



**К 200-летию Харьковского
национального университета
имени В. Н. Каразина**

Л. А. Красильникова
Ю. А. Садовниченко

АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ

**Растительная клетка, ткани,
вегетативные органы**

*Рекомендовано Министерством образования и науки Украины
как учебное пособие для студентов высших учебных заведений*

Харьков
«Колорит»
2004

ББК 28.56
К 78

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

Переклад з української

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 966-8536-13-4

© Л.О. Красільнікова,
Ю.О. Садовниченко, 2004
© Г.В. Мартиняк, дизайн
обкладинки, 2004
© Видавництво «Колорит», 2004

Список сокращений

АТФ	— аденозинтрифосфорная кислота
ДНК	— дезоксирибонуклеиновая кислота
ДНП	— дезоксирибонуклеопротеин
мРНК	— матричная РНК
НАДФ·Н	— никотинамидадениндинуклеотидфосфат восстановленный
НК	— нуклеиновая кислота
РНК	— рибонуклеиновая кислота
РНП	— рибонуклеопротеин
рРНК	— рибосомальная РНК
ЭПС	— эндоплазматическая сеть
ЭР	— эндоплазматический ретикулум

От авторов

Выход в свет предлагаемого учебного пособия весьма актуален. Последний фундаментальный учебник по анатомии растений для студентов высших учебных заведений биологического профиля авторов А.В. Брайона, В.Г. Чикаленко был издан в Украине в 1992 г. С тех пор биология шагнула далеко вперед, и это не могло остаться без внимания специалистов-биологов. Несмотря на то, что анатомия растений является достаточно консервативной наукой, поскольку данные о внутреннем строении растений накапливались веками, она развивается, проникая в глубь строения растительной клетки, изучая ее функции. Так, недавно были детально исследованы процессы клеточной смерти — апоптоз, конечная дифференцировка и некроз. К тому же анатомам растений приходится ориентироваться на более изученную отрасль — анатомию человека и животных и учитывать современные тенденции ее развития.

Курс анатомии растений является базой для дальнейшего успешного овладения основами ботанических наук (ботаники, физиологии и биохимии растений), так как он дает систематическое представление о внутреннем строении и функциях растительного организма. Без знаний этого курса невозможно изучать систематику, эмбриологию и эволюцию растений, поскольку в нем рассматриваются вопросы формирования различных функций и структур растений в онтогенезе и филогенезе.

Учебное пособие «Анатомия растений» включает в себя три основных раздела: «Растительная клетка», «Ткани» и «Вегетативные органы». Во введении изложены не только цель, задачи, методы и практическое значение анатомии растений, но и дается краткий очерк истории развития этой важной отрасли науки о растениях.

Каждый раздел состоит из системно изложенного теоретического материала и сопровождается вопросами и тестами для самоконтроля. Значительное количество рисунков, схем и таблиц должно способствовать более глубокому изучению дисциплины.

Надеемся, что эта книга будет полезной студентам и преподавателям, а также широкому кругу читателей, которых интересует растительный мир.

Авторы с благодарностью примут все пожелания и замечания относительно содержания учебного пособия.

Введение

Общая характеристика анатомии растений

Анатомия растений изучает внутреннее строение растений, клеток, тканей и вегетативных органов (стеблей, корней и листьев), его закономерности, связь внутренних структур с их функциями, формирование элементов внутреннего строения в онтогенезе и в процессе эволюции растений, влияние на них факторов внешней среды. Анатомия рассматривает растение как единую систему, в которой взаимосвязаны клетки, ткани и органы и взаимодействуют их функции. При этом предметом изучения анатомии растений являются главным образом высшие растения.

Особенности внутреннего строения растений определяются как общими свойствами живого (питание, дыхание, рост и развитие, раздражимость, размножение), характерными для всех живых организмов, так и свойствами, присущими только растениям.

Основным признаком растений является их автотрофность — способность использовать энергию света, за счет которой зеленые растения синтезируют органические вещества из неорганических — CO_2 и H_2O , т. е. осуществляют процесс фотосинтеза. Фотосинтез происходит в особых органеллах растительной клетки — зеленых пластидах — хлоропластах, которые не встречаются в клетках других организмов.

С автотрофным способом питания связан ряд особенностей растений, что отражается на их внутреннем строении. Рассмотрим некоторые из них.

- Для растений характерно высокое отношение площади поверхности тела к его объему, что необходимо для поглощения света и углекислого газа надземной частью растений, а также воды и минеральных веществ — подземной. Это отражается на внутреннем строении: большой поверхности тела требуется опора и транспорт веществ на значительные расстояния. Для этого в растениях существует развитая система механических и проводящих тканей, строение и функции которых изучает анатомия растений.
- Особенностью растений является неограниченный рост, что дает им возможность все время увеличивать поверхность тела и занимать новые площади воздушного и корневого питания. Это значит, что в растениях постоянно присутствуют и функционируют разные виды образовательных тканей, которые являются объектом изучения анатомии растений.

- Растения не способны к активному передвижению в связи с большой поверхностью тела и его расчлененностью. Исключение составляют лишь некоторые водоросли и зооспоры, имеющие жгутики. При неподвижности растений им требуется защита от неблагоприятных условий окружающей среды. К защитным приспособлениям относятся: клеточная оболочка, прочные покровные ткани, вещества, отпугивающие вредителей и накапливающиеся во вместилищах выделительных тканей.
- Благодаря процессу фотосинтеза у растений, в отличие от животных, ассимиляция преобладает над диссимиляцией. В результате этого происходит накопление ими запасных веществ (углеводов, белков, липидов). Анатомия растений изучает формы отложения в запас питательных веществ, строение ассимилирующих и запасющих тканей и органов.
- Растения очень экономно расходуют вещества и энергию и, в отличие от животных, не выделяют продуктов распада, за исключением углекислого газа, который вновь используется в процессе фотосинтеза. У растений нет выделительной системы, а имеющиеся выделительные ткани больше похожи на секреторные или запасющие. Выделение каких-либо веществ растениями связано главным образом с привлечением насекомых-опылителей или защитой от вредителей. Все эти образования также изучает анатомия растений.
- Автотрофность растений выражается не только в фотосинтезе, но и в минеральном питании. Растения поглощают корнями из почвы воду и минеральные вещества и транспортируют их в листья, а из них вниз оттекают ассимиляты — продукты фотосинтеза. Строение тканей, осуществляющих перечисленные процессы (всасывающих, проводящих, фотосинтезирующих), является предметом изучения анатомии растений.

Методы исследования анатомии растений

Основным методом исследования в анатомии растений является микроскопический с использованием световых и электронных микроскопов, а также техники приготовления микроскопических препаратов. Кроме того современная анатомия растений пользуется химическими, биохимическими и физическими методами. Так, методы химии и биохимии позволяют изучать химический состав и функции внутренних структур растений, устанавливать местонахождение конкретных веществ в клетке, а физические — выделять клеточные компоненты (органеллы, мембраны, клеточную оболочку и др.) и выявлять их тончайшее строение (крахмальные зерна, микрофибриллы целлюлозы и др.).

Из истории анатомии растений

Поскольку тончайшее внутреннее строение растительных организмов невозможно рассмотреть простым глазом, анатомия растений как наука могла возникнуть и развиваться только с появлением микроскопа и совершенствованием микроскопической техники.

Изобретенный Галилео Галилеем в самом начале XVII в. микроскоп был достаточно примитивен. Многие ученые улучшали шлифовку линз, а затем рассматривали под микроскопом различные мелкие предметы. Английский ученый-физик Роберт Гук (1635—1703) усовершенствовал свой микроскоп и, желая убедиться в улучшении качества изображения, рассматривал срезы различных объектов, в том числе пробки, древесного угля и живых растений, описывал и зарисовывал увиденное. В своей работе «Микрофотография» в 1665 г. он писал: «Я взял хорошую чистую пробку и острым, как бритва, перочинным ножом отрезал от нее кусок; при этом образовалась чрезвычайно гладкая поверхность, которую я стал очень прилежно изучать под микроскопом. Эта поверхность показалась мне пористой на вид; однако я не мог так хорошо разглядеть ее, чтобы утверждать, что это в самом деле поры... При помощи того же острого перочинного ножа я срезал с упомянутой гладкой поверхности чрезвычайно тонкий слой пробки, поместил его на черное предметное стекло и, направляя на него свет от сильной плосковыпуклой линзы, смог очень четко увидеть, что весь этот слой пронизан порами и напоминает пчелиные соты, но что эти поры имеют различную величину... эти поры, или *клетки*, не очень глубоки, а состоят из множества мелких коробочек, образованных из одной длинной поры, разгороженной своего рода диафрагмами. Подобное строение свойственно не только пробке, при помощи своего микроскопа я обнаружил, что сердцевина бузины или почти любого другого дерева, сердцевина полых стеблей тростника и некоторых других растений — фенхеля, моркови, чертополоха, воросьянки, папоротников и т. п. — имеют примерно тот же рисунок, какой я обнаружил ранее у пробки».

Таким образом, Р. Гук впервые увидел клетки и ввел термин «cellula» — «клетка». Он считал, что главное в клетке — оболочка, хотя видел в живых клетках слизистое содержимое. Однако Р. Гука не считают основоположником анатомии растений, т. к. он не проводил систематического исследования растений, а рассматривал случайные растительные объекты. Но его имя навсегда связано с возникновением термина «клетка» и его рисунок, изображающий клетки пробки, обошел учебники цитологии и анатомии растений всех стран.

Основателями анатомии растений считают английского ученого Неемия Грю (1641—1712) и итальянского — Марчелло Мальпиги (1628—1694). Оба они были врачами, но интересовались растениями

и систематически, независимо друг от друга, изучали их микроскопическое строение. Результаты исследований М. Мальпиги опубликовал в 2-томнике «Представления о растительной анатомии» (1671), а Н. Грю в труде «Начало растительной анатомии» (1671). По их представлениям, внутреннее строение растений складывалось из пузырьков и нитей, что напоминало текстильную ткань. Им принадлежит термин «растительные ткани», который распространен в анатомии растений. Грю и Мальпиги не только описывали увиденные под микроскопом детали строения, но и пытались объяснить их значение для растений. Они ввели в анатомию растений представления о паренхимных и прозенхимных клетках, кольчатые и спиральные сосуды ксилемы назвали трахеями. Последнее связано с их профессиональной деятельностью: они полагали, что трубки-трахеи служат растениям для дыхания. Им принадлежат также представления о двух потоках веществ в растениях.

К концу XVII в. относятся работы голландского исследователя Антони ван Левенгука (1632—1723). Усовершенствованный им микроскоп давал увеличение в 160 раз. С его помощью он рассматривал различные объекты и зарисовывал их. Он впервые увидел бактерии, и его считают основоположником микробиологии. На его рисунках с изображением растительных препаратов видны ядра, хлоропласты, поры, утолщения стенок сосудов. Левенгук тщательно зарисовывал то, что видел под микроскопом, но не всегда мог понять и объяснить увиденное. Основная его работа — «Тайны природы, открытые с помощью совершеннейших микроскопов».

XVIII век не богат открытиями в области анатомии растений. Он прошел под знаком шведского естествоиспытателя Карла Линнея (1707—1778), который впервые последовательно применил бинарную номенклатуру и построил наиболее удачную искусственную классификацию растений, описал около 1500 их видов. К этому периоду относятся исследования К.Ф. Вольфа (1733—1794), обнаружившего мацерацию — разъединение клеток и показавшего, что каждая клетка имеет собственную оболочку. Кроме того, он обратил внимание на верхушку стебля, из которой образуются все ткани и органы надземной части растений. Исследователь заложил основы учения об индивидуальном развитии организмов — онтогенезе.

В XIX в. вновь возник интерес к микроскопическим исследованиям в области анатомии растений. В первой половине XIX в. появлялись одно за другим открытия компонентов внутреннего строения растений. Немецкий ботаник Хуго Моль (1805—1872) различил в клетках живое вещество и водянистую жидкость — клеточный сок, обнаружил поры, кутикулу, чечевички, исследовал утолщение клеточной оболочки и развитие трахей, описал деление клеток, предложил классификацию тканей растений. Чешский естествоиспытатель Ян Пуркине (1787—1869) ввел термин «протоплазма» для обозначения живого вещества клетки

без ядра. Позже живое содержимое растительной клетки А. Ганштейн назвал протопластом. Английский ботаник Роберт Броун (1773—1858) в 1833 г. открыл ядро в клетках орхидей, затем оно было обнаружено во всех растительных клетках. В 1838 г. немецкий ботаник М. Шлейден увидел в ядрах клеток чешуи лука округлые тельца-ядрышки. Русский ботаник Н.И. Железнов (1816—1877) наблюдал деление клеток у водорослей.

Знания в области анатомии, накопленные к середине XIX в., навели на мысль о клеточном строении растений. Впервые ее высказал в своих лекциях по ботанике П.Ф. Горянинов в 1834 г., сделав шаг на пути к созданию клеточной теории.

Основоположниками клеточной теории являются немецкие ученые: ботаник Маттиас Шлейден (1804—1881) и биолог Теодор Шванн (1810—1882). В 1838 г. М. Шлейден опубликовал свой труд «Данные по развитию растений», в котором изложил свои представления о клеточном строении растений. Т. Шванн, прочитав работу Шлейдена, нашел подтверждения своим представлениям о строении животных организмов. На основании собственных исследований и исследований Шлейдена впервые сформулировал главные положения об образовании клеток и едином клеточном строении всех живых организмов. Свои обобщения Шванн опубликовал в работе «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений» (1839), в которой выдвинул следующие положения клеточной теории:

- все живые организмы состоят из клеток;
- клетки животных и растений имеют общие принципы строения;
- жизнедеятельность организмов представляет собой сумму жизнедеятельности всех его клеток.

Позже немецкий исследователь Рудольф Вирхов (1821—1902) добавил к этой теории еще одно очень важное положение: клетки возникают только путем деления исходной клетки, т. е. клетки образуются только из клеток («клетка от клетки»).

Клеточная теория явилась основой для дальнейших анатомических исследований и подробного изучения структуры растительных организмов. Затем были открыты и изучались клеточные органеллы, внутриклеточные мембраны, плазмодесмы, различные типы деления ядра (митоз, мейоз, амитоз), их значение, исследовались структура и функции растительных тканей, структурная организация органов. В 40-х годах XX в. для подробного изучения анатомических структур и прежде всего растительной клетки стали использовать электронные микроскопы различных типов.

В конце XIX — начале XX в. продолжались исследования анатомических структур. Были получены данные о деталях строения протопласта, открыты митохондрии, аппарат Гольджи и другие органеллы.

Исследования второй половины XX в. расширили многие представления о растительной клетке, строении ее органелл, их ультраструктуре, химическом составе и функциях.

Значение анатомии растений и ее связь с другими науками

Анатомия растений тесно связана со всем комплексом ботанических наук. Знания анатомии необходимы при изучении внешнего строения растений (морфология растений), на нее опирается систематика, т. к. для классификации растений требуется учитывать ряд признаков, в том числе и анатомических. Физиология и биохимия растений опираются на знание внутреннего строения растений, поскольку все физиологические и биохимические процессы происходят в определенных структурах — органеллах, клетках, тканях, органах. Экология растений, исследующая взаимоотношения растений с окружающей средой, обращает внимание и на изменения в строении и функциях внутренних структур растительных организмов. Знания анатомии важны и для генетики растений, поскольку генетические признаки организмов могут проявляться и в особенностях их внутренней структуры.

Анатомия растений также связана с небиологическими науками, такими, как химия и физика. Они помогают изучать структуру, состав и функции элементов внутреннего строения растений.

Анатомические исследования ископаемых растений (палеоботаника) дают представления о внутреннем строении растений прошлых геологических периодов, а их анатомические особенности могут служить индикаторами тех или иных полезных ископаемых.

Знания анатомии растений, особенно прочности механических тканей и их расположения в стебле, используют в строительстве и архитектурных проектах (башни, вышки, высокие трубы и др.), при производстве прочных гибких канатов. К анатомии растений прибегают в археологии, при проведении судебных экспертиз, оценке качества растительного сырья и т. д.

Особое значение анатомия растений приобретает тогда, когда в распоряжении исследователей оказывается лишь небольшой фрагмент растения и по нему необходимо восстановить облик целого.

Контрольные вопросы и задания

1. Какими факторами определяются особенности внутреннего строения растений?
2. Назовите основные положения клеточной теории.
3. Какими основными методами пользуется анатомия растений?
4. Каково прикладное значение анатомии растений?

Раздел 1

Растительная клетка

Клетка является единицей строения и жизнедеятельности всех живых организмов. В ней сосредоточены все проявления жизни. Она усваивает вещества и энергию из окружающей среды, дышит, отвечает на раздражение, растет, развивается, размножается путем деления. Клетка характеризуется тонким строением и сложным химическим составом, а также слаженностью процессов жизнедеятельности.

Одноклеточные организмы выполняют все присущие им функции. У многоклеточных организмов группы клеток приспособились к осуществлению одной или нескольких функций, но выполняют их более полно и совершенно. Клетки многоклеточного организма связаны между собой в единую систему.

Основные отличия растительной клетки от животной

Растительные и животные клетки сходны между собой. Однако, несмотря на общность основных структур, они имеют ряд существенных различий, связанных с особенностями строения, жизнедеятельности и образа жизни растений и животных.

Основные отличия растительной клетки от животной состоят в следующем:

- в растительных клетках присутствуют особые органеллы — пластиды, которых нет у животных. В наиболее важных пластидах — хлоропластах осуществляется фотосинтез — процесс, принципиально отличающий растительные организмы от животных;
- растительные клетки всегда окружены прочной твердой оболочкой, которая защищает их от неблагоприятных воздействий внешней среды, придает им форму и прочность;
- растительные клетки характеризуются развитой системой вакуолей с клеточным соком. Вакуоли обеспечивают осмотические свойства клетки — тургор и поступление в них воды;
- растительные клетки связаны между собой цитоплазматическими тяжами — плазмодесмами, которые проходят сквозь твердую клеточную оболочку и объединяют клетки растительного организма в единую систему;
- во многих растительных клетках в различных формах откладываются запасные питательные вещества, чему способствует преобладание у автотрофных растений процессов синтеза над распадом.

Существуют и менее значительные отличия, которые характерны далеко не для всех клеток растений.

У растений есть своя особенность в определении растительной клетки. Дело в том, что в растительном организме обычно присутствуют и мертвые клетки. Особенно много их (до 80 %) в стеблях многолетних растений. В этом случае клеткой называют оболочку, лишенную живого содержимого, но выполняющую в организме определенные функции (опорную, проводящую). Такие клетки образуются в процессе развития в результате отмирания их живого содержимого.

Форма и размер растительных клеток

Форма растительных клеток разнообразна (округлая, кубическая, призматическая, овальная, веретенообразная, звездчатая и т. д.) и зависит от окружающей среды и функции клетки. Свободно живущие клетки чаще имеют округлую, шаровидную или овальную форму (протокочковые водоросли). Однако и у одноклеточных организмов форма клеток может быть сложной и разнообразной (диатомовые водоросли). В тканях растений форма клеток определяется прежде всего давлением окружающих клеток. Самой простой формой клетки в тканях считается призматическая, но чаще клетки имеют форму многогранников, которая определяется их взаимным давлением. Если такие клетки отделяются друг от друга, они становятся округлыми.

В зависимости от формы растительные клетки делят на два типа: паренхимные и прозенхимные (рис. 1). *Паренхимные* клетки имеют более или менее равные величины всех трех измерений (длина, ширина и высота). Наибольший диаметр не более чем в 2—3 раза превышает наименьший. Паренхимными являются клетки образовательной ткани и некоторых постоянных — кожицы, запасочных тканей, сердцевины стебля, основной паренхимы и др. Ткани, состоящие из паренхимных клеток, как правило, живые.

Прозенхимные клетки вытянуты в длину и часто имеют заостренные концы. Длина прозенхимных клеток превышает их ширину



Рис. 1. Форма растительных клеток:
а, б — паренхимные; в, г — прозенхимные

в 5—20 и более раз. Прозенхимные клетки чаще мертвые, лишены живого содержимого. Из них состоят проводящие и механические ткани.

В теле растений встречаются также клетки разнообразной, порой причудливой, формы, например клетки водных растений, губчатой и складчатой паренхимы листа, волосков кожицы, некоторых механических тканей и др.

Размеры растительных клеток очень малы: их можно видеть только под микроскопом. Средний диаметр их колеблется от 10 до 100 мкм. Причем размеры клеток не зависят от размеров растений: крошечные фиалки и подснежники, гигантские эвкалипты и секвойи состоят из клеток приблизительно одинакового размера. Однако в теле растений встречаются клетки, величина которых отклоняется от средних размеров в ту или иную сторону. Так, клетки образовательной ткани обычно более мелкие — 5—8 мкм, а клетки запасющих тканей в сердцевине стебля и в мякоти сочных плодов (яблоко, арбуз, цитрусовые), наоборот, велики — 0,2—1 мм, их можно видеть невооруженным глазом. Большой длиной отличаются прозенхимные клетки — волокна. Так, волокна льна в длину достигают 4 см, хлопчатника — 5 см, крапивы обыкновенной — 8 см, рами (китайской крапивы) — 22 см. Однако в поперечнике они имеют обычные клеточные размеры — 50—100 мкм, что не позволяет увидеть их простым глазом. Наибольшую длину, до нескольких метров, имеют млечники древесных растений.

Почему у живых клеток растений такие размеры? Могут ли они быть намного больше или меньше? Нижняя граница величины клеток связана с тем, что для процессов жизнедеятельности они должны содержать хотя бы минимальный набор молекул и прежде всего макромолекул, величина которых складывается из размеров составляющих их атомов (С, Н, О, N и т. д.).

Верхний предел размеров клеток ограничивается законами физики, определяющими скорость диффузии молекул, растворенных в водной среде. Для непрерывного протекания метаболических процессов в различных частях клетки необходимо постоянное и бесперебойное поступление в них питательных и регуляторных веществ, которые передвигаются по клетке путем диффузии. Удлинение пути диффузии может привести к нарушению непрерывности обменных процессов и их дезорганизации. В крупных клетках сокращение пути молекул до места реакции достигается присутствием органелл и делением цитоплазмы на участки мембранами эндоплазматической сети (ЭПС).

Еще одной ограничивающей причиной является оптимальное соотношение площади поверхности и объема клетки. Малые размеры клеток обеспечивают относительно большую поверхность по сравнению с их объемом, что, очевидно, является оптимальным для проникновения в клетку нужного числа молекул питательных веществ и кислорода в единицу времени.

Состав растительной клетки

Взрослая растительная клетка обычно состоит из трех частей:

- плотной эластичной оболочки, окружающей клетку снаружи;
- протопласта — живого содержимого клетки, прижатого в виде тонкого слоя к клеточной оболочке;
- вакуоли — полости, занимающей центральную часть клетки и заполненной водянистым клеточным соком.

Протопласт, или живое содержимое клетки, — ее основной, наиболее важный компонент, состоящий из совокупности клеточных органелл (ядро, эндоплазматическая сеть, пластиды, митохондрии, лизосомы, диктиосомы, рибосомы и др.).

Клеточная оболочка и вакуоли являются продуктами жизнедеятельности протопласта, его производными и появляются на определенном этапе развития клетки. К продуктам жизнедеятельности относятся также различные включения (капельки жира, крахмальные зерна, кристаллы и др.), которые являются запасными питательными веществами или продуктами клеточного метаболизма (рис. 2).

Протопласт состоит из двух частей: ядра и цитоплазмы, которая, в свою очередь, включает корпускулярные и мембранные органеллы, погруженные в основное вещество — матрикс, или цитозоль.

Органеллы — это структурированные элементы цитоплазмы, выполняющие в клетках определенные функции, связанные с их

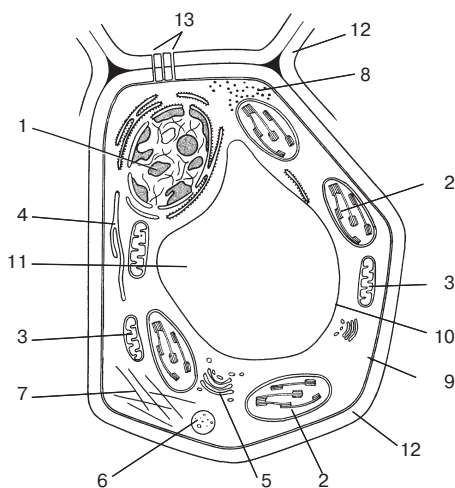


Рис. 2. Схема строения растительной клетки:

1 — ядро; 2 — хлоропласты; 3 — митохондрии; 4 — эндоплазматический ретикулум; 5 — аппарат Гольджи; 6 — лизосома; 7 — микротрубочки; 8 — рибосомы; 9 — плазмалемма; 10 — тонопласт; 11 — вакуоль; 12 — клеточная оболочка; 13 — поры

жизнедеятельностью. *Корпускулярные органеллы* имеют вполне определенную форму (округлую, овальную, дисковидную, палочковидную, нитевидную и др.). К корпускулярным органеллам можно отнести ядро, пластиды, митохондрии, лизосомы, рибосомы, микротельца. *Мембранные органеллы* состоят из совокупности мембран и не имеют строго очерченной формы (ЭПС, плазмалемма, тонопласт). Аппарат Гольджи — органелла, которая сочетает в себе признаки как корпускулярной, так и мембранной структуры.

Среди перечисленных клеточных органелл большинство являются общими для растений и животных, но есть и специальные, характерные только для растительных организмов. К последним относятся пластиды и некоторые микротельца (пероксисомы, глиоксисомы). Продукты жизнедеятельности протопласта — тоже чисто растительные компоненты клетки (клеточная оболочка, вакуоли, накопление запасных питательных веществ).

Не все перечисленные выше органеллы присутствуют в каждой клетке. Здесь приведен состав некоторой обобщенной клетки, с которой сходны клетки фотосинтезирующих тканей. Он представлен на схеме (рис. 3), где отмечены компоненты, характерные только для растительных клеток.

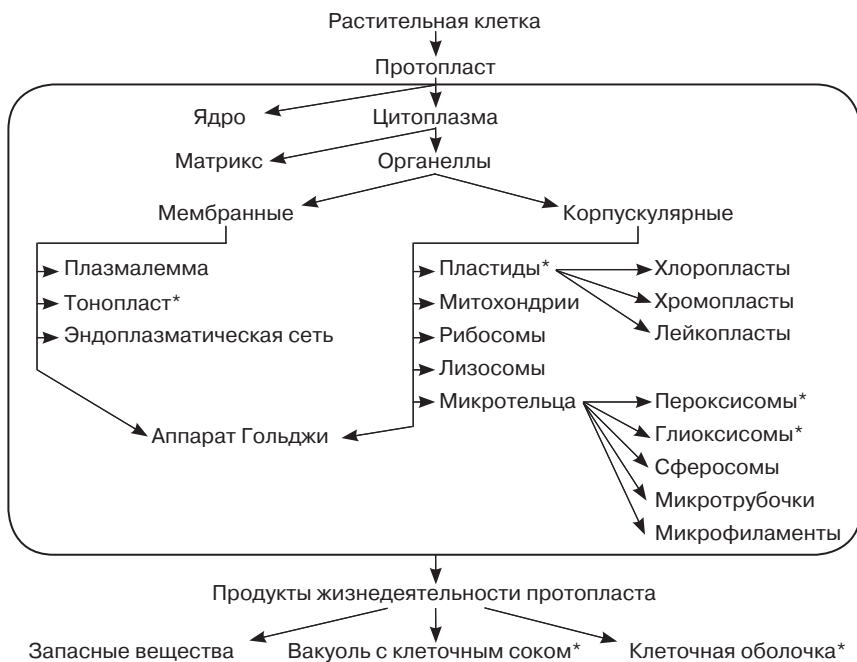


Рис. 3. Основные структурные компоненты растительной клетки

Примечание: * — встречаются только в растительной клетке

ПРОТОПЛАСТ

Физико-химические свойства протопласта

Протопласт — живое содержимое клетки, он бесцветен и прозрачен. Под микроскопом выглядит как пустота, поскольку коэффициент его преломления ($K = 1,40$) близок к воде ($K = 1,33$). Он очень эластичен. С помощью микроманипулятора его можно растянуть в очень тонкую нить, после чего он снова принимает свою прежнюю форму. В опытах с плазмолизом отдельные участки протопласта могут вытягиваться в тонкие нити.

Вязкость протопласта в разных растениях неодинакова. В среднем она превышает вязкость воды в растительных клетках в 12—20 раз, у водных растений — лишь в 5—6. Вязкость и эластичность зависят от жизнедеятельности клетки и могут изменяться с возрастом и под действием внешних факторов.

Протопласт представляет собой *гидрофильный коллоид*. Коллоидная система предполагает наличие двух компонентов: *дисперсионной среды* (в протопласте это вода) и *дисперсной фазы* (частицы в мелко раздробленном состоянии). Размер частиц дисперсной фазы от 0,001 до 0,1 мкм. Они могут состоять из ряда молекул. В протопласте живой клетки присутствуют различные органические вещества (белки, полисахариды, нуклеиновые кислоты), имеющие крупные молекулы (макромолекулы), размеры которых позволяют им образовывать коллоидные системы в молекулярном состоянии. Коллоидные частицы обычно несут электрический заряд и притягивают диполи воды, которые образуют вокруг частиц слои — гидратные оболочки. Гидратированные коллоидные частицы называют *мицеллами*. Благодаря гидратным оболочкам мицеллы удерживаются в воде во взвешенном состоянии.

Коллоиды протопласта могут находиться в состоянии жидкого золя, а при частичной потере гидратных оболочек — студенистого геля. Эти состояния обратимы: золь \leftrightarrow гель. Консистенция протопласта может изменяться от водянистого золя в клетках с активной жизнедеятельностью до плотностуденистого и даже твердого геля в покоящихся клетках. Например, в сухих семенах протопласт находится в состоянии твердого геля. При прорастании коллоиды протопласта набухают и разжижаются. Кроме того, коллоиды в различных участках протопласта могут находиться в разном состоянии. Так, матрикс цитоплазмы обычно находится в состоянии золя, а мембраны ЭПС — геля.

При потере мицеллами гидратных оболочек происходит коагуляция коллоидов: коллоидные частицы слипаются и выпадают в осадок. Нарушение коллоидного состояния может быть вызвано добавлением электролитов, определенных ядов, действием высоких температур и др. В некоторых случаях коагуляция бывает обратимой: потерявшие гид-

ратные оболочки коллоидные частицы вновь притягивают воду, гидратируются и происходит набухание коллоидов.

У большинства растений коллоиды протопласта необратимо коагулируют при температуре 50—70 °С, что приводит к гибели всего организма. Однако кактусы без вреда выдерживают нагревание солнцем до 50—60 °С. Некоторые сине-зеленые водоросли живут в горячих источниках с температурой 60—90 °С, а покоящиеся семена ряда растений переносят температуру 80—100 °С.

Химический состав протопласта

Протопласт представляет собой сложный комплекс веществ, разнообразие и высокая реакционная способность которых создают большие возможности для осуществления в клетке многочисленных реакций метаболизма.

Химический состав протопласта растительных клеток определить достаточно трудно. При подготовке к анализу приходится разрушать клетку, а это, в свою очередь, приводит к нарушению естественной структуры клеточных органелл. При этом ферментативным или просто химическим путем могут образовываться новые вещества или, наоборот, разрушаться существующие в протопласте неустойчивые соединения. Кроме того, значительные трудности представляет разрушение прочных клеточных оболочек и отделение их от живого содержимого. Однако постепенно эти трудности были преодолены.

В настоящее время принято считать, что протопласт растительных клеток имеет следующий средний химический состав:

- вода — 60—90 %,
- белки — 10—20 %,
- липиды — 2—3 %,
- углеводы — 1—2 %,
- минеральные вещества — 1 %.

Таким образом, *вода* составляет основную массу веществ протопласта. Это касается клеток с активной жизнедеятельностью, а в покоящихся (семена, споры) воды значительно меньше — до 5—15 %. Вода является средой для большинства химических реакций, протекающих в клетке. В протопласте она может находиться в свободном состоянии в виде растворителя и в связанном с полярными группами молекул различных веществ.

Белки являются химической основой всех органелл протопласта. Общее содержание белков в его сухом веществе может достигать 70 %. Белки — высокомолекулярные вещества, состоящие из аминокислот, связанных пептидными связями. Молекулярная масса белков велика — от десятков тысяч до нескольких миллионов. Белки выполняют в клетке ряд функций.

- Структурная. Белки участвуют в построении клеточных органелл.
- Ферментативная. Все ферменты — белки.
- Транспортная. Специальные белки-переносчики транспортируют вещества через плазматическую мембрану.
- Регуляторная. Например, белки-гистоны регулируют активность ДНК.
- Запасная. В растительных клетках белки могут откладываться в запас.

Белки делят на две группы — *простые* и *сложные*. Молекулы простых белков состоят только из аминокислот. К ним относятся: альбумины, глобулины, гистоны и др. Сложные белки в составе своих молекул содержат наряду с аминокислотами простетическую группу — вещество небелковой природы. В зависимости от природы простетической группы сложные белки подразделяют на липопротеины, гликопротеины, хромопротеины и нуклеопротеины. В состав липопротеинов в качестве небелковой части входят жироподобные вещества. Липопротеины образуют все внутриклеточные мембраны. Гликопротеины наряду с аминокислотами содержат сахара (глюкозу, галактозу, ксилозу и др.). Среди гликопротеинов встречаются мембранные белки, ферменты и т. д. Хромопротеины имеют в своем составе окрашенный компонент. Примером может служить комплекс белка с хлорофиллом или с каротиноидами. Особо важной группой сложных белков являются нуклеопротеины. В их состав входят нуклеиновые кислоты (РНК и ДНК), функции которых связаны с передачей наследственной информации и биосинтезом белка.

Липиды (жиры) представлены собственно жирами — триглицеридами и жироподобными веществами. Жиры — триглицериды — это сложные эфиры трехатомного спирта глицерина и жирных кислот с числом углеродных атомов чаще 16 и 18 (C_{16} и C_{18}). Они являются запасными энергетическими веществами клетки. В молекулах жироподобных веществ, кроме глицерина и жирных кислот, содержатся некоторые азотистые соединения, фосфор, сахара или сера, в зависимости от которых различают фосфо-, глико- или сульфоллипиды. Жироподобные вещества входят в состав сложных белков-липопротеинов, образующих липопротеиновые мембраны клетки.

Углеводы растительной клетки делят на две группы: *моносахариды* и *полисахариды*. Моносахариды — это простые низкомолекулярные углеводы — сахара. Их классифицируют по числу углеродных атомов в молекуле (C_3 — C_9). В протопласте больше всего содержится моносахаридов с пятью и шестью углеродными атомами. Первые называют пентозами (ксилоза, рибоза), вторые — гексозами (глюкоза, фруктоза, галактоза). Моносахариды являются энергетическими веществами клетки, а также входят в состав полисахаридов в качестве мономеров.

Полисахариды — сложные углеводы. Их молекулы состоят из нескольких (двух, трех) или многих остатков моносахаридов. Первые из них получили название олигосахариды (сахароза, мальтоза), вторые — высшие полисахариды (крахмал, клетчатка, полуклетчатка, пектины, инулин и др.). Высшие полисахариды — высокомолекулярные вещества. Их основные функции — запасная (крахмал, инулин) и опорная (клетчатка, полуклетчатка, пектины).

В протопласте также содержится много других органических веществ: витамины, аминокислоты, нуклеотиды, регуляторы роста, органические кислоты и т. д.

Минеральные (неорганические) вещества обычно содержатся в протопласте в виде солей или в соединении с органическими веществами (белками, аминокислотами, липидами, углеводами и др.). Минеральные вещества, которые есть в протопласте в достаточно больших количествах, называют макроэлементами. Это — фосфор, калий, кальций, сера и магний. Других минеральных веществ — микроэлементов (железо, медь, цинк, марганец, бор, кобальт, натрий, хлор и др.) очень мало, но они необходимы для нормальной жизнедеятельности клеток.

Цитоплазма

Часть протопласта растительной клетки, за исключением ядра, сначала получила название «протоплазма», его ввел Я. Пуркине в 1840 г. Позже Р. Келликер в 1856 г. предложил другое название — «цитоплазма». Они равнозначны, но в настоящее время более распространен термин «цитоплазма».

Ученые всегда интересовались структурой *цитоплазмы*. Вначале ее считали однородной и бесструктурной. Затем по мере усовершенствования микроскопической техники стали применять фиксацию и окраску препаратов. Методы были еще несовершенны: фиксация приводила к коагуляции коллоидов цитоплазмы, а красители неравномерно адсорбировались на частицах осадка. При рассмотрении таких препаратов под микроскопом была видна определенная картина расположения окрашенных частиц. На основе увиденного ученые XIX в. создавали различные теории строения цитоплазмы. Таких теорий в то время было много. Вот некоторые из них.

Нитчатая теория Фромана утверждала, что цитоплазма представляет собой массу переплетенных нитей. Гранулярная теория и ее автор Альтман предполагали, что цитоплазма состоит из частиц — гранул различной величины. Губчатая, или сетчатая, теория английского микробиолога А. Флеминга постулировала, что цитоплазма представляет собой ячеистую сеть, напоминающую губку. Бючли в своей теории утверждал, что цитоплазма имеет ячеистое строение. Он даже пытался создать модель цитоплазмы: растирал поташ с оливковым маслом, а за-

тем взбалтывал эту массу в воде. Однако все эти теории основывались на *артефактах* — структурах, которые не существовали в действительности, а появлялись в результате несовершенных методов фиксации и окраски препаратов.

Исследования структуры цитоплазмы продолжалось. Для этого использовали не только микроскопическую технику, но и биохимические методы, изучали состав цитоплазмы, ее проницаемость. Полученные данные позволили заключить, что в цитоплазме можно выделить три слоя: 1 — плазмалемма, 2 — мезоплазма, 3 — тонопласт (рис. 4).

Наружный слой, примыкающий к клеточной оболочке, — *плазмалемма* — очень тонкий, содержит много липидов, мицеллы в нем расположены упорядоченно и строго ориентированы. Органелл в этом слое нет. Средний слой — *мезоплазма* — наиболее мощный, мицеллы здесь расположены беспорядочно. Он содержит все клеточные органеллы. Третий слой — *тонопласт* — окружает вакуоль. Он подобен плазмалемме. Плазмалемма и тонопласт определяют в основном проницаемость цитоплазмы.

Позже было установлено, что плазмалемма представляет собой плазматическую мембрану, снаружи окружающую цитоплазму, а тонопласт — мембрану, ограничивающую вакуоль. Термины «плазмалемма» и «тонопласт» сохранились до настоящего времени.

Современные представления о строении цитоплазмы и ее органелл были получены благодаря электронно-микроскопическим исследованиям, а также использованию химических, биохимических и физических методов.

Матрикс цитоплазмы, или цитозоль

Матрикс — это основное вещество цитоплазмы, его еще называют цитозоль, гиалоплазма (от греч. «*гиалос*» — стекло). Он представляет собой коллоидную систему с большим количеством воды (до 90 %). Матрикс состоит из однородной части, тонких нитей и мельчайших

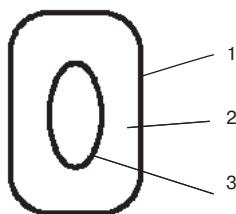


Рис. 4. Три слоя цитоплазмы:
1 — плазмалемма; 2 — мезоплазма; 3 — тонопласт

гранул. Предполагают, что нити являются цепочками структурных белков, а гранулы — рибосомами. В матриксе содержится большое количество белков-ферментов. В него погружены все клеточные органеллы, включая ядро. Функции матрикса — объединение и взаимосвязь всех органелл, транспорт веществ между ними, осуществление многочисленных ферментативных процессов (гликолиз, синтез липидов, начальные этапы синтеза белка и т. д.). Матриксы всех клеток взаимосвязаны посредством плазмодесмы.

В последнее время сформировалось несколько иное представление о матриксе цитоплазмы. Под электронным микроскопом сначала у животных клеток, а потом и у растительных обнаружили в матриксе трехмерную решетку, построенную из тонких нитей диаметром 3—6 нм и заполняющую всю клетку. Решетка получила название *микротрабекулярной*. Она делит матрикс на две фазы: обогащенную белком — тяжи решетки и водой — ее ячейки. При этом решетка имеет консистенцию геля, что противоречит второму названию матрикса — цитозоль. Все клеточные органеллы прикреплены к тяжам решетки, что способствует связи между ними. Считают также, что решетка направляет внутриклеточный транспорт.

Клеточные органеллы

Мембранные органеллы

К органеллам относятся: плазмалемма, тонопласт, эндоплазматическая сеть, или эндоплазматический ретикулум.

Мембраны растительных клеток, как и все природные липопротеиновые мембраны, состоят из двойного слоя липидов, в который погружены белковые глобулы. Липидный компонент мембран представлен жироподобными веществами — фосфолипидами, гликолипидами, стероидами и др. Белки мембран делятся на *периферийные*, расположенные на поверхности липидного слоя, и *интегральные*, глубоко погруженные в липидный бислой. Последние, в свою очередь, можно разделить на три типа: 1) белки, погруженные в липиды с одной стороны мембраны; 2) белки, пронизывающие бислой насквозь; 3) белки, которые полностью погружены в липиды, спрятаны в них (рис. 5).

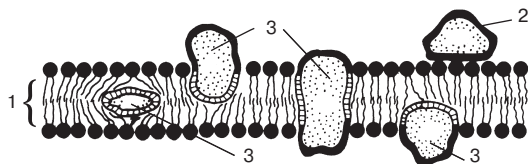


Рис. 5. Схема строения липопротеиновой мембраны:
1 — липидный бислой; 2 — периферийный белок; 3 — интегральные белки

Плазмалемма

Плазмалемма — это плазматическая мембрана, окружающая снаружи протопласт и примыкающая к клеточной оболочке. Плазмалемма может образовывать впячивания (инвагинации). У некоторых клеток таких впячиваний много, их называют лабиринтом, они увеличивают поверхность наружной мембраны.

Плазмалемма представляет собой обычную липопротеиновую мембрану. Отличается она от мембран ЭПС несколько меньшей толщиной и тем, что к ней не прикрепляются рибосомы. Основные функции плазмалеммы: 1) обмен веществ между клеткой и окружающей средой; 2) синтез целлюлозы; 3) участие в осмотических свойствах клетки; 4) восприятие раздражения; 5) связь между клетками. Рассмотрим эти функции подробнее.

1. Обмен веществ между клеткой и окружающей средой осуществляется с помощью различных механизмов транспорта через плазмалемму. Существуют пассивный и активный виды транспорта. Пассивный транспорт веществ происходит путем диффузии по градиенту концентрации и не требует затрат энергии. Виды пассивного транспорта:

- вещества, растворимые в липидах, диффундируют через липидный слой. Примером служит углекислый газ, он растворим в липидах;
- вещества, растворимые в воде, проходят через мембрану в тех местах, где она пронизана белком;
- диффузия веществ из клетки в клетку может идти по плазмодесмам.

Активный транспорт происходит с помощью белков-переносчиков, встроенных в плазматическую мембрану. Эти белки связываются с веществом, переносят его через мембрану и выделяют в цитоплазму. Этот процесс осуществляется с затратой энергии и против градиента концентрации.

Существует еще один вид транспорта веществ в клетку и из клетки — эндо- и экзоцитоз.

При *эндоцитозе* определенное вещество (твердая частица или коллоидный раствор) подходит к плазмалемме, которая образует впячивание. Впячивание отшнуровывается внутрь цитоплазмы в виде пузырька, образованного мембраной. Затем мембрана пузырька разрывается или распадается, и вещество оказывается в цитоплазме (рис. 6). Так в клетку попадают вещества или частицы, которые не могут проникнуть через мембрану.

Экзоцитоз — процесс, обратный эндоцитозу. Пузырек, окруженный мембраной и содержащий вещество, которое должно выйти из клетки, подходит изнутри к плазмалемме. Мембрана пузырька встраивается в нее как впячивание. Вещество выходит из открытого пузырька наружу, а его мембрана встраивается в плазмалемму в виде ее участка.

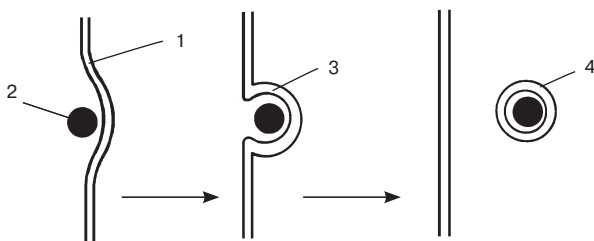


Рис. 6. Схема эндоцитоза:

1 — плазмалемма; 2 — частица, поступающая в клетку; 3 — инвагинация в плазмалемме; 4 — частица, окруженная мембраной, в цитоплазме

Путем экзоцитоза выходят из цитоплазмы растительной клетки вещества матрикса оболочки.

2. В наружную поверхность плазмалеммы погружены белковые глобулы диаметром около 15 нм. Это комплексы ферментов, которые осуществляют синтез главного вещества клеточной оболочки — целлюлозы. Причем в них образуются не отдельные молекулы целлюлозы, а их пучки — микрофибриллы, которые поступают в клеточную оболочку.

3. В осмотических свойствах растительных клеток, о которых речь пойдет позже, важную роль играет полупроницаемая мембрана. Именно такой мембраной и является плазмалемма. Она избирательно пропускает в клетку и из клетки вещества, что связано с механизмами транспорта.

4. Плазмалемма является наружным слоем живого содержимого клетки и воспринимает раздражение, превращая его в возбуждение, передача которого может быть связана со следующей функцией этой мембраны.

5. Плазматические мембраны всех живых клеток растения связаны между собой с помощью плазмодесм.

Тонoplast

Тонoplast — мембрана, окружающая вакуоль и отделяющая ее от цитоплазмы. Тонoplast по строению во многом сходен с плазмалеммой: имеет приблизительно ту же толщину, механизмы транспорта веществ — пассивные и активные, а также может сливаться с пузырьками, окруженными мембранами и содержащими вещества, поступающие в вакуоль (по типу экзоцитоза).

Однако тонoplast несколько отличается от плазмалеммы как по структуре, так и по проницаемости. На электронных микрофотографиях тонoplast окрашен более интенсивно и иногда выглядит толще

плазмалеммы. В тонопласте обнаружены механизмы активного транспорта ионов, что, очевидно, связано с поддержанием их определенной концентрации в цитоплазме.

Эндоплазматическая сеть

Эндоплазматическая сеть, или *эндоплазматический ретикулум* (от лат. *reticulum* — сеть), представляет собой систему канальцев, пузырьков и цистерн, ограниченных липопротеиновыми мембранами. Вся эта мембранная система погружена в матрикс цитоплазмы.

Эндоплазматический ретикулум (ЭР) имеется в клетках всех растений от низших до высших. Интенсивность его развития зависит от степени дифференцировки клетки и ее активности. У молодых и мало дифференцированных клеток эндоплазматическая сеть развита слабо, у взрослых клеток с активной жизнедеятельностью значительно увеличивается количество мембранных структур в цитоплазме.

Различают шероховатую, или гранулярную, и гладкую эндоплазматическую сеть. На поверхности шероховатой сети находится большое количество гранул-рибосом. Шероховатая сеть чаще состоит из пузырьков и цистерн — более крупных уплощенных мешочкообразных пузырьков. Шероховатый ретикулум характерен для клеток, в которых происходит интенсивный синтез белка. При этом белковые молекулы, синтезируемые рибосомами на шероховатой сети, попадают внутрь пузырьков и цистерн и могут транспортироваться по ЭР. В процессе транспортировки молекулы белка могут претерпевать изменения: присоединять фосфор, сахара и т. д.

Гладкая ЭПС не несет рибосом на поверхности своих мембран. Чаще она состоит из трубчатых удлинённых канальцев. На гладких мембранах в основном синтезируются липиды и углеводы. Шероховатая и гладкая сеть могут присутствовать в одной и той же клетке.

В растительных клетках, в отличие от животных, эндоплазматическая сеть не образует плотных скоплений, а рибосомы на шероховатых мембранах расположены более рыхло.

Рассмотрим функции эндоплазматической сети в растительных клетках.

- **Компартментализация.** ЭПС делит клетку на участки — компартменты. Это очень важно для протекания различных реакций и процессов метаболизма в отдельных участках клетки. Кроме того, компартментализация сокращает путь диффундирующих веществ.
- ЭПС образует внутри клетки большую поверхность для протекания различных реакций и процессов.
- **Синтетическая функция.** На мембранах ЭПС происходят синтетические процессы: на шероховатых мембранах осуществляется синтез белка, на гладких — углеводов и липидов.

- По каналцам ЭПС проходит внутриклеточный транспорт веществ (белков, липидов, углеводов и др.).
- ЭПС участвует в образовании мембран некоторых органелл (аппарат Гольджи, сферосомы и др.).
- ЭПС всех живых клеток растительного организма связаны в единую систему с помощью плазмодесм.

Плазмодесмы

Плазмодесмы — это цитоплазматические тяжи, соединяющие две соседние клетки. Они были открыты в 1881 г. российским ботаником И.Н. Горожанкиным. Однако тонкое строение плазмодесм смогли рассмотреть только под электронным микроскопом.

Цитоплазматические тяжи проходят через тончайшие плазмодесменные каналцы, пронизывающие клеточные оболочки двух соседних клеток. Диаметр таких каналцев от 30 до 60 нм. Плазмодесменные каналцы выстланы плазмалеммой, непрерывно переходящей из одной клетки в другую. Внутри каналца проходит матрикс, также соединяющий две соседние клетки. В центре каналца находится десмотрубочка, образованная из спирально расположенных белковых субъединиц. Десмотрубочка связана с каналцами ЭПС соседних клеток, соединяет их (рис. 7). Таким образом, плазмодесмы объединяют все живые клетки растения в единую живую систему — *симпласт*. Она способствует передвижению веществ из клетки в клетку. Размеры плазмодесм не позволяют им пропускать органеллы и макромолекулы, а вода и низкомолекулярные вещества могут свободно перемещаться, используя как матрикс, так и мембраны ЭПС. В растениях можно выделить еще одну систему — *апопласт*. Это мертвая система. Она объединяет клеточные стенки, межклетники и полости мертвых клеток. Апопласт находится

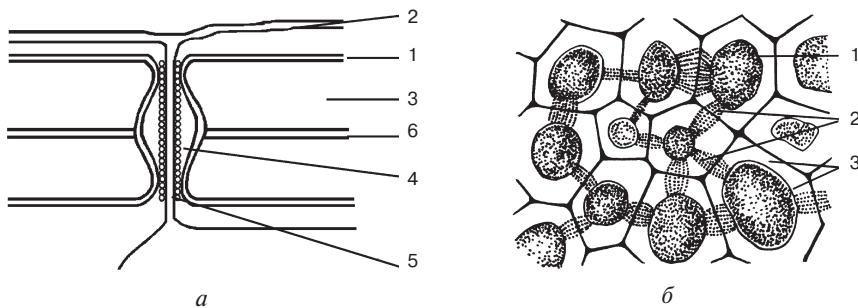


Рис. 7. Плазмодесмы:

а — схема строения плазмодесмы: 1 — плазмалемма; 2 — ЭР; 3 — клеточная оболочка; 4 — матрикс цитоплазмы; 5 — десмотрубочка; 6 — срединная пластинка; *б* — плазмодесмы в клетках эндосперма хурмы: 1 — протопласт; 2 — плазмодесмы; 3 — клеточная оболочка

снаружи от плазмалеммы. Он также используется растением для транспорта веществ.

Говоря об объединении клеток растения с помощью плазмодесм, следует еще раз подчеркнуть, что объединяющую роль здесь играют плазмалемма, матрикс цитоплазмы и ЭПС.

Плазмодесмы могут располагаться в клеточной оболочке поодиночке или группами. Скопление плазмодесм называют *плазмодесменными полями*. Они встречаются в оболочках клеток, между которыми активно происходит транспорт веществ.

Движение цитоплазмы

Всем растительным клеткам свойственно движение цитоплазмы. Однако скорость движения в различных клетках неодинакова и часто так мала, что перемещение цитоплазмы можно наблюдать далеко не во всех клетках. Кроме того, цитоплазма бесцветна, поэтому о ее движении судят по перемещению органелл и включений, которые она увлекает и которые хорошо видны под микроскопом (пластиды, митохондрии, капельки жира, крахмальные зерна и др.). Различают два основных типа движения: вращательное, или циклоз, и струйчатое.

Вращательное движение наблюдается в клетках, у которых центральная часть занята вакуолей, а протопласт прижат к клеточной оболочке, при этом цитоплазма перемещается в одном направлении по часовой или против часовой стрелки вокруг вакуоли. Скорость движения непостоянна: она то увеличивается, то уменьшается. Может также изменяться направление движения на противоположное. Вращательное движение хорошо просматривается в клетках листьев водных растений (элодеи, валлиснерии, нителлы, хары и т. д.), в клетках корневых волосков, пыльцевых трубок и т. д. (рис. 8).

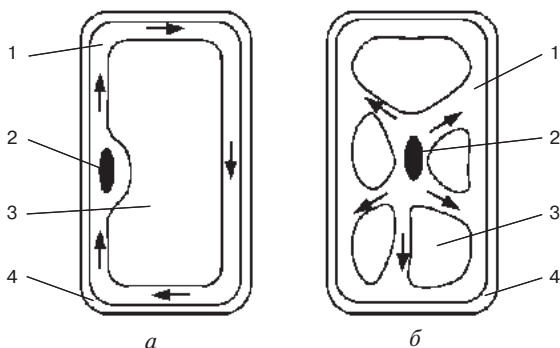


Рис. 8. Движение цитоплазмы: *а* — вращательное (циклоз); *б* — струйчатое; 1 — цитоплазма; 2 — ядро; 3 — вакуоль; 4 — клеточная оболочка

Струйчатое движение цитоплазмы происходит в клетках, в которых ядро находится в центре и окружено цитоплазмой. При этом через вакуоль тянутся цитоплазматические тяжи, соединяющие участок цитоплазмы вокруг ядра и ее пристенный слой. Цитоплазма движется тонкими струйками через вакуоль. Направление движения в разных струйках различное и время от времени меняется на обратное. Иногда в одном тяже струйки движутся в противоположных направлениях. Некоторые цитоплазматические тяжи постепенно истончаются и исчезают совсем. В других местах вакуоли появляются новые тяжи. Струйчатое движение обнаруживается в волосках молодых побегов тыквы, тычиночных нитей традесканции и т. д.

