85
Розділ 2. Тканини	87
Твірні тканини, або меристеми.....	88
Покривні тканини	91
Механічні тканини	99
Асимілюючі, або фотосинтезуючі, тканини	102
Поглинаючі тканини	103
Запасаючі тканини	107
Провідні тканини	109
Ксилема.....	110
Флоема	118
Видільні тканини.....	124
Система провітрювання	135
Основна паренхіма	137
Провідні пучки	138
Контрольні запитання та завдання	142
Тести для самоконтролю	143
Розділ 3. Вегетативні органи	145
Стебло	145
Конус наростання стебла.....	146
Первинна будова стебла.....	151
Загальний план будови стебла	151
Особливості первинної будови стебла дводольних і однодольних рослин	153
Стелярна теорія	155
Вторинна будова стебел дводольних	156
Утворення прокамбію.....	157
Типи закладення прокамбію й особливості будови стебел	157
Робота камбію	159
Вторинна будова стебел трав'янистих рослин	162
Будова стебла деревних рослин	164
Будова стебел хвойних	174
Атипове вторинне потовщення у дводольних.....	177
Вторинні зміни в стеблах однодольних.....	178
Будова видозмінених стебел	180
Стебла водних рослин.....	183
Листок	184

Розвиток листка	185
Будова пластинки листка	188
Вплив факторів довкілля на будову пластинки листка	197
Світлові й тіньові листки	197
Ярусність у будові листків	198
Листки рослин посушливих місць	199
Листопад	205
Корінь	208
Зони кореня	209
Конус наростання кореня	210
Кореневий чолик	212
Первинна будова кореня	213
Перехід від будови стебла до будови кореня	218
Закладення і розвиток бічних коренів	219
Вторинна будова кореня	221
Вторинні зміни в коренях однодольних	223
Метаморфози коренів	224
Мікориза	227
Контрольні запитання та завдання	230
Тести для самоконтролю	231
Список літератури	233
Ключ до тестів	234