На скорость движения цитоплазмы влияют различные факторы. Так, скорость увеличивается под действием света, при повышенной температуре, повреждении соседних клеток. Движение цитоплазмы, очевидно, способствует транспорту веществ в клетке. Однако до конца роль этого процесса еще не изучена.

Корпускулярные органеллы

Пластиды

Пластиды — это органеллы, характерные только для растительных клеток и присутствующие в клетках всех органов растений: в стеблях, корнях, листьях, цветках. Немецкий ученый А. Ф. В. Шимпер (1856—1901) в 1885 г. разделил пластиды на три группы в зависимости от окраски: хлоропласты — зеленые пластиды; хромопласты — желтые, оранжевые или красные; лейкопласты — бесцветные.

Обычно в клетке встречаются пластиды только одного типа. Все пластиды имеют общие черты строения. По форме они чаще всего округлые, овальные, дисковидные. Снаружи их окружает оболочка из двух липопротеиновых мембран. Внутри находится основное вещество — матрикс, который в пластидах называют стромой. Пластиды различаются компонентами, погруженными в строму. При этом в матриксе почти всех пластид имеются мембранные структуры, хотя степень их развития различна. Пластиды, как и митохондрии, имеют собственную ДНК. К пластидам иногда относят пропластиды и этиопласты, являющиеся предшественниками этих органелл.

Хлоропласты

Хлоропласты — наиболее изученные и имеющие наибольшее значение пластиды. Благодаря им растения имеют зеленую окраску, а человек и животные — пищу и кислород для дыхания.

Хлоропласты встречаются почти во всех клетках надземных органов растений, куда проникает свет. Отсутствуют, как правило, в клетках корней.

Эти пластиды впервые увидел А. Левенгук в 1676 г. Однако он не придал им значения, но отразил их на рисунках в своих работах. Гораздо позже в 1842 г. Х. Г. Моль описал клеточные структуры, содержащие хлорофилл. Термин «хлоропласты» принадлежит Шимперу.

Хлоропласты присутствуют во всех зеленых фотосинтезирующих клетках растений. Их нет только у сине-зеленых водорослей (цианобактерий), вернее нет структурно оформленных зеленых пластид. Их функции в клетках сине-зеленых водорослей выполняет скопление мембран, содержащих хлорофилл и осуществляющих фотосинтез.

Хлоропласты высших растений имеют округлую, овальную, дисковидную форму. Их размеры колеблются в незначительных пределах: длина — 3—9 мкм, ширина — 3—5 мкм, толщина — около 1 мкм. Обычно в клетке содержится от 20 до 50 хлоропластов. Например, в клетках листьев в среднем присутствуют у пшеницы — 25, гороха — 40, клеверины — 36, элодеи — 30, яблони — 50 хлоропластов. При этом более крупных хлоропластов в клетке обычно меньше, а мелких — больше.

У низших растений роль фотосинтезирующего аппарата выполняют хроматофоры. Как правило, они больших размеров, и в клетке их содержится всего один или несколько. Форма хроматофоров необычна и причудлива (звездчатая, ленточная, ребристая, цилиндрическая и др.). Например, у водоросли мужожии имеется один, а у кластридии — два пластинчатых хроматофора, у хламидомонады — один чашевидный, а у спиригиры — от одного до 12 ленточных.

Хлоропласт окружен двойной липопротеиновой мембраной, которая регулирует его обмен веществ с цитоплазмой. Внутри хлоропласта находится основное вещество — матрикс, или строма, где могут содержаться крахмальные зерна, капельки жира, рибосомы. В матрикс же погружена система мембран, которые в хлоропластах называются *ламеллами*. Они образуют плоские пузырьки — *тилакоиды*, собранные в стопки — *граны*, которые могут содержать от двух до нескольких десятков тилакоидов и связаны между собой в единую систему трубочатыми вытянутыми тилакоидами стромы, или межгранными тилакоидами. В одном хлоропласте может быть более 100 гран. У растений, выросших при слабом освещении, а также у водорослей хлоропласты имеют менее совершенную структуру: двойные ламеллы тянутся через весь хлоропласт, не образуя гран. Расположение гран, их количество, а также число тилакоидов в гранах характерны для каждого вида растений и может служить систематическим признаком (рис. 9).

Хлоропласты содержат около 75 % воды. Состав сухого вещества следующий: белок — 35—50 %; липиды — 25—30 %; хлорофилл — 9 %; каротиноиды — 4,5 %; нуклеиновые кислоты — 2—4,5 %; углеводы — 8—30 %; минеральные вещества — 6—10 %.

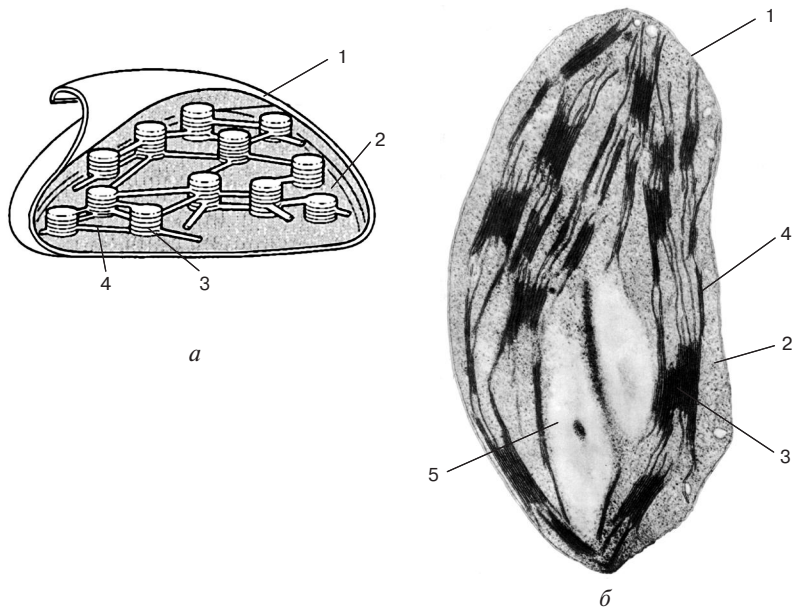


Рис. 9. Хлоропласт:
а — схема строения; *б* — электронная микрофотография; 1 — оболочка; 2 — строма; 3 — граны; 4 — межгранные тилакоиды; 5 — крахмальное зерно

Особое внимание следует обратить на пигменты хлоропластов, непосредственно связанные с их фотосинтетической функцией. Хлоропласты высших растений содержат два вида зеленых пигментов: хлорофилл *a* и хлорофилл *b* (рис. 9).

В центре молекулы хлорофилла находится Mg, связанный с четырьмя атомами азота четырех пиррольных колец, вместе образующих большое порфириновое кольцо. По химической природе хлорофилл представляет собой сложный эфир дикарбоновой кислоты и двух спиртов: метилового — CH_3OH — и фитола — $\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$. Считают, что порфириновое кольцо образует «головку» молекулы хлорофилла, которая обладает гидрофильными свойствами, а фитольный остаток — «хвост», имеющий гидрофобные свойства. Хлорофилл *b* отличается от хлорофилла *a* тем, что у него вместо одной метильной группы ($-\text{CH}_3$) содержится альдегидная группа ($-\text{CHO}$). У некоторых водорослей найдено еще два вида хлорофилла: вместо хлорофилла *b* в них присутствует хлорофилл *c* или хлорофилл *d* (рис. 10).

Хлорофилл растворяется в органических растворителях (спирте, эфире, ацетоне и др.). Изучение спектра поглощения хлорофилла показало, что он интенсивно поглощает лучи в красной области спектра (680—730 нм) и в сине-фиолетовой (470 нм и ниже), а пропускает

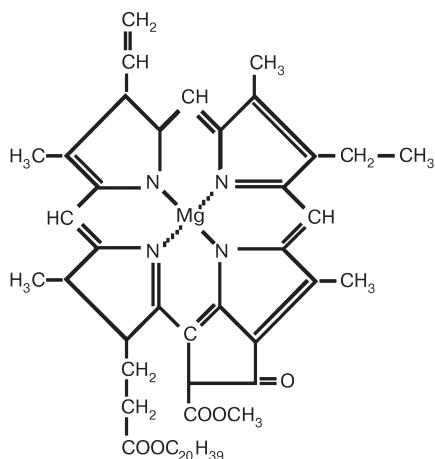


Рис. 10. Хлорофилл *a*

желтые и зеленые лучи. Зеленый свет маскирует желтый, поэтому хлорофилл имеет зеленую окраску. Однако раствор хлорофилла имеет зеленый цвет только в проходящем свете, а в отраженном — вишнево-красный. Значит, хлорофилл при освещении сам излучает красный свет. Это явление называют флюоресценцией, что свидетельствует об оптической активности хлорофилла.

Кроме хлорофилла, в хлоропластах содержатся еще желто-оранжево-красные пигменты — *каротиноиды*. Среди них известны каротины и ксантофиллы. *Каротины* — это ненасыщенные углеводороды, их общая формула $C_{40}H_{56}$. Они имеют оранжево-красный цвет. *Ксантофиллы* желтого цвета, являются кислородсодержащими производными каротинов — $C_{40}H_{56}O_2$ или $C_{40}H_{56}O_4$. Обычно более интенсивная окраска хлорофилла маскирует каротиноиды, поэтому хлоропласты и листья имеют зеленую окраску.

Строение и состав ламелл хлоропластов отличается от мембран ЭПС. Особенностью ламелл является прежде всего присутствие в них пигментов — хлорофилла и каротиноидов. Кроме того, состав ламеллярных липидов также имеет свои особенности. Только небольшая часть ламеллярных липидов представлена фосфолипидами (9 %), основную же массу составляют гликолипиды (40 %), содержащие сахар галактозу, есть также сульфолпиды (3 %), в состав которых входит сера.

Ламеллы, как и другие липопротеиновые мембраны, состоят из бислоя липидов, в который погружены глобулы белков. Между белками и липидами расположены молекулы хлорофилла. При этом «хвост»

погружен в липидный слой, а «головка» обращена к белку. Молекулы каротиноидов находятся, по-видимому, в липидном слое (рис. 11).

В хлоропластах содержится много ферментов, участвующих в осуществлении многочисленных реакций фотосинтеза и связанных с синтезом белков, нуклеиновых кислот и др.

Основная функция хлоропластов — фотосинтез (процесс усвоения солнечной энергии и превращения ее в энергию химических связей). Сложный процесс фотосинтеза делят на световую и темновую стадии. В процессе световой стадии происходит запасание энергии света в АТФ и образование восстановителя НАДФ·Н, которые расходуются в темновой стадии на восстановление CO_2 до уровня углеводов. Реакции световой стадии протекают в ламеллах тилакоидов гран, а темновой — в строме.

Структура хлоропластов прекрасно приспособлена к выполнению фотосинтетической функции. Уже одно разделение фотосинтетического аппарата на мелкие хлоропласты создает обширную поверхность для поглощения света и протекания фотосинтетических реакций. Структура хлоропластов в виде гран еще больше увеличивает активную поверхность. Замкнутые камеры — тилакоиды позволяют одновременно и многократно осуществлять весь комплекс фотосинтетических реакций.

Благодаря энергетическому обеспечению хлоропласты обладают высокой биосинтетической активностью. В них осуществляется синтез различных соединений: углеводов, аминокислот, нуклеотидов, липидов, нуклеиновых кислот, белков и др.

Хлоропласты в клетках образуются из *пропластид*, мельчайших телец (1—1,5 мкм), окруженных двойной мембраной. В процессе развития пропластид происходит впячивание внутренней мембраны. От нее отщуровываются и накапливаются пузырьки — тилакоиды. Однако для образования упорядоченной гранальной структуры хлоро-

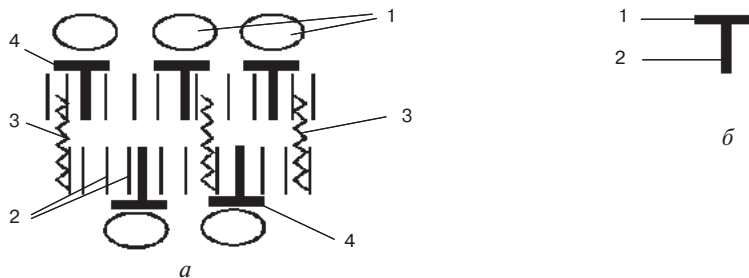


Рис. 11. Схема молекулярного строения фотосинтетической мембраны: а — ламелла: 1 — белки; 2 — липиды; 3 — каротиноиды; 4 — хлорофилл; б — молекула хлорофилла: 1 — «головка»; 2 — «хвост»

пласта необходим свет. На свету синтезируется хлорофилл, и тогда образованные ранее пузырьки-тилакоиды организуются в граны (рис. 12).

Без света пропластиды, у которых накопились пузырьки-тилакоиды, превращаются в *этиопласты*. Они получили свое название от этиолированных растений, т. е. выращенных без света. В них отсутствует хлорофилл, недоразвиты листья, в которых находятся этиопласты. В этиопластах пузырьки собираются в центре пластиды и образуют кристаллоподобную структуру — *проламеллярное тело*. Если этиолированные растения, содержащие этиопласты, выставить на свет, они окрашиваются в зеленый цвет. В этиопластах распадается проламеллярное тело, синтезируется хлорофилл, пузырьки организуются в граны, т. е. этиопласты превращаются в хлоропласты (рис. 12).

Пропластиды и уже сформированные хлоропласты размножаются делением. Обычно это происходит в клетках молодых растущих лис-

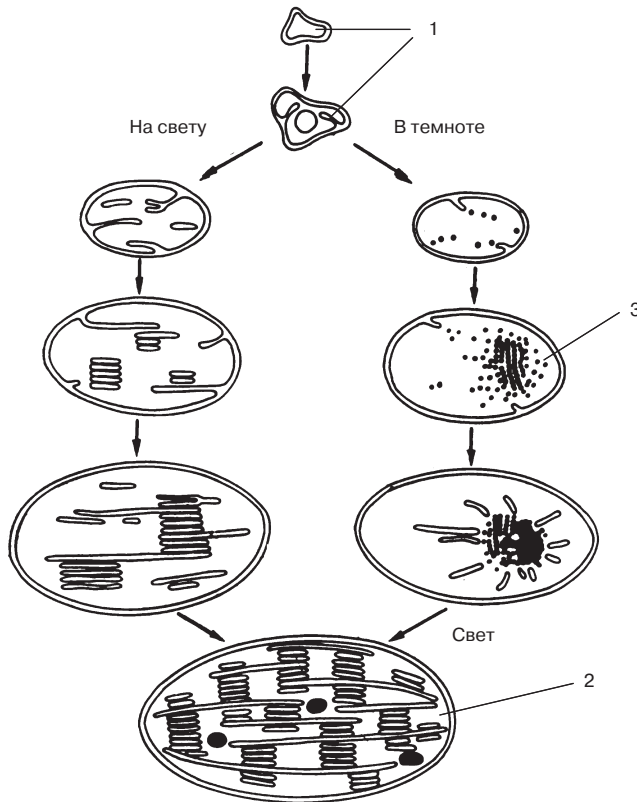


Рис. 12. Схема развития хлоропласта из пропластид:
1 — пропластиды; 2 — хлоропласт; 3 — проламеллярное тело

тьев. Сначала хлоропласт делится перетяжкой внутренней мембраны поперек расположения ламелл. Образуются два хлоропласта, окруженные одной наружной мембраной. Затем перетягивается наружная мембрана, и появляются два самостоятельных хлоропласта. С окончанием роста листа прекращается деление хлоропластов.

Структура хлоропласта закономерно изменяется в процессе роста и развития клетки. В молодых листьях хлоропласты имеют мелкогранулярную структуру. Позже граны становятся крупнее. В старых листьях происходит разрушение внутренней структуры хлоропластов. Быстрее всего разрушается хлорофилл, а оставшиеся каротиноиды окрашивают листья в желтый цвет. Это хорошо заметно осенью.

Ученых давно интересовал вопрос о происхождении хлоропластов. Из многих гипотез, объясняющих их появление в клетках, наиболее признана симбиотическая, согласно которой хлоропласты произошли от сине-зеленых водорослей (цианобактерий), захваченных какими-то одноклеточными гетеротрофными организмами, возможно прокариотами. Возник симбиоз двух организмов. Автотрофные «гости» прижились в клетках, обеспечивая их продуктами фотосинтеза, а гетеротрофные «хозяева» защищали от неблагоприятных внешних воздействий.

Доказательством происхождения хлоропластов от сине-зеленых водорослей является наличие между ними сходства в структуре мембран, составе пигментов, свойствах ДНК, рибосом, многих белков и т. д. Все другие типы пластид, вероятно, образовались в процессе эволюции из хлоропластов.

Хлоропластам свойственно перемещаться в клетке. Это может быть пассивное движение, если их увлекает движущаяся цитоплазма. Однако зеленые пластиды способны и к активному передвижению под действием факторов внешней среды (свет, углекислый газ, температура и др.).

Хлоропласты обычно располагаются так, чтобы их освещал рассеянный свет. Они избегают прямых солнечных лучей, разрушающих

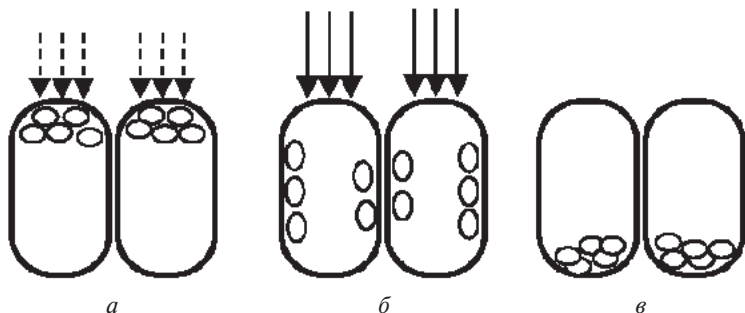


Рис. 13. Движение хлоропластов под влиянием света:
а — на рассеянном свету; *б* — на прямом свету; *в* — в темноте

хлорофилл. На рассеянном свете хлоропласты выстраиваются вдоль стенок, перпендикулярных главному направлению лучей. При ярком солнечном свете хлоропласты перемещаются к боковым стенкам, параллельным направлению прямых лучей. В темноте хлоропласты оседают на дно клетки или располагаются по «теплым» стенкам, т. е. тем, которые соприкасаются со стенками соседних клеток. Под влиянием углекислого газа хлоропласты перемещаются к клеточным стенкам, прилегающим к межклетникам (рис. 13).

Хромопласты

Хромопласты — пластиды, окрашенные в желтый, оранжевый или красный цвет, благодаря большому содержанию в них каротиноидов. Они встречаются в лепестках цветков некоторых растений (лютики, настурции, одуванчики и др.), в плодах (шиповник, перец, рябина, помидоры, арбуз), реже — в вегетативных органах (морковь, зарзисиха).

Хромопласты, как и хлоропласты, покрыты снаружи двойной мембраной. Внутри их заполняет строма. В строме иногда встречаются рудименты мембранной системы: отдельные тилакоиды, скопления трубочек. В основном же в строму погружены структуры, заполненные каротиноидами. По форме этих структур хромопласты делят на несколько типов. Назовем три основных типа.

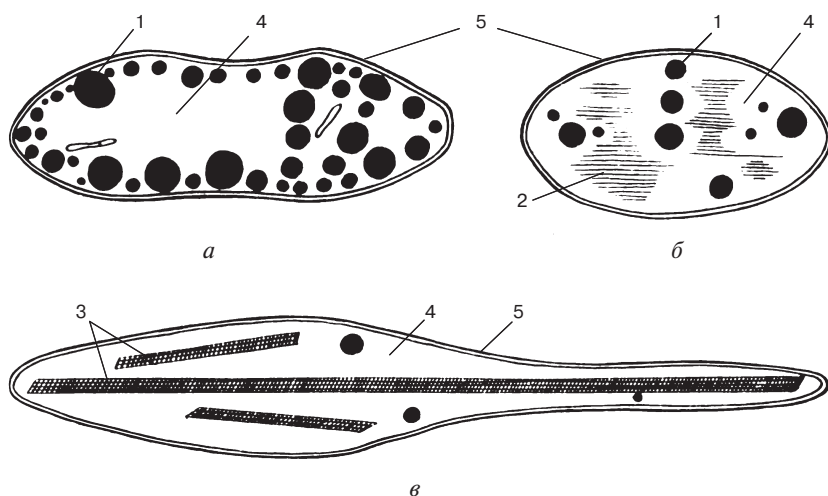


Рис. 14. Типы хромопластов:

a — глобулярный; *б* — трубчатый; *в* — кристаллический; 1 — глобулы; 2 — трубочки или нити; 3 — кристаллы каротина; 4 — строма; 5 — оболочка

- У большинства хромопластов, которые окрашивают лепестки цветов, каротиноиды накапливаются в липидных глобулах — *пластоглобулах*. Этот тип хромопластов называют *глобулярным*. В них также встречаются небольшие граны и отдельные тилакоиды.
- *Трубчатый* тип хромопластов имеет в строении нити или трубочки диаметром 15—80 нм, содержащие каротиноиды. Одновременно в этих пластидах присутствуют и пластоглобулы. Трубчатые хромопласты можно обнаружить, например, в плодах стручкового перца.
- *Кристаллический* тип хромопластов содержит в основном каротины, которые выкристаллизовываются в строении, растягивая ее. При этом форма пластиды определяется формой кристаллов — одного или нескольких и становится часто угловатой или игловидной (помидор, морковь) (рис. 14).

Функция хромопластов еще не выяснена. Косвенно их значение связано с окраской цветков и плодов, что привлекает насекомых-опылителей и способствует распространению семян.

Лейкопласты

Лейкопласты — мелкие бесцветные пластиды. Обычно они содержатся в клетках тканей, на которые не попадает свет (семядоли, эндосперм семян, корневища, клубни, корни), реже — в тканях на свету (кожица). Форма лейкопластов разнообразна — шаровидная, яйцевидная, веретеновидная, палочковидная. Иногда они располагаются в клетке группами, в некоторых клетках собираются вокруг ядра.

Оболочка из двух мембран окружает строму лейкопласта, в которой встречаются одиночные тилакоиды, трубочки и пузырьки (рис. 15).

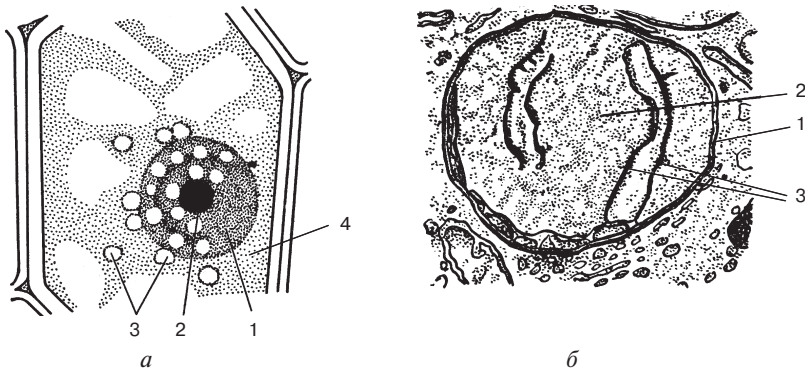


Рис. 15. Лейкопласты:

а — в клетке эпидермы традесканции: 1 — ядро; 2 — ядрышко; 3 — лейкопласты; 4 — цитоплазма; *б* — внутреннее строение: 1 — оболочка; 2 — строма; 3 — ламеллы

Основная функция лейкопластов — накопление запасных питательных веществ, которые образуются в них из ассимилятов, притекающих в запасящие органы. В зависимости от типа запасных веществ, которые откладываются в бесцветных пластидах, их делят на амилопласты, протеинопласты и олеопласты.

Амилопласты — наиболее распространенные лейкопласты, внутри которых накапливается запасной крахмал в виде зерен. В амилопластах может образовываться одно (клубни картофеля, эндосперм пшеницы) или много крахмальных зерен (эндосперм риса, гречихи). Крахмальные зерна занимают почти весь объем амилопласта, оттесняя строму. Обычно одно или несколько крахмальных зерен покрыты тонким слоем стромы и двойной мембраной.

Протеинопласты содержат в строме запасной белок в виде кристаллов или аморфной массы. Лейкопласты такого типа встречаются редко (корневые клубни орхидей).

Олеопласты встречаются еще реже. В их строме накапливаются жиры (масла) в виде капелек или пластоглобул (однодольные). В корневищах некоторых видов ириса в лейкопластах в разное время года может накапливаться крахмал или жир.

Взаимопревращение пластид

Все пластиды — хлоропласты, хромопласты, лейкопласты — могут развиваться непосредственно из пропластид, которые обычно содержатся в клетках образовательной ткани. Возможен также обратный процесс — упрощение структуры специализированных пластид и превращение их снова в пропластиды. Этот процесс можно наблюдать в случае приобретения постоянными тканями способности делиться — превращения их во вторичные меристемы (пробковый камбий).

Возможны также превращения хлоропластов в хромопласты, лейкопластов в хлоропласты, хлоропластов и хромопластов в лейкопласты (рис. 16).



Рис. 16. Схема взаимодействия пластид
Тонкими стрелками показаны превращения, которые встречаются редко

Превращение хлоропластов в хромопласты можно наблюдать при созревании плодов некоторых растений и при пожелтении листьев осенью. При этом в хлоропластах разрушаются хлорофилл, мембранные структуры и накапливаются пластоглобулы, содержащие каротиноиды. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты, например в клубнях картофеля на свету: в них исчезает крахмал, образуются тилакоиды и грани из выпячиваний внутренней мембраны, в ламеллах гран синтезируется хлорофилл.

Образование лейкопластов из хлоропластов и хромопластов наблюдается реже. Например, у некоторых растений в отсутствие света или при поранении разрушается внутренняя структура зеленых пластид, но накопления пластоглобул не происходит. Превращение хромопластов в бесцветные пластиды можно наблюдать при старении некоторых окрашенных тканей, когда разрушаются пластоглобулы с пигментами.

Митохондрии

Митохондрии — органеллы, присутствующие как в растительных, так и в животных клетках. В растительной клетке может содержаться от нескольких десятков до нескольких тысяч митохондрий. Их количество зависит от возраста и метаболической активности клеток. Для данного типа клеток существует приблизительно постоянное отношение объема митохондрий к объему цитоплазмы. Например, в клетках-спутницах флоэмы объем митохондрий составляет 1/5 объема цитоплазмы.

Некоторые водоросли (хлорелла, хламидомонада) имеют в клетке всего одну большую, часто разветвленную митохондрию. С ростом клетки увеличивается и митохондрия, сохраняя постоянное соотношение с цитоплазмой. У хлореллы объем митохондрии всегда составляет около 2,5 % объема цитоплазмы.

Форма митохондрий разнообразна и в живой клетке постоянно меняется. Они выглядят, как глобулы, цилиндры, нити, а также могут иметь разветвленную структуру. Митохондрии способны поглощать воду и увеличиваться в размере, выталкивать ее и уменьшаться. Диаметр глобулярных митохондрий — 4,5—5 мкм, а нитевидные достигают в длину 6 мкм.

Митохондрии окружены двойной липопротеиновой мембраной. Наружная мембрана отличается от внутренней соотношением белков и липидов, набором ферментов, проницаемостью. Она проницаема для большинства низкомолекулярных веществ, в то время как внутренняя мембрана обладает хорошо выраженной избирательностью.

Внутренняя митохондриальная мембрана образует выпячивания — *ребни*, или *кристы*, размер и количество которых различны и зависят от функциональной активности митохондрий. Кристы создают боль-

шую поверхность для реакций, протекающих на внутренней мембране. Пространство между кристами заполнено основным веществом — матриксом, в котором заметны гранулярный и фибриллярный компоненты. Гранулы представлены частицами двух типов — рибосомами и фосфатом кальция; фибриллы — это нити ДНК. Основную массу митохондрий — 60—70 % составляют белки; 25—30 % приходится на долю липидов, большая часть из которых — фосфолипиды. Среди митохондриальных белков много ферментов, связанных с реакциями окисления углеводов, жиров, синтезом АТФ и др. (рис. 17).

Основная функция митохондрий — энергетическая. В них осуществляется процесс дыхания — окисление питательных веществ, прежде всего углеводов, с выделением энергии, которая запасается в форме АТФ. Распад углеводов начинается в матриксе цитоплазмы (гликолиз), а продолжается в матриксе митохондрий (цикл трикарбоновых кислот). Синтез АТФ происходит на внутренней митохондриальной мембране. Эта АТФ затем используется в клетке для осуществления различных процессов, протекающих с затратой энергии: различные синтетические процессы, активный транспорт веществ, движение цитоплазмы и ее органелл.

Митохондрии размножаются в клетках путем деления. Сначала образует перетяжку внутренняя мембрана, и появляются две митохондрии, окруженные одной наружной мембраной. Затем она тоже перешнуровывается, в результате чего образуются две самостоятельные митохондрии.

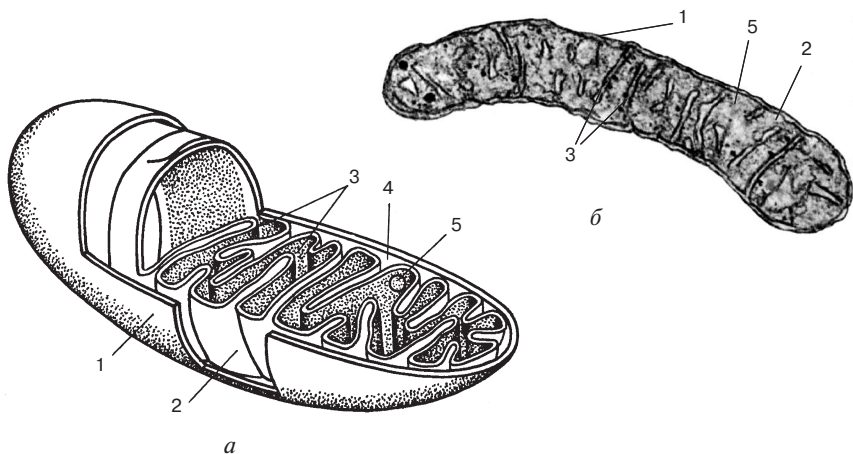


Рис. 17. Митохондрия:

а — схема строения; *б* — электронная микрофотография; 1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — кристы; 4 — межмембранное пространство; 5 — матрикс

Митохондрии, очевидно, произошли от клеток, подобных бактериальным, которые внедрились в более крупные клетки и «прижились» там, помогая окислять с помощью кислорода органические вещества для получения энергии. О таком происхождении митохондрий свидетельствует их сходство с бактериями, которое становится все более очевидным по мере их углубленного изучения.

Лизосомы

Лизосомы — мелкие округлые органеллы диаметром 0,5—2,5 мкм. Считается, что в животных клетках их больше, чем в растительных. Лизосомы окружены одной липопротеиновой мембраной, внутри находится матрикс, содержащий гидролитические ферменты, которые расщепляют различные органические вещества — белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды и др. Они образуются из цистерн аппарата Гольджи или из гладких мембран ЭПС. Функция лизосом — расщепление веществ и отдельных участков цитоплазмы, т. е. локальный автолиз.

Лизосомы, которые отделяются от цистерн аппарата Гольджи, захватывают макромолекулы или органеллы путем инвагинации своей мембраны. В случае образования лизосом из ЭПС гладкие мембраны некоторых цистерн впячиваются, захватывая при этом участок цитоплазмы, который оказывается внутри лизосомы, окруженный ее мембраной. Исходные лизосомы называются *первичными*, а содержащие захваченные вещества или частицы — *вторичными*.

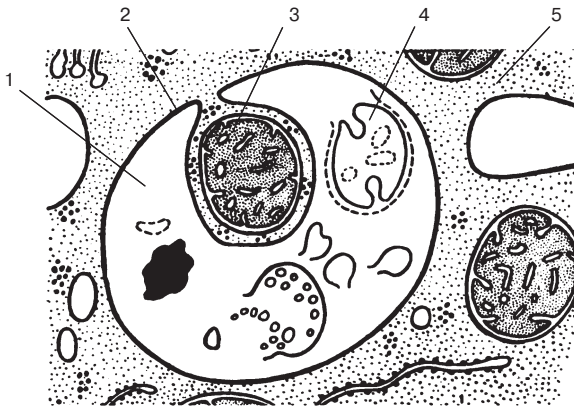


Рис. 18. Локальный автолиз и образование лизосомы. Внутри образующейся лизосомы видны разрушающиеся клеточные структуры:
1 — формирующаяся лизосома; 2 — липопротеиновая мембрана; 3 — митохондрия, захваченная лизосомой; 4 — другие клеточные структуры в лизосоме; 5 — цитоплазма

Мембраны, которые окружают вещества или структуры, поглощенные лизосомой, расщепляются, а затем подвергается расщеплению и их содержимое. Простые продукты распада через лизосомную мембрану транспортируются обратно в цитоплазму и используются в процессах метаболизма. Под электронным микроскопом можно видеть постепенный распад в лизосомах захваченных структур, например пластид, пропластид, митохондрий, рибосом и др. Аналогичным образом в лизосомах расщепляются эндоцитозные пузырьки: сначала окружающая их мембрана, а затем содержимое. Если в клетку попадают вещества, для расщепления которых в лизосомах нет ферментов, они просто остаются в этих органеллах и могут длительное время сохраняться в клетке окруженные лизосомной мембраной (рис. 18).

Локальный автолиз, который осуществляют лизосомы, необходим растительной клетке и выполняет защитную функцию.

- При недостатке питательных веществ клетка расщепляет в лизосомах некоторые вещества и структуры цитоплазмы, используя продукты распада для поддержания своей жизнедеятельности.
- В лизосомах расщепляются «отработанные» вещества и органеллы, которые в данный момент онтогенеза уже выполнили свои функции и не нужны клетке. Продукты их распада используются на построение новых необходимых ей структур.
- В лизосомах распадаются вещества, зачастую вредные, которые попадают в клетку путем эндоцитоза. Продукты их расщепления также могут использоваться клеткой.
- При отмирании клеток нарушаются мембраны лизосом, их ферменты выходят в цитоплазму, происходит автолиз всего живого содержимого, очищая полости мертвых клеток (трахеи и трахеиды ксилемы, клетки механических тканей и др.).

Многие ученые считают лизосомы разновидностью вакуолей. Очевидно, это связано с тем, что в центральной вакуоли среди многочисленных веществ клеточного сока присутствуют и гидролитические ферменты, поэтому вакуоль тоже может осуществлять локальный автолиз, т. е. лизосомную функцию. Однако у лизосом расщепление веществ — основная функция, а вакуоли, кроме лизосомной, выполняют ряд других важных функций.

Аппарат Гольджи

Аппарат, или *комплекс*, *Гольджи* был впервые описан в животных клетках в 1898 г. и назван по имени своего первооткрывателя — итальянского ученого К. Гольджи. В растительной клетке эта органелла была обнаружена гораздо позже, в 50-х гг. XX в. уже с помощью электронного микроскопа.

В клетках растительного организма аппарат Гольджи состоит из диктиосом (телец Гольджи). *Диктиосома* — это стопка плоских цистерн из гладких мембран диаметром 1—2 мкм. В диктиосомах чаще всего встречается от 4 до 8 цистерн. Они не соприкасаются друг с другом, а расположены на расстоянии приблизительно в 10 нм. Предполагают, что их склеивает какой-то материал, так как при дифференциальном центрифугировании диктиосомы не распадаются на отдельные цистерны, а выделяются целыми. Цистерны имеют дисковидную форму со вздутиями по периметру, или их периферическая область может быть изрезана и образует сеть разветвленных трубочек с раздутыми концами.

В растительных клетках обычно присутствует в среднем от 10 до 50 диктиосом, беспорядочно рассеянных в цитоплазме. Число диктиосом зависит от типа клетки и ее активности. В клетках некоторых водорослей содержится только одна диктиосома. Совокупность всех диктиосом клетки составляет ее аппарат Гольджи.

Диктиосома обычно располагается так, что ее наружная цистерна параллельна каналцу ЭР. Между ними находятся много мелких пузырьков, которые называют *переходными*. Предполагают, что переходные пузырьки отшнуровываются от мембран ЭР и, сливаясь, образуют цистерну диктиосомы. Эту сторону диктиосомы называют формирующейся. С противоположной стороны диктиосомы последняя цистерна распадается на мелкие пузырьки, их называют *пузырьками Гольджи*, они движутся к плазмалемме или тонопласту и сливаются с ними. Пузырьки Гольджи могут также отшнуровываться от предыдущей цистерны или от ее периферических трубчатых образований. Эту сторону диктиосомы называют созревающей (рис. 19, 20). Таким образом, диктиосома является динамической структурой: на одном конце из переходных пузырьков формируется цистерна, которая постепенно продвигается к другому концу, где и распадается на пузырьки Гольджи.

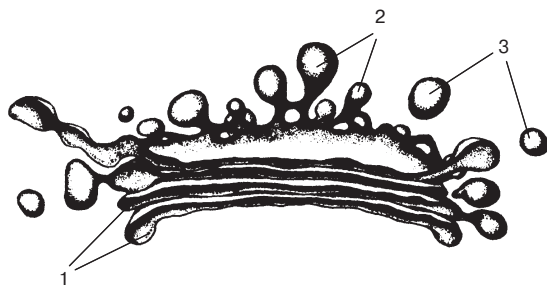


Рис. 19. Диктиосома:

1 — цистерны; 2 — трубочки со вздутыми концами; 3 — пузырьки Гольджи

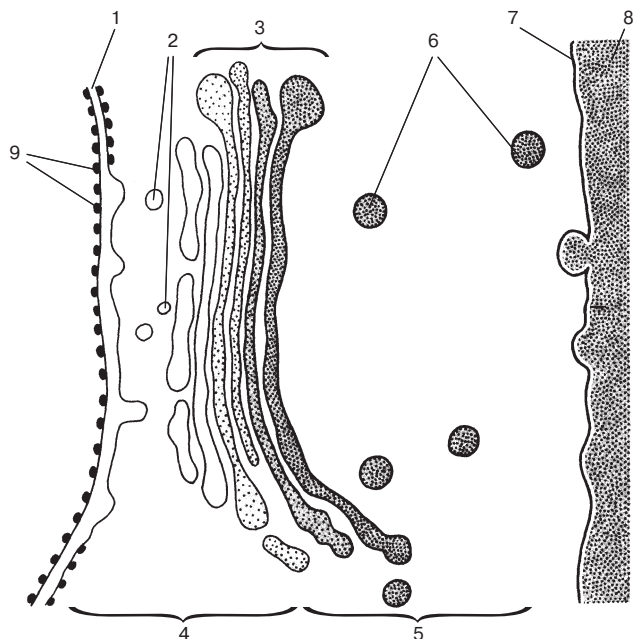


Рис. 20. Схема, иллюстрирующая концепцию эндомембран:
 1 — каналцы ЭР; 2 — переходные пузырьки; 3 — диктиосома; 4 — формирующаяся сторона; 5 — созревающая сторона; 6 — пузырьки Гольджи; 7 — плазмалемма; 8 — клеточная оболочка; 9 — рибосомы

Перечислим ряд очень важных функций, которые выполняет аппарат Гольджи в растительной клетке.

- В цистернах диктиосом образуются вещества матрикса клеточной оболочки — полисахариды *гемицеллюлоза* и *пектины*, а пузырьки Гольджи доставляют их к плазмалемме, встраиваются в нее и выделяют указанные вещества наружу. Ферменты, катализирующие образование этих соединений, очевидно, синтезируются на рибосомах гранулярного ЭР, а затем по каналцам перемещаются до места образования переходных пузырьков, с которыми и поступают в цистерны диктиосом.

В состав матрикса клеточной стенки входят также белки, которые, как и ферменты, поступают из шероховатого ЭР в переходные пузырьки. В диктиосомах эти белки только модифицируются: к ним присоединяется углеводная часть, и они превращаются в гликопротеины, а затем транспортируются в пузырьках Гольджи к плазмалемме.

- Через аппарат Гольджи из гранулярного ЭР проходят гидролитические ферменты, которые упаковываются в пузырьки Гольджи, транспортируются к тонопласту и выделяются в вакуоль, обеспечивая ее лизосомную функцию.

- Мембраны аппарата Гольджи с помощью пузырьков Гольджи участвуют в плоскостном росте плазмалеммы и тонопласта: при выделении содержимого пузырьков в вакуоль и клеточную оболочку их мембрана включается в тонопласт или плазмалемму.
- Аппарат Гольджи образует лизосомы. Они отделяются в виде пузырьков от цистерн созревающей стороны или от периферических трубчатых образований. В пузырьках — лизосомах содержатся гидролитические ферменты, которые также ведут свое происхождение от шероховатых мембран ЭПС.
- Через аппарат Гольджи осуществляется преобразование внутриклеточных мембран: мембраны ЭР превращаются в плазмалемму или тонопласт. Мембраны переходных пузырьков и цистерн формирующейся стороны диктиосом сходны с мембранами ЭПС, а мембраны цистерн созревающей стороны и пузырьков Гольджи уже подобны плазмалемме и тонопласту.
- В диктиосомах происходят не только синтез и модификация веществ, но и их сортировка в зависимости от дальнейшего предназначения. В одни пузырьки Гольджи упаковываются вещества матрикса клеточной оболочки, и они направляются к плазмалемме; в другие — гидролитические ферменты, и содержащие их пузырьки диффундируют к тонопласту; в третьих накапливается большое количество гидролитических ферментов, и они становятся лизосомами в цитоплазме.

Аппарат Гольджи относят к органеллам, имеющим как мембранные, так и корпускулярные особенности строения, т. к. система мембран диктиосомы имеет определенную форму, которая, по-видимому, поддерживается материалом, склеивающим цистерны. Все диктиосомы клетки сходны по строению и, очевидно, функционируют синхронно, поэтому их объединяют в единую систему — аппарат Гольджи.

Предполагают, что при делении материнской клетки диктиосомы поровну распределяются между дочерними. Пока неясно, как увеличивается количество диктиосом в клетке в процессе ее развития. Есть некоторые предположения о том, что цистерны диктиосом могут делиться путем поперечной перетяжки, а потом расходиться с образованием двух самостоятельных диктиосом.

Концепция эндоmembран

Согласно концепции эндоmembран, которая была сформулирована в начале 70-х гг. XX в., все внутренние мембраны клетки составляют эндоmembранную систему. Ее компонентами являются мембраны ЭР, ядра, аппарата Гольджи и пузырьков Гольджи, плазмалемма и тонопласт, а также наружные мембраны хлоропластов и митохондрий. Внутренние мембраны хлоропластов и митохондрий к эндоmembран-

ной системе не относятся, т. к., исходя из симбиотической гипотезы о происхождении этих органелл, их внутренние мембраны образовались из плазмалемм клеток, которые когда-то внедрились в клетку-хозяина и образовали с ней единый симбиотический организм.

Эндоплазматическая мембранная система очень динамична, в ней все время происходит превращение или поток мембран в направлении от ЭР через аппарат Гольджи к плазмалемме и тонопласту. Иными словами, все внутренние мембраны происходят из мембран ЭПС, которые претерпевают превращения в аппарате Гольджи (рис. 20). Считают, что возможен также поток мембран от плазмалеммы к тонопласту через пузырьки, которые образуются при эндоцитозе.

Рибосомы

Рибосомы — мельчайшие клеточные органеллы, различимые только под электронным микроскопом. Впервые их обнаружил Г.Э. Палладе в 1953 г.

Эти органеллы имеют овальную форму, а по размерам их делят на две группы. К первой относят рибосомы эукариотических клеток, ко второй — прокариотических. Каждая рибосома состоит из двух субъединиц — большой и малой. Рибосомы распадаются на две субъединицы при снижении в среде концентрации ионов Mg^{2+} . При повышении концентрации этих ионов субъединицы объединяются в целые рибосомы (рис. 21).

Рибосомы часто изображают похожими по форме на грибок, но на самом деле они, как и их субъединицы, имеют более сложную форму, которая зависит от их функциональной активности, а также от проекции их изображения на электронно-микроскопических фотографиях.

Для характеристики рибосом и субъединиц используют их свойство (как и всяких других частиц и молекул) осаждаться с постоянной скоростью в определенном растворе под действием центробежной

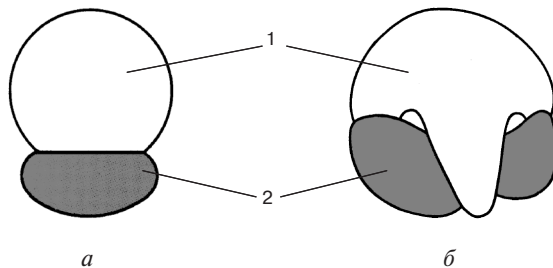


Рис. 21. Рибосомы:

a — обычное изображение; *б* — форма, обнаруженная на электронных микрофотографиях; 1 — большая субъединица; 2 — малая субъединица

силы, возникающей при центрифугировании. Скорость осаждения (седиментации) рибосом зависит от их массы и характеризуется коэффициентом седиментации, который выражается в единицах Сведберга — *S*. Рибосомы бактерий и сине-зеленых водорослей имеют коэффициент седиментации 70*S* и состоят из двух субъединиц: большой — 50*S* и малой — 30*S*. Рибосомы животных и растительных клеток более крупные — 80*S*, а их субъединицы — 60*S* и 40*S*.

Рибосомы состоят примерно из равного количества РНК и белка. Рибосомная РНК составляет 80—90 % всей РНК клетки и представляет собой нить, которая образует спирализованные участки, чередующиеся с неспирализованными. Между спирализованными участками плотно уложены глобулы рибосомных белков. Между субъединицами при их объединении в целую рибосому остается щель, в которой проходит матричная РНК, а на большой субъединице имеется бороздка, в которой размещается и по которой сползает синтезирующаяся белковая молекула.

В цитоплазме и ядре растительной клетки присутствуют 80*S* рибосом, а в хлоропластах и митохондриях — 70*S*, что является еще одним подтверждением симбиотического происхождения этих органелл из прокариотических клеток (табл.).

Таблица

Размеры и состав рибосом растительной клетки

Рибосомы	Размеры рибосом, длина и ширина	Субъединицы	рРНК субъединиц	Белки субъединиц, число молекул
80 <i>S</i>	26 и 19 нм	60 <i>S</i> и 40 <i>S</i>	25 <i>S</i> 5 <i>S</i> и 18 <i>S</i> 5,8 <i>S</i>	40—50 и ≈30
70 <i>S</i>	22 и 17 нм	50 <i>S</i> и 30 <i>S</i>	23 <i>S</i> 5 <i>S</i> и 16 <i>S</i> 4,5 <i>S</i>	≈30 и ≈20

Рибосомы — центры синтеза белков в клетке. В них происходит размещение и соединение аминокислот в полипептидной цепи в соответствии с генетической информацией, получаемой из ядра через матричную РНК. Синтез белка осуществляется на отдельных рибосомах и на их скоплениях, связанных мРНК, — *полисомах*. В состав полисом могут входить от 5 до 70 рибосом. Отдельные рибосомы движутся по мРНК, считывая заложенную в ней информацию, и в соответствующей последовательности связывают аминокислоты в полипептидные цепи белков.

Рибосомы широко распространены в клетке: они прикреплены к мембранам ЭР (гранулярные мембраны) и наружной ядерной мем-

бране, содержатся в матриксе цитоплазмы, ядре, хлоропластах и митохондриях. Считается, что свободные рибосомы синтезируют белки, которые используются внутри клетки, а связанные с мембранами — белки, которые выходят из клетки, например белки матрикса клеточной оболочки. На мембранах ЭР рибосомы «заякорены» полипептидной цепью, которая, синтезируясь на них, опускается внутрь канальца. Далее белковые молекулы транспортируются по канальцам ЭР к месту образования переходных пузырьков и через аппарат Гольджи и пузырьки Гольджи выделяются за плазмалемму или тонопласт.

Количество рибосом в клетке может достигать десятков миллионов. Оно зависит от интенсивности синтеза белка, физиологического состояния клетки, действия факторов внешней среды (свет, температура, влажность, условия минерального питания и т. д.).

По современным представлениям, рРНК синтезируется в ядрышке, а рибосомные белки — в цитоплазме, откуда часть их поступает в ядро. Сборка рибосом начинается в ядрышке, а заканчивается уже в цитоплазме.

Микротельца (микрочастицы)

Микротельца, или *микрочастицы*, — это мелкие клеточные органеллы, которые были открыты позже других — в 60—70-е гг. XX в. Их условно делят на две группы — округлые и нитевидные. К первым относят пероксисомы, глиоксисомы, сферосомы, ко вторым — микротрубочки и микрофиламенты.

Округлые тельца имеют сферическую или слегка сплюсненную форму диаметром 0,2—1,5 мкм. Они окружены одинарной липопротеиновой мембраной. Внутри находится тонкозернистый матрикс, содержащий ферменты. Наиболее изучены три вида таких микротельц — пероксисомы, глиоксисомы, сферосомы.

Пероксисомы находятся в клетках фотосинтезирующих тканей. Они составляют по массе примерно 1/3 хлоропластов и 1/2 митохондрий. В пероксисомах происходит фотодыхание — процесс, функционально связанный с хлоропластами и митохондриями. При фотодыхании в пероксисомах образуется и расщепляется перекись, отсюда их название.

Глиоксисомы содержатся в семенах масличных растений и функционируют при их прорастании. В них происходит процесс превращения запасных жиров в углеводы (глюкозу), которые транспортируются в проросток и питают его до выхода из почвы. После позеленения проростка и перехода его к автотрофному питанию работа глиоксисом прекращается. Глиоксисомы получили свое название от функционирующего в них глиоксилатного цикла, посредством которого и происходит превращение жиров в углеводы. Выполнившие свою работу глиоксисомы расщепляются в лизосомах или вакуолях.

Сферосомы — это органеллы, запасрующие жир. Они присутствуют в семенах масличных культур, содержат синтезирующие жиры ферменты и в процессе созревания семян накапливают жир. Количество жира в сферосомах может составлять 80—90 % и даже доходить до 98 % массы органелл. Сферосомы тесно соприкасаются с глиоксисомами и при прорастании семян являются источником жира, который превращается в углеводы.

Предполагают, что пероксисомы, глиоксисомы и сферосомы образуются из мембран ЭР, отщуриваясь от них в виде пузырьков, содержащих определенный набор ферментов.

Микротрубочки представляют собой тонкие цилиндрические структуры диаметром 24—25 нм и непостоянной длины (до нескольких мкм). Название микротрубочки они получили потому, что имеют светлый центр. Это может быть как полость, так и электронно-неплотное вещество. Толщина стенок микротрубочек — 5—6 нм, светлое пространство — 12 нм. Стенки трубочек состоят из спирально уложенных глобул белка тубулина, который имеет два типа чередующихся субъединиц — α и β (рис. 22). Микротрубочки — динамические структуры: их разрушение и сборка из субъединиц тубулина, находящихся в матриксе цитоплазмы, целиком и полностью обусловлены потребностями клетки.

Микротрубочки выполняют в клетке ряд важных функций:

- образуют ахроматиновое веретено при делении ядра и фрагмопласт при делении клетки;
- располагаются под плазмалеммой, определяя ориентацию в клеточной оболочке микрофибрилл целлюлозы. Обычно их направление в клеточной оболочке соответствует направлению микротрубочек под плазмалеммой. Разрушение микротрубочек нарушает струк-

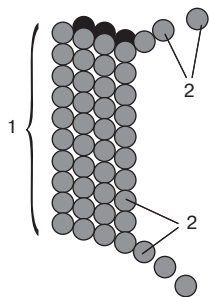


Рис. 22. Схема строения микротрубочки:

1 — микротрубочка; 2 — субъединицы белка тубулина

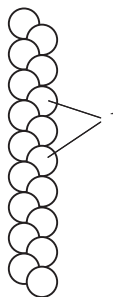


Рис. 23. Схема строения микрофиламента:

1 — субъединицы белка актина

туру клеточной стенки, приводя к беспорядочному расположению микрофибрилл целлюлозы;

- направляют движение пузырьков Гольджи, несущих вещества матрикса клеточной оболочки, к тем местам плазмалеммы, где активно синтезируется целлюлоза;
- у подвижных клеток являются компонентами жгутиков и ресничек.

Микрофиламенты — нитчатые структуры, состоящие из субъединиц белка актина, близкого по составу и свойствам актину мышц (рис. 23). Диаметр микрофиламентов 5—7 нм, длина непостоянна. Они располагаются в цитоплазме пучками, в которых отдельные нити параллельны друг другу. Микрофиламенты генерируют движение цитоплазмы и ее органелл.

Микротрубочки и микрофиламенты, благодаря достаточно жесткой структуре, выполняют еще одну важную роль в клетке: они образуют цитоскелет цитоплазмы.

Ядро

Ядро — наиболее крупная и важная корпускулярная органелла эукариотических клеток. Все живые клетки растений имеют ядра, их нет только в ситовидных трубках флоэмы, так как они исчезают при дифференцировке этих элементов.

Ядро всегда погружено в цитоплазму. В молодой клетке оно обычно находится в центре. При росте и специализации клетки, когда ее центральную часть занимает вакуоль, ядро вместе с цитоплазмой оттесняется к клеточной стенке. Иногда после образования вакуолей оно остается в центре клетки, окруженное участком цитоплазмы, получившем название *ядерного кармашка*, который соединяется с ее пристенным слоем цитоплазматическими тяжами, проходящими через вакуоль (рис. 24).

Форма ядра в паренхимных клетках чаще всего округлая, шаровидная, дисковидная, а в прозенхимных — удлинённая, веретенообразная, нитевидная. Иногда ядра имеют лопастную или даже ветвистую форму. Кроме того, в некоторых случаях форма ядер может меняться в процессе жизнедеятельности клетки. Так, у некоторых растений в замыкающих клетках открытых устьиц ядра округлые, овальные, а в закрытых — вытянутые.

Средние размеры ядер растительной клетки 10—20 мкм. У низших растений они обычно более мелкие — 1—2 мкм. Встречаются и очень крупные ядра. Например, в яйцеклетках саговников ядра достигают 500—600 мкм. В ризоидах харовых водорослей ветвистые ядра имеют длину до 2,7 мм при ширине 5—10 мкм. В молодых клетках ядро кажется более крупным, чем в клетках, закончивших рост. Это связано с из-

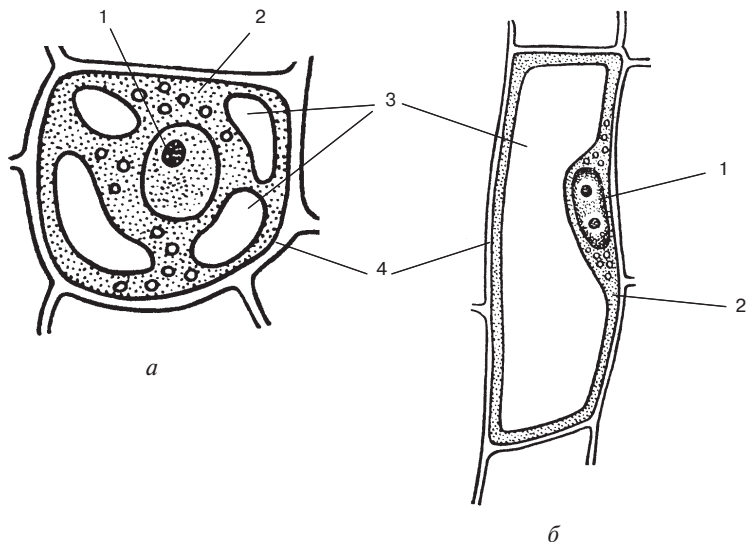


Рис. 24. Положение ядра в растительной клетке: *а* — в центре клетки; *б* — прижато к оболочке; 1 — ядро; 2 — цитоплазма; 3 — вакуоли; 4 — клеточная оболочка

менением соотношения объемов ядра и протопласта в процессе роста и развития клетки. Так, в меристеме это соотношение обычно составляет $1/2-1/4$, тогда как в клетках постоянных тканей — $1/20-1/200$.

Ядро выполняет две важнейшие функции.

- Ядро — место хранения и воспроизводства генетической информации, которая передается от материнской клетки дочерним в процессе клеточного деления.
- Ядро контролирует жизнедеятельность клетки, ее рост и развитие с помощью прежде всего мРНК, которая синтезируется в ядре и несет информацию о составе белков клетки в тот или иной момент ее жизни. Состав белков-ферментов определяет направление путей метаболизма, а значит, свойства клеток и организма в целом. Поэтому без ядра клетка, как правило, существовать не может.

В связи с выполнением той или иной функции ядро может находиться в состоянии деления или в метаболически активном состоянии. Второму состоянию соответствует как ядро в интерфазе, так и жизнедеятельные ядра клеток постоянных тканей. Строение ядра и его структурных компонентов обычно рассматривают в период его метаболической активности.

Ядра живых клеток под микроскопом едва различимы, так как по светопреломлению они мало отличаются от окружающей их цитоплазмы. Например, коэффициент преломления цитоплазмы в клетках эпи-

дермальных волосков традесканции — 1,38—1,40, а ядра — 1,40—1,42. Поэтому ядро удобно рассматривать, окрашивая клетку живую или после фиксации. По своему физико-химическому состоянию ядро, как и цитоплазма, представляет собой гидрофильный коллоид. При этом ядро отличается более плотной консистенцией.

Основную массу ядра составляют белки — до 96 %, из которых 80 % приходится на долю нуклеопротеинов: около 70 % — дезоксирибонуклеопротеинов (ДНП) и примерно 10 % — рибонуклеопротеинов (РНП). В ядре сосредоточена почти вся ДНК клетки (99 %) и гораздо меньше РНК. Оставшийся 1 % приходится в клетке на долю ДНК хлоропластов и митохондрий. Присутствуют в ядре и простые белки (гистоны, глобулины). В ядре содержится много белков-ферментов, например ферменты, катализирующие реакции синтеза нуклеотидов, НК, белков и др. В нем также присутствуют аминокислоты, нуклеотиды, липиды и небольшое количество минеральных веществ — Са, Р, Mg, Fe, Cu и т. д.

Основными структурными компонентами ядра являются ядерная оболочка, ядерный матрикс, хроматин и ядрышки.

Ядерная оболочка состоит из двух элементарных мембран, между которыми находится полость — перинуклеарное пространство. Наружная мембрана непрерывно связана с мембранами ЭР, а перинуклеарное пространство сообщается с полостями его канальцев и цистерн. Толщина каждой мембраны 8—10 нм, а перинуклеарного пространства — 10—30 нм. Наружная мембрана может быть шероховатой от прикрепленных к ней рибосом (рис. 25).

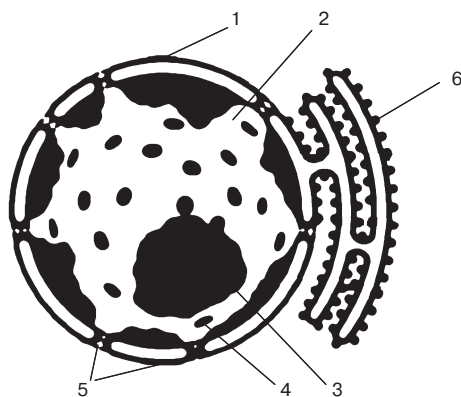


Рис. 25. Схема строения ядра:

1 — ядерная оболочка; 2 — матрикс; 3 — ядрышко; 4 — гетерохроматин; 5 — ядерные поры; 6 — канальцы гранулярного ЭР

В некоторых местах внутренняя и наружная мембраны оболочки сливаются и образуют поры. Вокруг поры между краями мембран располагаются белковые глобулы, в центре порового отверстия также имеется крупная глобула. Отверстие поры покрыто тонкой диафрагмой. Из-за сложности строения ядерные поры называют *поровыми комплексами* (рис. 26). Через поровые комплексы осуществляется транспорт веществ. Из ядра в цитоплазму выходит РНК, предшественники рибосом, из цитоплазмы в ядро поступают белки, в том числе ферменты. Поровые комплексы занимают от 10 до 50 % поверхности ядерной оболочки в зависимости от вида растений, типа клеток и их активности. В ядрах молодых и метаболически активных клеток поровых комплексов больше. Функция ядерной оболочки состоит в регуляции обмена веществ между ядром и цитоплазмой.

Основное вещество ядра — *ядерный матрикс* — называют нуклеоплазмой, или кариоплазмой. Нуклеоплазма представляет собой бесструктурную массу, в которой различают гранулы, подобные рибосомам. Она связана с матриксом цитоплазмы через ядерные поры. В нуклеоплазме содержится много белков-ферментов, катализирующих обмен аминокислот, нуклеотидов, белков и т. д. Функции нуклеоплазмы, как и цитоплазматического матрикса, состоят во взаимосвязи всех структурных компонентов ядра и осуществлении ряда ферментных реакций.

Хроматин представляет собой скопление тонких нитей, погруженных в матрикс. В живых клетках хроматиновые структуры плохо различимы в связи с их сильной гидратацией, в результате чего показатель преломления хроматина и нуклеоплазмы оказывается одинаковым. При фиксации препаратов и окраске хроматин становится заметным. Кроме тонких нитей, в хроматине видны мелкие гранулы. Нитчатый компонент называют эухроматином, а гранулярный — гетерохроматином. Хроматин представляет собой структурное видоизменение хромосом. В интерфазе и метаболически активном ядре хромосомы сильно деспирализуются и гидратируются, образуя в матриксе слабо заметную

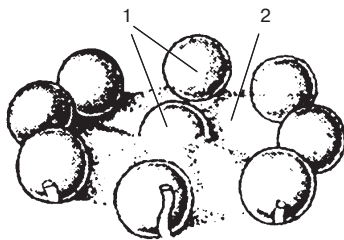


Рис. 26. Поровый комплекс ядра:
1 — белковые глобулы; 2 — диафрагма

сеть эухроматина. Гранулы гетерохроматина — это участки, где спирализация и упаковка хромосом сохраняется и в неделящемся ядре. Таким образом, хромосомы постоянно присутствуют в ядре, меняется только их состояние в зависимости от функции, которую выполняет ядро в данный момент. Хроматин характерен для клеток в период их активной жизнедеятельности, а при делении он организуется в плотно упакованные хромосомы.

Хроматин в основном состоит из белков-нуклеопротеинов (ДНП — 90 %, РНП — 10 %). В хроматине сосредоточена практически вся ДНК ядра. В нем также присутствуют ферменты, важнейшие из которых связаны с синтезом ДНК и РНК.

Функции хроматина состоят, во-первых, в синтезе специфических для данного организма НК, направляющих синтез специфических белков; во-вторых, в передаче наследственных свойств от материнской клетки дочерним, для чего хроматиновые нити в процессе деления упаковываются в хромосомы.

Ядрышко — шаровидное, хорошо заметное под микроскопом тельце диаметром 1—3 мкм. Оно формируется на участке хроматина, который называют *ядрышковым организатором*. В ядрышке различают два компонента: в центре располагается плотный фибриллярный компонент, представленный нитями РНП, а на периферии — гранулярный, состоящий из предшественников рибосом. Кроме того, в ядрышке находится участок хроматина (ядрышковый организатор), образующий там петлю. Он обеспечивает синтез рРНК (рис. 25).

Функция ядрышка — синтез рРНК и формирование начальных форм рибосом путем объединения рРНК с белками, поступающими из цитоплазмы. Предшественники рибосом попадают в нуклеоплазму и через поры в ядерной оболочке переходят в цитоплазму, где и заканчивается их сборка. В растительных клетках, в которых происходит интенсивный белковый синтез, ядрышки имеют более крупные размеры за счет увеличения количества гранулярного компонента.

Деление ядра и клетки

Размножение одноклеточных организмов и увеличение массы многоклеточных осуществляется путем деления клеток. Делению клетки всегда предшествует деление ядра. Различают несколько типов деления ядра: прямое — амитоз, не прямое — митоз и редукционное — мейоз.

Амитоз был открыт в 1840 г. Н.И. Железновым. В процессе амитоза ядро постепенно перешнуровывается на две равные или неравные части без каких-либо структурных изменений, а затем идет деление клетки. При этом не происходит равномерного распределения ядерного вещества между дочерними клетками, т. е. они оказываются биологически неравноценными. Но все же эти клетки не теряют своей жиз-

неспособности и выполняют присущие им функции. Предполагают, что прямое деление возникло в результате упрощения более сложного непрямого деления. Оно встречается редко. Амитозом обычно делятся клетки дифференцированных старых и патологических тканей. Иногда амитоз может происходить и в молодых тканях. Например, его можно наблюдать при формировании эндосперма семян некоторых растений. (рис. 27)

Митоз — наиболее распространенная универсальная форма деления ядер как растительных, так и животных клеток. Как правило, митозом делятся молодые соматические клетки, но иногда на определенном этапе развития таким способом делятся и половые клетки.

Митотическое деление впервые почти одновременно и независимо друг от друга наблюдали два ученых — И.Д. Чистяков в 1874 г. и Э. Страсбургер в 1875 г.

Биологическое значение митоза состоит в точном распределении хроматина, в котором заключена наследственная информация, между двумя дочерними клетками. Это достигается благодаря точности и тонкости механизмов удвоения наследственного материала при подготовке к делению и распределения его между дочерними ядрами и клетками в процессе деления. В результате митоза дочерние клетки получают то же число хромосом, что и материнская.

Жизненный цикл клетки, способной к делению, называют еще *клеточным циклом* — это период ее существования от одного деления,

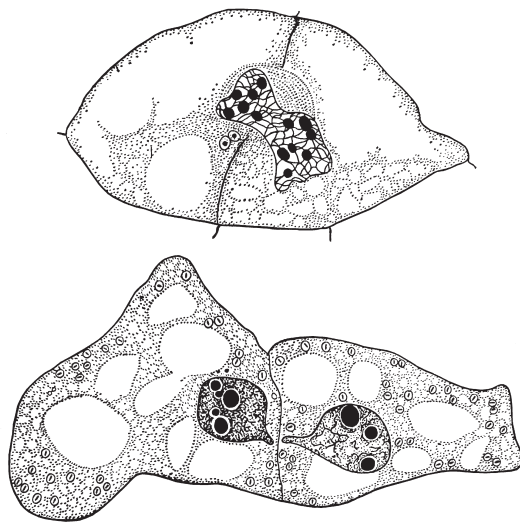


Рис. 27. Деление клеток амитозом

в результате которого она возникла, до другого, когда из нее образуются две дочерние. Клеточный цикл представляет собой совокупность ряда последовательных событий, которые происходят при подготовке клетки к делению и во время деления. Его подразделяют на два периода: длительный период между делениями — интерфаза и короткий период деления ядра и клетки — митоз (рис. 28).

Продолжительность клеточного цикла у растений зависит от типа клеток и тканей и действия факторов внешней среды (температура, условия минерального питания и др.). Однако интерфаза всегда гораздо длиннее митоза — от 8—10 часов до нескольких суток. Продолжительность митоза обычно составляет 1—3 часа.

Интерфаза включает процессы подготовки к делению ядра и клетки. Ее условно подразделяют на три периода, которые обозначают как G_1 , S и G_2 . Период G_1 начинается сразу после митоза, поэтому он получил название *постмитотического*. В это время в клетке увеличивается количество цитоплазмы, ее органелл и происходит подготовка к удвоению ДНК: образуются необходимые ферменты, нуклеотиды. S — *синтетический период*, следует за G_1 . В нем происходит синтез ДНК до удвоения ее количества. Одновременно синтезируются специфические ядерные белки-гистоны. G_2 идет за периодом S , его называют *постсинтетическим*. Продолжается он вплоть до митоза. В этот период синтезируются РНК и общие белки клетки, а также интенсивно образуются структуры, участвующие в митозе. Например, синтезируется белок тубулин и собираются из него микротрубочки, которые позже формируют веретено деления и фрагмопласт.

Митоз — это непрерывный процесс, приводящий к делению ядра, при котором генетический материал распределяется между ядрами дочерних клеток. В соответствии со структурными изменениями, проис-

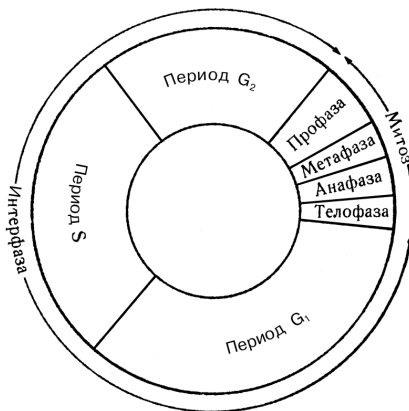


Рис. 28. Схема клеточного цикла

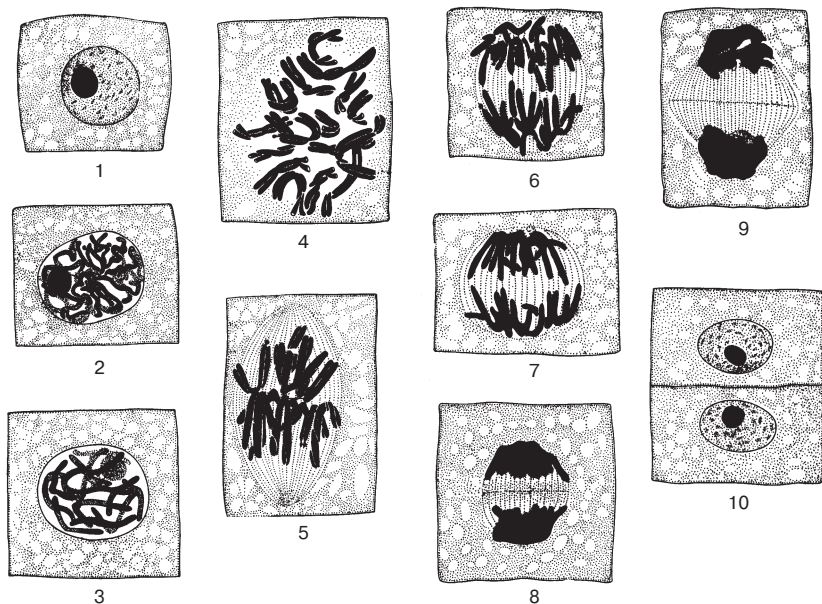


Рис. 29. Схема и фазы митоза:

1 — интерфазное ядро; 2, 3, 4 — профаза; 5 — метафаза; 6, 7 — анафаза; 8, 9 — телофаза; 10 — две дочерние клетки

ходящими в ядре и цитоплазме, митоз условно делят на четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 29).

Профаза — первая фаза митоза. В ней происходит значительная структурная реорганизация ядра и клетки. Цитоплазматические оргanelлы смещаются к плазмалемме, ядро увеличивается в размере. Из нитей хроматина образуются хромосомы. При этом нити спирализуются и дегидрируются, укорачиваются и уплотняются, становятся видимыми под световым микроскопом. *Хромосомы* — нитчатые структуры нуклеопротеиновой природы. Каждая хромосома в профазе состоит из двух *хроматид*, расположенных рядом и параллельно друг другу. Хроматиды в хромосоме соединены в одном месте узким участком — *центромерой*, которая делит хромосому на два плеча разной длины (рис. 30).

Для каждого биологического вида характерно определенное число хромосом — *хромосомный набор*. При этом каждая хромосома имеет свои особенности строения.

Вокруг ядра собираются микротрубочки. Сначала они располагаются беспорядочно, а потом организуются в пучки у полюсов ядра. Это начальная стадия формирования ахроматинового веретена. Ядрышко постепенно теряет четкость очертаний и, наконец, совсем исчезает.

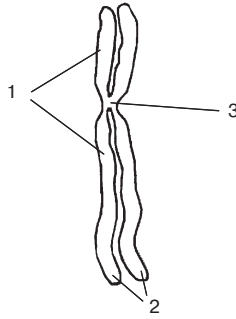


Рис. 30. Схема строения хромосомы в профазе митоза:
 1 — плечи хромосомы; 2 — хроматиды; 3 — центромера

В конце профазы ядерная оболочка распадается на отдельные пузырьки и цистерны, подобные ЭР.

Метафаза характеризуется полным развитием *ахроматинового веретена* (веретена деления). Его нити состоят из микротрубочек, которые существовали в клетке ранее или собирались из субъединиц тубулина в цитоплазме в процессе интерфазы. Одни микротрубочки тянутся между полюсами веретена, другие проходят от полюса до его экватора. Последние называют *нитями полуверетена*. Начинается движение хромосом, состоящих из двух хроматид. Они перемещаются в экваториальную часть клетки и прикрепляются центромерами к нитям полуверетена, идущим от противоположных полюсов. Считают, что в движении хромосом участвуют центромеры, повреждение которых в эксперименте прекращает их движение. К концу метафазы хромосомы располагаются на экваторе ахроматинового веретена и готовы к делению.

Анафаза начинается с деления центромеры. Хроматиды полностью отделяются друг от друга, и теперь их называют *дочерними хромосомами*. Начинается растяжение дочерних хромосом к противоположным полюсам клетки. При этом центромеры, прикрепленные к нитям полуверетена, движутся впереди, а плечи хромосом тянутся позади. Предполагают, что расхождение хромосом связано с укорочением микротрубочек полуверетена, от которых постоянно отщепляются субъединицы тубулина под действием ферментов, связанных с центромерой. К концу анафазы у полюсов клетки собираются две одинаковые группы дочерних хромосом.

Телофаза — заключительная фаза митоза, в процессе которой происходит формирование дочерних ядер у полюсов материнской клетки. Хромосомы деспирализуются, гидратируются, набухают и удлиняются. Постепенно они утрачивают четкие контуры, сливаются в общую массу и образуют малозаметную тончайшую сеть хроматина, в котором вид-

ны только оставшиеся спирализованными участки гетерохроматина. В ядрах появляются ядрышки. Одновременно вокруг групп дочерних хромосом возникает ядерная оболочка из элементов ЭПС.

Продолжительность митоза зависит от вида растений и различных факторов внешней среды. Значительное влияние на митоз оказывает температура. Например, в клетках тычиночных волосков традесканции при температуре 10 °С митоз длится 135 мин, а при 25 °С — 75 мин, при 45 °С — 30 мин, в клетках кончика корня гороха при 15 °С — 177 мин, а при 25 °С — 82 мин. Однако при различных температурах наиболее длительными являются профазы и телофазы, более короткими — метафаза и анафаза. Так, в приведенном выше примере митоза в кончике корня гороха при 15 °С профазы длится 126 мин, метафаза — 24 мин, анафаза — 5 мин, телофаза — 22 мин, а при 25 °С профазы продолжается — 54 мин, метафаза — 14 мин, анафаза — 3 мин, телофаза — 11 мин. Профаза и телофаза чаще занимают 3/4 митоза, а наиболее короткой фазой является анафаза.

Цитокинез — это деление цитоплазмы и образование двух дочерних клеток вслед за делением ядра. У животных при цитокинезе происходит постепенная перетяжка клеток путем впячивания плазматической мембраны по экватору к центру. В делении растительных клеток принимает участие фрагмопласт, образующийся в телофазе.

Когда в телофазе формируются дочерние ядра, происходит демонтаж ахроматинового веретена и в средней части клетки из микротрубочек строится бочкообразная нитчатая структура — *фрагмопласт*. Он постепенно расширяется от центра, достигая своими выпуклыми сторонами боковых стенок клетки. В экваториальной плоскости фрагмопласта между его нитями скапливаются пузырьки Гольджи, несущие пектины, и пузырьки ЭР. Сливаясь, пузырьки образуют две мембраны — плазмалеммы дочерних клеток, которые разделяет слой пектинов — *срединная пластинка*. На месте микротрубочек, составляющих нити фрагмопласта, формируются плазмодесмы. Далее каждая клетка откладывает со своей стороны на срединную пластинку клеточную оболочку. В ее строительстве принимают участие пузырьки Гольджи, несущие от аппарата Гольджи вещества матрикса клеточной оболочки, и плазмалемма, образующая микрофибриллы целлюлозы (рис. 31).

Мейоз — это особый тип непрямого деления, который происходит у всех живых организмов, размножающихся половым путем. При половом размножении в процессе оплодотворения сливаются две половые клетки — гаметы, образуя зиготу, у которой число хромосом удваивается. Чтобы предотвратить бесконечное удвоение числа хромосом, в следующих друг за другом поколениях, возникающих половым путем, в процессе эволюции возникла модификация митоза — мейоз. В мейозе происходит редукция, т. е. уменьшение числа хромосом вдвое. Поэтому мейоз называют еще редукционным делением. В процессе

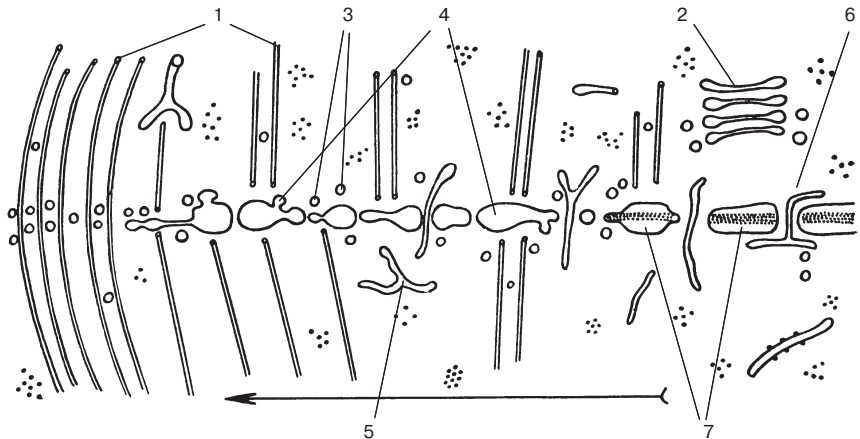


Рис. 31. Схема цитокинеза растительной клетки:

1 — нити фрагмопласта; 2 — диктиосома; 3 — пузырьки Гольджи; 4 — формирующиеся плазмалеммы дочерних клеток; 5 — каналцы ЭР; 6 — плазмодесма; 7 — формирующаяся срединная пластинка

Стрелка показывает направление формирования срединной пластинки

мейоза из одной диплоидной материнской клетки образуются четыре гаплоидные дочерние клетки.

Мейоз включает два деления ядра, быстро следующих друг за другом. В первом делении, которое называют *гетеротипным*, происходит редукция хромосом, к полюсам клетки расходятся гомологичные хромосомы, в результате чего дочерние ядра оказываются различными и гаплоидными. Во втором делении, которое называют *гомеотипным* и которое очень сходно с обычным митозом, образуются одинаковые гаплоидные ядра. Каждое из двух делений мейоза условно подразделяют на те же четыре фазы (профаза, метафаза, анафаза, телофаза), которые характерны для митоза.

В профазе 1 (профаза первого деления) происходит подготовка к редукции хромосом, поэтому эта фаза длительная. Идет постепенное обособление хромосом в результате дегидратации и спирализации хроматиновых нитей. Гомологичные хромосомы сближаются попарно и сливаются, образуя биваленты. При таком слиянии хроматиды гомологичных хромосом могут обмениваться своими участками (кроссинговер). В это время в ядре число хромосом становится гаплоидным. Исчезает ядрышко, появляются пучки микротрубочек.

В метафазе 1 двойные хромосомы располагаются по экватору клетки. Гомологичные хромосомы, скрепленные ранее, разъединяются по всей длине, оставаясь связанными только в центромере. Достигает полного развития ахроматиновое веретено.

В анафазе 1 гомологичные хромосомы расходятся по полюсам клетки. Именно в этой фазе происходит сокращение числа хромосом. При этом каждая хромосома состоит из двух хроматид, скрепленных в центромере.

Телофаза 1 очень короткая, так как в ней не происходит формирования ядер, а начинается второе деление: телофаза 1 непосредственно переходит в профазу 2.

Профаза 2 также непродолжительна, так как группы хромосом дочерних ядер готовы к делению. Второе деление происходит по типу митоза. Вслед за профазой 2 наступает метафаза 2, в которой развивается ахроматиновое веретено для каждой из двух групп хромосом и они располагаются по экватору веретена. В анафазе 2 хроматиды расходятся по полюсам. В телофазе 2 осуществляется реконструкция четырех гаплоидных ядер и образование четырех клеток (рис. 32).

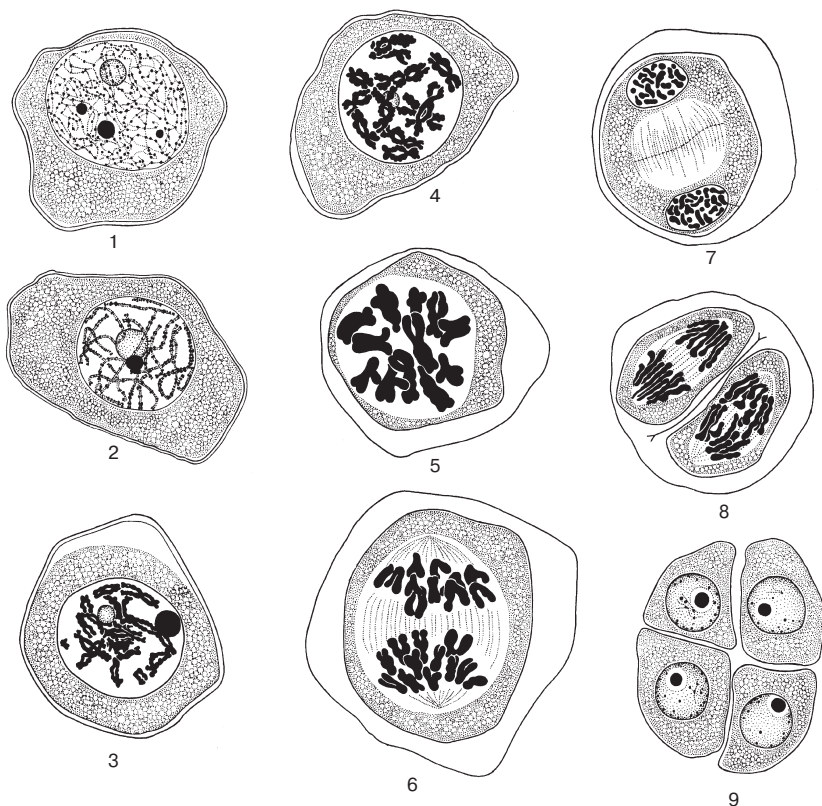


Рис. 32. Мейоз в клетках пыльника лилии:

1—5 — профазы 1; 6 — анафаза 1; 7 — телофаза 1, переходящая в профазу 2; 8 — анафаза 2; 9 — четыре дочерние клетки, образовавшиеся в результате мейоза

У растений мейоз происходит при формировании пыльцевых зерен и зародышевого мешка. С него начинается гаметофитная фаза жизненного цикла растения.

ПРОДУКТЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПРОТОПЛАСТА

В растительной клетке содержатся ряд веществ и структур, которые непосредственно не относятся к ее живому содержимому. Обычно они отсутствуют у только что появившейся в результате деления клетки и образуются позже в процессе ее роста и развития. Это — запасные питательные вещества, вакуоли с клеточным соком, клеточная оболочка.

Запасные питательные вещества

Благодаря преобладанию ассимиляции над диссимиляцией растения способны синтезировать и откладывать в запас большое количество разнообразных питательных веществ, которые они потом используют при прорастании семян, распускании почек весной, в процессе роста и развития. Отложения питательных веществ называют еще включениями. Много их накапливается в семенах, плодах, вегетативных органах (корнях, клубнях, корневищах, луковицах). В клетках отложения запасных веществ встречаются в цитоплазме, пластидах, вакуолях, реже в клеточной оболочке. Основными запасными питательными веществами растений являются углеводы, белки, жиры (масла).

Крахмал — основной запасный углевод растений. Растворимые запасные углеводы рассматриваются в подразделе «Вакуоли и клеточный сок».

В хлоропластах в процессе фотосинтеза образуется ассимиляционный (первичный) крахмал. Однако он быстро гидролизуеться до сахаров, которые оттекают в запасяющие органы. В амилопластах в виде зерен откладывается запасный (вторичный) крахмал. *Крахмальные зерна* разнообразны по форме и размеру: шаровидные, округлые, яйцевидные, многогранные, от 2 до 150 мкм. Наиболее мелкие крахмальные зерна в семенах риса и гречихи, крупные — в клубнях картофеля.

Отложение крахмала в строле лейкопласта происходит вокруг определенного участка, который называют *образовательным центром*. Крахмал откладывается концентрическими слоями. В сформировавшемся зерне виден образовательный центр, который представляет собой щель различной формы — округлой, вытянутой, с трещинками, и хорошо заметна слоистость. Последняя обусловлена различными показателями преломления отдельных слоев, что, очевидно, связано с их различным химическим составом и, прежде всего, с неодинаковым содержанием воды. Установлено, что крахмальные зерна имеют

кристаллическую структуру. Они состоят из игольчатых кристаллов, радиально расположенных в слоях.

Различают простые, сложные и полусложные крахмальные зерна. *Простое крахмальное зерно* имеет один образовательный центр и вокруг него слои крахмала. Обычно такие зерна в амилопластах формируются по одному. *Сложные зерна* состоят из нескольких или многих простых зерен, тесно прижатых друг к другу и поэтому часто имеющих многогранную форму. В этом случае в амилопласте закладывается несколько или много образовательных центров. В полусложном зерне, кроме слоев вокруг каждого образовательного центра, имеются и общие слои (рис. 33). Обычно при накоплении крахмала его зерна, увеличиваясь в размере, растягивают строму и оболочку лейкопласта так, что они образуют вокруг простого или сложного зерна тонкую пленку, незаметную в световом микроскопе. Поэтому, говоря о крахмальных зернах, всегда надо иметь в виду, что они находятся в лейкопластах.

Форма и размер крахмальных зерен, строение образовательного центра, а также число зерен в лейкопласте типичны для каждого вида растений, поэтому, исследуя под микроскопом муку, можно установить, из семян каких растений она получена, а также определить, имеются ли в муке примеси крахмала других растений.

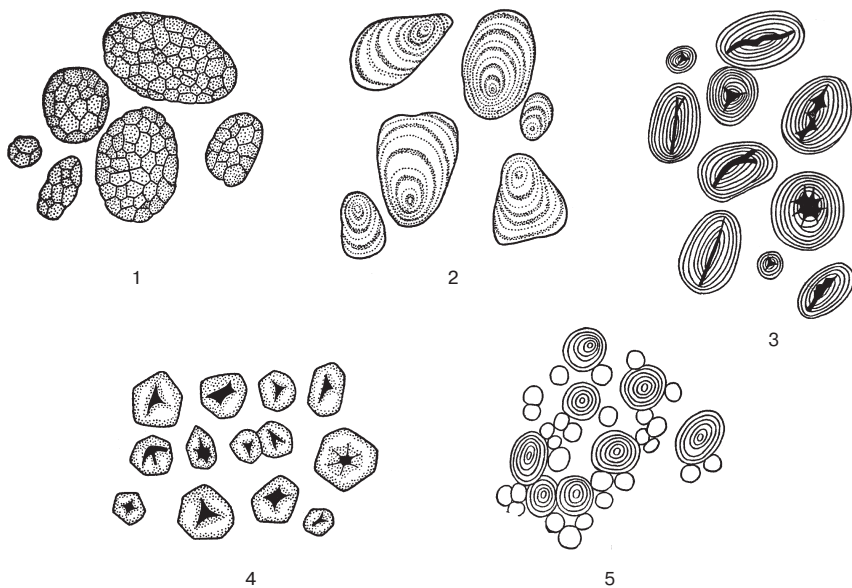


Рис. 33. Крахмальные зерна:

1 — овса; 2 — картофеля; 3 — фасоли; 4 — кукурузы; 5 — пшеницы

Крахмал — белый порошок. Он нерастворим в воде, а при нагревании в воде образует очень вязкий коллоидный раствор — крахмальный клейстер. Крахмал с йодом дает характерное синее окрашивание. Это типичная качественная реакция на крахмал. Крахмал — полимер, мономерами его являются остатки глюкозы, которая образуется при гидролизе крахмала с помощью кислоты или фермента.

Крахмал составляет большую часть семян злаков, бобовых, клубней картофеля (30—85 %), а вместе с пищевыми продуктами и большую часть нашей пищи. Из крахмала получают глюкозу, спирт, пластмассу, клей. Его используют в пищевой, текстильной, парфюмерной и других отраслях промышленности.

В растительных клетках в запас обычно откладываются простые белки в аморфной или кристаллической форме. Отложения запасных белков встречаются в цитоплазме — в матриксе и канальцах ЭР, в ядре, пластидах, митохондриях, микротельцах. Белковые кристаллы имеют размеры от 8 до 12 мкм и различную форму. Например, в клетках клубня картофеля встречаются белковые кристаллы кубической формы.

Однако чаще запасные белки откладываются в виде *алејроновых* (белковых) зерен, которые содержатся преимущественно в семенах. Алейроновые зерна образуются при высыхании вакуолей, богатых растворенными белками. Они окружены тонкой оболочкой из подсохшего тонопласта и заполнены белковой массой. Их делят на простые и сложные. Простые обычно мелкие с однородной аморфной белковой массой. Такие зерна характерны для семян злаков. Например, в зерновке пшеницы под семенной кожурой находится слой клеток, который называют *алејроновым слоем*. Эти клетки содержат большое количество очень мелких простых алейроновых зерен (рис. 34).

Сложные алейроновые зерна более крупные и имеют, кроме аморфной белковой массы, включения трех типов — кристаллы белка, глобиды и кристаллы шавелевокислого кальция. В сложных зернах может находиться один или несколько (2—10) кристаллов белка. *Глобиды* — это аморфные округлые образования из вещества фитина, в состав которого входят циклический спирт инозит, фосфор, кальций и магний. Фитин в растениях является запасной формой фосфора. В одном зерне обычно обнаруживается несколько глобидов. Кристаллы шавелевокислого кальция встречаются в алейроновых зернах редко (семена зонтичных). Сложные алейроновые зерна можно наблюдать, например, в семенах бобовых и масличных растений (клещевина, лен). При прорастании семян на месте алейроновых зерен образуются вакуоли, богатые белком.

Запасные белки растений играют очень важную роль в питании человека. В настоящее время потребности человека в пищевом белке на 70—80 % удовлетворяются за счет растительных белков. Семена зерно-

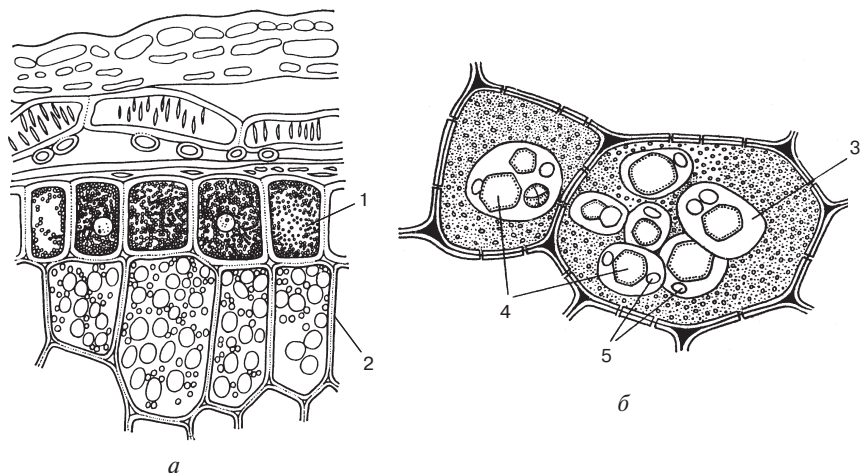


Рис. 34. Алейроновые зерна:

а — простые зерна в алейроновом слое зерновки пшеницы; *б* — сложные зерна в клетках семядолей клещевины; 1 — алейроновый слой; 2 — клетки эндосперма с крахмальными зёрнами; 3 — аморфный белок в сложном зёрне; 4 — кристаллы белка; 5 — глобулиды

вых культур содержат до 20 % белка. Наиболее богаты запасным белком семена бобовых растений — 30—35 %, соя — 40 %.

Растительные *жиры* жидкие, поэтому их называют *маслами*. В небольшом количестве они содержатся во всех растительных клетках. Но наиболее богаты маслами клетки семян, плодов, сердцевины и коры стеблей, корневища. Они накапливаются в виде мельчайших капелек в цитоплазме, в пластидах и в сферосомах. Капли масла в отличие от сферосом не имеют оболочки и могут сливаться, заполняя в цитоплазме пространство между органеллами. Большинство растений (до 90 % всех семейств) в качестве запасных питательных веществ накапливают масла. Семена многих растений содержат их до 50 % и более (подсолнечник, горчица, соя, софлор, рыжик, арахис и др.). Масла являются выгодным для растений запасным питательным веществом, т. к. они богаче энергией, чем крахмал и белки.

Растительные масла используются в пищу (подсолнечника, арахиса, сои, горчицы, рыжика, рапса, грецкого ореха, миндаля, плодов маслины и др.) и широко применяются в различных отраслях промышленности. На растительных маслах изготавливают высококачественные лаки и краски (масло тунгового дерева). Их используют в качестве смазочных масел, а также применяют в медицине (кукурузное, виноградное, персиковое, абрикосовое и др.), парфюмерной промышленности, мыловарении и т. д.

Вакуоли и клеточный сок

Вакуоль представляет собой участок в середине протопласта, окруженный мембраной и заполненный клеточным соком. Вакуолярную мембрану, как уже говорилось, называют тонопластом. *Клеточный сок* — это водный раствор различных органических и минеральных веществ. В меристематических клетках обычно вакуолей нет или они очень мелкие. В процессе роста и развития клетки мелкие вакуоли постепенно сливаются в одну большую центральную вакуоль, которая характерна для взрослой растительной клетки. При этом протопласт отгесняется и прижимается к клеточной оболочке. Объем центральной вакуоли обычно превышает объем протопласта и может занимать до 90 % объема клетки. В некоторых клетках, когда ядро остается в центре, вакуоли делятся на участки цитоплазматическими тяжами, соединяющими ядерный кармашек с пристенным слоем цитоплазмы (рис. 35).

Вопросы формирования вакуолярной системы в растительной клетке еще до конца не решены. Однако предполагается возможность образования вакуолей двумя путями.

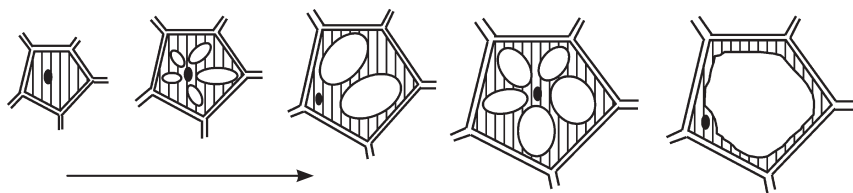


Рис. 35. Формирование вакуолярной системы в растительной клетке
Стрелка показывает направление процесса

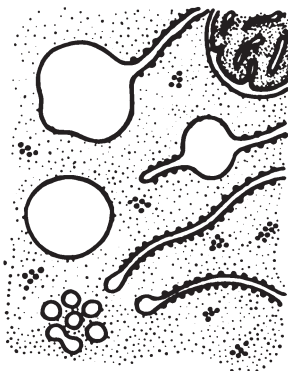


Рис. 36. Образование вакуолей из канальцев ЭР

1. Вакуоли образуются при расширении канальцев гладкой или гранулярной ЭПС. При этом гранулярные мембраны расширенных участков теряют рибосомы, расширения обособливаются в виде пузырьков и округляются. В них поступает вода и накапливается клеточный сок, а ограничивающая их мембрана становится тонопластом (рис. 36).

2. Вакуоли образуются путем автофагии: мембраны ЭР окружают участок цитоплазмы. Внутри образовавшегося пузырька гидролитические ферменты расщепляют полимерные соединения, и в него поступает вода, образуя клеточный сок (см. рис. 18).

Мелкие вакуоли увеличиваются в размере и независимо от способа образования сливаются друг с другом, формируя центральную вакуоль. По мере увеличения объема вакуоли растет поверхность тонопласта, очевидно, за счет мембран пузырьков Гольджи, которые встраиваются в него, выделяя свое содержимое в вакуоль, например гидролитические ферменты, запасные белки и др. В тонопласте функционируют механизмы активного и пассивного транспорта веществ — органических (сахара, органические кислоты, аминокислоты и др.) и минеральных (катионы, анионы).

Осмотические свойства растительной клетки

Диффузия веществ в водном растворе происходит по градиенту концентрации: молекулы передвигаются от места с их высокой концентрацией к месту, где она ниже. В то же время концентрация молекул воды в этих местах прямо противоположна: она оказывается более высокой там, где содержание растворенных веществ ниже. Поэтому молекулы воды диффундируют по своему градиенту — в направлении, противоположном движению молекул растворенных в воде веществ.

Если на пути диффундирующих частиц встречается полупроницаемая перегородка, разделяющая два раствора с различной концентрацией, возникает осмос. *Полупроницаемой* называют такую перегородку, или мембрану, через которую свободно проходят молекулы воды и не проникают молекулы растворенных в ней веществ. При этом молекулы воды через полупроницаемую перегородку двигаются по градиенту своей концентрации, т. е. в сторону раствора, концентрация которого выше. *Осмос* — это диффузия молекул воды через полупроницаемую мембрану в сторону раствора с большей концентрацией.

На рис. 37 показана схема осмотической системы: два сосуда с растворами различной концентрации, например сахарозы. В первом сосуде концентрация составляет 1М, во втором — 2М. Эти растворы разделены полупроницаемой перегородкой. По законам осмоса вода движется через полупроницаемую мембрану в сторону более концентрированного раствора. Теоретически это может продолжаться до выравнивания концентраций растворов в обоих сосудах.

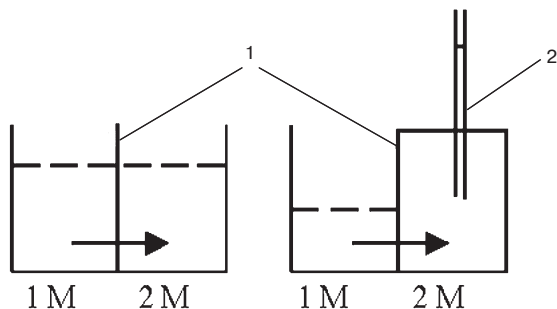


Рис. 37. Осмотическая система:

1 — полупроницаемая мембрана, разделяющая два раствора с различной концентрацией; 2 — трубка, по которой поднимается раствор
Стрелки показывают направление движения молекул воды через полупроницаемую мембрану

В осмосе прежде всего обращают внимание на *осмотическое давление* — силу, которую необходимо приложить, чтобы помешать проникновению воды через полупроницаемую мембрану в сторону раствора с большей концентрацией. Чем выше концентрация раствора, тем выше его осмотическое давление. Чем больше разница в концентрациях растворов, разделенных полупроницаемой перегородкой, тем более интенсивно будет проникать вода в сторону более концентрированного раствора.

Если в осмотической системе, представленной на рис. 37, закрыть второй сосуд и опустить в него стеклянную трубку, то вода, двигающаяся через полупроницаемую мембрану, заполнит сосуд и раствор будет подниматься по трубке до тех пор, пока осмотическое давление не уравновесится гидростатическим. Измеряя гидростатическое давление, определяют равное ему осмотическое.

Растительная клетка представляет собой осмотическую систему, где один раствор — это внешняя среда (или вакуоль соседней клетки), а второй — клеточный сок собственной вакуоли. Полупроницаемой мембраной служат плазмалемма и тонопласт. Необходима в осмотических свойствах также клеточная оболочка. Она защищает протопласт от разрыва под действием гидростатического давления вакуоли.

Интенсивность проникновения воды в клетку зависит от осмотического давления жидкости в вакуоли и во внешней среде, точнее, от разности осмотического давления внутри и вне клетки. Силу, с которой вода проникает внутрь вакуоли живой клетки, называют *сосущей силой*.

По отношению к концентрации клеточного сока внешние растворы можно разделить на три типа:

1. *Изотонические*, или *изоосмотические*, осмотическое давление которых равно осмотическому давлению в клетке.

2. *Гипотонические*, осмотическое давление которых ниже, чем в клетке.

3. *Гипертонические*, осмотическое давление которых выше, чем в клетке.

Если растительную клетку поместить в изотонический раствор, то движения воды ни в клетку, ни из нее происходить не будет. Если же клетка окажется в гипотоническом растворе, то вода устремится в ее вакуоль.

По мере всасывания клеткой воды объем ее вакуоли увеличивается, она давит на протопласт и через него на клеточную оболочку, которая, растягиваясь и напрягаясь, оказывает обратно направленное давление на протопласт. Давление растянутой клеточной оболочки на протопласт называют *тургорным давлением*, а возникающее при этом напряженное состояние клетки — *тургором*.

Объединенный тургор клеток всех органов создает тургор всего растения. Тургор придает листьям и травянистым стеблям прочность и упругость, благодаря чему они располагаются вертикально или под углом к солнечным лучам. При потере растением воды в условиях недостатка влаги в почве и сильного испарения тургор клеток падает, стенки клеток сморщиваются, наступает увядание: листья обвисают, травянистые стебли поникают.

Сосущая сила равна разности между осмотическим и тургорным давлениями:

$$S = \pi - P,$$

где S — сосущая сила; π — осмотическое давление; P — тургорное давление.

Чем больше в данный момент тургорное давление, тем меньше сосущая сила, и наоборот.

Сосущая сила обеспечивает поступление в клетки воды. Из клетки в клетку вода передвигается благодаря разности осмотических давлений в них, т. е. концентраций клеточного сока. Опытами установлено, что концентрация клеточного сока, а значит, и осмотическое давление в клетках верхних листьев растений выше, чем в нижних, а в клетках корня больше, чем в почве. Абсолютная величина осмотического давления в растительных клетках довольно высока. У наземных травянистых растений чаще всего она колеблется от 5 до 10 атм. У пресноводных растений осмотическое давление ниже — 1—3 атм. У растений засушливых мест обитания, засоленных почв, а также в кронах деревьев оно достигает 40, 80 и даже 100 атм.

Таким образом, осмотическим свойствам принадлежит очень важная роль в строении и жизнедеятельности растений.

1. Осмос определяет поглощение воды и передвижение ее по растению.

2. Осмотические свойства обеспечивают тургор растению, особенно его мягким органам (листья, травянистые стебли), что придает им форму, прочность и позволяет поддерживать положение в пространстве. С тургором связаны также некоторые физиологические процессы, например открывание и закрывание устьиц, движение органов растения. Тургор участвует в ростовых процессах растений, растягивая клетки (рост растяжением). При этом размеры клеток увеличиваются в десятки и сотни раз без больших затрат веществ и энергии, поскольку клетка почти на 90 % оказывается заполненной клеточным соком, основным компонентом которого является вода.

Плазмолиз

Если клетку поместить в гипертонический раствор (например 10%-й раствор сахарозы или KNO_3), то, благодаря осмотическим явлениям, вода из вакуоли через цитоплазму начинает выходить в окружающий раствор. Вакуоль уменьшается в размерах, цитоплазма следует за вакуолей, отставая от стенок клетки сначала в отдельных местах, а затем полностью. В конце концов в середине клетки протопласт образует овальный комочек. Явление отставания протопласта от клеточных стенок в результате потери вакуолей воды в гипертоническом растворе называется *плазмолизом*. Пространство внутри клетки вокруг сжавшегося протопласта заполняет раствор, вызвавший плазмолиз (*плазмолитик*), который легко проникает через проницаемую клеточную оболочку.

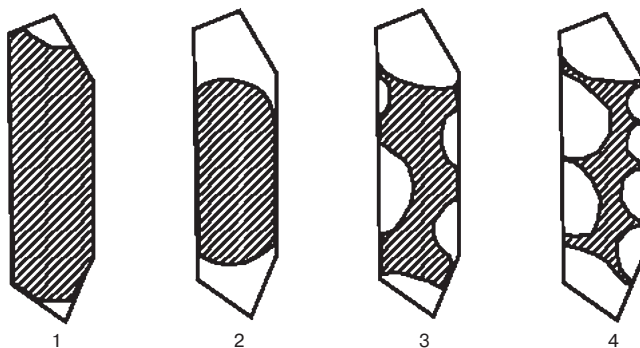


Рис. 38. Формы плазмолиза:

1 — начальная стадия плазмолиза; 2 — выпуклый; 3 — вогнутый; 4 — судорожный

Обычно отхождение протопласта от стенок начинается по углам клетки. В процессе плазмолиза протопласт может иметь гладкие выпуклые очертания. Такой плазмолиз называется выпуклым. В клетках с очень вязкой цитоплазмой происходит вогнутый плазмолиз. Крайняя степень вогнутого плазмолиза называется судорожным. Если плазмоллизированную клетку поместить в гипотонический раствор или воду, то происходит *деплазмолиз*. Вода начинает поступать в клетку, вакуоль увеличивается, протопласт снова прижимается к клеточным стенкам, вытесняя плазмолитик (рис. 38).

Плазмолиз используют для определения осмотического давления клеточного сока, вязкости цитоплазмы, а также при проверке семян на всхожесть: живые клетки зародыша плазмолизируют, а мертвые — нет.

Состав клеточного сока

В состав клеточного сока входят вода, органические и неорганические вещества. Вода является его основным компонентом (до 98 %) и содержится в вакуолях всех клеток. Состав и количество остальных веществ в клеточном соке зависит от типа клеток, тканей, вида растений, их физиологического состояния и действия факторов внешней среды. Вещества в вакуолях могут находиться в виде истинных растворов, коллоидных, эмульсии, суспензий и в виде твердых отложений. Клеточный сок чаще имеет слабокислую или нейтральную реакцию, редко — щелочную (арбуз, дыня).

В клеточном соке различных растений содержатся углеводы, белки, аминокислоты, органические кислоты, гликозиды, дубильные вещества, алкалоиды, терпены, пигменты, минеральные соли и др.

В клеточном соке почти всех растений содержатся *углеводы* — сахара (моносахариды и дисахариды) и некоторые растворимые полисахариды. Среди моносахаридов в вакуолях чаще встречаются глюкоза (виноградный сахар) и фруктоза (плодовый сахар). Эти сахара в смеси друг с другом накапливаются в соке мякоти сочных плодов (виноград, яблоки, груши, сливы, персики, вишни, смородина, крыжовник и др.). Из дисахаридов в клеточном соке чаще всего присутствует сахароза (свекловичный или тростниковый сахар). Ею особенно богат сок корней сахарной свеклы и стеблей сахарного тростника (до 20—25 %). Из этих растений получают пищевой сахар в промышленных масштабах. В заметном количестве сахароза содержится в стеблях сахарной кукурузы и сахарного сорго (10—12 %) и в зрелых плодах арбуза, дыни и др. Из полисахаридов в клеточном соке встречается инулин, состоящий из остатков фруктозы (клубни георгин, топинамбура, корни цикория, одуванчика).

В составе клеточного сока ряда растений содержатся запасные *белки*. Особенно их много в созревающих семенах. Очевидно, эти белки

синтезируются на гранулярных мембранах ЭПС и попадают в вакуоли с помощью пузырьков Гольджи. Из таких вакуолей, богатых белком, при высушании в процессе созревания семян образуются алейроновые зерна (пшеница, горох, клещевина и др.). Кроме белков, в вакуолях присутствуют различные аминокислоты.

Обычно *органические кислоты* содержатся в клеточном соке в большом количестве в свободном состоянии или в виде солей. Именно их присутствие определяет кислую реакцию клеточного сока. Наиболее часто встречаются щавелевая, уксусная, яблочная, винная, лимонная кислоты. Например, щавелевая кислота содержится в листьях солянок, щавеля, ревеня; уксусная — в семенах пшеницы, гороха; яблочная — в плодах малины, рябины, яблоках; винная — в плодах винограда, томатов, шелковицы; лимонная — в плодах цитрусовых, лимонника. В листьях махорки содержание яблочной и лимонной кислот так велико (6—10 %), что махорку используют в качестве сырья для их получения. В клеточном соке брусники и клюквы содержится бензойная кислота, которая консервирует эти ягоды при хранении (моченая брусника).

Гликозиды — соединения, состоящие из остатка сахара, связанного с каким-нибудь веществом неуглеводной природы. Как правило, гликозиды имеют горький вкус и специфический запах, которые определяют вкусовые качества ряда пищевых продуктов. Например, горчица содержит гликозид синигрин, придающий ей специфический запах и вкус. Гликозид амигдалин, имеющий в составе неуглеводной части синильную кислоту, характерен для семян растений семейства розовых (миндаль, вишни, сливы, абрикосы, персики и др.). Он придает косточкам плодов розовых запах горького миндаля. Многие гликозиды применяются в качестве лекарственных препаратов. Например, группа сердечных гликозидов, которых особенно много в растениях наперстянки.

Дубильные вещества, или *танины*, — безазотистые полимерные соединения. Содержатся в клеточном соке многих растений и накапливаются в полости клеток после отмирания их протопластов. Их много (до 20—30 % и более) в коре деревьев — дуба, сосны, ивы, березы, каштана, акации, эвкалипта и др.; в листьях сумаха, чая; плодах хурмы, айвы, терна и др. Дубильные вещества обладают вяжущими и антисептическими свойствами, чем обосновано их использование в медицине. Присутствием дубильных веществ объясняется приятный вяжущий вкус ряда пищевых продуктов: чая, вина, кофе и др. Дубильные вещества используются для дубления кожи. Связывая белки кожи, они придают ей прочность и эластичность.

Алкалоиды — гетероциклические азотсодержащие соединения. Они имеют щелочные свойства и образуют соли с органическими кислотами, которые растворяются в клеточном соке. Алкалоиды оказывают сильное физиологическое действие на животный и человеческий организм. В малых дозах многие из них используются как лекарственные

препараты, а в больших являются ядами. Например, морфин, кодеин, папаверин из мака снотворного; кокаин из листьев коки; кофеин из листьев чая, зерен кофе, бобов какао; атропин из красавки, дурмана, белены; термопсин из термопсиса и др. Некоторые алкалоиды применяются для борьбы с вредителями сельскохозяйственных растений (никотин из листьев табака).

Терпены — ненасыщенные углеводороды. К этой группе соединений, содержащихся в клеточном соке некоторых растений, относятся каучук и гутта. Каучук находится в клеточном соке млечников тропического древесного растения гевеи, в корнях некоторых сложноцветных (кок-сагыз, тау-сагыз). Он образует в клеточном соке взвесь мелких гранул. В промышленных масштабах его получают из гевеи и используют для изготовления резины, а в медицине — пластырей и горчичников. Гутта содержится в клеточном соке гваюлы, эвкомии, некоторых видов бересклета. Добывают ее в основном из гваюлы и используют при изготовлении изоляционного материала для покрытия подводных кабелей.

Как правило, клеточный сок имеет окраску, которую придают ему растворенные в нем *пигменты*. Среди пигментов клеточного сока чаще всего встречаются антоцианы и антохлоры. Они близки по химической природе, но различаются по цвету.

Антоцианы — важнейшие пигменты растений, они окрашивают цветы, плоды, листья в голубой, синий, розовый, красный, фиолетовый цвета с различными оттенками. Их окраска зависит от концентрации пигмента, состава смеси пигментов, присутствия в клеточном соке ионов металлов (железа, калия, кальция, магния, кобальта и др.). Антоцианы изменяют окраску в зависимости от кислотности среды. В кислой среде они красные, в щелочной — синие. Однако в живых клетках не происходит резких колебаний кислотности, поэтому такие изменения окраски наблюдают обычно в эксперименте. Если к соку вишни, сливы, смородины или столовой свеклы добавить соды, то он приобретет синюю окраску, а если затем влить уксуса, раствор окрасится в красный цвет. Антоцианы определяют окраску цветков гиацинтов, роз, астр, клевера, незабудок, фиалок, мака и др., плодов черной смородины, вишни, винограда, сливы, брусники, синих баклажан и др., реже вегетативных органов (корни столовой свеклы, листья краснокочанной капусты). Содержатся антоцианы и в листьях многих растений (клен краснолистный), но они не всегда заметны, так как маскируются хлорофиллом. И только осенью, когда разрушается хлорофилл, их листья краснеют.

Антохлоры — это желтые пигменты. Они менее распространены, чем антоцианы, и окрашивают главным образом лепестки цветков (льнянка, первоцвет) и плоды (лимоны, апельсины). Белая окраска цветков также связана с наличием в клеточном соке веществ, близких по химической природе к антоцианам и антохлорам.

Минеральные вещества находятся в клеточном соке в виде солей или ионов-катионов и анионов (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} , Cu^{2+} , Fe^{3+} , Zn^{2+} , SO_4^{2-} , Cl^- , NO_3^- , PO_4^{3-} и др.).

Твердые отложения в клеточном соке — это, как правило, нерастворимые соли кальция, особенно щавелевокислый кальций (оксалат кальция). Он образуется в результате связывания кальцием избытка щавелевой кислоты, которая накапливается в вакуоли в процессе метаболизма клетки. Оксалат кальция может откладываться в виде одиночных кристаллов (наружные чешуи лука), сростков кристаллов — *друз* (листья бегонии), пачки игольчатых кристаллов — *рафид* (алоэ) или кристаллического песка (листья помидоров, бузины). Наиболее часто в растениях встречаются друзы. Рафиды характерны только для однодольных. Предполагают, что кристаллы оксалата кальция играют определенную защитную роль, так как придают содержащим их частям растений жесткость, что препятствует поеданию их животными. Кроме того, щавелевокислый кальций, по-видимому, может вовлекаться в обмен веществ. Например, в незрелых плодах цитрусовых, черной смородины содержится большое количество друз. По мере созревания плодов друзы постепенно исчезают (рис. 39).

В клеточном соке встречаются и другие твердые включения: кристаллы оксалата магния (тамарикс), гипса (некоторые водоросли), аморфный осадок кремнезема (злаки).

Одни соединения, содержащиеся в клеточном соке, являются запасными питательными веществами (белки, сахара, инулин). Другие считают конечными продуктами обмена и даже отбросами. На наш

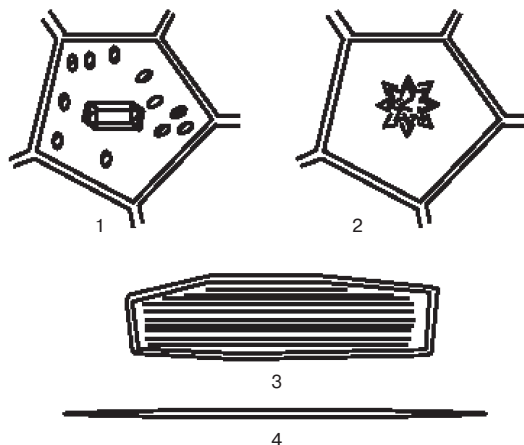


Рис. 39. Формы отложения оксалата кальция:

1 — одиночные кристаллы; 2 — друзы; 3 — пачка рафид; 4 — отдельная рафида

взгляд, это неверно. Мы уже говорили о том, что растения экономно расходуют вещества и энергию и почти не выделяют в окружающую среду продуктов своего метаболизма, как это делают животные организмы. Большое разнообразие веществ в клеточном соке вовсе не означает, что они бесполезны и не нужны растению. Просто функции многих из них еще неизвестны. Некоторые из веществ клеточного сока играют защитную роль, препятствуя поеданию растений вредителями и заражению их болезнетворными микроорганизмами (алкалоиды, гликозиды, дубильные вещества и др.). Каучук и гутта затягивают раны при повреждении растений. Пигменты окрашивают цветки и плоды, привлекая насекомых-опылителей и способствуя распространению семян.

Функции вакуолей

Вакуоли растительных клеток выполняют три основные функции.

1. Запасающая. В вакуолях откладываются запасные питательные вещества (углеводы, белки, органические кислоты, аминокислоты и др.) и продукты жизнедеятельности клетки, функции которых разнообразны и далеко еще не выяснены.

2. Осмотическая. Благодаря достаточно высокой концентрации веществ в клеточном соке, которая определяет его осмотическое давление:

- создается сосущая сила, обеспечивающая поступление воды в клетку и передвижение ее из клетки в клетку;
- возникает тургор, который создает опору клеткам и мягким органам, придает им прочность и положение в пространстве.

3. Лизосомная. Гидролитические ферменты, присутствующие в клеточном соке, расщепляют полимерные вещества и структуры, которые уже выполнили свою роль в клетке и проникают в вакуоль путем инвагинации тонопласта. Простые соединения (сахара, аминокислоты), образовавшиеся в результате расщепления, поступают обратно в цитоплазму и вновь используются в синтетических реакциях процессов метаболизма.

Клеточная оболочка

Все клетки растительных организмов имеют твердую эластичную *клеточную оболочку*, или *клеточную стенку*, которая является продуктом жизнедеятельности протопласта. Наличие клеточной оболочки — существенный признак, отличающий растительную клетку от животной.

Значение клеточной оболочки для растений очень велико.

1. Клеточная оболочка определяет форму клетки.

2. Оболочки, особенно жесткие и утолщенные, служат механической опорой клеткам и органам растений.

3. Клеточная оболочка выполняет разнообразные защитные функции: предохраняет протопласт от различных повреждений — механических, вредителями, животными, от проникновения патогенных микроорганизмов, от потери воды и высыхания.

4. Оболочка участвует в осмотических свойствах клетки, ограничивая растяжение протопласта и предотвращая его разрыв под действием гидростатического давления вакуоли.

5. Клеточная оболочка принимает участие в транспорте воды и растворенных в ней веществ, которые преодолевают клеточную стенку, прежде чем попасть в цитоплазму или при выходе из нее.

Состав и строение клеточных оболочек варьирует в зависимости от типа клеток, вида растений. Изменяются они и в процессе индивидуального развития клетки.

Состав клеточной оболочки

Основными веществами клеточной оболочки являются углеводы (целлюлоза, гемицеллюлоза, пектины), белки и вода. Целлюлоза — обязательный компонент всех растительных клеток. Она образует каркас, или остов, клеточной оболочки. Гемицеллюлоза, пектины и белки составляют матрикс оболочки, который окружает целлюлозный каркас.

Целлюлоза, или *клетчатка*, — углевод-полимер. Ее мономерами являются остатки глюкозы. Целлюлоза имеет большую молекулярную массу (до нескольких миллионов) и молекулы в виде длинных цепочек. Она — очень инертное вещество, что помогает ей выполнять защитные функции. Не растворяется в большинстве известных растворителей (кислотах, щелочах, органических растворителях) и с трудом гидролизуется. Клетчатка растворяется только в реактиве Швейцера (раствор оксида меди в аммиаке), из которого осаждается при подкислении.

В клеточной оболочке молекулы целлюлозы собраны в пучки — *микрофибриллы*, в которых они располагаются параллельно друг другу. На поперечном разрезе микрофибриллы имеют овальную форму. В центре молекулы клетчатки (примерно 50) расположены строго упорядоченно и образуют кристаллическую решетку. Это — так называемое «ядро» микрофибриллы. Вокруг кристаллического «ядра» молекулы целлюлозы (около 100) размещаются не столь упорядоченно и образуют паракристаллическую область. В нее проникают молекулы веществ матрикса и воды, количество которых увеличивается от «ядра» к периферии микрофибриллы (рис. 40). Молекулы клетчатки имеют различную длину, и лишь немногие из них проходят по всей длине микрофибриллы. Поэтому в микрофибриллах есть участки, где одни

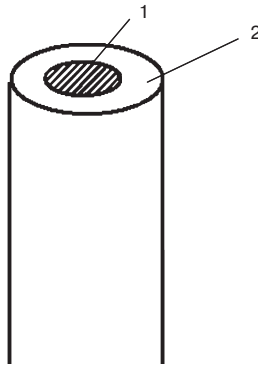


Рис. 40. Схема строения микрофибриллы целлюлозы:
1 — кристаллическое «ядро»; 2 — паракристаллическая область

молекулы заканчиваются, а другие начинаются. В этих местах нарушается их кристаллическая структура. Таким образом, в целом целлюлоза имеет полукристаллическое строение.

Микрофибриллы целлюлозы образуют каркас клеточной оболочки с большими или меньшими промежутками между ними, что зависит от концентрации целлюлозы (от 5—15 до 30—50 % и более).

Как уже отмечалось, синтез целлюлозы происходит на внешней поверхности плазмалеммы. При этом образуются не отдельные ее молекулы, а пучки — микрофибриллы, которые поступают в клеточную оболочку.

Целлюлоза находит самое широкое практическое применение. Ее используют для изготовления бумаги, ваты, тканей. Она является сырьем для химической промышленности: из нее изготавливают искусственные волокна, шелк, кожу, лаки, пластмассы, взрывчатые вещества и др. Клетчатку гидролизуют до глюкозы, на которой выращивают кормовые дрожжи. Кроме того, гидролизную глюкозу сбраживают и получают гидролизный спирт, который используют для изготовления искусственного каучука.

Гемицеллюлоза, или *полуклетчатка*, — менее стойкий аморфный компонент клеточной оболочки. Она входит в состав матрикса, заполняя промежутки между микрофибриллами. Гемицеллюлоза имеет небольшую молекулярную массу (несколько десятков тысяч), растворяется в щелочах и легче гидролизуется, чем целлюлоза.

Гемицеллюлоза — это смесь углеводов-полимеров, мономерами которых являются остатки различных моносахаридов (глюкоза, галактоза, манноза, ксилоза, арабиноза и др.). Особенно много гемицеллюлозы в оболочках молодых клеток. В клеточных стенках эндосперма семян

некоторых растений гемицеллюлоза выполняет роль запасных питательных веществ и используется при прорастании семян (люпин, пальмы).

Пектины, или *пектиновые вещества*, также имеют углеводную природу. Они являются компонентом матрикса, заполняя промежутки между микрофибриллами, а также склеивают клетки, выполняя роль межклеточного вещества. Находясь в коллоидном состоянии, пектины придают клеточной оболочке эластичность.

Пектиновые вещества обладают желеобразующими свойствами, на которых основано приготовление варенья, джема, фруктовых желе, мармелада, карамельных начинок и др.

На долю *белков* в клеточной оболочке приходится 5—10 % ее веса. В их состав входит прежде всего структурный белок *экстенсин*, который представляет собой гликопротеин. Кроме того, в оболочке обнаружены некоторые белки-ферменты. Предполагают, что они, во-первых, участвуют в разрушении связей между полисахаридами, что способствует росту клеток растяжением, во-вторых, осуществляют синтез ряда веществ (лигнин), которые откладываются в оболочках клеток специализированных растительных тканей. Белки клеточной оболочки являются компонентом ее матрикса.

Вещества матрикса клеточной оболочки синтезируются в аппарате Гольджи, упаковываются в пузырьки Гольджи, которые движутся к плазмалемме и выделяют свое содержимое в оболочку. Белки образуются на гранулярных мембранах ЭР, а углеводная часть присоединяется к их молекулам уже в аппарате Гольджи. Готовый экстенсин также переносится к плазматической мембране в пузырьках Гольджи.

Вода в клеточной оболочке связана в основном с матриксом, и лишь небольшая ее часть проникает в паракристаллическую область микрофибрилл целлюлозы. Значение воды в оболочке очень велико. Она играет роль растворителя и обеспечивает транспорт веществ через клеточную стенку: чем больше воды в оболочке, тем выше ее проницаемость. Она образует коллоидный раствор пектиновых веществ. Их переход из золя в гель и обратно зависит от содержания воды. Вода влияет на взаимодействия микрофибрилл целлюлозы с веществами матрикса. Изменяя количество водородных связей между ними, она влияет на прочность и эластичность (растяжимость) клеточной оболочки.

Структура клеточной оболочки

В процессе цитокинеза между двумя дочерними клетками вначале образуется пектиновая срединная пластинка, а затем на нее со стороны каждой клетки накладывается первичная оболочка. У одних тканей она сохраняется в течение всей жизни клеток (меристемы, корневые волоски, мезофилл листа), у других — после прекращения роста клеток

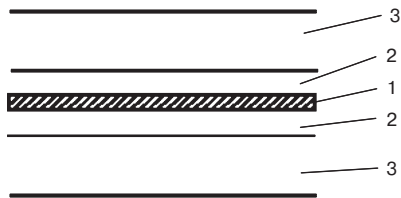


Рис. 41. Слои клеточной оболочки:

1 — срединная пластинка; 2 — первичная клеточная оболочка; 3 — вторичная клеточная оболочка

на первичную оболочку накладывается вторичная (механические ткани, ксилема) (рис. 41).

Первичная и вторичная клеточные оболочки различаются по своему составу и строению.

Первичная клеточная оболочка очень тонкая — 0,1—0,5 мкм. В ее состав входят целлюлоза (5—15 %), гемицеллюлозы (до 30 %), пектины (до 5 %), белки (5—10 %) и много воды (60—90 %). В связи с низким содержанием целлюлозы ее микрофибриллы располагаются рыхло и связаны между собой молекулами матрикса. Считают, что молекулы гемицеллюлозы прикрепляются к поверхности микрофибрилл водородными связями и, в свою очередь, связаны с молекулами пектиновых веществ. Молекулы белка экстенсина также, по-видимому, присоединяются к пектинам. В настоящее время ученые предлагают несколько различных схем молекулярной структуры первичной клеточной оболочки. Одна из таких схем представлена на рис. 42. Предполагается, что сеть, образованная микрофибриллами целлюлозы и молекулами

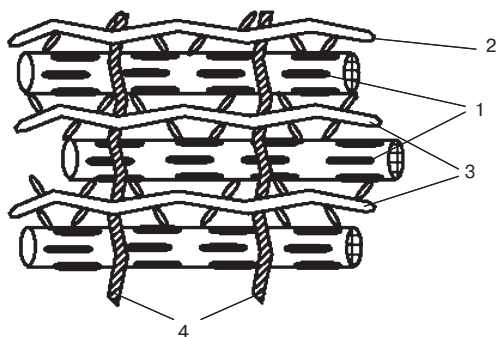


Рис. 42. Схема молекулярной организации первичной клеточной оболочки:

1 — микрофибриллы целлюлозы; 2 — молекулы гемицеллюлозы; 3 — молекулы пектина; 4 — белковые молекулы

гемицеллюлозы, обеспечивает прочность клеточной оболочки, а пектиновые вещества — ее эластичность.

Ориентация микрофибрилл в первичной оболочке зависит от формы клеток. В оболочке паренхимных клеток микрофибриллы располагаются беспорядочно, а в стенках прозенхимных — перпендикулярно к их продольной оси, что определяется расположением микротрубочек в цитоплазме под плазмалеммой.

Первичная оболочка неодинакова по толщине на всей своей поверхности. Она имеет тонкие участки, в которых микрофибриллы расположены особенно рыхло и через которые проходят плазмодесмы, соединяющие цитоплазмы соседних клеток. Эти участки называют первичными порвыми полями (рис. 43). Над ними во вторичной оболочке образуются поры.

Вторичная клеточная оболочка накладывается на первичную изнутри, уменьшая объем полости клетки. Это обычно происходит после прекращения ее роста. Вторичная оболочка гораздо толще первичной — 1—10 мкм, более плотная и слоистая. В ней преобладает целлюлоза — от 40—50 % до 90—98 % и значительно меньше воды. Микрофибриллы целлюлозы уложены плотно. Матрикс состоит из гемицеллюлозы, пектины и белки отсутствуют.

Во вторичной оболочке выделяют три слоя, которые обозначают S_1 , S_2 , S_3 . S_1 — тонкий слой, примыкающий к первичной оболочке, S_2 — средний слой, наиболее мощный, S_3 — внутренний тонкий слой. Слои различаются по ориентации микрофибрилл. Обычно в слоях S_1

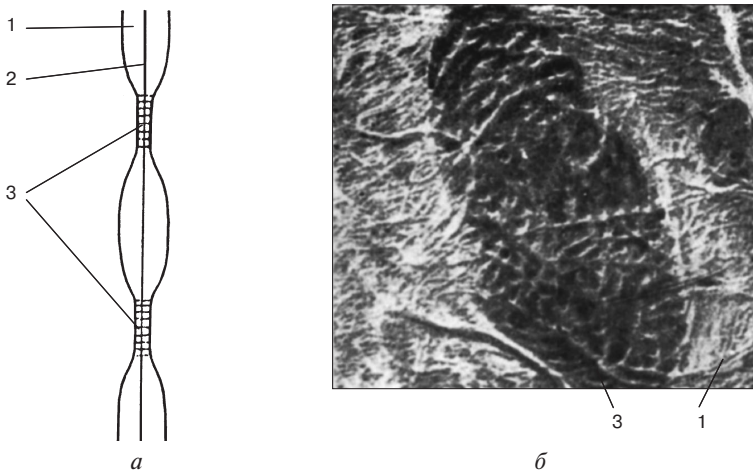
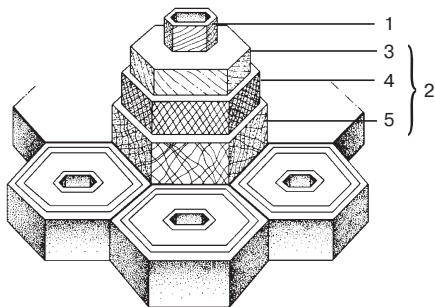


Рис. 43. Первичные порвые поля:
а — схема; *б* — электронная микрофотография; 1 — первичная оболочка; 2 — срединная пластинка; 3 — первичные порвые поля



a



б

Рис. 44. Строение вторичной клеточной оболочки:

a — схема расположения слоев; *б* — электронная микрофотография; 1 — первичная клеточная оболочка; 2 — вторичная клеточная оболочка; 3 — слой S_1 ; 4 — слой S_2 ; 5 — слой S_3

и S_3 микрофибриллы располагаются под большим углом к продольной оси клетки, а в слое S_2 — под меньшим углом (рис. 44). Иногда во вторичной оболочке отсутствует один из слоев, чаще S_3 . Когда слой S_3 сильно выражен, его называют третичной оболочкой. Слоистость клеточной оболочки придает ей прочность, что обеспечивает выполнение опорной функции.

Образование вторичной оболочки называют также *утолщением*. Причем утолщение может быть сплошным, а может вторичная оболочка образовываться только на некоторых участках первичной клеточной стенки. В таких случаях говорят о *скульптурных утолщениях*. Они в основном встречаются в клетках и сосудах ксилемы. Это различные кольчатые, спиральные или кольчато-спиральные утолщения (рис. 45). Скульптурные утолщения не препятствуют росту клеток: их растяжение происходит за счет неутолщенных участков, в которых сохраняется первичная оболочка.

В некоторых клетках вторичная оболочка образует многочисленные выросты в сторону протопласта — *протуберанцы*, которые создают в клеточных стенках сложный *лабиринт*. В результате получается большая поверхность клеточной оболочки и примыкающей к ней плазмалеммы. Такое строение оболочки обычно характерно для клеток, транспортирующих минеральные и органические вещества (паренхима ксилемы и флоэмы, выделительные ткани). Часто лабиринт образуется не на всей внутренней поверхности клетки, а с одной ее стороны, где особенно активно происходит транспорт веществ (рис. 46).

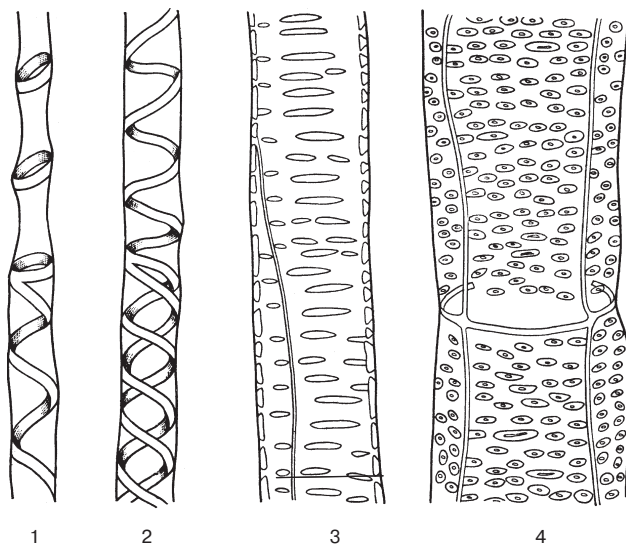


Рис. 45. Скульптурные утолщения клеточной оболочки:
 1 — кольчато-спиральное; 2 — спиральное; 3 — лестничное; 4 — пористое



Рис. 46. Схема строения протуберанцев клеточной оболочки:
 1 — срединная пластинка; 2 — протуберанцы в клеточной оболочке; 3 — цитоплазма

Образование и рост клеточной оболочки

В процессе цитокинеза протопласты двух дочерних клеток, разделенных срединной пластинкой, накладывают на нее вещества первичной оболочки. Далее первичная оболочка образуется на поверхности всего протопласта, накладываясь поверх оболочки материнской клетки. В результате каждая дочерняя клетка формирует свою сплошную первичную оболочку. Остатки исходной оболочки материнской клетки постепенно разрушаются по мере роста дочерних.

Клеточная оболочка растет в плоскости и в толщину. Рост оболочки в плоскости происходит путем *интруссионции* (внедрения). Новые микрофибриллы целлюлозы, синтезирующиеся на плазмалемме, встраиваются между уже имеющимися в оболочке, связи между которыми разрушаются. При этом более активно растут и растягиваются участки между первичными поровыми полями, которые при этом раздвигаются, удаляясь друг от друга.

Рост в толщину осуществляется путем *аппозиции* (наложения). Новые микрофибриллы целлюлозы накладываются изнутри на оболочку. Как правило, рост оболочки происходит равномерно по всей поверхности протопласта. Однако у ряда клеток оболочки растут неравномерно. Некоторые их участки отличаются более интенсивным ростом. В таких случаях получаются прозенхимные или разветвленные клетки.

Обычно вторичная оболочка накладывается на первичную изнутри, со стороны протопласта, т. е. происходит внутреннее утолщение. Очень редко клеточные стенки имеют наружные утолщения, которые формируются в том случае, когда одна клетка образуется внутри другой (пыльцевые зерна).

Поры

Вторичная клеточная оболочка не откладывается над первичными поровыми полями, а окружает их. Получаются углубления во вторичной оболочке, которые называют *порами*. Обычно поры образуют пары, т. к. в смежных стенках соседних клеток они располагаются напротив друг друга. В паре поры разделены *закрывающей пленкой*, или *поровой мембраной*, которая состоит из срединной пластинки и первичных оболочек двух соседних клеток (рис. 47). На срезе поры имеют вид узких

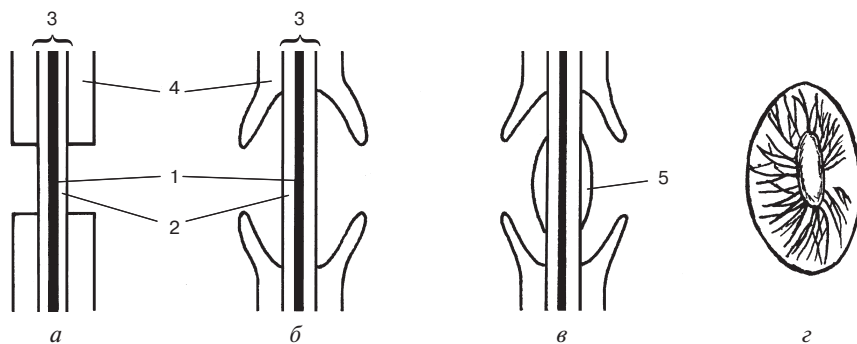


Рис. 47. Типы пор: *а* — простые; *б* — окаймленные; *в* — окаймленные с торусом; *г* — сеть микрофибрилл целлюлозы в окаймленных порах; 1 — срединная пластинка; 2 — первичная клеточная оболочка; 3 — замыкающая пленка поры; 4 — вторичная клеточная оболочка; 5 — торус

каналов, идущих от полости клетки к поровой мембране. Длина каналов зависит от толщины вторичной оболочки. По форме каналов поры делят на простые и окаймленные.

У *простых пор* канал цилиндрический, диаметр его на всем протяжении приблизительно одинаков. У некоторых клеток поровые каналы могут разветвляться. Это происходит в результате слияния каналов соседних пор в процессе утолщения вторичной оболочки. В плане простые поры имеют округлую, овальную или щелевидную форму. Такие поры характерны для паренхимы, механической ткани и др.

У *окаймленных пор* канал имеет воронкообразную форму. Он сужается внутрь клетки по мере роста в толщину вторичной оболочки. В результате внутреннее отверстие поры, которое называют *апертурой*, оказывается более узким, чем отверстие, соприкасающееся с первичной оболочкой. В плане такие поры имеют двухконтурные очертания: внешний контур соответствует диаметру канала у замыкающей пленки, а внутренний — апертуры (рис. 47). Окаймленные поры присущи элементам, проводящим воду (ксилема). Элементы ксилемы мертвые, они утрачивают живое содержимое. Одновременно разрушаются и плазмодесмы в поровых мембранах, а также из них исчезают гемицеллюлозы и пектины, остается только сеть из микрофибрилл целлюлозы, через которую проходит ток воды. У многих хвойных растений посреди замыкающей пленки окаймленных пор образуется утолщение — *торус*.

Если в паре одна пора является простой, а другая — окаймленной, ее называют *полуокаймленной*. Такие пары получаются, например, при соприкосновении элементов ксилемы и паренхимы.

Поры, через которые проходят плазмодесмы, обеспечивают транспорт воды и веществ из клетки в клетку, не снижая прочности клеточной оболочки.

Иногда замыкающая пленка поры разрушается и образуется сквозное отверстие — *перфорация*. Причем на поровой мембране может образовываться много мелких перфораций.

Физико-химические видоизменения клеточной оболочки

У некоторых клеток оболочка остается неизменной, целлюлозной до конца их жизни. Однако у многих тканей при дифференцировке клеток происходят химические изменения в составе оболочек, которые при этом приобретают новые специфические свойства, иначе говоря, происходят физико-химические видоизменения: одревеснение, опробковение, кутинозизация, ослизнение, минерализация.

Одревеснение, или *лигнификация*, — наиболее распространенное видоизменение оболочек закончивших рост клеток высших растений. Оно происходит при инкрустации их аморфным веществом лигнином. Это сложный полимер фенольной природы, очень стойкий и трудно-

растворимый. Откладываясь в клеточных стенках, лигнин вытесняет из них вещества матрикса. В одревесневшей клеточной оболочке его может содержаться до 20—30 %. Однако распределяется он неравномерно: больше всего лигнина в срединной пластинке и первичной оболочке, с которых, очевидно, и начинается одревеснение. В срединной пластинке может накапливаться до 60—90 % всего лигнина оболочки. Во вторичной оболочке его меньше, причем количество его уменьшается в направлении от ее наружных слоев к внутренним.

Одревеснение придает клеточной оболочке твердость и прочность, хотя значительно снижает ее эластичность. Лигнифицированные клеточные стенки подобны железобетонным, где микрофибриллы целлюлозы играют роль металлических конструкций, а лигнин — скрепляющего их бетона. В связи с этим одревеснение сыграло важную роль в эволюции растений, обеспечив им опору при выходе на сушу.

Клетки с одревесневшими стенками теряют живое содержимое, отмирают. По-видимому, это связано с разрушением плазмодесм и утратой связи между клетками. Еще одно важное свойство придает растениям лигнификация: она консервирует клеточные оболочки. Дело в том, что лигнин очень слабо и медленно разлагается микроорганизмами, что предохраняет от разрушения древесину, в которой много одревесневших элементов.

Одревеснению подвергаются прежде всего механические ткани и проводящая ткань ксилемы. Однако одревесневать могут и многие элементы других тканей (клетки первичной коры, сердцевины). Таким образом, лигнин является важным фактором, обеспечивающим механическую прочность растений.

Известен процесс раздревеснения, хотя он встречается у растений крайне редко. Раздревеснение может быть естественным и патологическим. Естественное раздревеснение наблюдается, например, в плодах груши и айвы. В мякоти незрелых плодов содержатся твердые частицы, состоящие из группы каменистых клеток с одревесневшими оболочками. При созревании происходит раздревеснение и твердые частицы размягчаются. Патологическое раздревеснение осуществляют паразитические грибы, разлагая лигнин в древесине деревьев (трутовики).

Опробковение происходит при накоплении в клеточных оболочках суберина — стойкого полимерного жироподобного вещества. Он откладывается во вторичной оболочке в виде пластинок, которые не соприкасаются с протопластом, а отделяются от него внутренним целлюлозным слоем. Опробковевшие стенки становятся непроницаемыми для воды и газов, и содержимое клеток отмирает. Опробковевают обычно стенки клеток покровных тканей и клеток, отделяющих поврежденные участки органов. Опробковение защищает растение от потери воды, а также от проникновения патогенных микроорганизмов во внутренние ткани.

Кутинизация — это отложение в клеточной оболочке жироподобного вещества кутина, сходного по химической природе с суберином, но еще более стойкого. Кутин обычно откладывается на наружных стенках клеток кожицы в виде пленки — *кутикулы*. Иногда кутиновые слои располагаются также в толще наружной клеточной оболочки. Кутикула непроницаема для воды и газов и поэтому предохраняет листья и молодые стебли от излишнего испарения. Кроме того, она препятствует проникновению в растение патогенных грибов и других микроорганизмов. Кутикула может иметь различную толщину. Особенно мощная она на кожице листьев растений засушливых мест обитания.

У некоторых растений в состав кутикулы и кутикулярных слоев входит воск. Кроме того, он часто откладывается на поверхности кутикулы в виде мельчайших частичек различной формы — зерен, пластинок, палочек, трубочек, крючочков и т. д., образующих плотный равномерный слой — *восковой налет*. Он хорошо заметен на поверхности ряда органов растений: в виде сизого налета (плоды винограда, слив, листья капусты) или блестящей пленки (плоды вишен, побеги роз). Восковой налет усиливает защитные свойства кутикулы.

Оболочки пыльцы и спор многих растений покрыты особым веществом — *спорополленином*, который близок к кутину, но еще более устойчив. Благодаря исключительной устойчивости спорополленина до нас дошли неповрежденными пыльца и споры ископаемых растений, пролежавшие в земле много сотен лет.

Ослизнение связано с тем, что у ряда растений в клеточных оболочках присутствуют особые слизистые полисахариды. Они способны поглощать воду и образовывать очень вязкие коллоидные растворы — слизи. Такие слизистые полисахариды содержатся в клеточных стенках семян (лен, люпин, рожь), корневых чехликов и волосков, листьев некоторых растений засушливых мест обитания. Слизь могут выделяться сквозь оболочки клеток на поверхность органов растений. Функции слизи разнообразны. Ослизнение клеточных оболочек семян способствует закреплению их в почве и поглощению из нее воды, облегчает выход зародыша из семени при прорастании. Слизь, выделяемая на поверхности корневого чехлика и корневых волосков, помогает растущему корню продвигаться в почве, контактировать с почвенными частицами, поглощать из них воду и минеральные вещества. Ослизнение клеточных оболочек на поверхности листьев защищает их от потери воды в засушливых условиях, а также способствует ее поглощению из воздуха.

Минерализация — это отложение в клеточной оболочке минеральных солей, постепенно вытесняющих вещества матрикса. Небольшое количество минеральных веществ присутствует почти во всех клеточных стенках, и с возрастом оно увеличивается. Чаще всего в оболочках откладываются кремнезем (злаки, хвощи, осоки) и углекислый кальций (водоросли, волоски крапивы). Причем соли могут накапливаться как

внутри оболочек, так и на их поверхности. Минерализация повышает твердость и жесткость клеточной оболочки, защищая растения от поедания вредителями и животными.

Мацерация

Мацерация — это разъединение клеток в результате разрушения срединной пластинки. Различают *полную* и *частичную мацерацию*. При полной мацерации клетки полностью отделяются друг от друга, а при частичной — остаются связанными в некоторых участках, где сохраняется срединная пластинка. Таким путем могут образовываться межклетники. Существует *естественная* и *искусственная мацерация*. Естественная происходит при разрушении пектинов ферментативным путем при созревании плодов, опадании плодов и листьев, мочке льна. Правда, в последнем случае пектиновая пластинка, склеивающая волокна льна, разрушается ферментами бактерий, которые развиваются на растениях при мочке. Искусственную мацерацию можно вызвать кипячением растительных тканей (варка овощей), обработкой кислотами и щелочами (производство бумаги, изготовление анатомических препаратов).

Образование межклетников

Пространства в тканях между клетками носят названия *межклетников*. В них осуществляется газообмен в процессах дыхания и фотосинтеза, а также испарение воды. По способу образования межклетники делят на три типа: схизогенные, рексигенные и лизигенные.

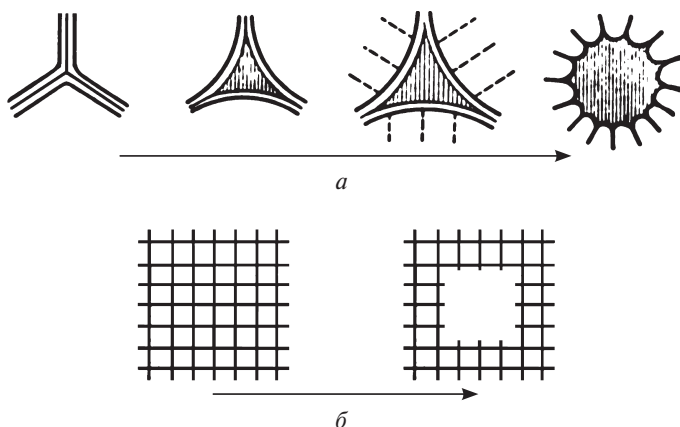


Рис. 48. Схема образования межклетников: *а* — схизогенных; *б* — лизигенных. Стрелками показано направление процесса.

Схизогенные межклетники образуются в результате частичной мацерации, которая происходит в местах, где сходятся несколько клеток. Сначала мелкие межклетники увеличиваются в процессе деления и роста клеток (губчатая ткань листа) (рис. 48).

Рексигенные межклетники образуются при разрыве клеток и их отмирании. В этом случае пространства между клетками также увеличиваются в процессе их роста (полость в солоmine злаков).

Лизигенные межклетники возникают при растворении (лизисе) группы клеток под действием гидролитических ферментов. Часто они имеют правильную овальную или округлую форму и обычно служат местилищами эфирных масел и смол (кожура плодов цитрусовых).

Межклетники соединяются друг с другом и образуют единую систему, пронизывающую растение.

Продолжительность жизни клетки

После ряда делений клетки утрачивают эту способность и специализируются, приспособляясь к выполнению определенных функций. Продолжительность жизни дифференцированных клеток различна. Одни живут недолго: живое содержимое их отмирает и остается только оболочка (механические, проводящие ткани). Другие существуют в течение всей жизни растения или его органа и гибнут вместе с ними (опадание листьев, отмирание надземной части многих трав). В любом случае реализуется генетически запрограммированный процесс индивидуального развития клетки. Затем происходит ее старение и гибель.

Генетически запрограммированную смерть клетки называют *апоптозом*. Он играет важную роль как в жизни клетки, так и всего растения.

Апоптоз в растительных клетках осуществляется в виде цепи строго определенных последовательных событий. Сначала происходит конденсация хроматина, распад ДНК на фрагменты, а затем дробление ядра на участки. Одновременно в клетке наблюдается сжатие протопласта и образование складок на плазмалемме. Происходит разрыв плазмодесма, что приводит к разъединению клеток и обособлению друг от друга. Этот процесс имеет большое значение, так как препятствует распространению патогенов по клеткам растения. На последнем этапе происходит разрушение протопласта гидролитическими ферментами лизосом и вакуолей, т. е. автолиз. Образующиеся мономерные вещества используются соседними живыми клетками. Таким образом очищается полость мертвой клетки. Как говорилось выше, в растениях содержится много мертвых клеток, состоящих только из одной оболочки, которые выполняют определенные функции (опорную, проводящую, защитную).

С участием апоптоза протекают многие процессы в растении. Например, образуются сосуды ксилемы, мертвые клетки механической ткани, происходит старение и опадание листьев при листопаде.

Гибель клетки может быть и незапрограммированной, например, при воздействии неблагоприятных условий, от проникновения патогенных микроорганизмов. В этом случае мертвые клетки отделяются от живых защитным слоем клеток с опробковевшими оболочками.

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте определение клетки. Чем растительная клетка отличается от животной?
2. Что определяет форму и размеры растительных клеток? Какие клетки называют паренхимными, а какие прозенхимными?
3. Расскажите о составе растительной клетки. Какие органеллы относятся к корпускулярным, а какие к мембранным?
4. Расскажите о физико-химических свойствах и химическом составе протопласта.
5. Какие существуют представления о структуре матрикса цитоплазмы?
6. Каково строение и функции плазмалеммы и тонопласта?
7. Охарактеризуйте эндоплазматическую сеть. Какие функции она выполняет?
8. Расскажите о строении и значении плазмодесм.
9. Что вы знаете о движении цитоплазмы?
10. Расскажите о структуре, функциях и происхождении хлоропластов.
11. Сравните три типа пластид.
12. Что вы знаете о структуре и функциях митохондрий?
13. Какова роль лизосом и локального автолиза в растительной клетке?
14. Что вы знаете об аппарате Гольджи и его роли в формировании системы эндомембран?
15. Расскажите о микрочастицах растительной клетки.
17. Охарактеризуйте интерфазное ядро и его структурные компоненты.
18. Какие существуют типы деления ядра? Каково их значение?
19. В чем особенности деления растительной клетки?
20. Какие вещества откладываются в запас в растительных клетках? Каковы формы их отложения?
21. Расскажите об образовании и функциях вакуолей.
22. Расскажите о составе клеточного сока.
23. Расскажите о составе клеточной оболочки и ее функциях.

24. Сравните состав и строение первичной и вторичной клеточной оболочек.
25. Как происходят образование и рост клеточной оболочки?
26. Что такое поры? Какие типы пор вы знаете?
27. Какие физико-химические видоизменения клеточной оболочки вы знаете? Какое значение они имеют для растений?
28. Что вы знаете о мацерации?
29. Расскажите об образовании межклетников.
30. Какова продолжительность жизни растительных клеток? Что такое апоптоз и каково его значение для растений?

Тесты для самоконтроля

1. В вакуолях содержатся пигменты:
 - а) хлорофиллы;
 - б) каротиноиды;
 - в) антохлоры;
 - г) антоцианы.
2. Замкнутые мембранные пузырьки в хлоропластах — это:
 - а) кристы;
 - б) тилакоиды;
 - в) ламеллы;
 - г) грани.
3. Удлиненные отложения оксалата кальция в клетках — это:
 - а) кристаллы;
 - б) друзы;
 - в) рафиды;
 - г) алейроновые зерна.
4. В олеопластах запасается:
 - а) масло;
 - б) белок;
 - в) крахмал;
 - г) нуклеиновая кислота.
5. Двойной мембраной окружены:
 - а) ядро и вакуоль;
 - б) митохондрии и лейкопласты;
 - в) пластиды, митохондрии и ядро;
 - г) лизосомы, пероксисомы и ядро.
6. Одревеснение клеточной стенки происходит вследствие пропитки ее:
 - а) лигнином;
 - б) суберином;
 - в) кутином;

7. Раствор с повышенной концентрацией относительно внутриклеточной — это:
- а) гипертонический;
 - б) изотонический;
 - в) гипотонический;
 - г) изоосмотический.
8. Пластиды, не содержащие пигмента, — это:
- а) лейкопласты;
 - б) хлоропласты;
 - в) хромопласты;
 - г) амилопласты.
9. Процесс выхода воды из вакуоли сопровождается:
- а) деплазмолизом;
 - б) плазмолизом;
 - в) диализом;
 - г) тургором.

Раздел 2

Ткани

У низших растений (водоросли) тело состоит или из одной клетки, или из многих сходных по строению клеток, каждая из которых выполняет в одинаковой степени все присущие клетке функции. У высших растений (мхи, высшие споровые, голосеменные, покрытосеменные) организм состоит из большого числа различных по структуре и выполняемым функциям клеток. У цветковых, например, их насчитывают около 80 типов. В основе организации высших растительных организмов лежит принцип специализации клеток, который заключается в том, что каждая клетка организма выполняет не все присущие ей функции, а только некоторые, но зато более полно и совершенно.

Группы клеток, сходных по строению, выполняемым функциям и происхождению, называют *тканями*.

Однако четко определить каждую растительную ткань и разделить их на группы достаточно трудно. Для этого мало одного из указанных признаков, тем более, что каждый из них не является абсолютным. Причины этого кроются в особенностях строения тканей, размещения их в растении и взаимосвязей в системе растительного организма. Рассмотрим эти особенности.

1. Многие растительные ткани полифункциональны: они выполняют две и более функций. Например, ксилема не только осуществляет транспорт воды и минеральных веществ по растению, но выполняет и механическую функцию. Для губчатой ткани листа характерны функции фотосинтеза и транспирации. Эпидерма листа защищает внутренние ткани, осуществляет газообмен и транспирацию, а у некоторых растений еще и выделительную функцию.

2. Некоторые ткани изменяют свои функции в процессе онтогенеза. Так, сердцевина стебля у определенного вида растений может быть сначала запасающей тканью, а после утолщения и одревеснения клеточных стенок приобретает механическую функцию. То же может происходить с паренхимой первичной коры стебля и корня.

3. В ряде случаев элементы одной ткани могут быть рассеяны среди клеток другой. При этом они резко отличаются по форме и функциям от клеток, среди которых располагаются. Такие клетки называются *идиобластами*. Так, идиобластами являются крупные, часто разветвленные клетки механической ткани, которые встречаются в мякоти листа, а также крупные клетки, содержащие друзы или рафиды, в тканях стеблей и листьев.

4. В растениях существуют простые и сложные ткани. К *простым* относят такие, которые состоят из однородных клеток (колленхима).

Сложные ткани складываются из различных по строению и функциям клеток (эпидерма, ксилема, флоэма).

5. Клетки одной и той же ткани могут иметь различное происхождение. Например, камбиальное кольцо в корнях двудольных образуется частично из перицикла, частично из паренхимы.

Иногда на препаратах под микроскопом можно видеть группы сходных по форме клеток, которые оказываются не настоящей, а *ложной тканью*. Из ложной ткани, например, состоят плодовые тела грибов, образованные плотным переплетением нитей — гиф. У растений ложную ткань образуют тиллы — выросты паренхимных клеток, закупоривающие сосуды ксилемы. Иными словами, ложная ткань не соответствует определению тканей: не имеет всех ее признаков.

Классифицировать растительные ткани можно по различным признакам. Например, их можно разделить по форме клеток на паренхимные и прозенхимные; по наличию живого содержимого — на живые и мертвые; по способности ее клеток делиться — на образовательные и постоянные; по наличию межклетников — на плотные и рыхлые; по типу видоизменения клеточной оболочки — на целлюлозные, пробковевшие, одревесневшие и т. д. Некоторые из приведенных видов классификации тканей известны в истории анатомии растений, все они очень условны, хотя в отдельных случаях могут использоваться, например, при сравнительном описании тканей, изучении их расположения в органах и целом растении.

В основу современной классификации растительных тканей положен комплекс анатомо-физиологических признаков — сходство в строении, функциях и происхождении. Различают следующие типы растительных тканей: образовательные, покровные, механические, ассимилирующие, поглощающие, запасающие, проводящие, выделительные, ткани проветривания. Все ткани, кроме образовательных, относятся к *постоянным (специализированным)*. Между специализированными тканями находятся паренхимные клетки, форма, размеры и функции которых различны. Эти клетки называют *основной паренхимой*.

Каждый из перечисленных типов тканей имеет свою классификацию — делится на группы. Ученые считают, что в растениях присутствуют 20—30 различных тканей. Во всех растительных тканях видна взаимосвязь структуры и функции.

Некоторые ткани располагаются рядом, взаимодействуют друг с другом и тянутся по всему растению, образуя сложный комплекс — систему. В растениях можно выделить по крайней мере три системы тканей — покровную, проводящую и основную. *Покровная система* образует наружный защитный слой растения, а *проводящая* занимает центральную часть его тела, она отделена от покровной и окружена основной паренхимой. *Система основных тканей* включает основную паренхиму, механические ткани, ассимилирующие, запасающие и др.

Образовательные ткани, или меристемы

Рост растений в отличие от роста животных имеет две особенности. Во-первых, растение обладает уникальным свойством неограниченного роста: оно растет в течение всей жизни, образуя новые клетки. Во-вторых, растение характеризуется локализованностью роста в определенных местах — *точках роста*. В точках роста находятся образовательные ткани — *меристемы*, основной функцией которых является создание новых клеток путем деления. Кроме того, у растений возможно новообразование меристем. В таких случаях некоторые постоянные ткани проходят дедифференцировку и приобретают способность делиться. На этом, например, основаны регенерация и вегетативное размножение растений.

Строение клеток образовательных тканей вполне соответствует их функциям. Меристемы состоят из мелких плотно сомкнутых клеток с тонкими целлюлозными оболочками, которые содержат мало целлюлозы. Меристематические клетки чаще паренхимные, реже прозенхимные с заостренными концами. Протопласты клеток содержат крупные ядра, другие клеточные органеллы (ЭР, пластиды, митохондрии), находятся в стадии формирования. Вакуолей или совсем нет, или они очень мелкие.

Зародыш в семени целиком состоит из меристематических тканей. В процессе роста и развития из него растения меристемы сохраняются на верхушках побегов и на кончиках корней. Эти точки роста называют *конусами нарастания*. Кроме того, у злаков меристемы сохраняются у основания междоузлий побегов, образуя *вставочные*, или *интеркалярные*, зоны роста.

По внешнему виду все меристематические клетки конуса нарастания сходны, но в действительности они разнокачественны. На самой верхушке находятся *инициальные клетки*, или *инициали*. У мхов, хвощей, некоторых папоротников имеется одна инициальная клетка, у голосеменных и цветковых — целая группа. Их основная функция — деление. Каждая инициальная клетка делится на две дочерние. Обе они растут, достигая формы и размера материнской. Одна из них остается инициальной, а другая после ряда делений образует клетки — *производные инициалей*, которые на некотором расстоянии от конуса нарастания дифференцируются в клетки постоянных тканей (рис. 49).

Таким образом, меристемы состоят из инициальных клеток и их производных. Инициали вместе с ближайшими производными составляют *промеристемы*, которые располагаются в верхней части конуса нарастания. Если инициали способны делиться бесконечно долго, в течение всей жизни растения, а это иногда многие сотни и даже тысячи лет, то чем дальше от них находятся их производные, тем меньшее количество раз до дифференцировки и специализации они делятся.

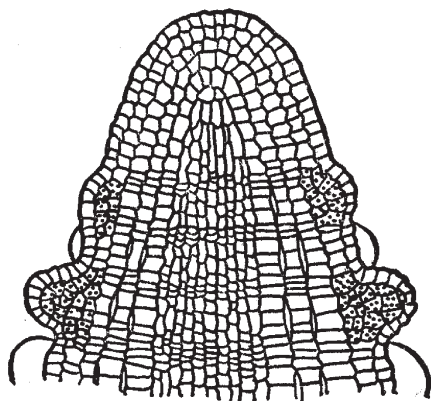


Рис. 49. Меристема в конусе нарастания стебля

Меристемы классифицируются по расположению в растении и по происхождению.

По расположению в растении различают верхушечные, боковые и вставочные меристемы. К *верхушечным* относятся образовательные ткани конуса нарастания стебля и корня, к *боковым*, или латеральным, — прокамбий, камбий, образующий луб и древесину, пробковый камбий, которые отдельными тяжами или сплошным кольцом располагаются по окружности стебля или корня. *Вставочные* меристемы находятся у основания междоузлий побегов и листьев (злаки, хвощи, некоторые зонтичные). Эти меристемы в отличие от верхушечных имеют ряд особенностей. Во-первых, в них нет инициалей, во-вторых, их меристематическая деятельность менее длительна, в-третьих, в них имеются некоторые дифференцированные элементы, например проводящие. Верхушечные и вставочные меристемы осуществляют рост стебля и корня в длину, боковые — в толщину (рис. 50).

По происхождению меристемы делят на первичные и вторичные. *Первичные меристемы* происходят из образовательной ткани зародыша (верхушечные и вставочные меристемы, прокамбий). *Вторичные меристемы* образуются из первичных или из постоянных тканей, которые приобрели способность делиться (пробковый камбий, камбий, образующий луб и древесину). Ко вторичным относят также *раневые меристемы*, образующиеся при повреждении тканей и органов. Заживление раны начинается с интенсивного деления паренхимных клеток, расположенных под раной. Часто из раневой меристемы образуется пробковый камбий, откладывающий пробку, которая отделяет поврежденное место от глубже лежащих тканей, защищая их от проникновения через рану патогенов.

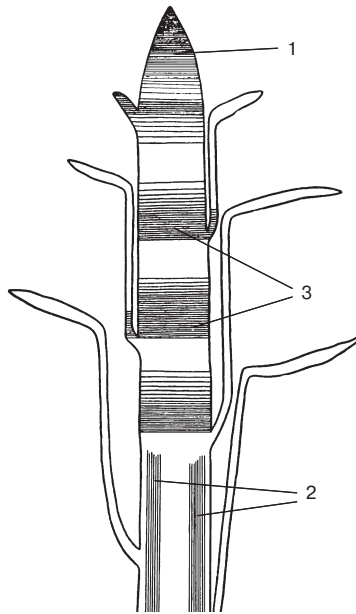


Рис. 50. Схема расположения различных меристем в побеге:
 1 — верхушечная; 2 — боковые; 3 — вставочные

Постоянные ткани, образованные первичными меристемами, называют первичными. К ним, например, относятся все ткани первичного строения стебля и корня, все ткани пластинки листа. Однодольные растения, как правило, целиком состоят из первичных тканей. Постоянные ткани, образовавшиеся из вторичной меристемы, относят ко вторичным (вторичный луб, вторичная древесина, перидерма).

Покровные ткани

На поверхности всех органов растений находятся *покровные ткани*. Основная их функция — защитная. Они защищают внутренние ткани от неблагоприятных факторов: механических воздействий, резкой смены температур, проникновения вредителей и патогенных микроорганизмов, излишнего испарения и иссушения. Кроме защитной, покровные ткани выполняют и другие функции — газообмена, транспирации, выделения, поглощения и др.

Различают первичную, вторичную и третичную покровные ткани.

Эпидерма (эпидермис), или *кожица*, — первичная покровная ткань. Она покрывает листья, цветки, плоды, а также стебли при их первичном строении. В процессе эволюции эпидерма возникла при выходе

растений на сушу как ткань, защищающая их от потери воды и высыхания. В онтогенезе кожица дифференцируется из наружного слоя меристемы конуса нарастания, который называют *протодермой*.

Кожица, как правило, однослойна. Редко у растений засушливых мест обитания (олеандр, фикус) встречается эпидерма из двух или трех слоев клеток.

Эпидерма выполняет в основном все перечисленные выше функции покровных тканей. С полифункциональностью связано разнообразие ее структур, т. е. кожица — сложная ткань. Она состоит из следующих компонентов:

1. Основная ткань, клетки которой образуют большую часть ее поверхности.
2. Устьица и связанные с ними побочные клетки.
3. Различные выросты (волоски).

Клетки основной ткани кожицы паренхимные, плотно сомкнутые, иногда имеют извилистые стенки, что способствует более прочному их соединению. Эпидерма органов, вытянутых в длину (стебли, черешки, ланцетовидные листья), состоит из клеток, удлинённых параллельно продольной оси органа. Боковые и внутренняя стенки клеток тонкие

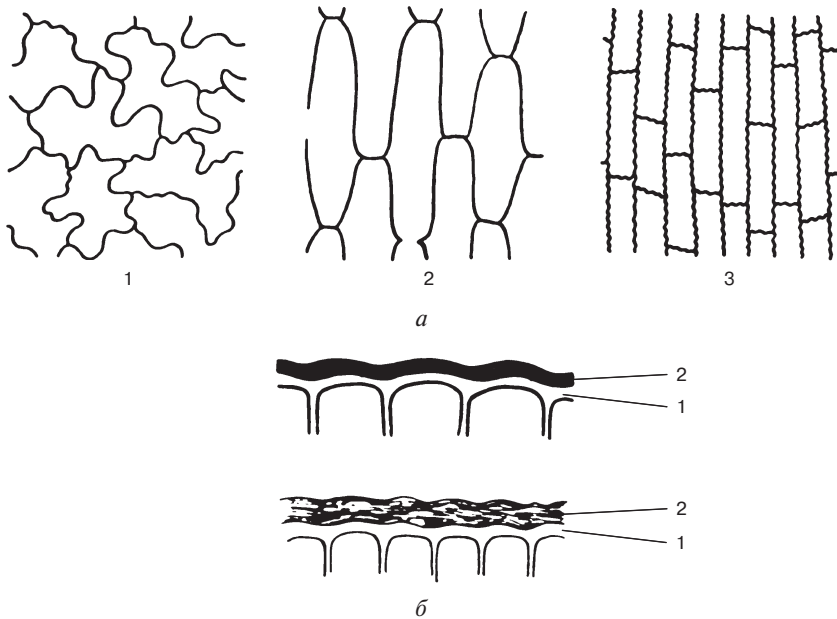


Рис. 51. Эпидерма:

a — клетки основной ткани: 1 — пиона; 2 — хлорофитума; 3 — сныти; *б* — наружная стенка эпидермальных клеток с кутикулой: 1 — наружная стенка; 2 — кутикула

целлюлозные, наружная — утолщена и покрыта кутикулой (рис. 51). Часто поверх кутикулы находится восковой налет, который, как и слой кутина, уменьшает испарение воды с поверхностей органа, а у растений влажных мест препятствует смачиванию водой, накопление которой на листьях может способствовать развитию грибов и бактерий. Слой воска бывает достаточно мощным. Так, на листьях некоторых пальм он достигает 5 мм в толщину. Его собирают и используют для изготовления свечей, шампуней, пластмасс.

Основные клетки эпидермы живые, имеют протопласт и большую центральную вакуоль. Из пластид для них характерны лейкопласты. Хлоропласты встречаются редко, в основном у водных растений и у растений, произрастающих в сильно затененных условиях. Однако в настоящее время некоторые ученые склоняются к тому, что клетки основной эпидермы в большинстве случаев содержат не лейкопласты, а хлоропласты с плохо развитой системой мембран, очень низким содержанием хлорофилла и малой фотосинтетической активностью. Клеточный сок вакуолей основной эпидермы иногда окрашен пигментами, чаще антоцианами.

У некоторых растений в эпидерме среди обычной основной ткани встречаются клетки особенно больших размеров, содержащие *цистолиты*. Верхняя стенка таких клеток образует вырост — целлюлозный мешочек, пронизанный канальцами. В канальцах накапливается углекислый кальций, в результате чего получается гроздевидная структура — цистолит. Он подвешен к стенке на целлюлозной ножке, пропитанной кремнеземом. Цистолиты придают листьям жесткость (фикус, филлодендрон, крапива). Кроме того, возможно, что содержащийся в них карбонат является резервом кальция, необходимого для метаболизма растений (рис. 52).

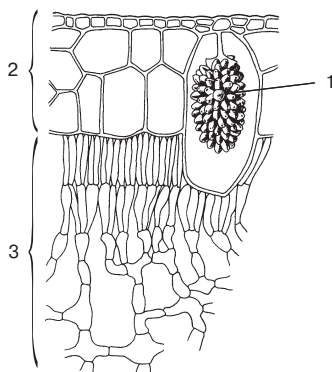


Рис. 52. Цистолит в листе фикуса:
1 — цистолит; 2 — эпидерма; 3 — мякоть листа

Газообмен между внутренними тканями растений и внешней средой, а также испарение воды в эпидерме осуществляются через специальные образования — *устьица*. Устьице — это щель, окруженная двумя *закрывающимися* клетками. Эти клетки имеют бобовидную форму и неравномерно утолщенные целлюлозные оболочки. Стенки, примыкающие к устьичной щели, утолщены, остальные — тонкие. На поперечном срезе щель между замыкающими клетками расширяется воронкообразно наружу и внутрь органа. Эти расширения называют соответственно *передним* и *задним двориками* (рис. 53). Оболочки замыкающих клеток покрыты кутикулой. На поперечном срезе видны ее клювовидные выступы, нависающие над двориками.

Закрывающие клетки живые: имеют протопласт с хлоропластами и большим количеством митохондрий, а также большую центральную вакуоль.

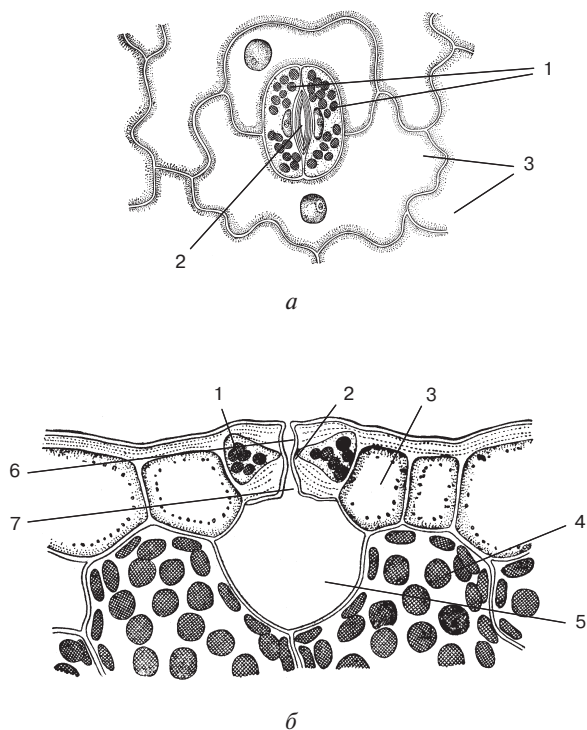


Рис. 53. Устьица в эпидерме двудольных:
а — в плане; *б* — на поперечном срезе; 1 — замыкающие клетки устьиц; 2 — устьичная щель; 3 — основные клетки эпидермы; 4 — клетки мякоти листа; 5 — подустычная щель; 6 — передний дворик; 7 — задний дворик

У некоторых растений рядом с замыкающими располагаются так называемые *побочные клетки*, которые отличаются по форме от основных клеток кожицы. Считают, что они способствуют транспорту воды в замыкающие клетки. Замыкающие и побочные клетки образуют *устычный аппарат*.

Растения способны регулировать количество испаряемой воды путем увеличения или уменьшения размеров устьичной щели — посредством ее открывания и закрывания. Устьичные движения осуществляются осмотическим путем. В замыкающие клетки активно, т. е. с затратой энергии, поступают из окружающих клеток ионы калия, что ведет к возрастанию осмотического давления в их вакуолях. В результате этого замыкающие клетки всасывают воду, увеличивается их объем и тургор: тонкие стенки растягиваются и тянут за собой утолщенные — устьица открываются. Отток ионов калия из вакуолей замыкающих клеток совершается пассивно. При этом падает осмотическое давление в вакуолях, клетки теряют воду, напряжение тонких стенок уменьшается, утолщенные стенки сближаются — устьица закрываются. Открыванию-закрыванию устьиц способствует также радиальное расположение микрофибрилл целлюлозы в оболочке замыкающих клеток (рис. 53). Движение устьиц регулируется рядом факторов: светом, обеспеченностью растений водой, концентрацией углекислого газа в межклетниках.

У некоторых растений (злаки) замыкающие клетки имеют гантелевидную форму. Стенки их утолщены посередине и тонкие на концах. При поглощении клеткой воды тонкостенные участки растягиваются, увлекая за собой утолщенные, которые сближаются, устьичная щель открывается. У таких устьиц рядом с замыкающими клетками располагаются *побочные* (рис. 54).

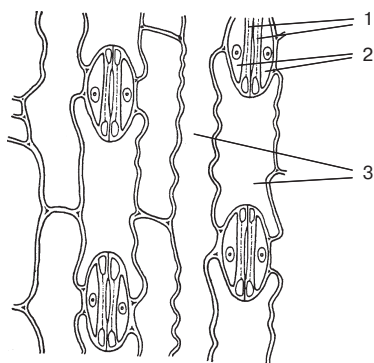


Рис. 54. Устьица в эпидерме однодольных:

1 — замыкающие клетки устьиц; 2 — побочные клетки; 3 — основные клетки эпидермы

Обычно замыкающие клетки образуются из одной инициальной клетки устьица, которая делится на две дочерние. Между ними в результате частичной мацерации возникает щель. Под устьищем находится воздушная полость, которая сообщается с внутренними межклетниками.

Устьица размещаются на всех надземных органах растений, но особенно много их в эпидерме листовых пластинок — несколько сотен на 1 мм². Устьица находятся преимущественно на нижней стороне листа. У растений, листья которых расположены под острым углом к стеблю, устьица имеются на обеих сторонах листа, но все равно на нижней их больше. У двудольных устьица в листьях беспорядочно разбросаны в эпидерме, а у однодольных они размещаются правильными рядами. Рядами устьица располагаются и в кожице стеблей. У растений, произрастающих в засушливых условиях, устьица находятся в углублениях: замыкающие клетки располагаются ниже уровня основных клеток эпидермы.

У многих растений клетки эпидермы образуют выросты — *волоски*, или *трихомы*. Они могут иметь различный вид: бугорков, сосочков, щетинок, звездчатых чешуек, кустиков (яблоня, хмель, фиалка, подмаренник, лох, коровяк и др.). Волоски создают опушенность органов растений. Причем опушенность пластинок листа может быть различной: обычно больше волосков развивается на нижней стороне листа. На стебле волоски иногда размещаются рядами. Они могут быть одноклеточными и многоклеточными (рис. 55). Содержимое их

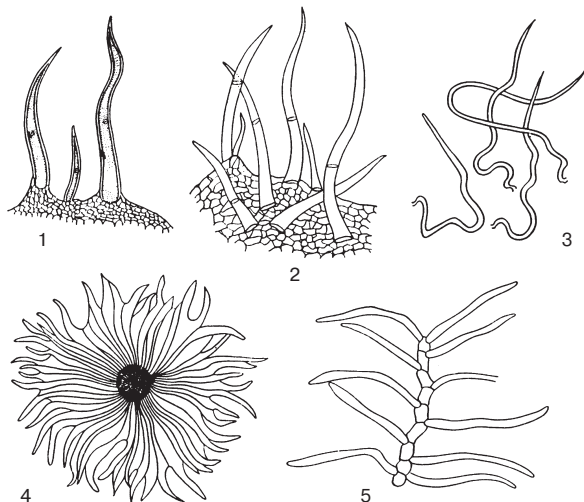


Рис. 55. Эпидермальные волоски (трихомы):

1 — наперстянки; 2 — картофеля; 3 — яблони; 4 — лоха; 5 — коровяка

клеток часто отмирает, и они заполняются воздухом. Такие волоски имеют обычно белый или сероватый цвет и, отражая солнечные лучи, предохраняют листья от перегрева и излишнего испарения. Кроме того, длинные, жесткие, густо расположенные волоски препятствуют поеданию листьев насекомыми-вредителями, а иногда и травоядными млекопитающими. Жгучие волоски, встречающиеся на эпидерме ряда растений, рассматриваются в подразделе о выделительных тканях.

По мере роста и развития растений эпидерма сменяется вторичной покровной тканью — *перидермой*. Обычно в конце лета клетки кожицы стебля, или живые клетки, лежащие под кожицей, приобретают способность делиться и превращаются во вторичную образовательную ткань — *пробковый камбий*, или *феллоген*. Клетки феллогена делятся параллельно поверхности и откладывают наружу многочисленные слои *пробки* (феллемы), а внутрь — один-два слоя живой ткани *феллодермы*. Таким образом, возникает комплекс тканей — пробка, феллоген, феллодерма, который называют перидермой (рис. 56). Собственно покровную функцию в этом комплексе выполняет пробка, а пробковый камбий, состоящий из одного слоя клеток, постоянно продуцирует ее. Пробка состоит из правильных радиальных рядов плотно сомкнутых клеток, в оболочках которых отсутствуют поры. Стенки клеток пропитываются суберином, пробкуют, содержимое их отмирает, и они заполняются воздухом, что придает пробке свойство слабой теплопроводности. Покров из пробки защищает растения от резкой смены температуры, проникновения микроорганизмов и высыхания.

Клетки пробки могут заполняться смолами и приобретать коричневую или желтую окраску. У берез в полости клеток пробки откладывается белое вещество бетулин, благодаря которому их стволы имеют белый цвет. Мощный слой пробки, который вырастает на стволе

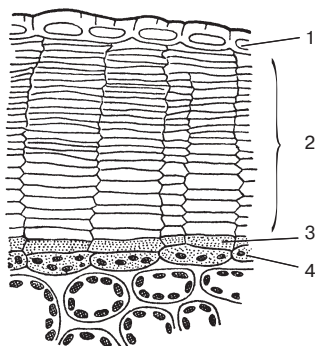


Рис. 56. Перидерма черемухи:

1 — остатки эпидермы; 2 — пробка; 3 — феллоген; 4 — феллодерма

пробкового дуба, отличается эластичностью и используется в качестве термо- и звукоизолирующего материала.

Перидерма формируется на стеблях и корнях двудольных и голосеменных при их вторичном утолщении. Кроме того, перидерма образуется на поврежденных участках тела растений (раневая перидерма), изолируя лежащие глубже ткани от неблагоприятных воздействий среды, прежде всего от проникновения патогенов.

Газообмен и транспирация в пробке осуществляются через *чечевички*, которые приходят на смену устьицам в процессе образования перидермы. Под устьищем, или под группой устьиц, начинают делиться клетки, образуя рыхлую ткань из округлых тонкостенных, бесхлорофильных клеток, которая приподнимает кожу и разрывает ее. Образуется углубление в виде кратера, окруженного валиком, — чечевичка. Клетки, заполняющие чечевичку, в результате мацерации теряют связь друг с другом, округляются, часто опробковывают, образуя *заполняющую*, или *выполняющую*, ткань. Через нее происходит проветривание внутренних тканей растения (рис. 57).

Под чечевичкой закладывается феллоген, который смыкается с феллогеном перидермы и продуцирует новые клетки заполняющей ткани. К зиме феллоген чечевички образует замыкающий слой пробки, который защищает растения от высыхания. Однако деревья даже зимой не бывают закрыты герметически: в замыкающем слое имеются небольшие узкие межклетники, через которые происходит минимальный газообмен. Весной замыкающий слой разрывается под напором разрастающейся под ним заполняющей ткани. Чечевички снова начинают нормально функционировать.

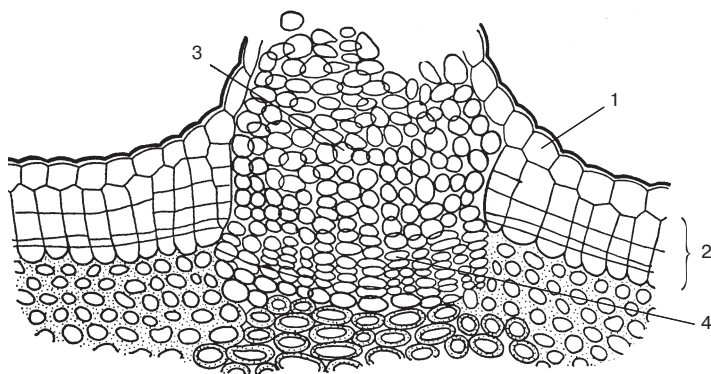


Рис. 57. Чечевичка в перидерме бузины:
1 — остатки эпидермы; 2 — перидерма; 3 — заполняющая ткань; 4 — феллоген чечевички, формирующий замыкающий слой пробки

Чечевички выступают над поверхностью пробки в виде бугорков различной формы. Они могут быть округлыми, продолговатыми, ромбовидными, располагаться на стебле беспорядочно либо параллельными рядами — продольными или поперечными. С течением времени форма и размеры чечевичек могут меняться. Особенно крупные чечевички у берез. Они растягиваются по окружности ствола (до 15 см), образуя черные черточки на белой пробке.

У некоторых деревьев (осина, бук, лещина) перидерма сохраняется до конца жизни. Изнутри феллоген откладывает все новые и новые слои, а снаружи клетки пробки разрываются и слущиваются. При этом поверхность ствола остается гладкой.

У большинства деревьев со временем перидерма заменяется третичной покровной тканью — *коркой*. У таких растений вслед за образованием первой перидермы глубже закладывается новый пробковый камбий и появляются новые перидермы. Живые ткани между слоями перидермы, лишенные воды и питательных веществ, отмирают. Образуется комплекс мертвых тканей, включающий перидермы, который и называется коркой. Перидермы могут закладываться концентрическими кругами. При этом наружные слои корки под напором изнутри

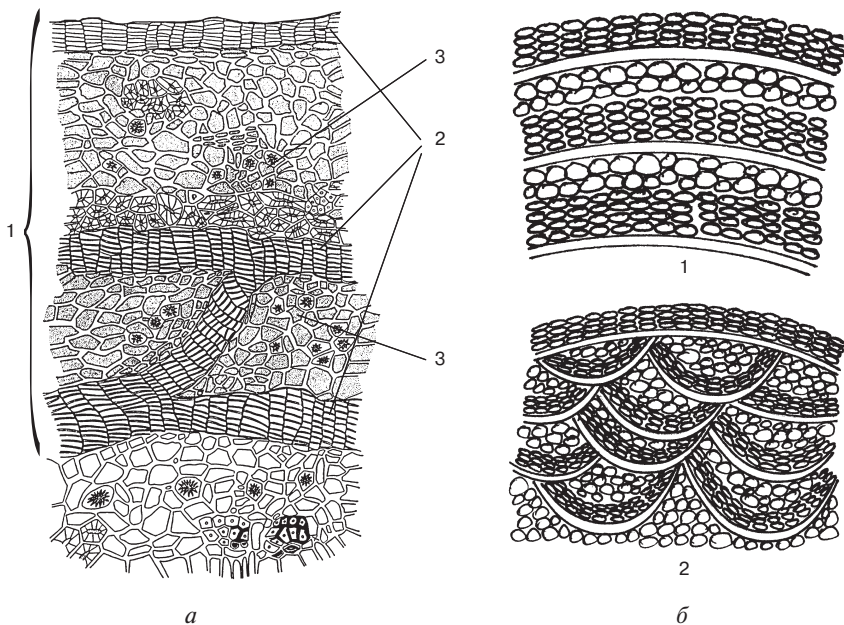


Рис. 58. Корка:

a — схема строения корки: 1 — корка; 2 — перидермы; 3 — мертвые ткани между перидермами; *б* — типы корки: 1 — кольчатая; 2 — чешуйчатая

трескаются и слущиваются в виде продольных полос. Такая корка называется *кольчатой* (виноград, кипарис, эвкалипт). Однако чаще новые перидермы закладываются не сплошным кольцом, а вогнутыми дугами. При этом наружные слои корки слущиваются в виде чешуй. Это *чешуйчатая* корка (дуб, вяз, береза, платан) (рис. 58).

Корка служит более надежной защитой для растений, чем перидерма, предохраняя их от перегрева и ожогов в случае лесных пожаров.

Механические ткани

Водные растения не нуждаются в опоре, их поддерживает вода, плотность которой во много раз превышает плотность воздуха (водоросли). У небольших растений, живущих на суше во влажных условиях, опорой являются прочная упругая клеточная оболочка и тургор клеток (мхи). Для больших по размеру наземных растений такой опоры недостаточно, хотя и она играет определенную роль. После выхода растений на сушу в процессе эволюции у них возникли специализированные *механические ткани*, которые поддерживают тело растений, придают ему форму и положение в пространстве. Собственно, благодаря механическим тканям стало возможным увеличение размеров тела растений вплоть до высоких деревьев (сосна, дуб, эвкалипт, секвойя).

Основной особенностью механических тканей, связанной с их функцией, является наличие утолщенных клеточных оболочек, часто одревесневших. Механические ткани называют еще опорными, или арматурными. Растение можно сравнить с железобетонной конструкцией, где механические ткани подобно металлической арматуре погружены в упругую массу живых клеток, образуя удивительно прочную структуру растительного организма.

Различают два вида механических тканей — колленхиму и склеренхиму.

Колленхима состоит из более или менее вытянутых клеток (до 1—2 мм). Клетки живые: содержат все компоненты протопласта, в том числе хлоропласты, а также центральную вакуоль. Клеточные стенки целлюлозные содержат много гемицеллюлоз, пектинов и воды (до 60—70 %), имеют неравномерное утолщение. По типу утолщений выделяют три группы колленхимы: уголковую, пластинчатую и рыхлую. Стенки *уголковой колленхимы* утолщаются по углам, где сходятся несколько клеток (стебли гречихи, тыквы, щавеля). У клеток *пластинчатой колленхимы* утолщаются тангентальные стенки (стебли подсолнечника), а у *рыхлой* — стенки, примыкающие к межклетникам (стебли мать-и-мачехи, красавки). Встречается колленхима смешанного типа: уголково-пластинчатая, уголково-рыхлая и др. Неравномерность утолщения оболочек не препятствует росту клеток за счет неутолщенных участков и росту органов, содержащих колленхиму. Колленхима обычно встре-

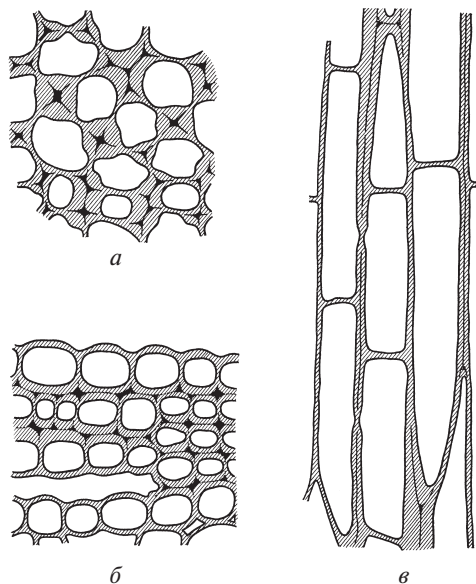


Рис. 59. Колленхима:

a — уголковая; *б* — пластинчатая; *в* — пластинчатая на продольном срезе

чается у двудольных растений в молодых растущих органах. У однодольных растений колленхимы, как правило, нет (рис. 59).

Склеренхима — основная механическая ткань растений. Она характерна как для однодольных, так и для двудольных. Обычно ее клетки мертвые, с очень толстыми одревесневшими оболочками и простыми порами. Склеренхиму делят на две группы: волокна и склереиды.

Склеренхимные волокна представляют собой длинные прозенхимные клетки с заостренными концами. Стенки их одревесневшие и сильно утолщены: диаметр внутренней полости может быть меньше диаметра утолщенной оболочки. Поры в них простые, щелевидные и располагаются под углом к продольной оси клетки. Живое содержимое волокон рано отмирает, поэтому клетки мертвые. Это очень прочная ткань. По прочности она приближается к стали, но уступает ей по упругости и пластичности. По растению волокна проходят не поодиночке, а пучками, в которых отдельные клетки заканчиваются на разном уровне, перекрывая друг друга, что еще больше повышает прочность ткани (рис. 60).

Склеренхимные волокна, проходящие в лубе, называют *лубяными*, а проходящие в древесине — *древесинными*, или *либриформом*. Лубяные волокна значительно длиннее либриформа и сильнее утолщены. Волокна могут располагаться не только рядом с проводящими тканями

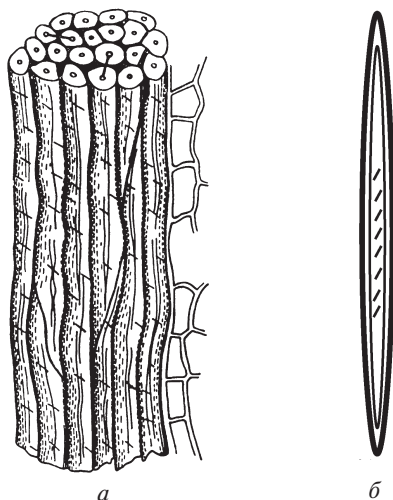


Рис. 60. Склеренхимные волокна:
а — пучок склеренхимных волокон; *б* — отдельное волокно

(луб и древесина), но и в первичной коре стебля под кожицей в виде сплошного кольца или отдельных тяжей, а также в жилках листа.

Лубяные волокна ряда растений используются в качестве сырья для текстильной промышленности (лен, рами, кендырь, кенаф, конопля и др.). При этом ценится длина волокон и возможно меньшее их одревеснение. Волокна рами (до 420 мм), льна (до 60 мм), кендыря (до 55 мм) — длинные, слабо одревесневшие, используются для изготовления высококачественных тканей. Волокна конопли (до 40 мм), канатника менее длинные, одревесневшие, поэтому они идут на изготовление грубых тканей, веревок, канатов, шпагата, пакли.

Склерейды, или *каменистые клетки*, чаще паренхимные, реже вытянутые и разветвленные. Стенки их сильно утолщенные, одревесневшие, имеют простые округлые поры, каналы которых могут ветвиться. Клетки мертвые, живое содержимое их отмирает. По форме клеток склерейды делят на паренхимные *брахисклерейды* и удлиненные разветвленные *астроклерейды*. Брахисклерейды располагаются поодиночке или группами в плодах (груша, айва, облепиха), стеблях (дрок), корневищах (пион), корнях (хрен). Они могут образовывать плотную каменистую ткань (скорлупа ореха, косточки вишен, слив, абрикосов и др.) Астроклерейды — крупные разветвленные, часто звездчатые опорные клетки. Они встречаются в виде идиобластов в мякоти листа (чай, камелия, маслина), а также у водных растений в тканях с большими межклетниками (кувшинка, кубышка) (рис. 61).

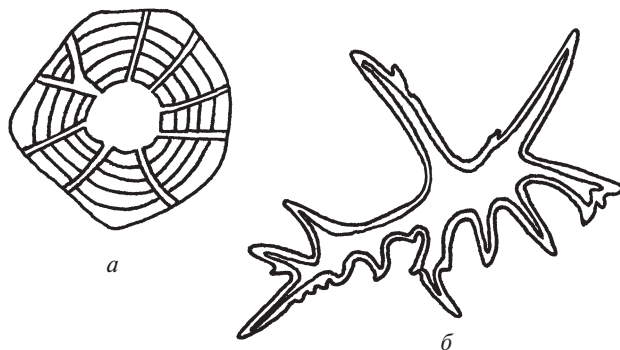


Рис. 61. Склерейды:
a — брахисклерейда; *б* — астросклерейда

Ассимилирующие, или фотосинтезирующие, ткани

Жизнь на Земле зависит от основной функции зеленых растений — фотосинтеза. Фотосинтез — это процесс ассимиляции углекислого газа и воды при участии солнечной энергии, в результате которого образуются углеводы и другие органические вещества и выделяется кислород. Фотосинтетическая функция осуществляется специализированными тканями, которые называют *ассимилирующими (фотосинтезирующими)*, или *хлоренхимой*. Хлоренхима представлена живыми паренхимными тонкостенными клетками, в протопласте которых присутствуют хлоропласты. Выделяют три типа ассимилирующих тканей: столбчатая, губчатая и складчатая. Все они содержатся, как правило, в пластинках листьев.

Столбчатая, или палисадная, — основная фотосинтезирующая ткань в растении. Клетки ее имеют цилиндрическую форму, плотно сомкнуты и располагаются в листьях перпендикулярно верхней эпидерме. Обычно они образуют один слой, реже два-три. Столбчатые клетки содержат большое количество хлоропластов, а их несколько вытянутая форма способствует оттоку продуктов фотосинтеза (рис. 62).

Губчатая, или рыхлая, ткань также находится в листьях, обычно под столбчатой. Она содержит много межклетников, о чем свидетельствует ее название. Клетки имеют округлую или лопатную форму. Хлоропластов в них меньше, чем в клетках столбчатой ткани. Важными функциями губчатой хлоренхимы, наряду с фотосинтезом, являются газообмен и транспирация.

Складчатая хлоренхима встречается в основном в хвое и листьях некоторых злаков. Оболочка ее клеток образует внутрь складки, которые увеличивают поверхность оболочки, а значит, и пристенного

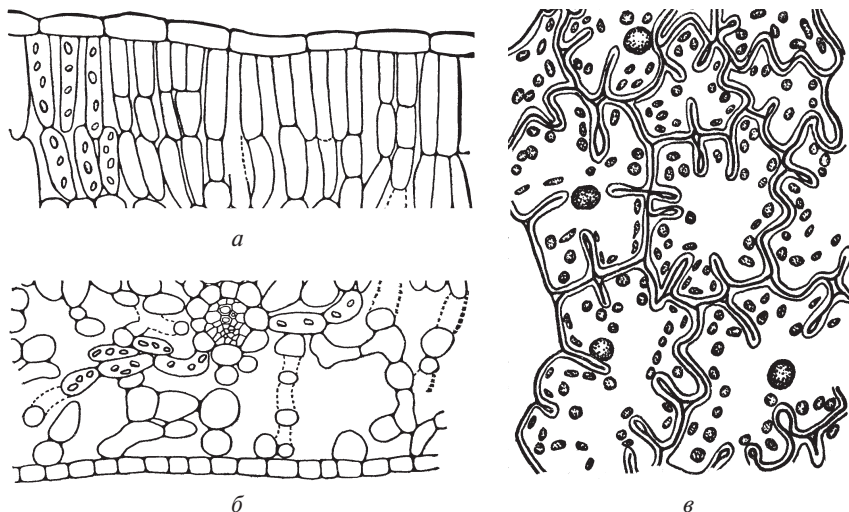


Рис. 62. Хлоренхима:
a — столбчатая; *б* — губчатая; *в* — складчатая

слоя цитоплазмы, содержащего хлоропласты. Иногда складки образуются только на стенке, обращенной к поверхности органа (бамбук, анемона).

Кроме перечисленных, к ассимилирующим можно отнести и другие ткани, клетки которых содержат хлоропласты, хотя фотосинтез не является их основной функцией. Например, феллодерма, колленхима, клетки первичной коры стебля, иногда основные клетки эпидермы (водные растения), воздушные корни и др.

Поглощающие ткани

Воду и питательные вещества, необходимые для своей жизнедеятельности, растения поглощают из окружающей среды. Водоросли и высшие водные растения всасывают их всей поверхностью своего тела. У высших растений, живущих на суше, имеются для этого специализированные *поглощающие*, или *всасывающие*, ткани, которые еще называют *абсорбционными*. К ним относят ризоиды и поглощающие воду волоски мхов, волосконосный слой корня, специальные поглощающие воду волоски в эпидерме растений, произрастающих в жарком и сухом климате, покровную ткань воздушных корней, а также щиток — видоизмененную семядолю однодольных.

У мхов отсутствуют корни, они поглощают воду в основном с помощью *ризоидов*, представляющих собой выросты кожицы, которые

отделены от ее клеток перегородкой. Часто ризоиды состоят из одной тонкостенной удлиненной клетки с закругленной верхушкой. Когда верхушка соприкасается с субстратом, она образует выросты — ветвления. Иногда ризоиды ветвятся изначально (рис. 63).

Сфагновые мхи содержат специальные поглощающие воду *гиалиновые клетки*. На стеблях они образуют покров из нескольких слоев, а в листочках располагаются между узкими хлорофиллоносными клетками. Гиалиновые клетки крупные, мертвые, их стенки имеют спиральные утолщения и мельчайшие отверстия, открывающиеся наружу. Через отверстия капиллярным путем вода поступает в гиалиновые клетки, заполняя их. Именно этим объясняется большая влагоемкость мхов: они удерживают количество воды, во много раз превышающее их массу (рис. 63).

Волосконосный слой является покровной тканью корня в зоне всасывания выше точки роста. Он носит название *ризодермы*, или *эпibleмы*. Клетки этого слоя образуют выросты — *корневые волоски*. Они живые, с тонкими целлюлозными оболочками, пристенным слоем цитоплазмы и большой центральной вакуолью. Ядро обычно расположено в той части цитоплазмы, которая находится в волоске, туда же проникает и вакуоль.

У одних растений каждая клетка ризодермы образует волоски, у других — в ней имеются клетки двух типов — *трихобласты*, образующие волоски, и *атрихобласты*, их не имеющие. Причем в корнях разных растений волоски формируются неодинаково. Во-первых, они могут образовываться путем удлинения всей ризодермальной клет-

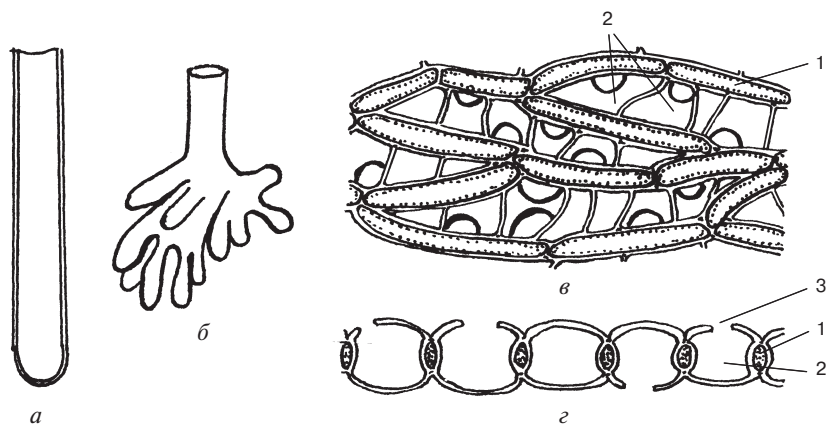


Рис. 63. Ризоиды и гиалиновые клетки мха:

а, б — ризоиды; *в* — гиалиновые клетки мха в плане; *г* — гиалиновые клетки мха в поперечном разрезе; *1* — хлорофиллоносные клетки; *2* — гиалиновые клетки; *3* — отверстия в гиалиновых клетках

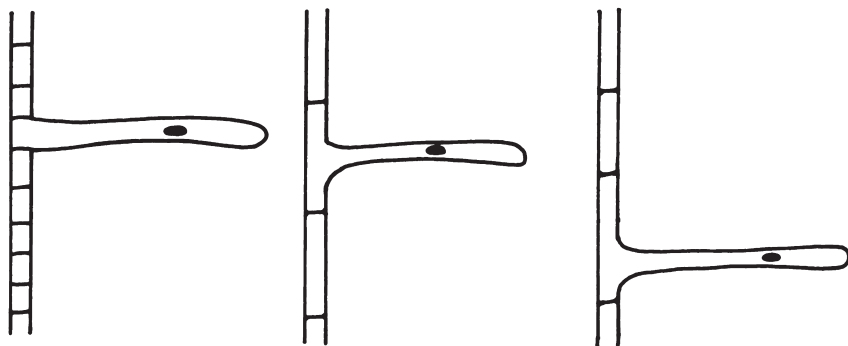


Рис. 64. Типы корневых волосков

ки, во-вторых, выпячиванием средней части наружной стенки, в-третьих, выпячиванием участков в ее нижней части (рис. 64). Образование волосков начинается с появления на наружной стенке трихобласта небольшого бугорка, который растет верхушкой и вытягивается.

Корневые волоски тесно соприкасаются с почвенными частицами и поглощают из них воду осмотическим путем и минеральные вещества с помощью активных и пассивных механизмов транспорта. Оболочки корневых волосков ослизняются. Это способствует склеиванию их с частицами почвы и всасыванию воды и веществ. Корневые волоски сами воздействуют на почву, выделяя угольную, муравьиную или уксусную кислоты, способствующие растворению некоторых трудно-растворимых минеральных солей.

Длина корневых волосков — 0,1—1 мм, густота — несколько сотен на 1 мм² поверхности корня. Волоски функционируют недолго, несколько дней: они разрушаются при соприкосновении с твердыми частицами почвы и отмирают, выше точки роста формируются новые.

У растений засушливых мест обитания в эпидерме имеются специальные волоски, поглощающие воду из воздуха. Они бывают одноклеточные и многоклеточные, часто довольно сложной структуры, состоящие из живых или мертвых клеток. У многих бромелиевых на листьях находятся сложные волоски, поглощающие воду из воздуха. Внешне они похожи на гвоздик или грибок: имеют «ножку» — стержень и «шляпку». «Ножка» погружена в углубление эпидермы и состоит из нескольких живых клеток, расположенных одна над другой. «Шляпка» волоска образована мертвыми клетками. В центре над стержнем находятся несколько паренхимных клеток, вокруг которых и перпендикулярно к ним располагаются удлиненные клетки, создавая звездчатую структуру волоска, хорошо заметную при рассмотрении его в плане. Мертвые клетки создают большую поверхность для погло-

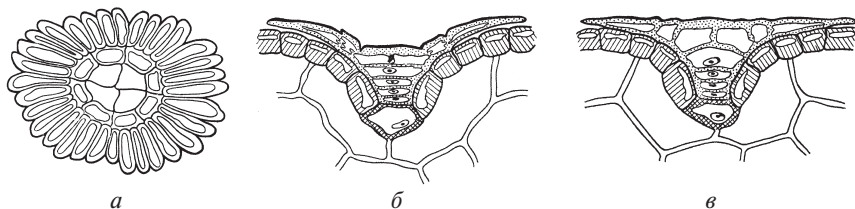


Рис. 65. Водопоглощающие волоски эпидермы: *а* — вид сверху; *б* — поперечный разрез в обезвоженном состоянии; *в* — поперечный разрез при заполнении клеток водой

щения воды. В сухом состоянии радиальные стенки клеток волоска образуют складки, а «шляпка» прогибается в углубление кожицы. Когда мертвые клетки наполняются водой, поглощая ее капиллярным путем из воздуха, живые клетки «ножки» и далее эпидермы и паренхимы листа всасывают ее из них осмотически. При этом радиальные стенки выпрямляются, объем клеток увеличивается. Выравнивается и вогнутость «шляпки»: теперь она находится на уровне поверхности эпидермы (рис. 65).

К поглощающим относится *веламен* — покровная ткань воздушных корней растений-эпифитов, которые используют в качестве опоры стволы и ветви деревьев. Корни этих растений находятся не в почве, а в воздухе. Веламен состоит из нескольких слоев мертвых паренхимных клеток, оболочки которых имеют спиральные или сетчатые утолщения. В оболочке находятся сквозные отверстия, через которые в клетки веламена капиллярным путем проникает вода (дождь, роса) (рис. 66).

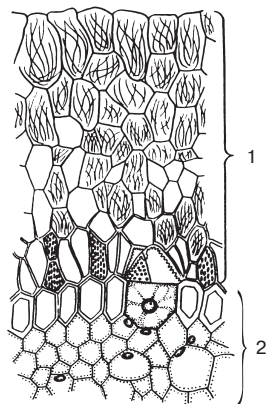


Рис. 66. Веламен воздушных корней: *1* — веламен; *2* — первичная кора корня

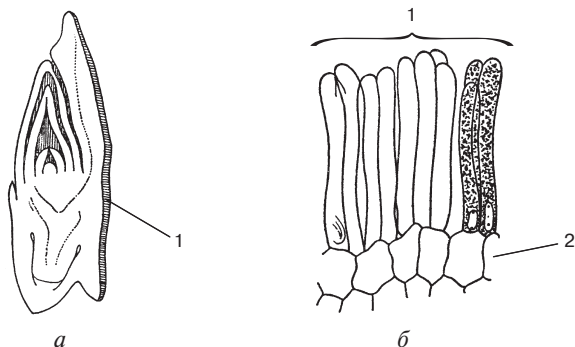


Рис. 67. Щиток зерновки пшеницы:
а — зародыш со щитком; *б* — клетки щитка; 1 — щиток; 2 — клетки зародыша

В зерновке злаков и семенах других однодольных зародыш соединяется с эндоспермом видоизмененной семядолей — *щитком*. Щиток состоит из одного ряда живых тонкостенных клеток, вытянутых перпендикулярно эндосперму. При прорастании семян клетки щитка удлиняются, между их боковыми стенками нарушается связь в результате частичной мацерации. Подобно корневым волоскам клетки щитка всасывают из эндосперма сахара, аминокислоты и другие органические вещества и передают их в зародыш. Эти клетки выделяют в эндосперм гидролитические ферменты, которые расщепляют запасные вещества (крахмал, белки, масла). К концу прорастания семян, когда проросток выходит из почвы и переходит к автотрофному питанию, клетки щитка отмирают и сплющиваются (рис. 67).

Запасяющие ткани

У растений благодаря процессу фотосинтеза новообразование веществ преобладает над их распадом. Поэтому растения откладывают в запас большое количество органических веществ. Накопление и хранение питательных веществ происходит в *запасяющих тканях*. Клетки этих тканей обычно тонкостенные или реже толстостенные, плотно сомкнутые или с межклетниками. Их оболочки имеют простые округлые поры. Иногда запасяющие клетки очень велики, особенно в сочных плодах они достигают размеров 0,5—0,6 мм в диаметре. Их можно видеть невооруженным глазом, например, на разломе яблока или арбуза.

Запас питательных веществ может находиться в клетке в протопласте, в вакуоле, реже в клеточной оболочке. В протопласте — цитоплазме, пластидах, сферосомах — вещества могут откладываться

в твердом (крахмал, белок), жидком (масла) и растворенном состоянии. Так, в цитоплазме обычно накапливаются белки в виде кристаллов и алейроновых зерен (семена фасоли, сои, гороха, клешевины), капелек масла (семена масличных растений, плоды маслины), в пластидах — крахмал в виде крахмальных зерен (семена злаков, бобовых, клубни картофеля), реже белки и масла, в сферосомах — масла. В вакуолях в растворе содержатся сахара (корнеплоды сахарной свеклы, мякоть сочных плодов), растворимые полисахариды, например инулин (корни и клубни топинамбура, георгина, цикория, одуванчика). В клеточной оболочке запасные вещества представлены гemicеллюлозами, что используются в семенах некоторых растений при прорастании (люпин, пальмы).

У однолетних растений запасные ткани находятся в основном в семенах и плодах. Они расходуются при прорастании и росте проростка до его позеленения и перехода к фотосинтезу. У многолетних растений запасные вещества откладываются не только в семенах и плодах, но и в вегетативных органах — коре, древесине и сердцевине стебля, в коре и древесине корня. Эти вещества используются растением при распускании почек весной, росте молодых побегов и корней. Кроме того, у многих растений имеются специализированные запасные органы — корневища, клубни, луковицы (рис. 68).

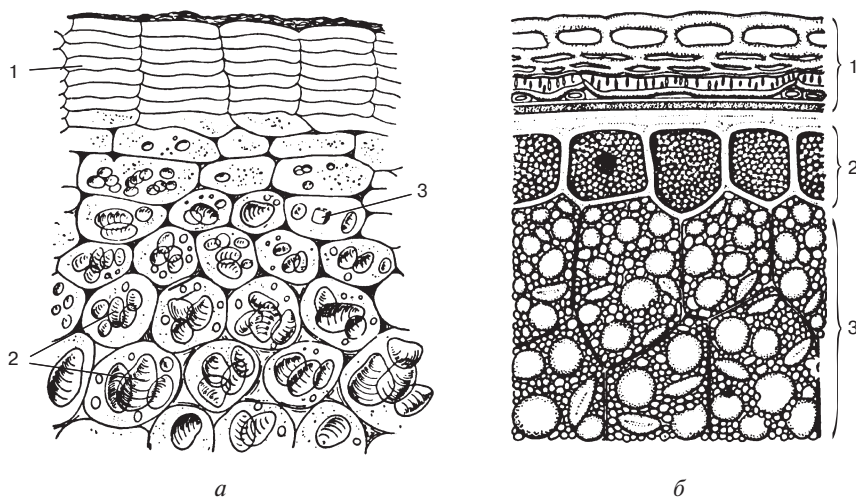


Рис. 68. Запасные ткани:

a — часть поперечного среза клубня картофеля: 1 — пробка; 2 — крахмальные зерна; 3 — кристаллы запасного белка; *б* — часть поперечного среза зерновки пшеницы: 1 — околоплодник, сросшийся с кожурой семени; 2 — алейроновый слой; 3 — клетки эндосперма с крахмальными зёрнами

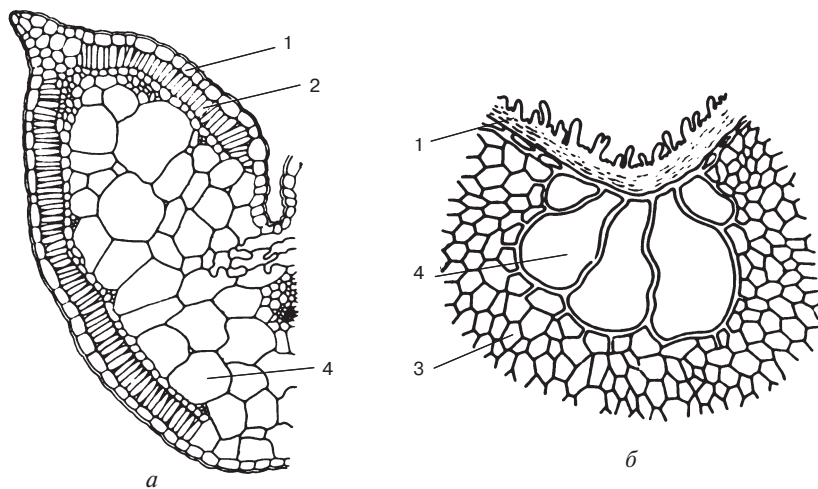


Рис. 69. Водоносная ткань в листе:
а — солянки; *б* — риса; 1 — эпидерма; 2 — столбчатая ткань; 3 — клетки мякоти листа; 4 — водоносные клетки

К запасющим относят также водоносные ткани. Они состоят из клеток с крупными вакуолями, содержащими водянистый клеточный сок, в котором часто присутствуют слизи, поглощающие и удерживающие воду. Водоносные клетки отдают воду по мере необходимости другим тканям, в первую очередь меристемам и хлоренхиме. При потере воды растянутые ранее оболочки водоносных клеток сокращаются, образуя складки на радиальных стенках. Когда ткани снова обогащаются водой, радиальные стенки клеток распрямляются, тургор их восстанавливается. Водоносная ткань характерна для суккулентов — растений с сочными, богатыми водой вегетативными органами (алоэ, агавы, молочило, молочай, очиток, кактус). Крупные водоносные клетки встречаются в листьях некоторых злаков, много воды запасается в чешуях лукович, к водоносным можно отнести гиалиновые клетки сфагновых мхов (рис. 69).

Проводящие ткани

После выхода растений на сушу в процессе приспособления к новым условиям существования у них сформировались две площади питания: воздушного (фотосинтеза) — листья и почвенного (минерального) — корни. Отсюда возникла необходимость передвижения воды и питательных веществ на большие расстояния в двух противоположных направлениях: из корней вверх по растению воды и растворенных

в ней минеральных веществ (восходящий ток), из листьев вниз — органических веществ — продуктов фотосинтеза (нисходящий ток). Функции проведения веществ по растению выполняют специализированные *проводящие ткани*. Каждому из двух токов соответствует свой тип ткани. Водный раствор минеральных и некоторых органических веществ из корней в листья передвигается по *ксилеме*, органические продукты фотосинтеза из листьев — по *флоэме*. Раствор веществ, который транспортируется по проводящим тканям, называют пасокой.

Проводящие ткани — ксилема и флоэма — имеют ряд общих особенностей:

1. Обе ткани формируются из тяжёлой прокамбия или камбия. При этом из прокамбия образуются первичные ксилема и флоэма, а из камбия — вторичные.

2. При дифференцировке проводящих тканей из прокамбия в онтогенезе сначала возникают *протоксилема* и *протофлоэма*, а позже — *метаксилема* и *метафлоэма*. При этом протоэлементы обеих тканей имеют более примитивное строение и, как правило, функционируют недолго.

3. Вторичные ксилема и флоэма состоят только из метаэлементов.

4. Элементы обеих проводящих тканей имеют удлинённую форму, что связано с их проводящей функцией, и многочисленные поры или перфорации, облегчающие передвижение веществ.

5. Ксилема и флоэма — сложные ткани. Кроме проводящих элементов, в их состав входят механические волокна и паренхимные клетки. Однако проводящие элементы в этих тканях являются главными, так как именно они обеспечивают массовое передвижение веществ по растению. В данном подразделе рассматриваются в основном проводящие элементы ксилемы и флоэмы, а волокна и запасающая паренхима подробно описаны в подразделе, посвящённом вторичному строению стебля и корня.

6. Проводящие ткани — ксилема и флоэма — обычно проходят рядом, тесно взаимосвязаны и тянутся по всему растению — от кончика корня до самых верхних молодых листьев, образуя проводящую систему.

Ксилема

Ксилема представлена мертвыми элементами с одревесневшими стенками — *трахеидами* и *трахеями*. Их принято называть *трахеальными элементами*.

Трахеиды — прозенхимные клетки, достигающие в длину от 1—4, иногда до 10 мм, при ширине в среднем 10—100 мкм, с кососрезанными, заостренными или округлыми концами (рис. 70). Косые стенки имеют многочисленные поры, через которые идет восходящий ток

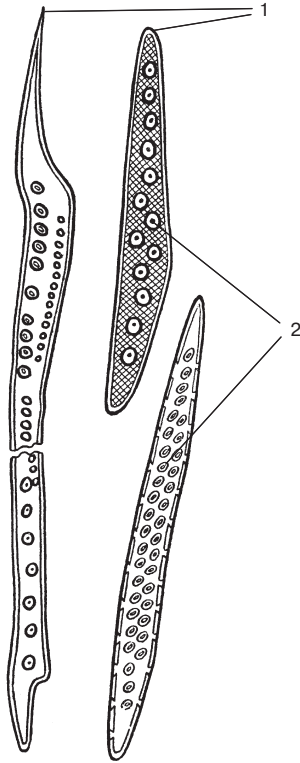


Рис. 70. Трахеиды:

1 — заостренные концы; 2 — окаймленные поры

воды. Поры имеются и на боковых стенках клеток. Через них происходит фильтрация воды в радиальном направлении из одной трахеиды в другую, а также между трахеидами и паренхимными клетками. В стенках трахеид, как правило, поры окаймленные, а между трахеидами и паренхимой образуются полуокаймленные поры.

В процессе дифференцировки прокамбиальные и камбиальные клетки растут своими концами, где обычно сосредоточена основная масса органелл протопласта, в том числе и пузырьки Гольджи, участвующие в образовании клеточной оболочки. Центральную часть клеток занимают большие вакуоли. Когда рост клеток и формирование их оболочек заканчиваются, в протопласте появляется много лизосом. Гидролитические ферменты лизосом и вакуолей осуществляют автолиз — расщепление живого содержимого. По сути процессы, происходящие при формировании элементов ксилемы, — это осуществление программы апоптоза. В полость отмерших клеток поступает вода, и с ее

током уносятся остатки разрушенного протопласта. Трахеиды начинают функционировать как водопроводящие элементы.

У трахеальных элементов важная роль принадлежит клеточным стенкам, которые должны быть твердыми и прочными. В противном случае при недостатке влаги и уменьшении внутри клетки гидростатического давления оболочки будут втягиваться внутрь, а сами клетки сплющиваться. Этому препятствует вторичное утолщение клеточной стенки и ее одревеснение.

По характеру утолщения клеточной оболочки трахеиды делят на три типа: кольчатые, спиральные и пористые (рис. 71). У кольчатых трахеид вторичная оболочка накладывается на первичную не по всей поверхности клетки, а в виде отдельных колец различной ширины. Расстояние между кольцами также может быть различным. Кольчатые утолщения при недостатке воды препятствуют сплющиванию продольных стенок трахеид, хотя и не мешают их некоторому прогибанию внутрь. У спиральных трахеид вторичная оболочка накладывается на первичную в виде спирали, которая служит более надежной опорой для клеточной стенки, чем отдельные кольца. Иногда встречаются трахеиды, имеющие вторичное утолщение одновременно и в виде спирали, и в виде колец, т. е. кольчато-спиральные.

Кольчатые и спиральные трахеиды характерны для протоксилемы. У них большая часть площади клеточной стенки состоит только из первичной оболочки, которая способна растягиваться, что очень важно,

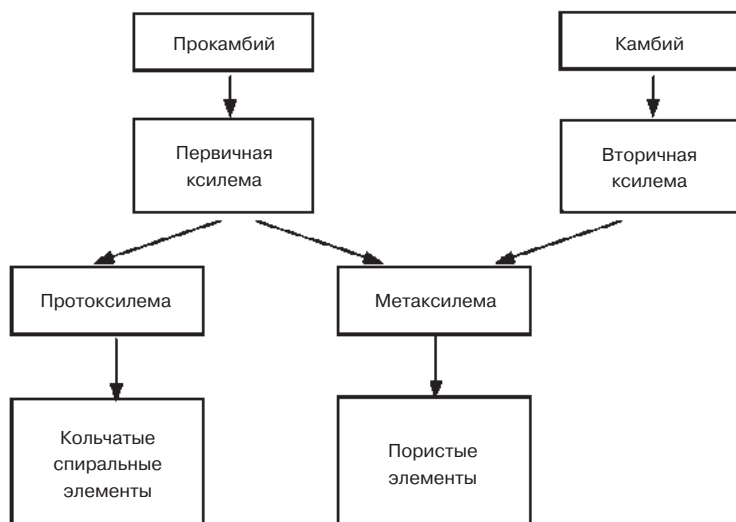


Рис. 71. Происхождение и типы трахеальных элементов первичной и вторичной ксилемы

так как обычно протоксилема дифференцируется в активно растущих в длину органах растений. При растяжении трахеид расстояние между кольцами увеличивается, а угол наклона витков спирали уменьшается. В конце концов, трахеальные элементы протоксилемы разрываются и разрушаются, теряя проводящую функцию. Остатки разрушенной протоксилемы чаще сплющиваются под давлением окружающих клеток, а в стеблях некоторых однодольных на месте растянутых трахеид остаются полости — *протоксилемные лакуны*.

Протоксилема имеет более простое строение по сравнению с метаксилемой. Кроме трахеальных элементов она содержит только паренхимные клетки, механические волокна в ней отсутствуют.

Пористые трахеиды являются компонентами метаксилемы (первичной и вторичной). Свое формирование они заканчивают уже в прекративших рост органах. Они не способны к растяжению и сохраняются в течение всей жизни растения, хотя со временем и теряют свою проводящую функцию.

Типы поровости трахеид метаксилемы различны. Выделяют *лестничную, супротивную, очередную и беспорядочную поровость* (рис. 72). У лестничных трахеид большая часть площади клеточных стенок имеет вторичную оболочку. Неутолщенные участки представлены крупными щелевидными окаймленными порами, вытянутыми поперек продольных стенок. Считается, что лестничная поровость возникла в резуль-

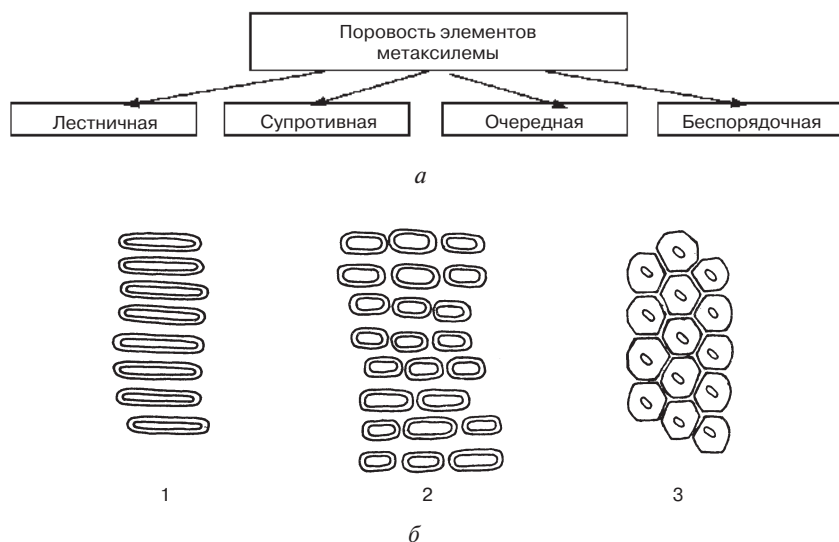


Рис. 72. Типы поровости трахеальных элементов:
а — типы поровости метаксилемы; *б* — расположение пор; 1 — лестничное; 2 — супротивное; 3 — очередное

тате сближения и частичного срастания колец вторичной оболочки, а лестничные трахеиды — наиболее ранние из поровых трахеальных элементов.

Супротивная, очередная и реже беспорядочная поровость характерны для трахеальных элементов, у которых клеточные стенки имеют сплошное утолщение, неутолщенными остаются только окаймленные поры. У супротивных трахеид поры на стенках располагаются продольными рядами напротив друг друга, у очередных — в шахматном порядке, у беспорядочных — без видимого порядка.

Трахеиды — наиболее древние водопроводящие элементы растений, особенно спиральные и кольчатые. У древних наземных растений псилофитов ксилема состояла только из спиральных и кольчатых трахеид. У высших споровых и голосеменных растений ток воды в основном осуществляется по трахеидам. При этом движение воды встречает достаточно сильное сопротивление, поскольку трахеиды имеют небольшой диаметр и соединяются в вертикальный ряд еще более узкими окаймленными порами, которые к тому же часто (хвойные) полузакрыты торусом. Однако замыкающие мембраны пор мало препятствуют току воды, т. к. они состоят только из каркаса целлюлозных микрофибрилл, поскольку, как говорилось ранее, вещества матрикса разрушаются в процессе дифференцировки, которая включает и лигнификацию клеточной оболочки. Поэтому, несмотря на сопротивление и препятствия, у древесных хвойных вода от корней поднимается на очень большую высоту — более 100 м (секвойи) по вертикальному ряду из десятков и сотен тысяч трахеид. У покрытосеменных также встречаются трахеиды, но в основном в протоксилеме. Присутствие трахеид в метаксилеме свидетельствует о древности и определенной примитивности данного вида.

Трахеи, или *сосуды*, — это трубки, состоящие из вертикального ряда мертвых клеток-члеников, имеющих перфорации в поперечных стенках. Они являются более совершенными водопроводящими элементами, поскольку вода беспрепятственно может перетекать из членака в членик через крупные отверстия.

Членики сосудов в процессе эволюции растений образовались из трахеид, которые постепенно становились короче и шире за счет уменьшения длины клеток прокамбия и камбия. В онтогенезе трахеиды дифференцируются из вертикального ряда камбиальных клеток.

Развитие члеников сходно с развитием трахеид. Различия заключаются в том, что утолщению подвергаются только продольные стенки, в которых образуются окаймленные поры. Поперечные же ослизняются и набухают при участии пузырьков Гольджи, которые скапливаются на концах развивающегося членака. При росте членака в ширину ослизненные стенки разрываются и образуются перфорации. Предпо-

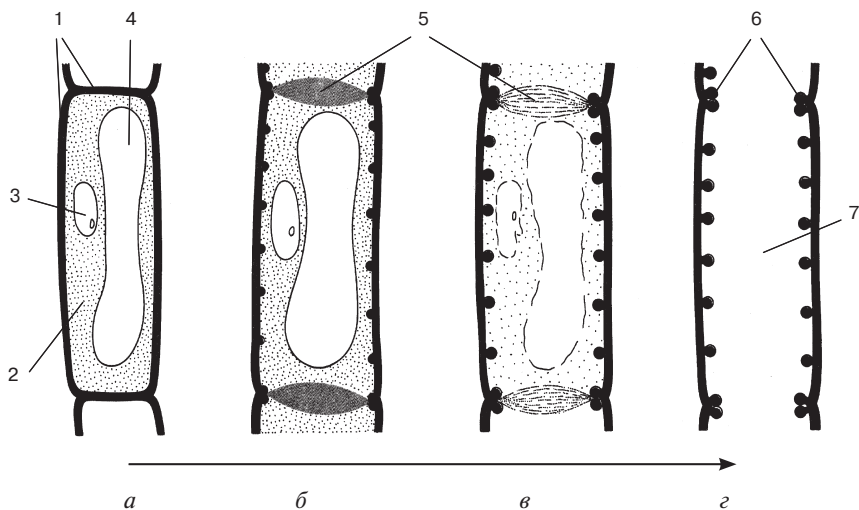


Рис. 73. Схема образования члеников трахей:

a — исходная клетка; *б, в* — клетки, в которых происходят изменения протопласта и поперечных стенок; *г* — членик трахеи; 1 — клеточная оболочка; 2 — цитоплазма; 3 — ядро; 4 — вакуоль; 5 — набухшие и ослизняющиеся поперечные стенки; 6 — перфорация на листе разрушенной поперечной стенки; 7 — полость членика

Стрелкой показано направление процесса

лагают, что в разрушении этих оболочек принимают участие и гидролитические ферменты лизосом и вакуолей, расщепляющие вещества клеточной стенки (рис. 73).

Поперечная оболочка членика может иметь одну или несколько перфораций. Это зависит от ее положения по отношению к продольной стенке. Если поперечная стенка расположена наклонно, то на ней возникает несколько отверстий, обычно расположенных в один ряд. В случае перпендикулярного или близкого к нему расположения поперечных стенок в них образуется одно отверстие, диаметр которого почти соответствует диаметру членика. Во всех случаях перфорации окружены валиком из вторичной оболочки (рис. 74).

Боковые стенки трахей обычно имеют сплошное утолщение и окаймленные поры. Поровость сосудов сходна с трахеидами: лестничная, супротивная, очередная, реже беспорядочная (см. рис. 72).

Обычно у большинства покрытосеменных растений протоксилема состоит из трахеид, а метаксилема — из трахей. Однако у некоторых растений (бобовые, сложноцветные и др.) протоксилема также формируется из трахей кольчатых и спиральных, что считается признаком более высокой организации.

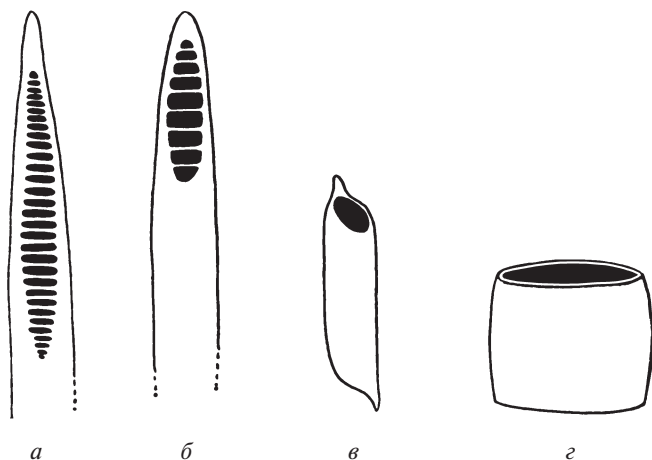


Рис. 74. Эволюция перфораций у трахеальных элементов: *а* — лестничная поровость трахеиды; *б* — множественные перфорации лестничного типа; *в, г* — членики трахей с одиночными крупными перфорациями

Трахеи гораздо длиннее трахеид. Их длина может достигать нескольких метров (у дуба — 3,6 м, у лиан — 5 м) и даже, возможно, десятков метров. Они шире трахеид и в диаметре — 0,1—0,7 мм. У древесных покрытосеменных трахеи состоят из многих тысяч коротких и широких члеников.

По мнению ученых, трахеиды в процессе эволюции дали начало не только сосудам, но и механическим элементам ксилемы — древесинным волокнам, или либриформу. В этом случае изменения были направлены в сторону более значительного утолщения оболочки, уменьшения количества пор, которые теряли окаймления и становились щелевидными. Промежуточными элементами между трахеидами и либриформом являются *трахеальные волокна*, которые могут проводить воду, но имеют меньше пор со слабо выраженным окаймлением (рис. 75).

Живые элементы ксилемы формируются из клеток прокамбия и камбия. Из паренхимных меристематических клеток дифференцируются вытянутые клетки с простыми окаймленными порами. Эти клетки могут также делиться поперечными перегородками, образуя вертикальный ряд живых паренхимных клеток. Паренхима может формироваться и непосредственно из камбиальных клеток, которые предварительно делятся поперечными перегородками.

Трахеальные элементы ксилемы выполняют проводящую функцию. По ним от корней вверх по растению идет ток воды и поглощенных из почвы минеральных элементов. Кроме того, в пасоке ксилемы содер-

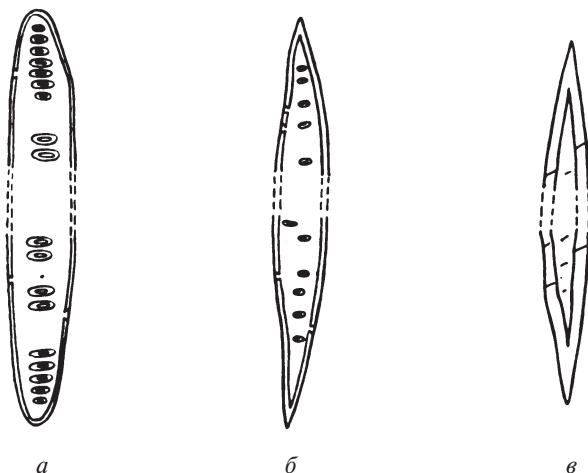


Рис. 75. Эволюционные превращения трахеид:
а — трахеида; *б* — трахеальное волокно; *в* — либриформ

жится некоторое количество органических соединений: продуктов синтетической деятельности корней (аминокислоты, биологически активные вещества — фитогормоны), а также весной — продуктов гидролиза запасных веществ (аминокислоты, сахара), которые откладываются в корнях. Трахеальные элементы выполняют также опорную функцию благодаря твердым одревесневшим оболочкам. Опорой являются и волокна либриформа. Паренхимные же клетки осуществляют запасную функцию и проводят воду и вещества в радиальном направлении.

У однолетних растений ксилема функционирует 1 год и отмирает вместе с растением. У многолетних растений с возрастом в ксилеме происходят различные изменения. Трахеальные элементы свою функцию могут выполнять в течение от 1—2 до 40—50 лет. Затем они теряют ее и заполняются воздухом, минеральными, органическими веществами или зарастают тиллами. Из минеральных веществ это могут быть углекислый или сернокислый кальций, из органических — дубильные вещества, эфирные масла, смолы, например живица хвойных.

Тиллы — это выросты живых клеток, проникающие в сосуды, реже в трахеиды через поры, раздвигая микрофибриллы целлюлозы замыкающей пленки (рис. 76). Часто в выросты переходит ядро или одно из ядер после его деления и центральная вакуоль. Может происходить деление ядра и в самой тилле. Тогда между дочерними ядрами формируются перегородки и создается многоклеточное образование. В результате получается ложная ткань. В тиллах откладываются питательные вещества (крахмал, масла) и продукты жизнедеятельности растения (дубильные вещества, смолы), которые предохраняют древесину

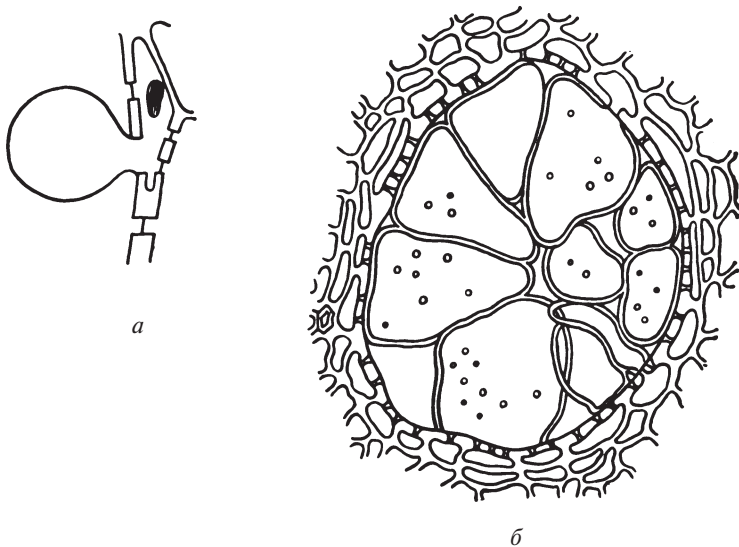


Рис. 76. Тиллы:

а — вращание паренхимной клетки в полость трахеи (продольный срез);
б — тиллы в полости сосуда на поперечном срезе (ложная ткань)

от повреждений бактериями, грибами, насекомыми-вредителями. Кроме того, тиллы увеличивают прочность ксилемы.

Заращение сосудов тиллами обычно происходит в старых стеблях древесных растений, реже в молодых (акация), еще реже у травянистых растений (тыквенные). У некоторых растений тиллы вообще не образуются и закупорка сосудов происходит отложением минеральных и органических веществ (клен, береза, вишня).

Возрастные изменения в ксилеме приводят к отмиранию живых клеток. При этом у паренхимных клеток предварительно утолщается и одревесневает клеточная оболочка. Этот процесс называется *склерификацией*, т. к. живые клетки превращаются в механическую ткань. Склерификация усиливает механическую прочность органов растений.

Флоэма

Главными структурными компонентами *флоэмы*, ее проводящими элементами являются ситовидные трубки и клетки-спутницы. Последние также называют сопровождающими клетками (рис. 77). *Ситовидные трубки* представляют собой вертикальный ряд живых клеток-члеников, поперечные стенки которых имеют перфорации (ситечки). Оболочки двух соседних клеток, пронизанные отверстиями, называют

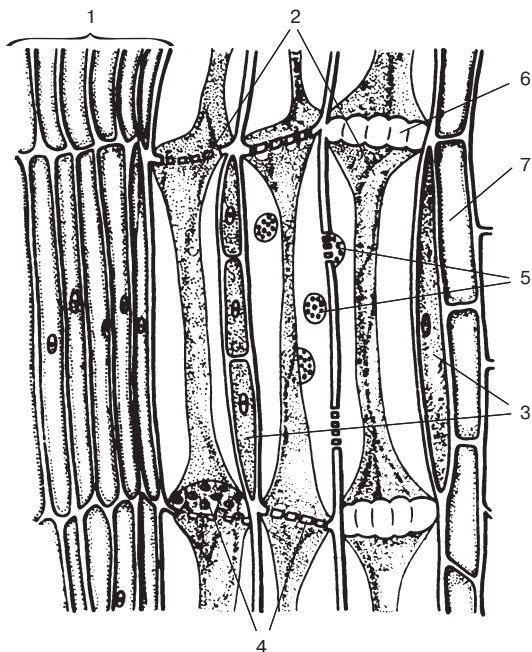


Рис. 77. Флоэма в стебле тыквы (продольный срез):

1 — камбиальная зона; 2 — ситовидные трубки; 3 — клетки-спутницы; 4 — ситовидные пластинки; 5 — ситовидные поля на поперечных стенках; 6 — каллюс; 7 — флоэмная паренхима

ситовидными пластинками. Отверстия на них обычно располагаются группами, образуя *ситовидные поля*. В перфорациях проходят тяжи цитоплазмы, соединяющие протопласты соседних клеток.

Членики ситовидных трубок имеют тонкие целлюлозные оболочки и живое содержимое, которое отличается от протопластов обычных живых клеток. Они имеют плазмалемму, окружающую цитоплазму и выстилающую перфорации и гладкий ЭР. Тонoplast у них отсутствует, и клеточный сок смешивается с цитоплазмой. Отсутствует также и большинство других органелл — ядра, пластиды, митохондрии, аппарат Гольджи, рибосомы. Все эти особенности вместе с широкими плазматическими тяжами в перфорациях являются приспособлением к транспорту достаточно концентрированного (20 %) раствора ассимилятов. В их состав входят сахара (80—90 % общей концентрации веществ), аминокислоты, органические кислоты, фитогормоны, витамины и др. На ситовидных пластинках и на стенках перфорации накапливается особый полисахарид — *каллоза*, что приводит к постепенному уменьшению просветов отверстий.

Рядом с каждым члеником ситовидной трубки располагаются *клетки-спутницы*, одна или несколько. Это — обычные живые клетки с целлюлозной оболочкой и протопластом со всеми органеллами. Особенно много в этих клетках митохондрий. Клетки-спутницы обеспечивают поступление в ситовидные трубки продуктов фотосинтеза из клеток мякоти листа и выход их в местах потребления растением (точки роста, запасующие органы и др.). У одних клеток-спутниц для поступления ассимилятов из фотосинтезирующих тканей имеются многочисленные плазмодесмы, собранные в плазмодесменные поля, у других — клеточные оболочки образуют протуберанцы, увеличивающие поверхность плазмалеммы, через которую транспортируются органические вещества. Причем основная масса и плазмодесм, и протуберанцев в клетках-спутницах располагается в стенках, примыкающих к клеткам мезофилла. Связь клеток-спутниц с ситовидными трубками несколько иная: со стороны спутниц в оболочках имеются плазмодесменные поля, которые связываются с ситовидными полями трубок.

В тонких жилках листа, где происходит интенсивный переход продуктов фотосинтеза во флоэму (загрузка флоэмы), у каждого членика ситовидной трубки имеется несколько крупных клеток-спутниц. Причем их диаметр часто больше диаметра ситовидных элементов. В осевых органах (стебель, корень), где в основном осуществляется выход ассимилятов (разгрузка флоэмы), клетка-спутница у ситовидного членика обычно одна, а если их несколько, то они образуют однорядный вертикальный тяж вдоль его продольной стенки. Клетки-спутницы в этом случае значительно более узкопросветны, чем ситовидные трубки (рис. 78).

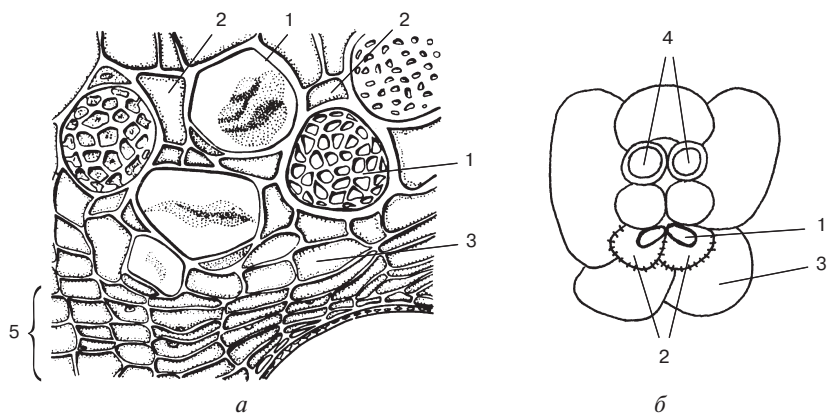


Рис. 78. Особенности флоэмы стеблей и листьев: *а* — флоэма в стебле; *б* — флоэма в листе; 1 — ситовидные трубки; 2 — клетки-спутницы; 3 — флоэмная паренхима; 4 — трахеальные элементы; 5 — камбиальная зона

Элементы флоэмы, как и трахеальные элементы, формируются из тяжей прокамбия и камбия. Меристематические клетки делятся продольными перегородками на две неравные части: одна клетка значительно уже другой. Далее клетки растут в длину и ширину. Из большей дифференцируется членик ситовидной трубки, из меньшей — клетка-спутница. При этом вторая может делиться поперечными перегородками, и тогда получается вертикальный тяж из 2—3 клеток-спутниц у одного членика.

В начале своего развития клетка-членик имеет в протопласте все органеллы, вакуоль и многочисленные плазмодесмы в клеточных стенках. В процессе дифференцировки прежде всего в цитоплазме появляются округлые тельца из Ф-белка (флоэмный белок). Их еще называют слизевыми тельцами (рис. 79). Постепенно слизевые тельца расплываются и приобретают нитчатую структуру. Позже, к концу формирования члеников, фибриллы Ф-белка располагаются вдоль плазмалеммы и в цитоплазматических тяжах перфораций. Существует мнение, что фибриллы Ф-белка, обладающие способностью к сокращению, помогают продвижению ассимилятов по ситовидным трубкам. Одновременно с формированием нитей Ф-белка происходит разрушение тонопласта, и вакуолярный сок смешивается с цитоплазмой. После формирования ситовидных полей разрушаются аппарат Гольджи, пластиды, митохондрии, рибосомы. Иногда в ситовидных трубках сохраняется небольшое количество пластид и митохондрий, почти лишенных внутренних мембран. Последним разрушается ядро.

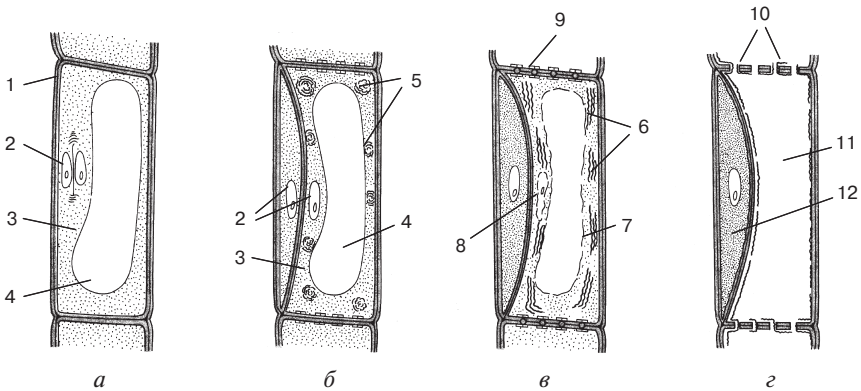


Рис. 79. Схема развития клеток-члеников ситовидных трубок:

а — исходная клетка; *б, в* — этапы формирования членика ситовидной трубки с клеткой-спутницей; *г* — зрелый членик ситовидной трубки с клеткой-спутницей; 1 — клеточная оболочка; 2 — ядра; 3 — тонопласт; 4 — вакуоли; 5 — тельца Ф-белка; 6 — нити Ф-белка; 7 — разрушающийся тонопласт; 8 — разрушающееся ядро; 9 — формирующиеся ситовидные поля; 10 — ситовидные поля; 11 — членик ситовидной трубки; 12 — клетка-спутница

Несмотря на столь значительные структурные изменения протопласта, клетки-членики ситовидных трубок остаются живыми: они имеют полупроницаемую плазмалемму, гладкий ЭР, сохраняют способность к плазмолизу.

В ряду событий, приводящих к дифференцировке ситовидных трубок, важное место занимает формирование ситовидных полей, которое сопутствует изменениям в протопласте. В начале развития смежные стенки двух соседних клеток пронизаны многочисленными плазмодесмами. Затем вокруг плазмодесменных канальцев начинает откладываться каллоза. Ее отложения постепенно увеличиваются, продвигаясь от внутренней стороны клеточной оболочки к срединной пластинке, и смыкаются. Вся полость канальцев оказывается заполненной каллозой. При этом разрушается матрикс клеточной оболочки и раздвигаются микрофибриллы целлюлозы. В результате образуются довольно широкие перфорации. Иногда несколько перфораций сливаются в одно более широкопросветное отверстие (рис. 80). Обычно ситовидные поля окружены валиком клеточной оболочки.

В онтогенезе первой образуется протофлоэма. Она состоит из узких ситовидных трубок, а клетки-спутницы у нее часто совсем отсутствуют. Элементы протофлоэмы функционируют недолго и сплющиваются (*облитерируются*) под напором растущих тканей. Позже формируются элементы метафлоэмы. Ее строение более совершенно: каждый членик ситовидной трубки сопровождается клеткой-спутницей. Сами членики более широкопросветны, чем у протофлоэмы, шире и перфорации ситовидных пластинок.

Ситовидные трубки значительно короче сосудов ксилемы. Их длина колеблется в среднем от 100 до 300 мкм, а ширина составляет 20—30 мкм. Диаметр канальцев ситовидных полей варьирует от 0,5 до 10 мкм.

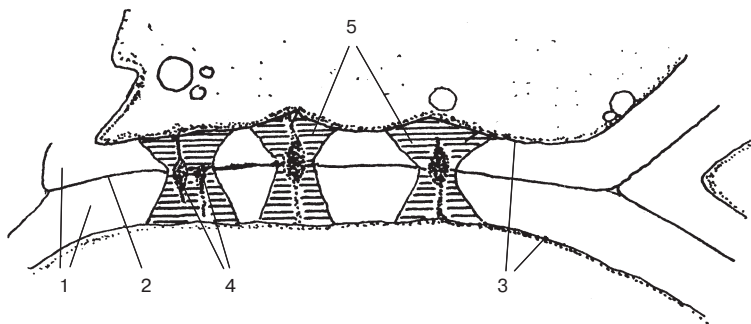


Рис. 80. Схема формирования ситовидных полей:
 1 — первичные оболочки двух соседних клеток; 2 — срединная пластинка;
 3 — плазмалемма; 4 — плазмодесмы; 5 — отложения каллозы вокруг плазмодесменных канальцев

Ситовидные трубки являются высокоспециализированными проводящими элементами, которые сформировались в процессе эволюции и функционируют у цветковых растений. Их предшественниками, очевидно, были ситовидные клетки, которые в настоящее время присутствуют у высших споровых. Это — узкие длинные клетки с заостренными концами, в их первичных оболочках имеются многочисленные плазмодесмы, собранные в группы, — плазмодесменные поля. В процессе развития плазмодесменные каналцы часто превращаются в сквозные отверстия. Перфорации в ситовидных клетках расположены в основном на продольных стенках и просветы их уже, чем у ситовидных трубок, — 0,1—2 мкм (рис. 81).

Эволюция флоэмы происходила в направлении укорочения ситовидных клеток, увеличения их диаметра и диаметра перфораций. Поперечные стенки приобретали более близкое к горизонтальному положение и на них сосредоточивалась основная масса ситовидных полей. Иными словами, ситовидные клетки превратились в членики ситовидных трубок.

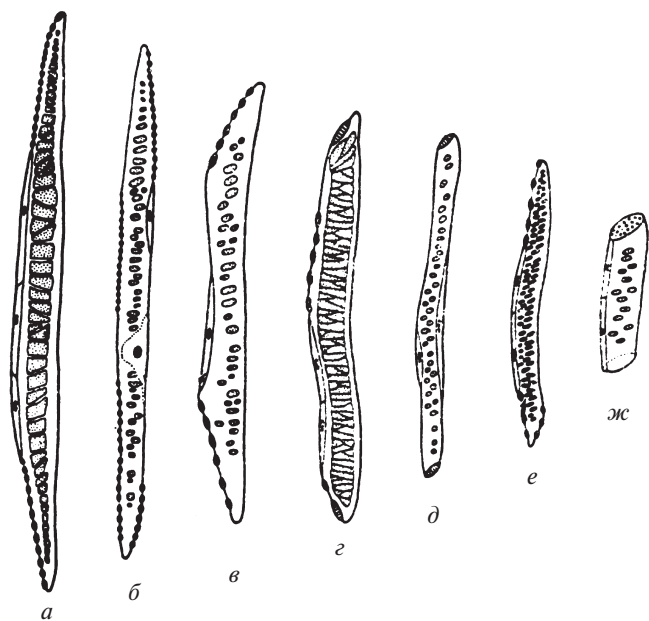


Рис. 81. Превращение ситовидных клеток в членики ситовидных трубок в процессе эволюции:

а, б — ситовидные клетки; *в, г, д, е* — этапы эволюции ситовидных клеток в направлении их укорочения, увеличения их диаметра и диаметра перфораций, а также сосредоточения основной массы ситовидных полей на поперечных стенках; *ж* — членик ситовидной трубки

У голосеменных функционируют ситовидные трубки, но отсутствуют клетки-спутницы. Их роль выполняют клетки паренхимы, которые называют клетками Страсбургера по имени ученого, впервые их описавшего. Внешне они не отличаются от клеток-спутниц, разница заключается в их происхождении: клетки Страсбургера и членики ситовидных трубок образуются не из одной, а из разных меристематических клеток.

Флоэма, как и ксилема, — сложная ткань. В ее состав, кроме ситовидных трубок и паренхимных клеток, входят механические волокна. Их обычно называют лубяными. Они представляют собой прозенхимные клетки с заостренными концами, с толстыми, чаще одревесневшими, стенками с простыми порами. Лубяные волокна ряда растений используют в текстильной промышленности. Причем особенно ценятся их длина и отсутствие одревеснения. Длинные неодревесневшие волокна имеются у льна. Они используются для изготовления высококачественных льняных тканей.

Флоэма — ткань недолговечная. Ситовидные трубки функционируют чаще всего один сезон, реже — два, еще реже — несколько лет. Причем у однодольных ситовидные трубки работают дольше, чем у двудольных. Кратковременность жизни проводящих элементов флоэмы объясняют отсутствием ядра и накоплением каллозы. Со временем слой каллозы на ситовидных пластинках увеличивается, а перфорации превращаются в узкие каналы. К концу вегетационного периода каналы совсем закупориваются, а на ситовидных пластинках образуется наплыв полисахарида — *калюс*, или *мозолистое тело*. Прекратившие функционировать ситовидные трубки отмирают и под напором окружающих клеток подвергаются облитерации. Вслед за ситовидными трубками отмирают и сплющиваются клетки-спутницы.

Выделительные ткани

Как уже отмечалось, растения экономно расходуют вещества и энергию, им, как правило, несвойственно выделение наружу продуктов обмена. Если растение и выделяет какие-то вещества в окружающую среду, то это связано с продолжением рода (привлечение опылителей и распространителей семян) или с защитой от неблагоприятных воздействий среды (патогенных грибов и бактерий, пониженных и повышенных температур и т. д.). Некоторые потери веществ растениями связаны с листопадом, отмиранием части ветвей, слущиванием верхних слоев корки, корневых волосков и др. В основном же вещества в растениях используются многократно, рециклируются, особенно это касается азота.

После отмирания клеток вещества клеточных оболочек сохраняются в теле растений в течение всей их жизни. Благодаря преоблада-

нию ассимиляции над диссимиляцией растения откладывают в запас питательные вещества, а также в специальных клетках и вместилищах вещества, которые получили название веществ вторичного происхождения (органические кислоты, фенольные соединения, дубильные вещества, гликозиды, алкалоиды, эфирные масла, смолы и др.). Некоторые ученые-ботаники считают большинство веществ вторичного происхождения конечными продуктами метаболизма, которые больше не вовлекаются в обмен, а просто, как балласт, хранятся в растении. Эти представления связаны с тем, что долгое время функции многих отложений не были известны и их считали бесполезными для растений. Однако в последние десятилетия благодаря исследованиям в области физиологии и биохимии растений стало ясно, что целый ряд веществ, которые ранее относили к отбросам, могут вовлекаться в обмен веществ (органические кислоты, фенольные соединения, алкалоиды, гликозиды и др.), другие — проявляют биологическую активность, активируя или ингибируя различные процессы в растениях, действуя на их рост и развитие, третьи — выполняют защитные функции, помогая растениям приспосабливаться к неблагоприятным условиям среды. Остальные соединения, отнесенные к балласту, еще ожидают выяснения их функций.

Из вышесказанного понятно, почему у растений существуют *выделительные ткани*, а не выделительная система. Причем эти ткани больше сходны с секреторными (их часто так и называют) и отчасти с запасующими. Выделительные ткани растений имеют ряд особенностей.

1. Элементы выделительных тканей, в отличие от уже изученных, не имеют определенной локализации в растениях, а располагаются диффузно среди других клеток и тканей.

2. Элементы выделительных тканей по своей структуре очень разнообразны: отдельные выделительные клетки, волоски, клетки-идиобласты, одноклеточные и многоклеточные вместилища и др.

3. Для выделительных тканей характерно разнообразие выделяемых и накапливаемых веществ не только в разных вместилищах, но и в одном и том же. Причем выделяемыми продуктами могут быть не только органические соединения, но также и минеральные соли, и вода.

4. Выделительные структуры имеют различное происхождение. Они могут формироваться из протодермы — меристемы, образующей эпидерму, из прокамбия и камбия и т. д. При этом выделительные элементы обычно дифференцируются раньше других постоянных тканей.

5. Клетки выделительных тканей, как правило, имеют тонкие целлюлозные оболочки с немногочисленными плазмодесмами. Они заполнены цитоплазмой с крупным ядром, из пластид содержатся обычно лейкопласты, имеются митохондрии. Развитие остальных органелл зависит от типа синтезируемых для выделения или отложения веществ.

Например, если клетки выделяют сахара или слизи, в них развиваются пластиды и аппарат Гольджи (нектарники, слизевые железки). В случае образования эфирных масел и смол клетки имеют многочисленные пластиды и хорошо развитый гладкий ЭР (вместилища эфирных масел, смоляные ходы). Если секрет имеет белковую природу, в клетках получают развитие гранулярный ЭР и аппарат Гольджи (переваривающие железки насекомоядных растений).

6. Выход веществ из секреторных клеток во внешнюю среду или в полость вместилищ происходит разными путями. Если секретируемые соединения низкомолекулярны, то они могут транспортироваться через плазмалемму путем пассивной диффузии или активно с затратой энергии. Вещества могут также выделяться с помощью пузырьков Гольджи. В связи с интенсивным транспортом веществ оболочки выделительных клеток часто образуют протуберанцы, увеличивая поверхность плазмалеммы (см. рис. 46). Далее секреторные вещества проходят через клеточную оболочку. В случае наружной секреции они накапливаются под кутикулой и выходят наружу через специальные каналы или после ее разрушения.

Выделительные ткани принято делить на две группы: *внешние*, или *экзогенные*, и *внутренние*, или *эндогенные*. Первые выделяют вещества во внешнюю среду, вторые накапливают их внутри растения в клетках и вместилищах (рис. 82).

К внешним выделительным тканям относят железистые волоски, наружные железки, нектарники, гидатоды.

Железистые волоски разнообразны по строению, но, как правило, все они имеют ножку и головку. Причем и та, и другая может быть как одноклеточной, так и многоклеточной. Обычно железистые волоски образуются из клеток эпидермы.

Часто у растений встречаются эфиромасличные железистые волоски. Эфирные масла — это смесь многих душистых веществ, при-

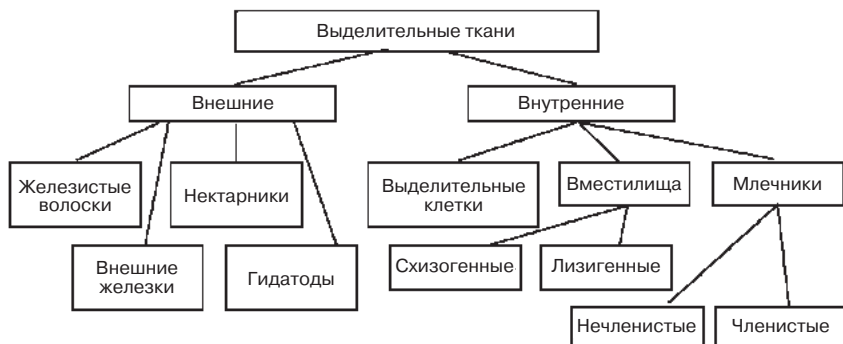


Рис. 82. Классификация выделительных тканей

дающих аромат цветкам и другим органам растений (роза, лаванда, петрушка, розмарин, пеларгония, укроп, тмин, базилик, мята, гвоздика, липа и др.). Эфирными их называют за аромат и летучесть, маслами, потому что они легче воды и не растворяются в ней. Эфирные масла широко используются в парфюмерии, мыловарении, пищевой промышленности, в медицине.

Железистые волоски пеларгонии имеют многоклеточную однорядную ножку и головку, состоящую из одной крупной клетки. Волоски розмарина и лаванды, наоборот, состоят из одноклеточной ножки и многоклеточной головки. Секреторные клетки головки выделяют эфирные масла через целлюлозную оболочку под кутикулу, которая приподнимается и разрывается. При этом эфирные масла испаряются через щель или выделяются наружу в виде капелек. Затем образуется новая кутикула и процесс выделения повторяется (рис. 83).

Пузырчатые волоски лебеды и мари в вакуолях накапливают воду и минеральные соли, которые поступают в них из ксилемы жилок листа. При разрушении волосков соли откладываются на поверхности листьев. Такие волоски характерны для растений, произрастающих на засоленных почвах. Они поддерживают солевой баланс растений путем секреции избытка солей (рис. 83).

К железистым относятся и жгучие волоски крапивы. Каждый волосок состоит из одной большой колбовидной клетки, нижняя рас-

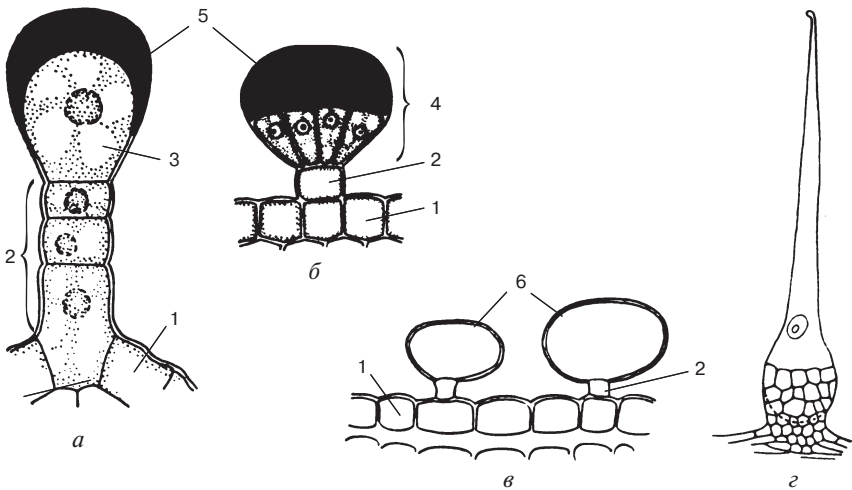


Рис. 83. Железистые волоски:

a — пеларгонии; *б* — розмарина; *в* — лебеды; *г* — крапивы; 1 — эпидерма; 2 — ножки; 3 — одноклеточная головка; 4 — многоклеточная головка; 5 — секрет, накапливающийся под кутикулой; *б* — пузырьчатые волоски, накапливающие воду и соли

ширенная часть которой погружена в мякоть листа. Верхняя часть клетки вытянута и постепенно суживается. Она имеет утолщенную, пропитанную кремнеземом оболочку, кроме верхнего узкого конца, на котором находится маленькая тонкостенная головка. Когда животное или человек прикасается к волоску, головка легко отламывается, образуя острые края, которые впиваются в кожу. При этом в тело впрыскивается жгучий клеточный сок. Если крапива, произрастающая в наших регионах, вызывает только жжение, то уколы ее тропических сородичей могут быть даже смертельны (рис. 83).

Четкую границу между железистыми волосками и наружными железками провести очень трудно. В основном *наружные железки* отличаются от волосков тем, что в их образовании участвуют не только клетки эпидермы, но и лежащие ниже слои. Кроме того, железки часто более многоклеточны. Обычно к ним подходят окончания проводящих пучков.

На листьях некоторых растений (черная смородина, тополь душистый), а также на почечных чешуях и молодых стеблях (береза) железки выделяют эфирные масла. Железки черной смородины имеют блюдцевидную форму и соединены с эпидермой короткой ножкой. Эфирные масла накапливаются под кутикулой, которая при их большом скоплении лопается (рис. 84).

У растений на засоленных почвах встречаются не только солевые волоски, но и солевые железки. Например, у тамарикса имеются железки, состоящие из 8 клеток, которые накапливают соли и выделяют их на поверхность листьев через специальные каналцы в кутикуле (рис. 84).

На почках многих древесных растений развиваются различные по форме и строению железки, которые секретируют вещества, склеивающие почечные чешуи и тем самым защищающие точку роста от неблагоприятных внешних воздействий.

У насекомоядных, или хищных, растений (росянка, жирянка, непентес и др.), железки выделяют липкую слизь для улавливания насекомых и пищеварительные ферменты для их переваривания. На листочках росянки железки имеют вид головчатых волосков. Внутри головки проходит пучок спиральных трахеид. Его окружают три слоя клеток, из которых наружный является секреторным (рис. 84).

Нектарники секретируют наружу сахаристую жидкость — нектар, который привлекает насекомых-опылителей. Они чаще располагаются в цветках — у основания тычинок, пестика, на лепестках, чашелистиках, но могут находиться и на вегетативных органах — листьях, прилистниках, стеблях. Нектарники имеют разнообразную форму: нитчатую, головчатую, дисковидную, чашевидную и др. Сверху они покрыты кутикулой, а снизу к ним примыкает проводящий пучок, главной проводящей тканью которого здесь является флоэма. Именно по флоэме

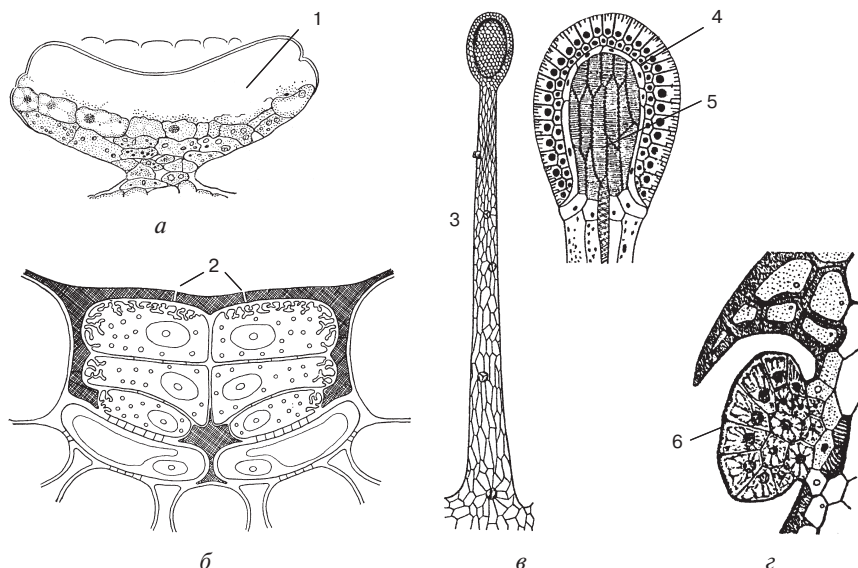


Рис. 84. Внешние железы:

a — железа с листа черной смородины; *б* — солевая железа тамарикса; *в* — переваривающие железы росянки; *г* — железы на листе непентеса; *1* — накопление эфирных масел под кутикулой; *2* — каналцы в кутикуле, через которые на поверхность листьев выделяются соли; *3* — железа, похожая на головчатый волосок; *4* — два слоя железистых клеток на головке; *5* — трахеиды внутри головки; *6* — железы

в нектарники притекают сахара — главный компонент нектара. Секреторные клетки нектарников содержат плотную цитоплазму, развитую сеть ЭР и много митохондрий. В цветках жимолости располагаются нектарники, имеющие вид коротких волосков. В процессе активной секреции в их клетках крупная вакуоль распадается на много мелких, а секрет собирается под кутикулой. Обычно нектар выходит наружу или сквозь тонкую кутикулу, или через специальные отверстия в ней (рис. 85).

У ряда растений на листьях имеются *гидатоды*, или *водяные устьица*, через которые происходит выделение воды в капельно-жидком состоянии. Этот процесс называют *гуттацией*. Он происходит в условиях, когда в почве достаточно воды, а воздух влажный и испарение снижено. Гуттацию можно наблюдать на листьях гороха, фасоли, настурции, бузины, земляники, фуксии, примулы, на озимых посевах в утренние часы после тихой влажной ночи. Особенно сильная гуттация наблюдается во влажных тропических лесах, где под некоторыми деревьями просто идет дождь.

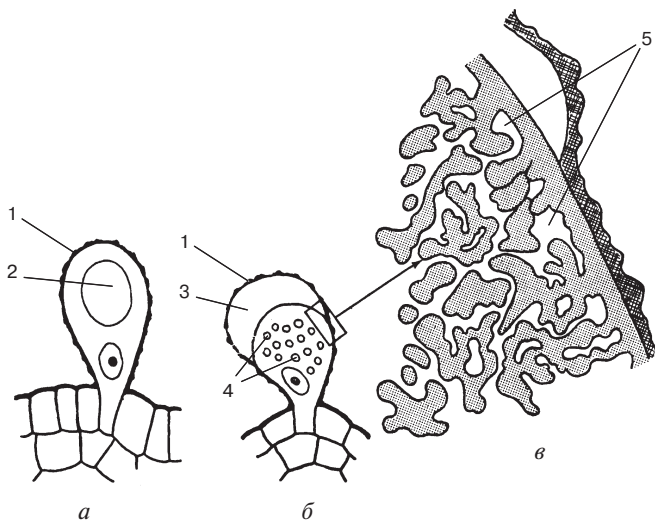


Рис. 85. Нектарники цветка жимолости:

а — нектарник, образующий секрет; *б* — нектарник, выделяющий секрет под кутикулу; *в* — клеточная оболочка нектарника с протуберанцами; 1 — кутикула; 2 — вакуоль; 3 — нектар под кутикулой; 4 — мелкие вакуоли; 5 — плазмалемма с лабиринтом

Гидатоды представляют собой устья, замыкающие клетки которых крупнее обычных, рано отмирают, и щель постоянно остается открытой. Под устьищем находится воздушная полость, выстланная тканью *эпитемой*, состоящей из мелких округлых, тонкостенных, бесхлорофильных клеток. Межклетники эпитемы заполнены водой, которая подается снизу спиральными трахеидами и выделяется в виде капелек через открытое устье. Гидатоды обычно расположены на кончике листа, концах зубчиков, реже в выемках (рис. 86).

Гуттация способствует движению по растению воды и минеральных веществ в условиях сниженной транспирации. Считают, что эпитема поглощает часть минеральных солей из гуттационной жидкости, оставляя их в растении. В то же время жидкость, выделяемая при гуттации, не является чистой водой, в ней содержится определенное количество минеральных веществ, которые могут оседать на поверхности листьев, образуя налет (камнеломка).

Внутренние выделительные ткани представлены одиночными клетками, чаще идиобластами, многоклеточными вместилищами и млечниками.

Выделительные клетки поодиночке или группами рассеяны между клетками других тканей. Многие из них отличаются от окружающих

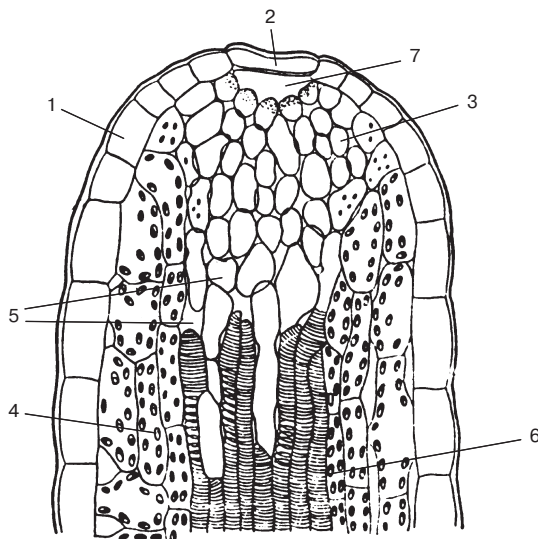


Рис. 86. Гидатода листа примулы:

1 — эпидерма; 2 — устьице с открытой щелью; 3 — эпитема; 4 — хлорофиллоносные клетки; 5 — межклетники; 6 — кольчатые трахеиды; 7 — воздушная полость под водным устьищем

размерами и формой и представляют собой идиобласты. В зависимости от преобладающего в них вещества различают масляные, слизевые, танниновые и кристаллоносные клетки.

Масляные клетки синтезируют эфирные масла, которые постепенно заполняют их, вытесняя протопласт. Иногда масла накапливаются внутри целлюлозных пузырьков, прикрепленных к клеточной оболочке. По мере накопления секрета пузырек растет, заполняя всю полость клетки (рис. 87). Эфиромасличные клетки встречаются у представителей семейств лавровых, перечных, магнолиевых и др.

Слизевые клетки накапливают слизь в основном углеводной природы. Они характерны для мальвов, кактусов. Иногда в слизь погружены пачки рафид щавелевокислого кальция.

Часто в выделительных клетках собираются таннины — дубильные вещества. Они являются обычными компонентами клеточного сока многих растений, но в некоторых клетках их накапливается большое количество. Живое содержимое таких клеток отмирает, и их заполняют таннины. При окислении дубильные вещества приобретают краснокоричневую окраску, поэтому танниновые клетки хорошо различимы под микроскопом. Они распространены в листьях, стеблях многих растений (бобовые, розовые, миртовые, виноградные).

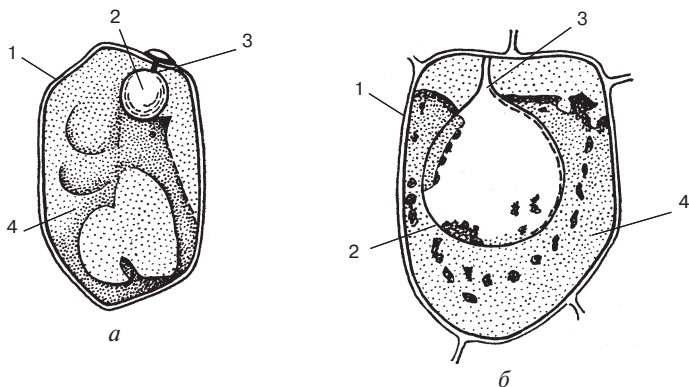


Рис. 87. Накопление эфирных масел в выделительных клетках: *а* — начало накопления масла внутри целлюлозного пузырька, прикрепленного к клеточной стенке; *б* — увеличение пузырька по мере накопления масла; 1 — клеточная оболочка; 2 — пузырек с эфирным маслом; 3 — ножка, с помощью которой пузырек прикрепляется к клеточной стенке; 4 — протопласт секторной клетки

К выделительным клеткам-идиобластам относят кристаллоносные клетки, содержащие кристаллы щавелевокислого кальция и их сростки-друзы. Сюда же входят и эпидермальные клетки с цистолитами. Интересно, что у некоторых растений кристаллы оксалата кальция внутри клеток одеты в целлюлозные мешочки, подвешенные к оболочке (клевшина, цитрусовые). После растворения кристалла в клетке остается пустой сплюснутый мешочек, в стенках которого видны поры (рис. 88).

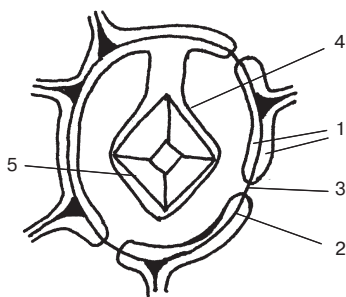


Рис. 88. Кристаллы оксалата кальция в клетке лимона: 1 — клеточные оболочки; 2 — срединная пластинка; 3 — пора; 4 — целлюлозный мешочек; 5 — кристалл оксалата кальция

Многоклеточные выделительные структуры называются вместилищами. Выделения в них обычно секретируются в межклетники. Такие вместилища могут иметь форму длинных, часто разветвленных каналов-ходов или округлых полостей. В зависимости от способа образования межклетников вместилища делят на схизогенные и лизигенные.

Формирование *схизогенных вместилищ* начинается с частичной мацерации и образования небольшого межклетника, который увеличивается в результате деления и роста окружающих его клеток. Эти клетки становятся эпителиальными, т. е. начинают синтезировать и выделять в межклетник секреторные вещества. Схизогенные вместилища имеют вид длинных и разветвленных трубок, поэтому именно их называют *ходами*. В них накапливаются бальзамы (хвойные, зверобойные, бобовые) или слизи (некоторые папоротники) (рис. 89). Хорошо известна живица-бальзам смоляных ходов многих хвойных. Бальзам — это смесь эфирных масел и смол. Живица состоит на 1/3 из эфирного масла скипидара и на 2/3 из смолы канифоли. Компоненты живицы находят широкое применение. Скипидар используется в медицине, в технике в качестве растворителя, является исходным веществом для синтеза ряда важных соединений, например камфоры. Канифоль применяется при пайке, для изготовления пластмасс, в мыловарении. Измельченная смола служит для увеличения трения. Ею натирают туфельки балерин, смычки скрипок и т. д.

Лизигенные вместилища возникают в результате расщепления (лизиса) группы клеток. Процесс начинается с обособления в паренхиме клеток, которые после ряда делений начинают вырабатывать и накапливать секрет. Далее их оболочки и живое содержимое растворяются. Возникает полость, заполненная секретом и остатками оболочек

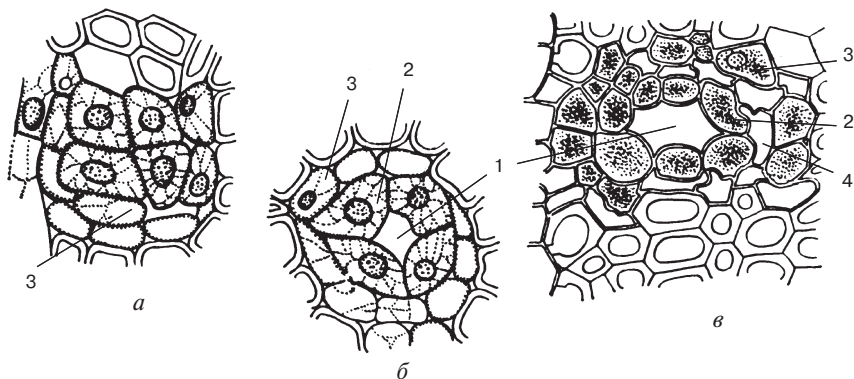


Рис. 89. Развитие схизогенного вместилища: а, б, в — стадии развития: 1 — межклетник; 2 — эпителиальные клетки; 3 — паренхимные клетки; 4 — мертвые клетки

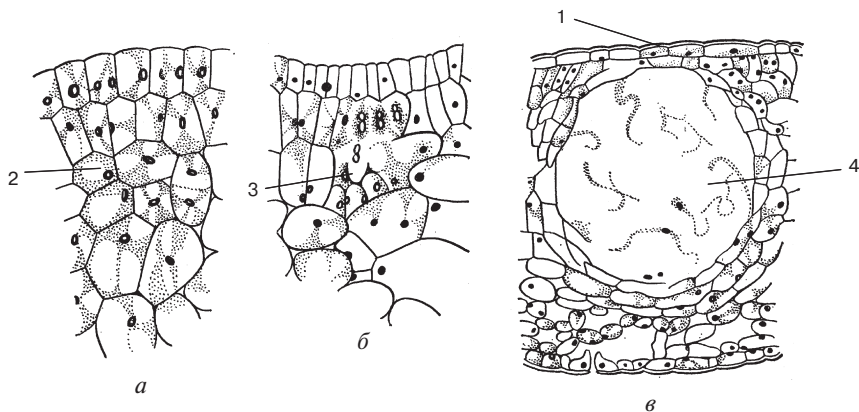


Рис. 90. Развитие лизигенного вместилища в коже цитрусовых:

а, б, в — стадии формирования: *1* — эпидерма; *2* — группа клеток, синтезирующих секрет; *3* — начало лизиса секреторных клеток; *4* — лизигенное вместилище, заполненное секретом и остатками лизированных клеток

и протопластов. Образовавшиеся вместилища часто имеют правильную округлую форму (кожура цитрусовых) (рис. 90). Увеличение таких вместилищ может происходить за счет лизиса выстилающих их клеток.

В некоторых случаях вместилища, что начали образовываться схизогенно, затем увеличиваются в размерах путем лизиса окружающих клеток. Такие вместилища смешанного происхождения называют *схизо-лизигенными*.

Внутренние выделительные структуры как одноклеточные, так и многоклеточные выполняют прежде всего защитную функцию. Содержащиеся в них вещества, во-первых, консервируют древесину, предохраняя ее от разрушения патогенными грибами, во-вторых, защищают растения от поедания животными и повреждения насекомыми. Бальзам при поранении растений вытекает наружу и затягивает рану, способствуя ее заживлению. Отложения оксалата кальция могут вновь вовлекаться в обмен веществ растений, причем как кальций, так и щавелевая кислота. Например, плоды цитрусовых, черники, тыквы. Так, если в незрелых плодах присутствует много кристаллов и их сростков, то в конце созревания они исчезают.

У некоторых растений при повреждении органов выделяется жидкость, похожая на молоко, — *млечный сок*, который является клеточным соком *млечников*, или *млечных сосудов*. Различают два типа млечников — нечленистые и членистые.

Нечленистые млечники — одноклеточные. Каждый такой млечник представляет собой гигантскую разветвленную многоядерную клетку. В зародыше семени закладываются одна или несколько клеток,

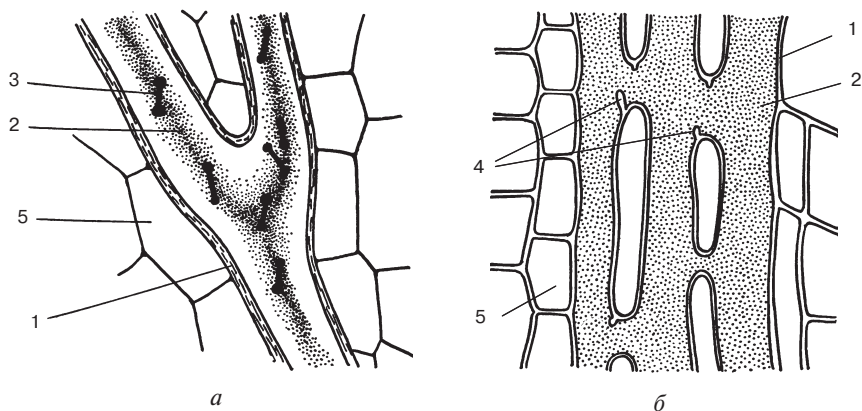


Рис. 91. Млечники:

a — нечленистый млечник молочая; *б* — членистый млечник латука; 1 — клеточная оболочка; 2 — цитоплазма; 3 — крахмальные зерна в лейкопластах; 4 — закраины на стенках, свидетельствующие о многоклеточном происхождении членистых млечников; 5 — паренхима

которые по мере роста растения увеличиваются в размере, вытягиваются, ветвятся и превращаются в нечленистые млечники. Клетки млечников тянутся, не сообщаясь друг с другом, через все растение. При огромной длине диаметр млечников остается в пределах клеточных размеров. Нечленистые млечники характерны, например, для олеандра, молочая (рис. 91).

Членистые млечники многоклеточны. Они образуются из ряда одноядерных клеток, между которыми разрушаются поперечные стенки, а протопласты и вакуоли объединяются. Между клетками могут также образовываться перемычки-анастомозы. В результате получается одна гигантская многоядерная клетка, пронизывающая все ткани растения. О многоклеточном ее происхождении свидетельствуют только закраины, сохранившиеся на месте разрушенных перегородок. Членистые млечники встречаются у мака, астр, цикория, козлобородника.

Клеточные стенки млечников целлюлозные, хорошо растяжимые, с немногочисленными порами. В клетках имеется пристенный слой цитоплазмы с многочисленными ядрами. Если многоядерность нечленистых млечников возникает в результате деления ядер без образования в клетках поперечных перегородок, то у членистых — в результате объединения протопластов многих клеток. В цитоплазме присутствуют лейкопласты необычной формы — гантелевидные. В них могут находиться крупные крахмальные зерна. В центре млечника тянется вакуоль, в которой содержится млечный сок — *латекс*. Латекс представляет собой эмульсию жироподобных веществ и раствор многих соединений.

В его состав входят белки, аминокислоты, сахара, гликозиды, алкалоиды, танины, минеральные соли, а также часто каучук и гутта. Именно последние вещества в основном и образуют эмульсию, создавая белый цвет млечного сока. Млечный сок может иметь окраску: у чистотела — ярко-оранжевую, у конопли — желтовато-коричневую, у олеандра и шелковицы сок вообще прозрачный и бесцветный.

Предполагают, что млечники выполняют в растениях ряд функций: проводящую, запасную, защитную. Проводящая связана с тем, что млечники тянутся по всему растению и могут транспортировать органические вещества подобно флоэме. О запасной функции свидетельствует накопление в латексе целого ряда типичных запасных веществ (сахаров, инулина, белков). Защитная роль проявляется, прежде всего, в том, что в латексе содержатся определенные ядовитые вещества, которые защищают растения от поедания животными (гликозиды, алкалоиды и др.). Кроме того, каучук и гутта при повреждении растений вместе с латексом вытекают наружу, густеют на воздухе и закупоривают раны. Каучук получают в больших количествах из каучуконосного дерева гевеи. Из насыщенного серой каучука изготавливают резину. В чистом виде его используют для изготовления пластырей, горчичников. Гутту в малых количествах получают из кустарника гваюла серебристая. Ее используют в качестве изоляционного материала.

Млечный сок листьев и незрелых коробочек мака снотворного называют опиум. В нем содержится ряд алкалоидов, которые оказывают сильное воздействие на человеческий организм. И хотя некоторые из них очень ядовиты, их используют в медицине в качестве лекарственных препаратов (морфин, кодеин, папаверин).

Система проветривания

Органы и ткани растений нуждаются в проветривании: в процессе дыхания клетки поглощают кислород и выделяют углекислый газ, а в процессе фотосинтеза поглощают углекислый газ и выделяют кислород, также постоянно происходит испарение воды. Газообмен в растениях осуществляется с помощью специальных образований, которые объединяют в *систему проветривания*, или называют *тканями проветривания*.

К системе проветривания относятся устьица в эпидерме, чечевички в перидерме и межклетники. Межклетники могут быть больших и малых размеров, соединяясь друг с другом, они образуют систему межклетников. Состав воздуха в межклетниках обычно не идентичен атмосферному, так как в них постоянно происходит местный газообмен: один газ поглощается, другой выделяется. Причем интенсивность этих процессов различна и непостоянна.

Ткань, содержащая очень большие межклетники, называется *аэренхимой*. Межклетные пространства в ней превышают размеры клеток.

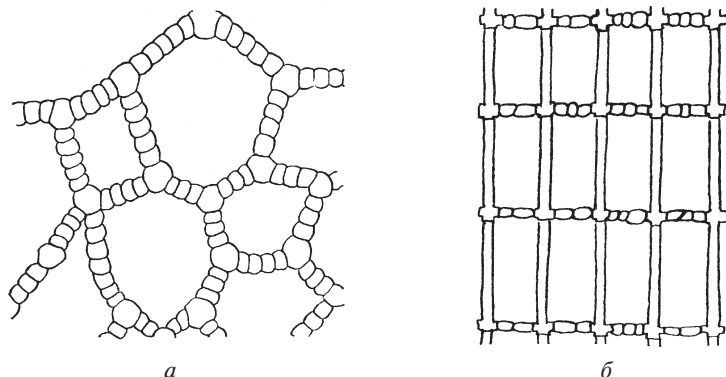


Рис. 92. Аэренхима:
a — рдеста; *б* — жюссеи

Аэренхима состоит из живых тонкостенных клеток. Часто их стенки, обращенные к межклетнику, покрыты слизью. В клетках имеется цитоплазма с ядром и другими органеллами. Из пластид в них обычно находятся лейкопласты. Центральную часть клетки занимает крупная вакуоль.

Аэренхима может быть образована клетками различной формы — округлыми, удлинёнными, звездчатыми. Так, у кувшинки и рдеста большие межклетники окружены цепочками из мелких округлых клеток. У ситника межклеточные пространства образуются при соединении звездчатых клеток своими лучами. У жюссеи из семейства кипрейных крупные межклетники возникают в результате чередования клеток различной формы и размеров — округлых и сильно удлинённых (рис. 92). У ряда растений аэренхиму укрепляют большие астроклереиды, которые располагаются между воздушными камерами (рис. 93).

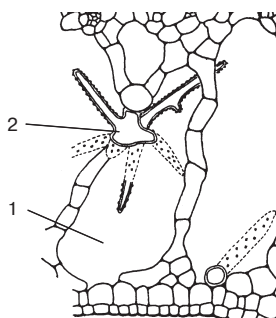


Рис. 93. Астроклереиды в аэренхиме листа кувшинки:
1 — воздушные полости; *2* — астроклереида

Аэренхима обычно развита у водных и болотных растений, корни, корневища, а иногда и стебли которых находятся в иле, воде или в заболоченной почве, а также в погруженных в воду листьях. Атмосферный воздух проникает в растение через устьица или чечевички органов, находящихся над водой и по межклетникам достигает клеток и тканей органов, испытывающих недостаток в кислороде, где и накапливается в больших межклетниках. Аэренхима также способствует поддержанию растений в вертикальном положении и на плаву в результате уменьшения их удельного веса.

Крупные межклетники встречаются в лепестках цветков некоторых растений. Содержащийся в них воздух отражает падающие на цветки солнечные лучи, поэтому, если в клетках не содержатся пигменты, лепестки имеют белый цвет (кувшинки, розы, лилии). При увядании цветков и отмирании клеток вода из вакуолей выходит в межклетники, вытесняя воздух, и лепестки становятся прозрачными.

Основная паренхима

Основная паренхима — главный компонент системы основных тканей растений, образующая в их теле непрерывную массу (в первичной коре стебля и корня, в сердцевине стебля, в мякоти листьев и плодов и др.) или отдельные тяжи и группы клеток (в системе проводящих тканей).

Эта паренхима образовывается из основной меристемы конуса нарастания, в то время как система покровных тканей ведет свое происхождение из протодермы, а система проводящих — из тяжей прокамбия.

Основная паренхима состоит из паренхимных клеток различной формы: округлых, овальных, призматических, многогранных, цилиндрических, удлинённых и т. д. Стенки паренхимных клеток чаще образованы первичной оболочкой, реже на первичную накладывается вторичная, происходит ее утолщение и даже одревеснение. Во вторичной оболочке имеются простые поры. Пристенный слой протопласта содержит полный набор органелл. Из пластид часто присутствуют хлоропласты. Середину клетки занимает большая центральная вакуоль.

Клетки основной паренхимы путем дифференцировки образуют различные специализированные ткани. Кроме того, они обладают очень важным свойством — могут возобновлять меристематическую активность, образуя вторичные меристемы. Это обеспечивает растениям заживление ран, образование придаточных корней и побегов, регенерацию утраченных органов. Группы паренхимных клеток и даже отдельные клетки могут регенерировать целые растения в культуре клеток и тканей.

Функции основной паренхимы разнообразны: ассимилирующая, запасающая, выделительная, проветривающая, механическая и др. Паренхимные клетки при наличии в них хлоропластов выполняют

ассимилирующую функцию. Они могут откладывать в запас питательные вещества и воду. При утолщении клеточной оболочки и ее одревеснении они выполняют опорную (механическую) функцию. Образуя многочисленные межклетники, паренхима становится компонентом системы проветривания. Часто ее клетки выполняют проводящую функцию, транспортируя вещества в радиальном направлении. Синтезируя и накапливая вещества вторичного происхождения, клетки основной паренхимы становятся элементами выделительной ткани. Поэтому нередко в систему основных тканей включают ассимилирующие, запасные, выделительные ткани, аэренхиму и колленхиму. Однако перечисленные ткани являются высокоспециализированными, их рассматривают как отдельные группы, что и было сделано в предыдущих разделах.

Проводящие пучки

В состав проводящей системы растений входят проводящие ткани — ксилема и флоэма. Обычно тяжи этих тканей проходят по растению рядом, образуя *проводящие пучки* — сложный комплекс тканей с различными функциями. Прежде всего в их состав входят проводящие элементы ксилемы и флоэмы, выполняющие функцию транспорта веществ по растению, а ксилема с ее одревесневшими стенками служит еще и опорой мягким тканям. В пучках всегда присутствует паренхима, клетки которой осуществляют радиальный транспорт веществ и откладывают их в запас. Обычно в пучках имеются механические ткани, чаще склеренхимные волокна. Они могут образовывать сплошную обкладку вокруг пучка (влагалище) или располагаться в виде тяжа со стороны более мягкой и нежной флоэмы. Отсюда еще одно название пучков — *сосудисто-волокнистые*.

В состав проводящих пучков могут входить млечники, смоляные ходы и другие вместилища, если они характерны для данного вида растений.

Проводящие пучки формируются из тяжелой прокамбия, которые вычлениются из меристемы конуса нарастания ниже точки роста растения. Прокамбиальные тяжи состоят из меристематических клеток прозенхимной формы с заостренными концами. В результате деления и дифференцировки клеток прокамбия образуются все элементы проводящих пучков. В одних случаях весь прокамбий расходуется на образование постоянных тканей пучка. Его называют *закрытым*. В других — часть прокамбия между ксилемой и флоэмой сохраняется и дифференцируется в пучковый камбий. Проводящий пучок, имеющий прослойку камбия, называют *открытым*. Открытые сосудисто-волокнистые пучки за счет деятельности камбия способны ко вторичному утолщению. Закрытые пучки характерны для однодольных растений, открытые — для двудольных.

По расположению ксилемы и флоэмы относительно друг друга проводящие пучки делят на 4 типа: коллатеральные, биколлатеральные, концентрические и радиальные (рис. 94).

В *коллатеральных* пучках тяжи ксилемы и флоэмы расположены рядом. Причем ксилема обычно размещается ближе к центру органа, а флоэма — к периферии. Коллатеральные пучки находятся в стеблях и листьях. К ним как раз и относится деление на открытые и закрытые пучки.

Биколлатеральные пучки характеризуются тем, что у них к ксилеме примыкают два тяжа флоэмы: один ближе к периферии, другой — к центру. Такие пучки также встречаются в стеблях, но реже (тыквенные, пасленовые). Биколлатеральные пучки могут быть закрытыми и открытыми. У последних камбий находится между ксилемой и наружным тяжем флоэмы.

В *концентрических пучках* одна проводящая ткань окружает другую: ксилема — флоэму или флоэма — ксилему. Пучки концентрического типа встречаются достаточно редко (корневища папоротника, ландыша, стебли драцены).

Радиальные пучки состоят из лучей ксилемы и флоэмы, расположенных по радиусу. Число лучей ксилемы равно числу лучей флоэмы. Радиальные пучки характерны для корней (рис. 94).

Проводящая система у разных растений имеет свои особенности. Причем немалая роль в ее строении отводится расположению, или прохождению, проводящих пучков в органах растений.

Прохождение проводящих пучков в корне считается наиболее простым: один сложный радиальный пучок тянется через весь корень. В листьях проводящие пучки образуют жилки, которые неодинаково располагаются у разных растений. У мхов через лист, не разветвляясь, проходят одна или две жилки. У папоротников жилки ветвятся, образуя густую сеть. Двудольные растения имеют в листе одну главную жилку, однодольные — несколько. Главные жилки у двудольных сильно ветвятся, тонкие жилки сливаются, образуя *анастомозы*. В целом получается сетчатое жилкование. У однодольных главные жилки проходят вдоль листа параллельно. Причем они не всегда имеют одинаковую толщину. Иногда происходит чередование более толстых и более тонких жилок. Продольные главные жилки связываются между собой поперечными перемычками из тонких жилок, которые располагаются поодиночке или образуют сложную сеть (рис. 95).

Прохождение проводящих пучков в стеблях затруднено, поскольку их проводящая система тесно связана с листьями. Пучки, которые переходят из листа в стебель, называют *листовыми следами*, а пучки, связывающие главный стебель с веткой, — *веточными*. След может содержать 1, 2, 3 или много проводящих пучков. Их соответственно называют одно-, двух-, трех- или многопучковыми. Пучки листового

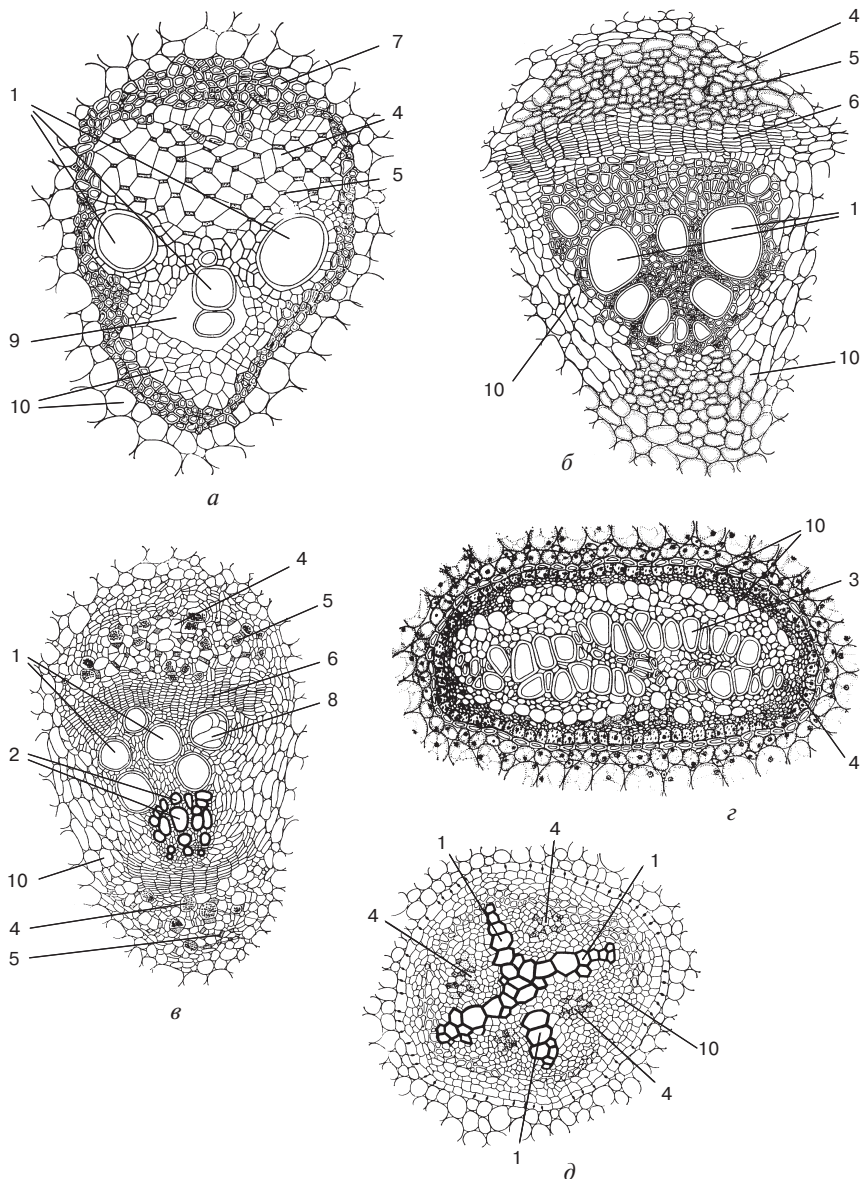


Рис. 94. Типы проводящих пучков:

a — закрытый коллатеральный пучок стебля кукурузы; *б* — открытый коллатеральный пучок стебля кирказона; *в* — биколлатеральный пучок стебля тыквы; *г* — концентрический пучок корневища папоротника; *д* — радиальный пучок корня конских бобов; 1 — сосуды ксилемы; 2 — элементы первичной ксилемы; 3 — трахеиды; 4 — ситовидные трубки; 5 — клетки-спутницы; 6 — камбий; 7 — склеренхимные волокна; 8 — сосуд, закупоренный тиллами; 9 — воздушная полость на месте первичной ксилемы; 10 — паренхима

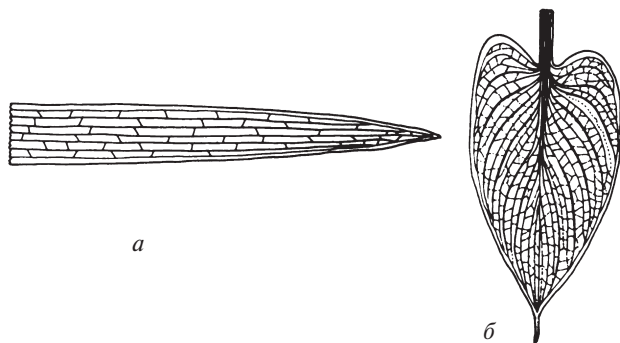


Рис. 95. Прохождение проводящих пучков в листе:
a — однодольных; *б* — двудольных

следа проходят через паренхиму первичной коры и продолжают вниз по стеблю. Если стебель имеет сплошное кольцо проводящих тканей, то против входа листового следа они прерываются участком паренхимы. Этот участок называют *лакуной*, или *лиственным прорывом*. Существуют различные типы лакун: каждый пучок листового следа может иметь свою лакуну либо в одну лакуну могут входить несколько пучков (рис. 96). Боковые ветки образуются из пазушных почек, поэтому веточные следы входят в стебель несколько выше листовых. Причем веточный след обычно соединяется с проводящей системой главного стебля немного выше, чем листовой след.

В стеблях проходят не только пучки листовых и веточных следов, но и пучки, не связанные с листьями, их называют *специальными*. Общие с листьями и специальные пучки в стебле ветвятся и сливаются (анастомозируют), образуя трехмерную структуру. Особенно сложна система проводящих пучков в узлах стебля, где в него входят новые листовые следы (рис. 97).

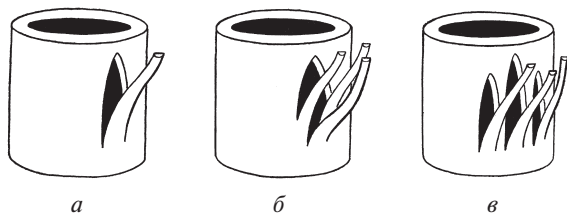


Рис. 96. Типы листовых следов и лакун:
a — однопучковый однолакунный; *б* — трехпучковый однолакунный; *в* — трехпучковый трехлакунный

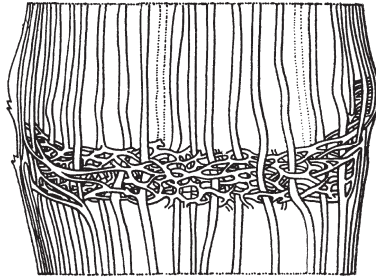


Рис. 97. Сложная система пучков в узле стебля кукурузы

У однодольных листовые следы, переходя из листа в стебель, изгибаются радиально, доходя почти до центра стебля. Далее они направляются вниз на протяжении нескольких междоузлий, а затем снова изгибаются к периферии и соединяются с другими пучками. На поперечном срезе стебля проводящие пучки оказываются беспорядочно расположенными по всей его поверхности. Это так называемый *пальмовый тип* расположения проводящих пучков.

У двудольных растений листовые следы при переходе в стебель изгибаются тангентально (параллельно поверхности) и спускаются вниз, сливаясь с другими пучками. Иногда путь листовых следов до слияния бывает коротким, но чаще его пучки проходят одно или несколько междоузлий. На поперечном срезе проводящие пучки располагаются по окружности приблизительно на одинаковом расстоянии от поверхности стебля в один или два ряда (рис. 98).

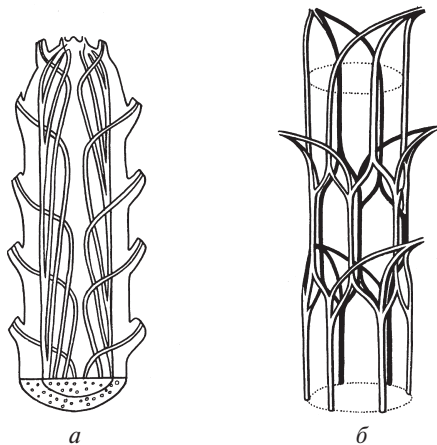


Рис. 98. Прохождение проводящих пучков в стебле:
а — однодольных; *б* — двудольных

Контрольные вопросы и задания

1. Что такое растительная ткань? Каковы особенности растительных тканей?
2. Охарактеризуйте меристемы. Как их классифицируют?
3. Расскажите о функциях покровных тканей, их типах.
4. Охарактеризуйте эпидерму. Что такое устьица? Каково их строение?
5. Как образуется перидерма? Что такое корка?
6. Каковы особенности механических тканей, обеспечивающих их функции? Какие типы механических тканей вы знаете?
7. Охарактеризуйте ассимилирующие ткани.
8. Где в растении расположены поглощающие ткани? Дайте им характеристику.
9. Расскажите о запасающих тканях.
10. Сравните два типа ткани — ксилему и флоэму.
11. Охарактеризуйте трахеальные элементы ксилемы. Как они образуются?
12. Расскажите о строении и формировании ситовидных трубок и клеток-спутниц флоэмы.
13. Расскажите об особенностях выделительных тканей. Какие группы этих тканей вы знаете?
14. Что вы знаете о строении и функции млечников?
15. Расскажите о системе проветривания.
16. Что собой представляет основная паренхима? Какие функции она выполняет?
17. Расскажите об образовании и составе проводящих пучков.
18. Какие типы проводящих пучков вы знаете? В каких органах растений они встречаются?
19. Расскажите о прохождении проводящих пучков в растении.

Тесты для самоконтроля

1. Мертвая механическая ткань — это:
 - а) колленхима;
 - б) склеренхима;
 - в) паренхима;
 - г) хлоренхима.
2. Раневые меристемы относятся к:
 - а) первичным;
 - б) верхушечным;
 - в) вторичным;
 - г) интеркалярным.

3. Трихомами называют:
 - а) эпидермальные волоски;
 - б) корневые волоски;
 - в) кристаллы щавелевокислого кальция;
 - г) устьичные клетки.
4. Клетки эпидермы содержат хлоропласты у:
 - а) растений засушливых мест обитания;
 - б) высокогорных растений;
 - в) влаголюбивых растений;
 - г) водных растений.
5. Трахеиды являются единственными проводящими элементами ксилемы у:
 - а) водорослей;
 - б) мохообразных;
 - в) голосеменных;
 - г) покрытосеменных.
6. Загрузка флоэмы является основной функцией:
 - а) ситовидных трубок;
 - б) трахеид;
 - в) клеток-спутниц;
 - г) идиобластов.
7. Пучок, в котором одна проводящая ткань окружает другую, называется:
 - а) коллатеральным;
 - б) биколлатеральным;
 - в) радиальным;
 - г) концентрическим.
8. Гидатоды обеспечивают функцию:
 - а) гуттации;
 - б) транспирации;
 - в) секреции;
 - г) дыхания.
9. Одиночные клетки называют:
 - а) устьичными;
 - б) спутницами;
 - в) идиобластами;
 - г) трахеидами.
10. Тиллы представляют собой ткань:
 - а) проводящую;
 - б) покровную;
 - в) механическую;
 - г) ложную.

Раздел 3

Вегетативные органы

Важнейшим событием в эволюции растительного мира был выход многоклеточных растительных организмов на сушу, где однородное недифференцированное тело растений попало в новую почвенно-воздушную среду. Под влиянием факторов среды произошло расчленение растений на подземную и надземную части. Они, находясь в резко различных условиях, постепенно специализировались на выполнении определенных функций. Разделение функций повлекло за собой возникновение органов и составляющих их групп специализированных клеток — тканей. Подземная часть растений дифференцировалась в корень, из надземной образовались стебель и листья.

Органом называют часть растения, которая имеет определенное строение и выполняет определенную функцию. У высших растений насчитывают много органов: стебли, корни, клубни, луковицы, почки, колючки, усики, цветки, плоды, семена и др. Однако большая часть этих органов является видоизменением нескольких основных.

У современных высших растений выделяют две группы органов: *вегетативные* и *генеративные*. К основным вегетативным органам, которые обеспечивают рост, развитие и процессы жизнедеятельности растительного организма, относят корень и побег. Последний, в свою очередь, состоит из двух тесно взаимосвязанных органов — стебля и листьев.

Корень и стебель обычно растут вертикально, образуя ось растения. Поэтому их называют *осевыми органами*. Стебель имеет более сложное строение, чем корень, так как он несет листья, а у покрытосеменных — еще цветки и плоды.

Основной генеративный орган — семя, а у покрытосеменных к ним относятся также цветки и плоды. Генеративные органы обеспечивают размножение растений и непрерывность их существования на Земле.

СТЕБЕЛЬ

Несмотря на разнообразие строения и функций, стебли различных растений имеют ряд общих особенностей:

1. Стебель характеризуется неограниченным ростом. Он растет всю жизнь за счет верхушечной, реже вставочной меристемы.

2. Стебель несет листья и составляет вместе с ними единую систему — побег.

3. На стебле (у покрытосеменных) образуются цветки, а затем плоды с семенами.

4. В большинстве случаев стебель имеет цилиндрическую форму и радиальное расположение тканей.

5. Стебель ветвится экзогенно.

6. Стебель имеет *метамерное* строение. Он состоит из узлов и междоузлий. *Узлы* — это участки стебля, к которым прикрепляются листья — один или несколько. Часть стебля между двумя узлами называют *междоузлем*. На оси стебля может быть несколько или много узлов и междоузлий. Каждая метамерная единица стебля состоит из узла и находящегося под ним междоузлия.

Однако не все стебли обладают полным набором перечисленных особенностей. Так, стебли некоторых растений имеют иную форму: трехгранную, ребристую, сплюснутую и т. д. У наклонных и горизонтальных стеблей часты отклонения от радиального строения.

Назовем функции, присущие стеблю.

1. Проводящая. По выражению К.А. Тимирязева, стебель связывает две площади питания — корень и листья. По стеблю проходит ток растворенных в воде минеральных веществ из корня к листьям и ток ассимилятов из листьев в корень.

2. Запасающая. Накапливает в тканях питательные вещества.

3. Опорная. Выносит листья к свету и ориентирует их в пространстве в определенном положении.

4. Стебель может быть органом вегетативного размножения.

5. Молодые зеленые стебли выполняют функцию фотосинтеза.

Во внутреннем строении стебля четко прослеживается взаимосвязь его структуры и функций.

Конус нарастания стебля

На верхушке стебля (главного и боковых) находится верхушечная почка, в которую заключен конус нарастания, или точка роста, состоящая из меристематической ткани. В почке он защищен от неблагоприятных внешних воздействий зачаточными листочками и почечными чешуями. Конус нарастания очень мал: его длина в среднем 1—1,5 мм. Верхушечная меристема конуса нарастания формирует первичное строение стебля и определяет его рост в длину, а также образует листья, боковые побеги и генеративные органы.

На верхушку стебля впервые обратил внимание К.Ф. Вольф в 1759 г. Ученый высказал предположение, что она является источником всех тканей и органов надземной части растения. Почти через 100 лет, в 1851 г., В. Гофмейстер, изучая развитие мхов, обнаружил, что стебель начинает формироваться из одной инициальной клетки, расположенной на верхушке конуса нарастания. Представление о существовании в точке роста одной инициальной клетки некоторое время распространилось на все высшие растения.

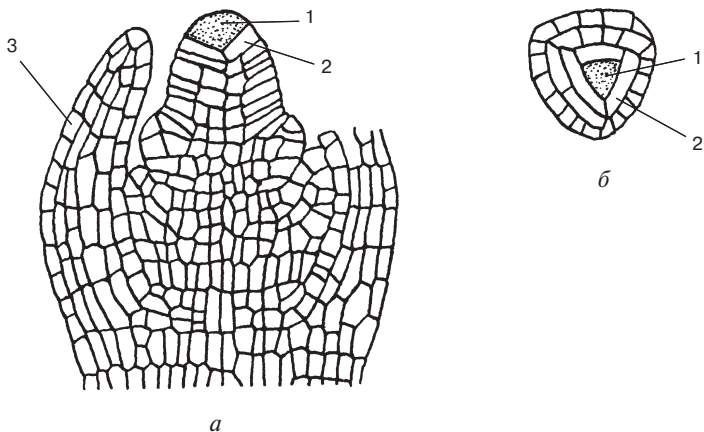


Рис. 99. Конус нарастания побега хвоща:
a — на поперечном срезе; *б* — верхушка конуса в плане; 1 — инициальная клетка; 2 — ее производные; 3 — зачатки листьев

Однако дальнейшие исследования показали, что эта теория верна только для высших споровых — мхов, плаунов, хвощей и некоторых папоротников. У них на верхушке конуса нарастания действительно находится одна, реже несколько инициальных клеток, которые отличаются от окружающей меристемы размерами, формой и способностью к постоянному делению. Например, у хвощей в точке роста находится одна крупная трехгранная инициальная клетка, которая делится поочередно параллельно граням. Центральная клетка остается инициальной, а отделившиеся после ряда делений дифференцируются в постоянные ткани (рис. 99).

У голосеменных и покрытосеменных растений в точке роста имеется целая группа инициальных клеток. В 1868 г. немецкий ботаник И. Ганштейн, пытаясь объяснить развитие тканей стебля из массы инициальных клеток верхушечной меристемы, сформулировал *теорию гистогенов*, согласно которой конус нарастания семенных растений состоит из трех слоев меристематических клеток — гистогенов, расположенных друг над другом. В центре каждого слоя имеется группа инициальных клеток, которые делятся и образуют меристемы. Инициали и образованные ими меристематические клетки составляют гистогены.

Гистогены по мере их деления и дифференцировки превращаются в постоянные ткани. Согласно теории Ганштейна, гистогенов три: *дерматоген*, *периллема* и *плерома*. Дерматоген — одноклеточный наружный слой, клетки которого, делясь перпендикулярно поверхности,

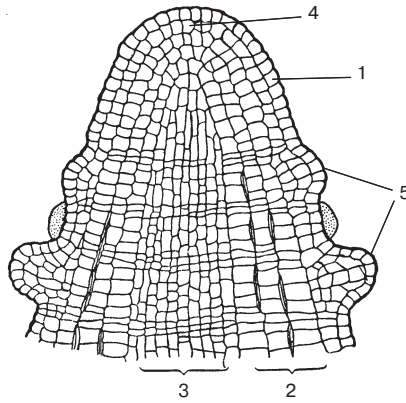


Рис. 100. Гистогены в конусе нарастания стебля водной сосенки на продольном срезе:
 1 — дерматоген; 2 — перилема; 3 — плерома; 4 — группа инициальных клеток;
 5 — зачатки листьев

образуют эпидерму. Под дерматогеном располагается многоклеточная перилема. Ее клетки делятся во всех направлениях и производят первичную кору. Она же участвует в образовании листовых бугорков. В центре конуса нарастания находится плерома, образующая центральный цилиндр, или стелу (рис. 100).

Однако теория гистогенов оказалась далеко не универсальной. В конусе нарастания стеблей большинства растений невозможно обнаружить три различные зоны меристематической ткани. В то же время выяснилось, что во многих случаях она объясняет формирование корня, т. е. применима к его точке роста.

В 1924 г. А. Шмидт предложил другую теорию для объяснения развития стебля, согласно которой конус нарастания делится на два многоклеточных слоя — *тунику* и *корпус*. Туника состоит из нескольких наружных слоев клеток (чаще из двух), которые делятся перпендикулярно поверхности стебля и формируют эпидерму и часть первичной коры или всю первичную кору. Клетки корпуса, расположенные в центре конуса, делятся во всех направлениях и образуют недостающие слои первичной коры и центральный цилиндр стебля. Зачатки листьев закладываются в тунике, чаще во втором ее слое, а пазушные почки — в корпусе (рис. 101).

Позже, в 1938 г., американский ботаник А. Фостер расширил представления о строении верхушечных меристем и дифференцировки их в постоянные ткани и органы. Разнокачественность верхушечной меристемы сначала была обнаружена у гинкго, а затем у других голо-

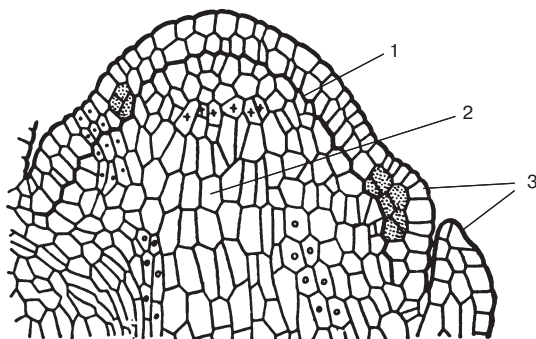


Рис. 101. Туника и корпус на продольном срезе конуса нарастания стебля спаржи:

1 — туника; 2 — корпус; 3 — зачатки листьев

семенных и у большинства покрытосеменных. Причем это касается главным образом меристем корпуса.

Согласно этим представлениям, на верхушке конуса нарастания находится группа *апикальных* (инициальных) *клеток*, которые участвуют в образовании *мантии* и корпуса. В последнем выделяют три зоны: *центральных материнских клеток* и расположенные под ней *периферическую* и *стержневую* зоны.

Мантия покрывает верхнюю часть конуса нарастания и состоит из приблизительно однородных клеток, которые делятся перпендикулярно поверхности и образуют сначала протодерму, позже дифференцирующуюся в эпидерму. Мантия соответствует тунике Шмидта.

Зона центральных материнских клеток находится под апикальными клетками и образуется из них. Центральные материнские клетки самые крупные среди верхушечных меристем. Они сильно вакуолизированы, имеют неравномерно утолщенную оболочку с хорошо выраженными порами. Делятся они медленно, с чем связывают их значительную вакуолизацию.

Из центральных материнских клеток происходят клетки двух других зон корпуса — периферической и стержневой. Клетки периферической зоны образуют слой под мантией. Они мелкие, с крупными ядрами и тонкими стенками, обладают высокой митотической активностью. Именно здесь закладываются листовые бугорки и образуются тяжи прокамбия, за счет которого в дальнейшем стебель растет в толщину.

Стержневая меристема располагается в центре конуса нарастания. Клетки ее вакуолизированы и часто образуют вертикальные ряды в результате поперечного деления. При вертикальном делении число рядов увеличивается. Из стержневой меристемы формируется сердцевина стебля (рис. 102).

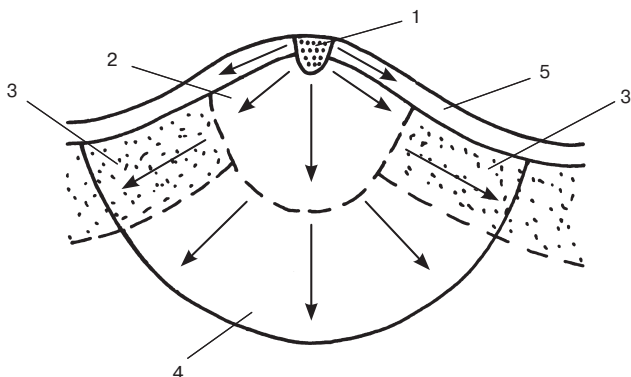


Рис. 102. Зональность меристемы конуса нарастания стебля:
 1 — апикальные (инициальные) клетки; 2 — зона центральных материнских клеток; 3 — периферическая зона; 4 — стержневая зона; 5 — мантия
 Стрелками показано происхождение клеток данной зоны

Форма и размеры конуса нарастания непостоянны. Наименее изменчивы мантия и зона центральных материнских клеток. Периферические и стержневые меристемы обладают значительной изменчивостью, их размеры увеличиваются весной и летом, в период активного деления конуса, и уменьшаются осенью и зимой. Когда закладываются зачатки листьев, конус нарастания уплощается, а после заложения вытягивается. У проростков конус нарастания состоит обычно только из мантии и группы центральных материнских клеток, а в период вегетации можно различить все меристематические зоны.

Метамеры стебля вычленяются в конусе нарастания, а формируются уже ниже точки роста. Это связано с возникновением зачатков листьев в верхушечной меристеме и последующим ростом стебля, несущего листья. При образовании листовых бугорков в конусе нарастания они располагаются плотно один за другим, и в соответствии с этим зачаточный стебель как будто состоит из плоских дисков, наложенных друг на друга, каждый из которых несет один или несколько листьев согласно листорасположению на данном растении. В дальнейшем происходит рост основания дисков и места прикрепления листьев удаляются друг от друга. Возникает описанная ранее структура стебля с делением на узлы и междоузлия. Иногда междоузлия не развиваются и листья оказываются собранными на укороченном стебле (розетка листьев, луковица) (рис. 103).

Стебель имеет целую систему первичных меристем, которую формирует конус нарастания. К ней, кроме верхушечной, относятся вставочные меристемы и прокамбий. Вставочные представляют собой остаточные меристемы, которые сохраняются продолжительное время

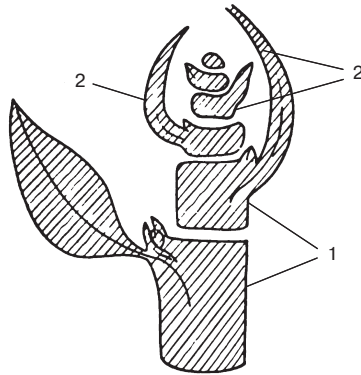


Рис. 103. Схема развития метамеров стебля:
 1 — метамеры; 2 — зачаточные листья

у основания междоузлий после дифференцировки образовательной ткани точки роста. Прокамбий возникает под листовым бугорком. У его основания начинается деление и возникает группа мелких клеток, которые постепенно вытягиваясь, формируют прокамбий. Прокамбиальные тяжи развиваются в двух направлениях: вверх — к верхушке листового зачатка и вниз по стеблю (рис. 104). Вставочные меристемы, как известно, обеспечивают рост стеблей некоторых растений в длину (злаки), а тяжи прокамбия формируют проводящие пучки.

В результате дифференцировки верхушечных меристем возникает первичное строение стебля. У однодольных растений оно сохраняется

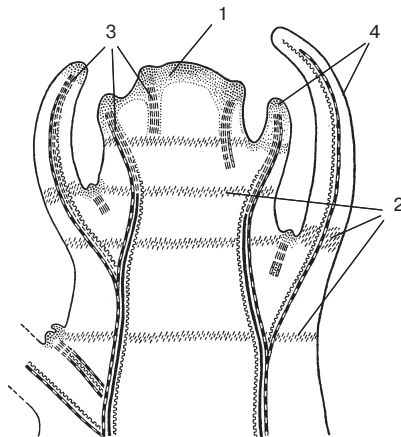


Рис. 104. Система первичных меристем в конусе нарастания стебля (схема):
 1 — верхушечные; 2 — вставочные; 3 — прокамбий; 4 — зачаточные листья

в течение всей их жизни, у двудольных, благодаря деятельности камбия, вслед за первичным формируется вторичное строение стебля.

Первичное строение стебля

Стебель выполняет свои функции благодаря наличию и расположению в нем определенных тканей. Это прежде всего проводящие и механические ткани, которые связаны с главными функциями стебля — проводящей и опорной. Несмотря на разнообразие стеблей, большинство из них имеют сходные черты строения.

Общий план строения стебля

При первичном строении в осевых органах растений — стебле и корне обычно различают три части: покровную ткань, первичную кору и центральный цилиндр, или стелу. Однако в стебле эти части не всегда четко выражены, например, границу между первичной корой и центральным цилиндром можно обнаружить далеко не у всех растений.

Стебель с первичным строением покрыт однослойной *эпидермой*, которая имеет характерные особенности, описанные в разделе «Ткани». Отличием является несколько вытянутая вдоль оси органа форма клеток и малое число устьиц (рис. 105).

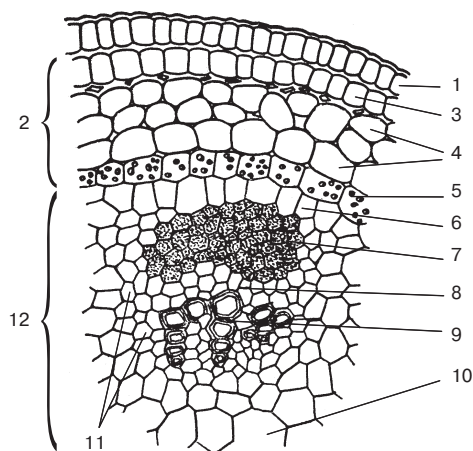


Рис. 105. Первичное строение стебля двудольных (на примере поперечного среза стебля пролески):

1 — эпидерма; 2 — первичная кора; 3 — пластинчатая колленхима; 4 — паренхима первичной коры; 5 — эндодерма; 6 — перицикл; 7 — ситовидные трубки флоэмы; 8 — камбий; 9 — сосуды ксилемы; 10 — сердцевина; 11 — сердцевинный луч; 12 — центральный цилиндр

Первичная кора располагается под эпидермой. Она образована многослойной паренхимной тканью, клетки которой часто содержат хлоропласты. Это определяет зеленый цвет молодых стеблей и их фотосинтетическую функцию. Кроме паренхимы, в первичной коре могут присутствовать и другие ткани. Часто в ней находятся механические ткани — колленхима и склеренхима. Они образуют отдельные тяжи или сплошное кольцо под эпидермой. В клетках колленхимы обычно присутствуют хлоропласты. В первичной коре могут находиться млечники, смоляные ходы, различные вместилища, характерные для данного вида растений, а также идиобласты, содержащие дубильные вещества, кристаллы и т. д. Ткани первичной коры могут иметь межклетники, а у водных растений межклетники так велики, что первичная кора превращается в аэренхиму.

Внутренний слой первичной коры, граничащий с центральным цилиндром, называют *эндодермой*, состоящей из одного слоя паренхимных клеток. Ее клетки у некоторых растений имеют пояски Каспари (подробнее см. подраздел «Корень»), но чаще в клетках эндодермы накапливаются крахмальные зерна, и тогда ее называют *крахмалоносным влагалищем*. Функции эндодермы пока не изучены. Некоторые ученые предполагают, что крахмальные зерна в ее клетках играют роль статолитов и помогают растению поддерживать стебель в вертикальном положении. У некоторых растений эндодерма отсутствует или сохраняются ее остатки. Это позволило ученым предположить, что внутренний слой первичной коры является филогенетически древней структурной единицей стебля.

Центральный цилиндр, расположенный внутри от первичной коры, обычно состоит из трех частей — перицикла, проводящих тканей и сердцевины.

Перицикл снаружи окружает центральный цилиндр. Он представлен одним или несколькими слоями паренхимных клеток. Часто в перицикле содержатся склеренхимные волокна. Они располагаются отдельными тяжами, смыкаясь со склеренхимой проводящих пучков, а у некоторых растений в многослойном перицикле образуют сплошное кольцо (кирказон). Причем склеренхимные перициклические волокна обычно слабо одревесневшие. В перицикле могут закладываться придаточные почки, придаточные корни, образовываться вторичные меристемы (пробковый камбий, добавочные камбиальные кольца). У некоторых растений перицикл в стебле отсутствует (лютиковые, зонтичные, сложноцветные). В этом случае эндодерма непосредственно примыкает к склеренхиме проводящих пучков центрального цилиндра.

Под перициклом располагаются проводящие ткани в виде сосудисто-волокнистых пучков или сплошного кольца. В стебле чаще встречаются коллатеральные проводящие пучки, открытые и закрытые,

реже — биколлатеральные. Проводящие пучки окружены основной паренхимой (рис. 105).

В центре стебля находится *сердцевина*. Она состоит из рыхло расположенных паренхимных клеток, размеры которых, а также количество и объем межклетников увеличиваются к центру стебля. В клетках сердцевинины могут откладываться в запас питательные вещества (крахмал, масла). Вначале клетки сердцевинины живые, содержат протопласт с органеллами, в том числе могут присутствовать хлоропласты. У одних растений сердцевина долго остается живой, у других — клетки ее быстро отмирают и вместо запасающей функции начинают выполнять опорную, тем более что клеточные стенки одревесневают. У многих растений сердцевина сохраняется до конца жизни стебля. У некоторых же она остается только в узлах (узловые диафрагмы), а в междоузлиях разрушается, образуя полость (злаки, зонтичные). Это связано с тем, что клетки сердцевинины рано заканчивают рост, а остальные ткани стебля продолжают расти, разрывая сердцевину. В сердцевине могут располагаться смоляные ходы, млечники, вместилища, если они имеются у данного вида растений.

Сердцевинные лучи — это тяжи паренхимы, которые расположены между проводящими пучками. Ширина их различна. Они тянутся от сердцевинины до первичной коры (рис. 105).

Особенности первичного строения стебля двудольных и однодольных растений

При общем плане строения стебля однодольные и двудольные растения имеют свои особенности.

Стебель двудольных растений содержит открытые коллатеральные, реже биколлатеральные проводящие пучки. Обычно на поперечном срезе они располагаются по окружности в один или два ряда. Кроме того, у двудольных в стебле присутствует колленхима в виде сплошного кольца или отдельных тяжей под эпидермой. Встречается как уголко-вая, так и пластинчатая колленхима, реже рыхлая или смешанного типа (уголково-пластинчатая, уголково-рыхлая и др.) (рис. 105). Благодаря наличию камбия в проводящих пучках у двудольных первичное строение сменяется вторичным.

Стебель однодольных отличается наличием закрытых коллатеральных проводящих пучков, расположенных беспорядочно на всей поверхности среза — пальмовый тип. В связи с этим часто невозможно выделить в стебле первичную кору и центральный цилиндр. В стеблях однодольных много механической ткани, которая в основном представлена склеренхимой. У многих растений склеренхима образует под эпидермой сплошное кольцо. В него могут быть заключены мелкие проводящие пучки, а изнутри к нему примыкают пучки следующего

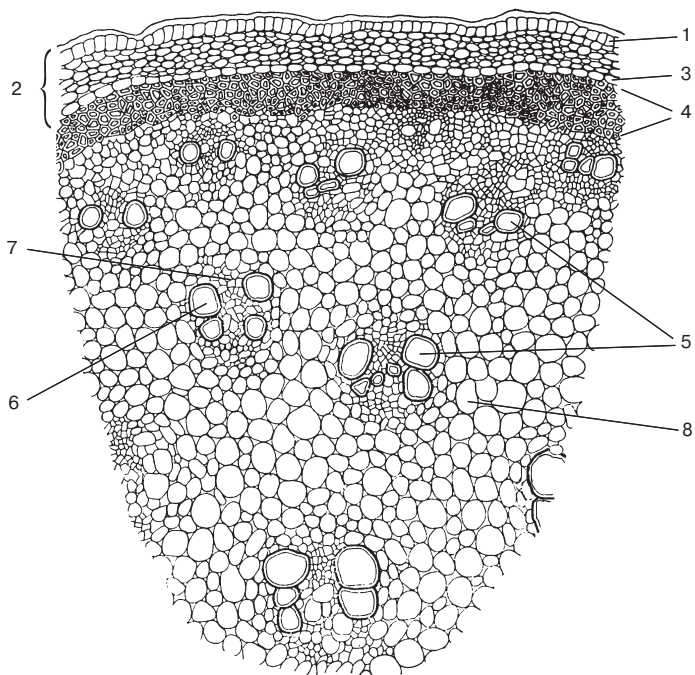


Рис. 106. Строение стебля однодольных (на примере поперечного среза стебля спаржи):

1 — эпидерма; 2 — первичная кора; 3 — эндодерма; 4 — кольцо из склеренхимных волокон; 5 — закрытые коллатеральные проводящие пучки; 6 — ксилема; 7 — флоэма; 8 — паренхима

ряда своими склеренхимными обкладками (пшеница). Иногда в склеренхимный слой включаются участки хлорофиллоносной паренхимы (рожь). У ряда растений (злаки) стебли в междоузлиях полые (рис. 106). В связи с отсутствием в проводящих пучках камбия первичное строение стебля однодольных сохраняется в течение всей их жизни.

Стелярная теория

Стелярная теория рассматривает принцип строения стелы у различных таксономических групп высших растений и его изменения в процессе эволюции. Классификация стел основана на соотношении проводящих тканей и живой паренхимы.

Древнейшим и примитивным типом стелы является *протостела*, которая проходит в центре стебля и состоит из тяжа ксилемы, окруженной кольцом флоэмы. Паренхима в протостеле отсутствует. Этот тип стелы найден в стеблях вымерших растений (риниофиты,

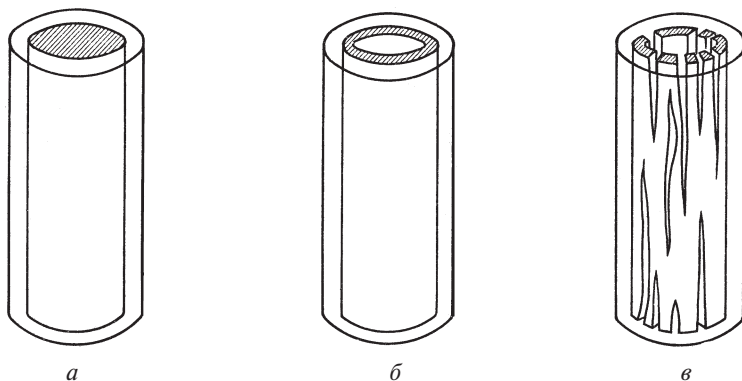


Рис. 107. Типы стел:
 а — протостела; б — сифоностела; в — диктиостела

псилофиты) и некоторых современных папоротников. Растения, имеющие протостелу, могут быть только небольших размеров, поскольку диаметр стелы очень мал (до 3 мм) и ее ксилема является слабой опорой стеблю (рис. 107).

Следующим этапом развития стелы явилась *сифоностела*, в центре которой образовалась сердцевина. Это более прогрессивная структура центрального цилиндра, так как, во-первых, за счет сердцевинки увеличилась поверхность соприкосновения проводящих тканей с живыми паренхимными клетками, во-вторых, в результате перемещения прочной ксилемы на периферию стелы превратилась в трубчатую конструкцию, что сделало ее более прочной и дало толчок развитию более высоких растений. Сифоностела встречается у папоротников.

Затем в процессе эволюции появилась *диктиостела*. Она сформировалась в результате прорывов сплошного кольца проводящих тканей паренхимными тяжами, идущими от сердцевинки к первичной коре, иными словами, диктиостела распалась на отдельные проводящие пучки. Этому способствовало развитие листьев и боковых ветвей, проводящие системы которых при вхождении в стебель образуют листовые и веточные лакуны. В диктиостеле много паренхимы, с которой соприкасаются проводящие элементы: сердцевина, сердцевинные лучи, листовые и веточные лакуны, перикл (рис. 108). Диктиостела характерна для папоротников.

Дальнейшее эволюционное развитие сифоностелы и диктиостелы привело к образованию современной структуры стелы голосеменных и покрытосеменных растений — *эустелы* и *атактостелы*. Эустела характерна для голосеменных и многих двудольных. Она состоит из расположенных по окружности открытых коллатеральных проводящих

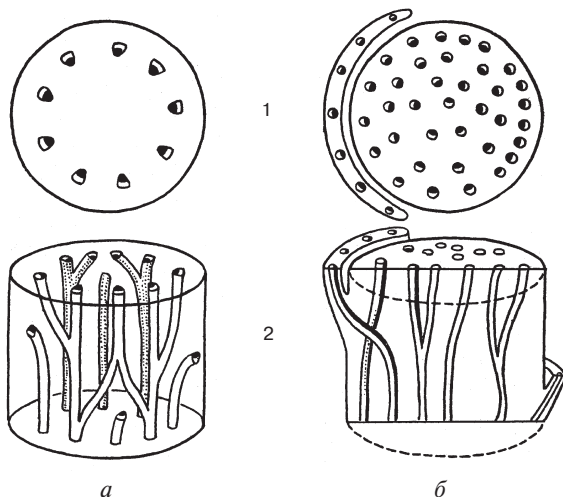


Рис. 108. Эустела (а) и атактостела (б):
1 — схема поперечного среза; 2 — объемное изображение

пучков и межпучковых тяжей паренхимы (сердцевинные лучи). У атактостелы однодольных закрытые коллатеральные пучки характеризуются сложным прохождением и на поперечном срезе стебля рассеяны без видимого порядка (рис. 108). Наиболее высокоорганизованными считаются стелы цветковых растений, содержащие большое количество паренхимы (многие травянистые растения).

Вторичное строение стеблей двудольных

Как уже отмечалось, в стеблях двудольных при первичном строении присутствует камбий, в результате работы которого образуются вторичные ткани и формируется вторичное строение стебля. Камбий возникает из прокамбия конуса нарастания стебля.

Образование прокамбия

В конусе нарастания ниже листовых бугорков начинается дифференцировка первичной коры и сердцевины, на что указывает вакуолизация клеток в зонах формирования этих частей стебля. Между дифференцированными слоями остается кольцо меристематических клеток, которые называют *остаточной меристемой*. В ней путем продольного деления и роста в длину образуются первые вытянутые прокамбиальные клетки.

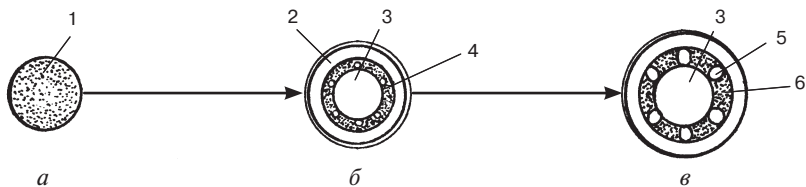


Рис. 109. Схема образования прокамбия в конусе нарастания (поперечный срез):

a — меристема в точке роста; *б* — дифференцировка первичной коры и сердцевины; *в* — возникновение пучков прокамбия; 1 — образовательная ткань; 2 — первичная кора; 3 — сердцевина; 4 — остаточная меристема; 5 — пучки прокамбия; 6 — межпучковая паренхима

Далее в остаточной меристеме формируются прокамбиальные тяжи. Первые из них являются листовыми следами ближайших листовых зачатков (см. рис. 104). После формирования всех прокамбиальных пучков на данном уровне конуса нарастания участки остаточной меристемы между ними превращаются в межпучковую паренхиму. В узлах часть остаточной меристемы образует паренхиму листовых лакун. В кольце остаточной меристемы различных растений может образовываться разное количество прокамбиальных пучков: много мелких, небольшое число крупных или пучки могут соединяться в сплошное кольцо (рис. 109).

Типы заложения прокамбия и особенности строения стеблей

Русский ботаник С.П. Костычев в 1917—1920 гг. показал, что строение стеблей двудольных, в первую очередь их стелы, зависит от особенностей заложения прокамбия.

1. Из сплошного кольца прокамбия, сформированного в точке роста, образуется кольцо проводящих тканей: к периферии откладывается флоэма, к центру — ксилема. Между ними остается прослойка прокамбия, который дифференцируется в камбий и откладывает непрерывные слои вторичной флоэмы (луба) и вторичной ксилемы (древесины). В результате формируется стебель с непучковым (сплошным) строением стелы (рис. 110).

2. В случае пучкового заложения прокамбия каждый пучок образует первичные флоэму и ксилему. Образуется пучковый тип первичного строения стебля. Между пучками находится паренхима сердцевинных лучей. После тангентального деления клетки прокамбия в пучках дифференцируются в камбий, который называют *пучковым*. В то же время паренхима сердцевинных лучей под влиянием пучкового камбия приобретает способность делиться. Клетки ее вытягиваются, заостряются на концах и образуют камбий. В отличие от пучкового его

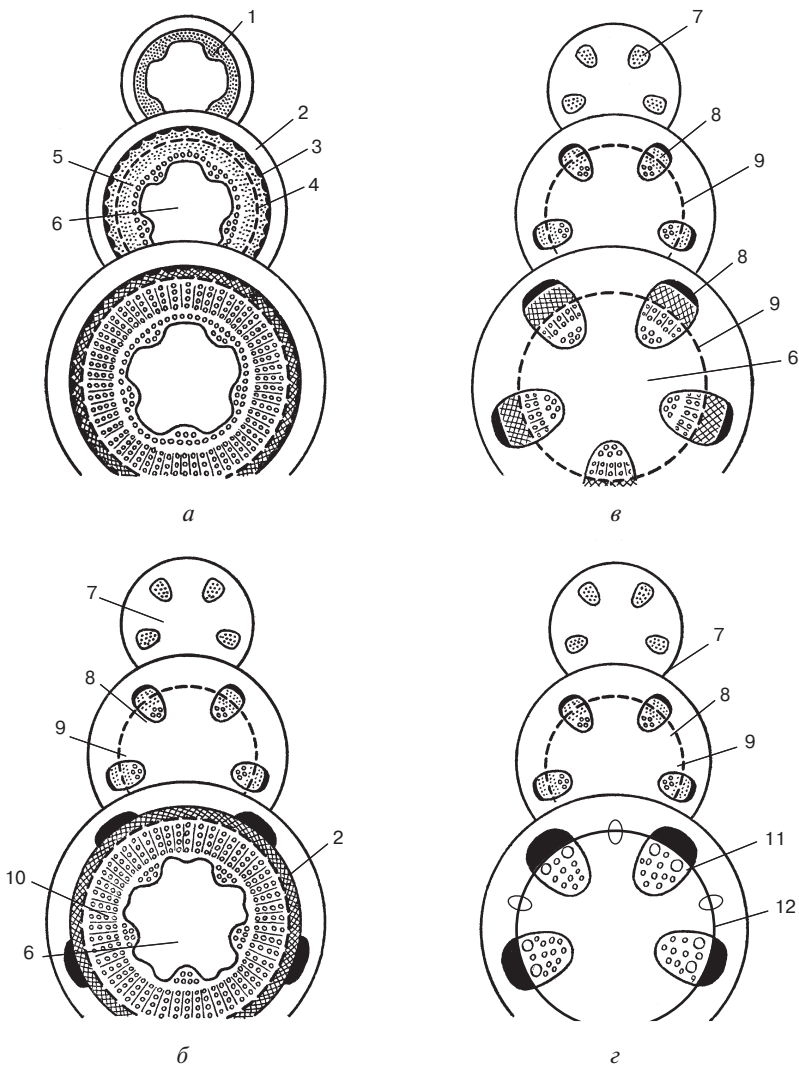


Рис. 110. Типы строения стеблей двудольных в зависимости от заложения прокамбия:

a — непучковый тип строения стебля, образовавшийся при непучковом заложении прокамбия; *б* — непучковый тип строения стебля, образовавшийся при пучковом заложении прокамбия; *в* — пучковый тип строения стебля, возникший при пучковом заложении прокамбия; *г* — промежуточный тип строения стебля; 1 — сплошное кольцо прокамбия; 2 — первичная кора; 3 — первичная флоэма; 4 — камбий; 5 — первичная ксилема; 6 — сердцевина; 7 — пучки прокамбия; 8 — проводящие пучки с пучковым камбием; 9 — межпучковый камбий; 10 — сплошное кольцо вторичного луба и вторичной древесины с камбиальной зоной между ними; 11 — крупные проводящие пучки; 12 — мелкие добавочные пучки

называли *межпучковым*. Таким образом, возникает сплошное камбиальное кольцо, состоящее из пучковых и непучковых участков. Затем пучковый камбий всегда формирует вторичные проводящие ткани, а межпучковый может работать по-разному, отчего зависят типы вторичного строения стеблей:

а) межпучковый камбий функционирует так же, как и пучковый, образуя вторичные луб и древесину. В результате получается непучковый тип строения стебля, как и в случае работы сплошного прокамбиального кольца. Непучковый тип стебля имеют большинство древесных и некоторые травянистые растения (тысячелистник, вьюнок, гвоздика, барвинок, лебеда и др.) (рис. 110);

б) межпучковый камбий формирует паренхиму сердцевинных лучей, поэтому стебель при вторичном строении сохраняет пучковый тип (рис. 110). Такое строение центрального цилиндра встречается у трав (кирказон, тыква, клевер, чистотел и др.);

в) возможен переходной тип строения стебля. Он возникает в том случае, когда межпучковый камбий в широких сердцевинных лучах, кроме паренхимы, образует мелкие добавочные проводящие пучки. Эти пучки имеют ряд особенностей. Во-первых, они не связаны с листьями, т. е. являются специальными, во-вторых, в отличие от крупных они не имеют первичных тканей. *Добавочные пучки* отделены от крупных узкими сердцевинными лучами. По мере роста стебля крупные и мелкие пучки сливаются в сплошное кольцо. Такой тип строения можно видеть в стебле подсолнечника, топинамбура (рис. 110).

3. У некоторых растений межпучковый камбий не закладывается, а пучковый работает слабо. В таком случае проводящие пучки погружены в однородную паренхиму (лютиковые).

Работа камбия

После образования первичных флоэмы и ксилемы у двудольных между ними остается прослойка прокамбия, который превращается в камбий после тангентального (параллельно поверхности органа) деления прокамбиальных клеток. Камбий состоит из одного слоя тонкостенных вытянутых вдоль оси стебля клеток с заостренными концами. Этот слой, возникший из прокамбия, называют *инициальным камбием*. Каждая камбиальная клетка делится тангентально. Одна из двух дочерних клеток остается инициальной, способной к неограниченному числу делений, а другая после нескольких делений дифференцируется в элемент вторичного луба, если это происходит с клеткой, находящейся снаружи от слоя камбия, или вторичной древесины, если превращению подвергается клетка, расположенная вовнутрь от камбиального кольца. При этом в сторону вторичной древесины обычно отчленяется большее количество (в 3—5 раз) производных кам-

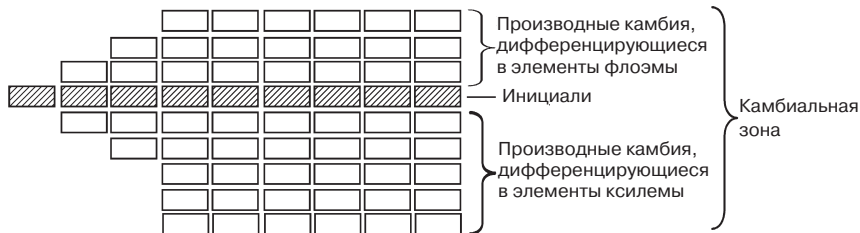


Рис. 111. Схема камбиальной зоны

бия, поэтому слой вторичной древесины особенно у древесных растений гораздо более мощный, чем слой вторичного луба. Камбий вместе с примыкающими к нему с обеих сторон ближайшими производными клетками, сходными с ним по внешним признакам, называют *камбиальной зоной*. Собственно инициальный камбий в этой зоне представлен одним слоем клеток (рис. 111).

У древесных растений инициальный слой камбия состоит из клеток двух типов: прозенхимных с заостренными концами и округлых паренхимных. Первые называют *веретеновидными инициалами*, вторые — *лучевыми инициалами*. Лучевые инициали образуют паренхиму сердцевинных лучей, которые у древесных растений называют *лубодревесинными*.

По мере роста стебля в толщину камбий испытывает натяжение по окружности, поэтому время от времени его клетки делятся радиально, что приводит к увеличению общей поверхности камбиального слоя. Кроме того веретеновидные инициали делятся поперечными перегородками, увеличивая количество радиальных рядов камбиальных клеток, а значит, и рядов элементов вторичных луба и древесины.

Лучевые инициали образуются из веретеновидных клеток путем их неравномерного поперечного деления. При делении поперечные перегородки смещаются к одному из концов клетки. Меньшая из образовавшихся дочерних клеток становится лучевой инициалью и далее, делясь поперечными и продольными перегородками, формирует многослойный многорядный луч (рис. 112).

В связи с тем, что камбий древесных растений состоит из инициалей двух типов, его производные — элементы вторичного строения стебля — различаются по структуре и ориентации по отношению к продольной оси органа. Из веретеновидных инициалей формируются продольные элементы, вытянутые вдоль органа (трахеи, трахеиды, ситовидные трубки, волокна), а из лучевых — поперечные, или радиальные (клетки лубодревесинных лучей).

У древесных различают два типа камбия: *ярусный* и *неярусный*. В ярусном концы камбиальных клеток располагаются приблизительно-

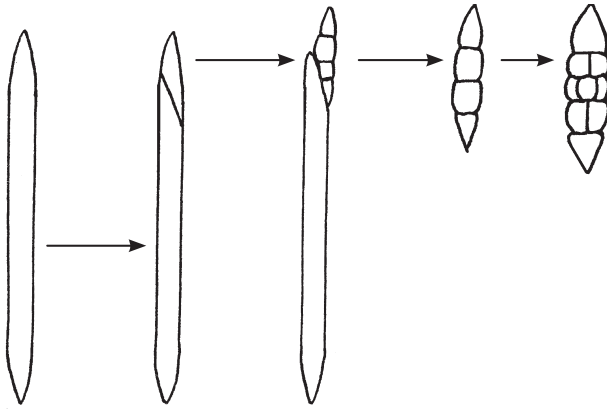


Рис. 112. Образование лучевых инициалей

но на одном уровне, а в неярусном — на разных. Первый тип камбия характерен для большинства лиственных деревьев (акация, ясень), а второй — для хвойных и некоторых лиственных (яблоня, груша). Неярусный камбий считается более давним и примитивным (рис. 113).

В связи с умеренным климатом камбий у древесных растений работает периодически — по сезонам. Активное деление камбиальных клеток начинается весной, летом замедляется, а осенью совсем прекращается. Значит отложение новых слоев вторичного луба и вторичной древесины также происходит посезонно.

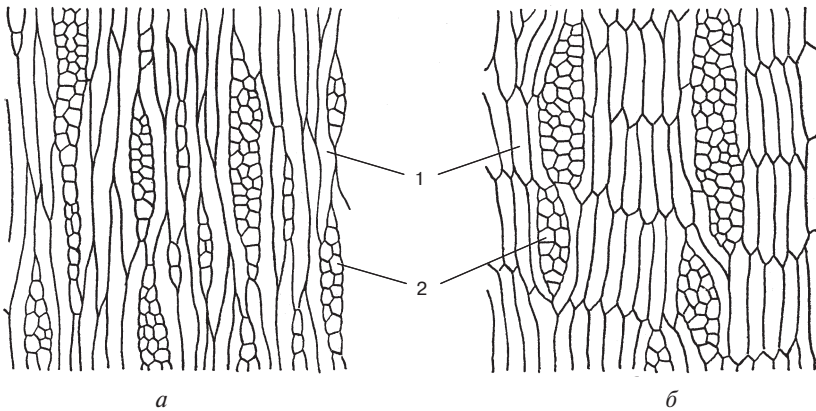


Рис. 113. Типы камбия на тангентальном срезе стебля:
a — неярусный камбий; *б* — ярусный камбий; 1 — веретеновидные инициали;
 2 — лучевые инициали

Вторичное строение стеблей травянистых растений

Анатомическое строение стеблей травянистых растений после вторичных изменений имеет свои особенности. Это, во-первых, наличие большого количества паренхимы (первичная кора, сердцевина, сердцевинные лучи); во-вторых, диаметр центрального цилиндра, значительно превышающий диаметр первичной коры; в-третьих, размещение механической ткани (чаще колленхимы) на периферии стебля.

Стебли трав, в том числе и многолетних, обычно живут один сезон, а затем отмирают, сохраняя при этом подземные органы (корневища, клубни). Поэтому в качестве покровной ткани у них функционирует эпидерма даже при вторичном строении.

Под эпидермой располагается паренхимная первичная кора. У многих растений в ней находится колленхима угловая, пластинчатая или смешанная. Она придает травянистым стеблям прочность и упругость, что позволяет им выдерживать сильные удары ветра, даже те, которые ломают стволы деревьев.

Эндодерма превращается в крахмалоносное влагалище, а перицикл у травянистых растений обнаруживается далеко не всегда.

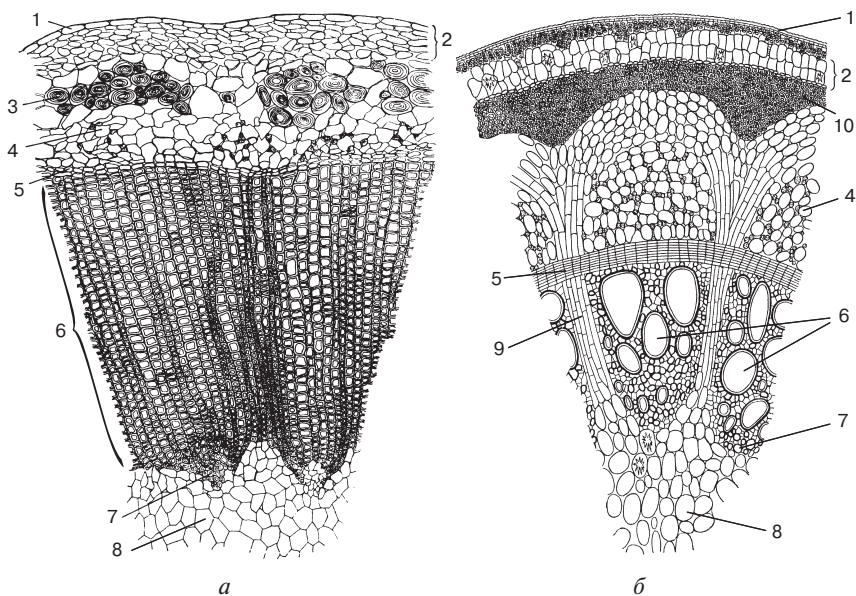


Рис. 114. Вторичное строение стеблей травянистых растений на поперечном срезе: *а* — лен; *б* — кирказон; 1 — эпидерма; 2 — первичная кора; 3 — пучки склеренхимных волокон; 4 — вторичная флоэма (луб); 5 — камбиальная зона; 6 — вторичная ксилема (древесина); 7 — первичная ксилема; 8 — сердцевина; 9 — сердцевинные лучи; 10 — кольцо механической ткани

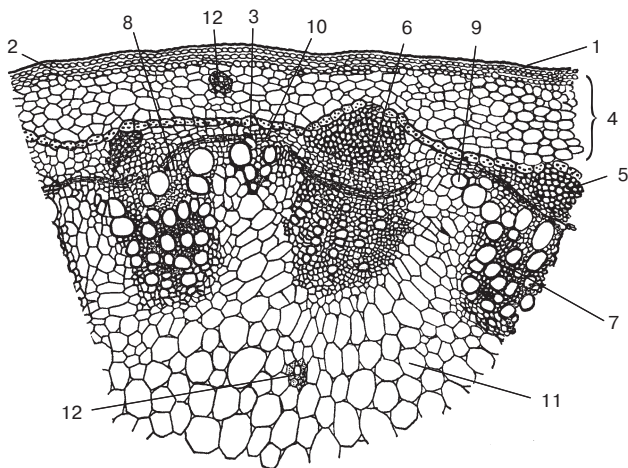


Рис. 115. Часть поперечного среза стебля подсолнечника:

1 — эпидерма; 2 — колленхима; 3 — эндодерма; 4 — первичная кора; 5 — пучки склеренхимы; 6 — флоэма; 7 — ксилема; 8 — пучковый камбий; 9 — межпучковый камбий; 10 — добавочные проводящие пучки, образованные межпучковым камбием; 11 — сердцевина; 12 — смоляные ходы

Как говорилось выше, в результате вторичных изменений в стеблях травянистых растений может формироваться пучковый или непучковый тип строения стелы. Пучковое строение имеет, например, стебель кирказона (рис. 114, б). Его отличает сплошное кольцо механической ткани на границе первичной коры и центрального цилиндра, а также широкие сердцевинные лучи. Непучковое строение характерно для стебля льна. Его особенностью являются пучки толстостенных лубяных волокон, которые служат сырьем для текстильной промышленности. В сердцевине льна заметны выступы первичной ксилемы (рис. 114, а).

Промежуточный тип строения стебля можно наблюдать у подсолнечника. Его особенностью является наличие мелких дополнительных проводящих пучков, которые размещаются между крупными основными и состоят только из вторичных флоэмы и ксилемы. В более старой части стебля пучки сливаются, образуя сплошное кольцо проводящих тканей (рис. 115).

В центре стебля находится паренхимная сердцевина, оставшаяся от первичного строения стебля.

Строение стебля древесных растений

В стеблях древесных растений камбий работает в течение всей их жизни, отчленяя все новые и новые слои элементов вторичного стро-

ения. Для древесных стеблей характерно присутствие большого количества мертвых клеток с одревесневшими стенками, что повышает их прочность и позволяет удерживать груз кроны. При этом большая часть стебля (до 90 %) занята вторичной древесиной.

Снаружи древесного стебля находится покровная ткань, под ней — первичная кора, далее — вторичный луб, за ним идет камбиальная зона. Внутри от камбиальной зоны располагается мощная вторичная древесина, а в центре стебля — сердцевина. Через вторичную древесину и вторичный луб тянутся сердцевинные (лубодревесинные) лучи. Строение древесных стеблей удобно наблюдать на срезах (поперечном, радиальном, тангентальном) липы, яблони, бузины, груши, вяза, дуба, березы и др. (рис. 116).

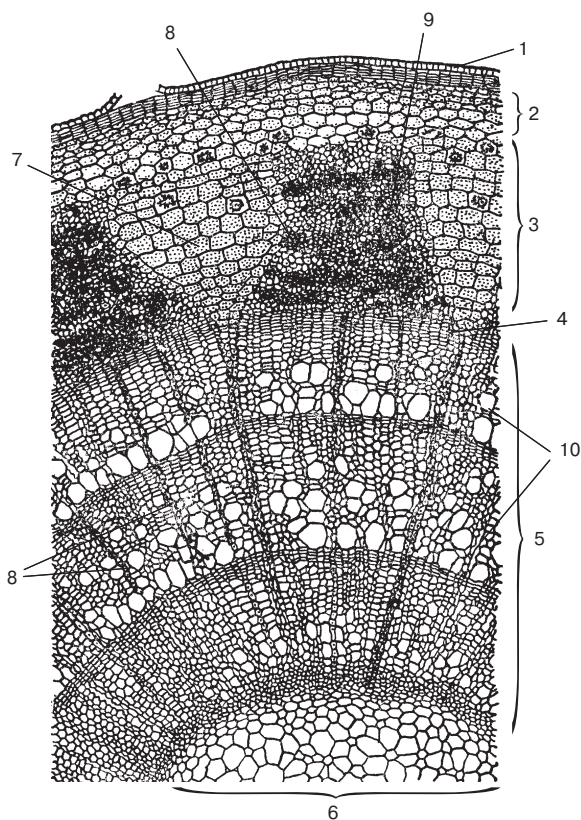


Рис. 116. Поперечный срез трехлетней ветки липы:

1 — перидерма; 2 — первичная кора; 3 — вторичный луб; 4 — камбиальная зона; 5 — вторичная древесина; 6 — сердцевина; 7 — лубодревесинные лучи; 8 — мягкий луб (ситовидные трубки); 9 — твердый луб (лубяные волокна); 10 — годовичные кольца

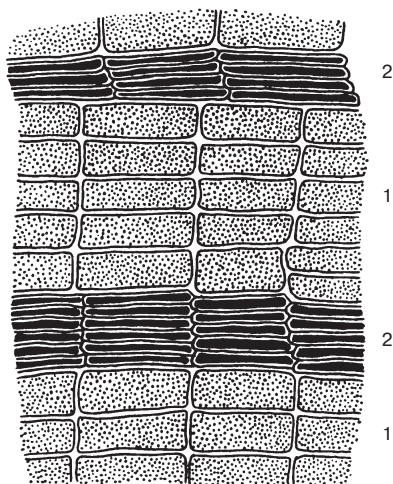


Рис. 117. Пробка березы:

1 — слои тонкостенных клеток; 2 — слои толстостенных клеток

При вторичных изменениях в стебле древесных растений эпидерма в качестве покровной ткани функционирует недолго. К концу первого года жизни формируется вторичная покровная ткань — перидерма. Ее основная часть — пробка — может состоять из тонкостенных клеток (черемуха, бузина) или из чередующихся слоев тонкостенных и толстостенных клеток (береза) (рис. 117). При этом клеточные стенки утолщаются не всегда равномерно. Например, у ивы утолщаются только тангентальные стенки, а у калины — только внутренние. У некоторых растений перидерма сохраняется на протяжении всей жизни (бук, осина), у других она с течением времени сменяется третичной покровной тканью — коркой (дуб, береза, вяз).

Под покровной тканью располагается многослойная первичная кора, оставшаяся от первичного строения стебля и состоящая в основном из паренхимных клеток. Наружные слои часто содержат хлоропласты. В клетках первичной коры иногда присутствуют кристаллы и друзы оксалата кальция. В паренхиме могут располагаться механические клетки и ткани — колленхима, склеренхимные волокна, каменистые клетки. Кроме того, в первичной коре проходят млечники и смоляные ходы, если они характерны для данного вида растений. В клетках первичной коры, особенно ее внутренних слоев, откладываются запасные питательные вещества. При образовании третичной покровной ткани в первичной коре закладываются новые перидермы, поэтому с возрастом она может слущиваться вместе со слоями корки.

Вторичный луб еще называют вторичной корой. Он состоит из трех групп элементов — проводящих, механических и паренхимных. Проводящие элементы представлены ситовидными трубками и клетками-спутницами. На поперечных срезах ситовидные трубки имеют больший диаметр, чем клетки-спутницы, которые к тому же отличаются более густым и темным содержимым. Участки, где находятся ситовидные трубки, называют мягким лубом (рис. 118).

Механические элементы вторичного луба представлены склеренхимными волокнами, которые в этой части стебля называют лубяными, и склереидами. Лубяные волокна толстостенные с небольшой внутренней полостью. Склереиды также толстостенные, но их диаметр на поперечном срезе больше. Однако не у всех растений встречаются одновременно лубяные волокна и склереиды (дуб, ясень). Одни растения во вторичном лубе содержат только лубяные волокна (липа, шелковица), другие — только склереиды (береза, ольха). У некоторых растений во-

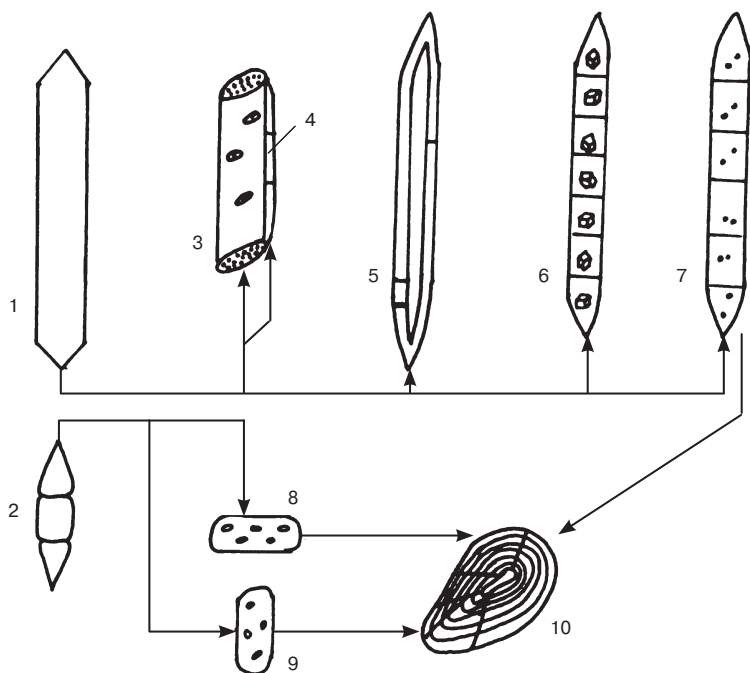


Рис. 118. Элементы вторичного луба и их происхождение: 1 — веретеновидные инициалы; 2 — лучевые инициалы; 3 — членики ситовидных трубок; 4 — клетки-спутницы; 5 — лубяные волокна; 6 — кристаллоносная тяжёлая паренхима; 7 — запасочная тяжёлая паренхима; 8 — лежащие клетки лучей; 9 — стоячие клетки лучей; 10 — склереиды
Стрелками показано происхождение элементов вторичного луба

все отсутствуют специальные механические ткани в лубе (кизил, лавр). Участки механической ткани в лубе называют твердым лубом. Обычно во вторичном лубе мягкий и твердый луб чередуются (рис. 118).

Лубяная паренхима состоит из *тяжевой* и *лучевой*. Клетки тяжелой паренхимы образуют тяжи вдоль проводящих и механических элементов. Встречаются два типа тяжелой паренхимы: *крахмалоносная* и *кристаллоносная*. Клетки первой содержат зерна запасного крахмала, клетки второй — кристаллы оксалата кальция или их сростки (рис. 118, 119). Тяжевая паренхима так же, как и ситовидные трубки и лубяные волокна, возникает из веретеновидных инициалей в то время, как лучевая паренхима формируется из лучевых инициалей. Лучевая паренхима образует сердцевинные (лубодревесинные) лучи в области луба (рис. 119). Причем клетки лучевой паренхимы могут быть двух типов — *стоячие* и *лежащие*. Первые немного вытянуты в продольном, вторые — в поперечном направлении. Лучи разных растений состоят из клеток одного или двух типов.

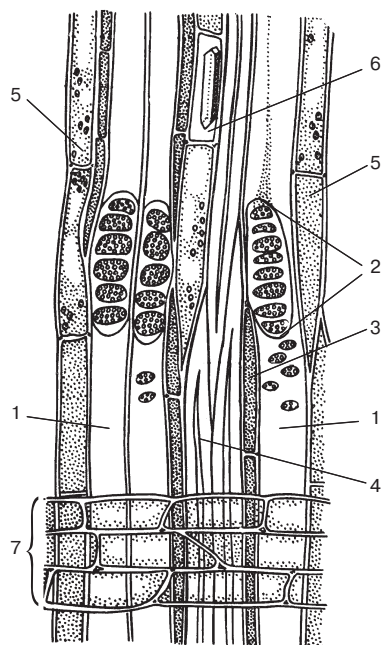


Рис. 119. Продольный радиальный срез вторичного луба липы:
 1 — ситовидные трубки; 2 — ситовидные клетки; 3 — клетки-спутницы;
 4 — лубяные волокна; 5 — запасующая паренхима с крахмальными зёрнами;
 6 — кристаллоносная паренхима с кристаллами оксалата кальция; 7 — лежащие клетки лубодревесинного луча

Склериды вторичного луба образуются как из клеток тяжевой, так и лучевой паренхимы в результате их склерификации (см. рис. 118).

В составе вторичного луба у соответствующих растений могут присутствовать элементы выделительных тканей.

В результате периодичной, сезонной работы камбия каждый год накладывается новый слой луба на старый, прошлогодний. Граница между годичными слоями, как правило, не заметна. Обычно весной образование луба начинается с того момента дифференцировки, на котором в камбиальной зоне осенью произошла остановка.

С возрастом во вторичном лубе многолетних растений происходят изменения. Ситовидные трубки функционируют недолго (один, реже два-три года), затем отмирают и сплющиваются — облитерируют. В редких случаях облитерации не происходит и отмершие ситовидные трубки закупориваются тиллами. Вместе с ситовидными трубками сплющиваются клетки-спутницы, млечники и другие вместилища. В лубяной паренхиме происходит склерификация клеток, что придает прочность лубяной части стебля.

Вторичный луб, откладывающийся наружу от камбиальной зоны, испытывает под действием разрастающейся древесины деформацию в двух направлениях: сдавливается в радиальном направлении и растягивается по окружности. С давлением в радиальном направлении как раз и связана быстрая потеря проводящей функции ситовидными трубками и их облитерация. Функционирующая зона в связи с этим во вторичном лубе очень мала, всего около 1 мм. Склерификация лубяной паренхимы помогает вторичной коре выдерживать сдавливание.

Что касается реакции луба на растяжение по окружности, то во избежание разрывов происходит разрастание живых паренхимных клеток в тангентальном направлении, чаще всего в сердцевинных лучах, которые в области вторичного луба значительно расширяются и принимают вид треугольников, обращенных основанием к первичной коре, а вершиной к камбиальной зоне и древесине. Сами же участки вторичного луба приобретают форму трапеций, широкое основание которых обращено в сторону древесины (см. рис. 116).

Вторичная кора принимает участие в формировании третичной покровной ткани. При ее образовании под первой перидермой в более глубоких слоях стебля закладываются все новые и новые перидермы: сначала в первичной коре, а затем и во вторичном лубе, образуя корку.

Камбиальная зона располагается внутрь от вторичного луба, между лубом и древесиной. Слой инициального камбия, входящего в камбиальную зону, работает с определенной периодичностью в соответствии с сезонами года. Работа камбия связана с листьями. Наибольшей активностью камбий обладает весной, когда распускаются листья и растут боковые побеги. Когда поверхность листьев достигает максималь-

ной величины и они прекращают рост, активность камбия значительно снижается, а к осени совсем прекращается.

Внутри от камбиальной зоны расположена *вторичная древесина*, занимающая большую часть диаметра стебля. Она, как и вторичный луб, состоит из тканей трех типов: проводящей, механической и паренхимной (см. рис. 116).

Проводящая ткань вторичной древесины представлена трахеями и трахеидами, чаще всего пористыми. У большинства древесных двудольных в древесине встречаются трахеи и трахеиды, но основную массу проводящих элементов составляют все-таки трахеи. У немногих растений встречаются только сосуды или только трахеиды. Например, у платана и ясеня проводящие элементы древесины представлены только трахеями, а у магнолии — только трахеидами. У ряда растений внутри сосудов образуется дополнительное утолщение стенок в виде спиралей или колец, что увеличивает их прочность (липа, бересклет, клен) (рис. 120).

Механическая ткань вторичной древесины представлена склеренхимой, волокна которой в этой части стебля называют древесинными,

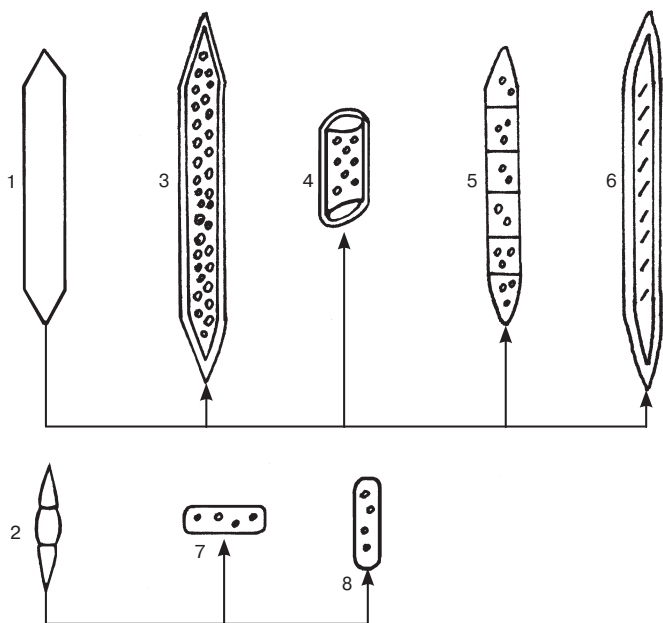


Рис. 120. Элементы вторичной древесины и их происхождение:

1 — веретеновидные инициали; 2 — лучевые инициали; 3 — трахеиды; 4 — членики сосудов; 5 — тяжёлая паренхима; 6 — либриформ; 7 — лежащие клетки лучей; 8 — стоячие клетки лучей

Стрелками показано происхождение элементов вторичной древесины

или либриформом. Волокна либриформа более короткие и тонкостенные, чем лубяные.

Во вторичной древесине, как и в лубе, имеются тяжевая и лучевая паренхима, в клетках которой откладываются в запас питательные вещества (крахмал, масла). Клетки паренхимы отличаются от других элементов древесины более тонкими, слабодревесневшими оболочками и наличием живого содержимого, часто с крахмальными зёрнами. Клетки тяжевой паренхимы растений расположены в древесине тяжами вдоль проводящих и механических элементов, вокруг сосудов, диффузно, в виде отдельных клеток и т. д. Если клетки тяжевой паренхимы расположены продольной цепочкой, то они обычно образуются из одной прозенхимной клетки, которая делится поперечными перегородками. На концах такой цепочки находятся клетки с заостренными концами, что указывает на их происхождение (рис. 120, 121).

Сердцевинные лучи образуются лежачими и стоячими клетками лучевой паренхимы. Причем у одних растений в лучах содержатся клетки одного типа, у других — сразу обоих типов. Лучи бывают широкими многорядными (бук, дуб, платан), или узкими, содержащими всего 1—3 ряда клеток (береза, ива, ольха).

Не все сердцевинные лучи достигают луба и продолжают в нем. Некоторые намного короче и проходят только в древесине. Их называют

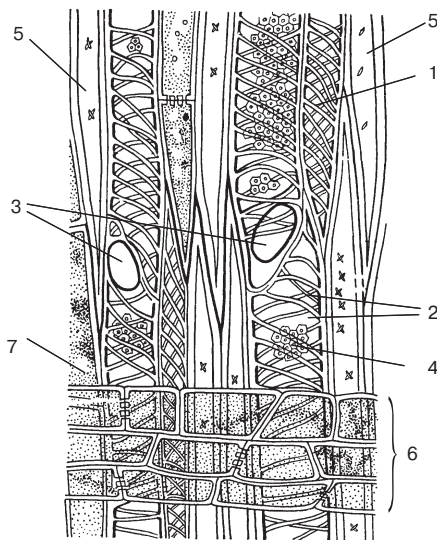


Рис. 121. Продольный радиальный срез вторичной древесины липы:
 1 — трахеида; 2 — трахея; 3 — перфорации трахей; 4 — окаймленные поры;
 5 — либриформ; 6 — лежачая паренхима лубдревесинного луча; 7 — тяжевая паренхима

соответственно первичными и вторичными сердцевинными лучами. Вторичные лучи обычно короткие, состоят из одного ряда клеток. Лучевая паренхима функционирует как запасаящая ткань.

Выделительные элементы во вторичной древесине встречаются редко. Причем чаще других присутствуют клетки с кристаллами оксалата кальция.

В отличие от вторичного луба сезонные изменения в древесине хорошо видны. Камбий начинает активно делиться весной, когда распускаются листья. В это время камбий образует в основном широкопросветные сосуды с не очень утолщенными стенками, которые необходимы растению для обеспечения развивающихся листьев водой и минеральными веществами. Когда листья заканчивают свой рост, деление камбиальных клеток замедляется, летом он продуцирует в основном механическую ткань и в меньшем количестве — толстостенные узкопросветные сосуды. Осенью деятельность камбия прекращается. Следующей весной на осеннюю древесину накладывается весенняя с широкопросветными трахеями. Структурные и химические различия в осенней и весенней древесине выражаются оптически — в различном преломлении света, поэтому мы видим границу между ними. В течение же вегетационного периода переход от весенней древесины к осенней происходит постепенно. В результате хорошо видны ежегодные зоны прироста в виде концентрических колец, которые называют *годовыми кольцами*. Они характерны для деревьев умеренного климата, где выражена сезонность и камбий работает периодически. У растений влажных тропиков, где времена года почти не различаются по температуре и количеству осадков, годовые кольца не образуются (рис. 122).

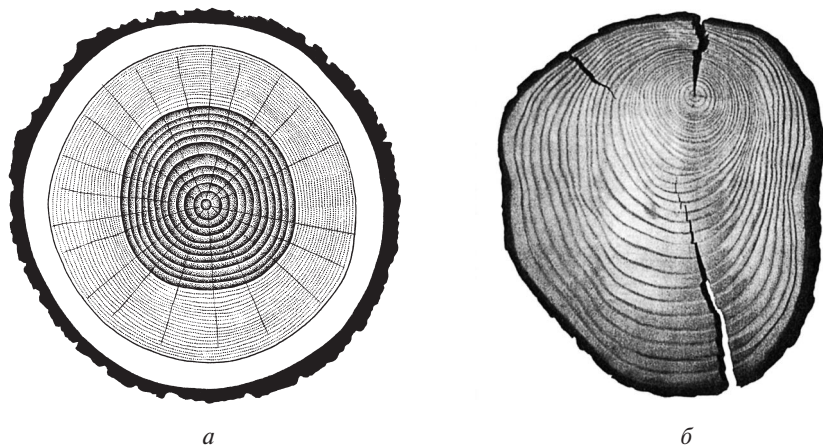


Рис. 122. Годичные кольца:
a — схема; *б* — на спиле ствола

По числу годовичных колец у основания ствола можно определить возраст дерева, а также погодные условия в определенный год его жизни. Дело в том, что в периоды с благоприятными условиями камбий функционирует активно и длительно. При этом образуются широкие годовичные кольца. Если погода менее благоприятная, кольца получаются уже.

Иногда, при определенных погодных условиях, может происходить выпадение или удвоение годовичных колец. Выпадение кольца может случиться в условиях холодной или засушливой весны и в начале лета. Тогда на прошлогоднюю осеннюю древесину камбий откладывает такую же — узкопросветные сосуды и механическую ткань. При этом граница между кольцами не заметна.

Удвоение кольца прироста происходит при двукратном за один сезон появлении листьев. В начале весны распускаются листья и камбий продуцирует весеннюю древесину. Затем листья погибают от засухи, заморозков или поедаются вредителями, а камбий в это время образует древесину по типу осенней. Позже, при наступлении благоприятных условий, деревья вновь покрываются листьями. Этому соответствует образование весенней древесины. Два кольца прироста в один сезон отличаются от обычных годовичных колец: они более узкие и граница между ними выражена недостаточно резко. Часто при удвоении колец граница образует неполный круг.

По размещению сосудов внутри годовичных колец древесину делят на два типа — *кольцесосудистую* и *рассеянно-сосудистую*. В кольцесосудистой древесине сосуды весеннего и осеннего прироста резко различаются по диаметру: весенние сосуды во много раз шире осенних, где все элементы узкопросветны (дуб, липа, ясень). У деревьев с рассеянно-сосудистой древесиной сосуды в годовичных кольцах расположены более равномерно, нет значительной разницы в диаметрах сосудов, хотя ранние трахеиды и более широкопросветны (береза, ольха, тополь) (рис. 123).

С возрастом проводящие элементы древесины утрачивают свою функцию и закупориваются тиллами, в которых откладываются запасные питательные вещества — крахмал, масла. Со временем оболочка тилл утолщается, одревесневают, живое содержимое отмирает, а клетки заполняются различными консервирующими веществами наряду с лигнином клеточных оболочек: это эфирные масла, смолы, дубильные вещества (таннины) и др. Они слабо разлагаются грибами, чем препятствуют разрушению древесины. Тиллы могут образовываться рано. Например, у белой акации трахеи закупориваются тиллами уже к концу первого года жизни стебля. Однако чаще тиллообразование начинается гораздо позже. У некоторых деревьев (клен, вишня, береза) тиллы не образуются и сосуды после потери проводящей функции заполняются минеральными (углекислый кальций) или органическими

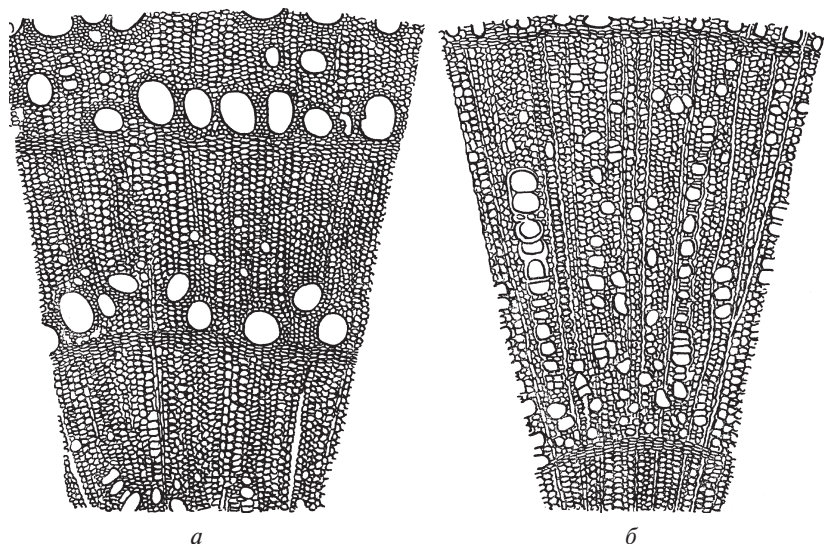


Рис. 123. Типы вторичной древесины по структуре годичных колец:
a — кольцесосудистая; *б* — рассеянно-сосудистая

веществами. Со временем древесинная паренхима склерифицируется и отмирает.

Древесину многолетних деревьев делят на две части — *заболонь* и *ядро*. Заболонь — наружная более молодая функционирующая часть древесины. Она содержит много воды и имеет светлую окраску.

Более старую внутреннюю часть ствола, утратившую проводящую функцию, содержащую мало воды и часто имеющую темную окраску, называют ядром древесины. Окраска ядра разнообразна и характерна для определенного вида растений: у барбариса — желтая, у ольхи — оранжевая, у кипариса — красная, у тиса — темно-красная, у дуба — коричневая, у кампешевого дерева — синяя, у эбенового дерева — черная. Цвет ядровой древесины зависит от отлагающихся в ней веществ. Так, коричневый цвет ядра связан с окраской веществ, образующихся в результате окисления танинов. Ядровая древесина используется для изготовления различных изделий.

У некоторых древесных пород (тополь, ива) старая древесина становится мягкой и легко разрушается грибами, в результате чего образуются дупла.

Древесина находит самое широкое применение. Причем при ее использовании учитываются анатомическое строение и химический состав. Для изготовления мебели и отделки помещений используют древесину, обладающую красивым цветом и рисунком, который созда-

ется на срезе лучей и годичных колец. Древесину дуба и акации, сосуды которой плотно закупориваются тиллами, используют для изготовления бочек под пиво и спирт. В качестве топлива наиболее калорийной является древесина, содержащая большое количество толстостенных клеток с одревесневшими стенками (дуб, бук). Древесина, бедная лигнином, но состоящая из тонкостенных элементов (осина, липа), хорошо поддается обработке. Кроме того, ее используют в целлюлозно-бумажной промышленности и для получения гидролизной глюкозы, а затем технического спирта. Из древесины получают ряд ценных веществ: метиловый спирт, уксусную кислоту, деготь, краски и др.

Сердцевина — это остаток первичной ткани в центре стебля. С возрастом ее клетки склерифицируются и запасующая функция сменяется опорной.

Строение стебля хвойных пород

Благодаря наличию камбия в стеблях хвойных, их вторичное строение сходно с двудольными. В частности, стебли хвойных при вторичном строении имеют те же части, что и древесных двудольных. Однако это сходство внешнее, в чем легко убедиться, рассматривая подробности их анатомического строения. К особенностям строения хвойных относятся, например, меньшее, чем у двудольных, разнообразие элементов вторичного луба и вторичной древесины, их строго радиальное расположение, более примитивное строение проводящих элементов.

При вторичном строении стебель хвойных покрыт сначала перидермой, которая достаточно быстро (через 4—5 лет) сменяется коркой, чаще чешуйчатой, реже кольчатой (кипарис, можжевельник). У некоторых представителей хвойных корка не образуется (пихта) (рис. 124).

Первичная кора — это, как и у двудольных, остаток первичных тканей. Она состоит из крупноклеточной паренхимы, которая может содержать хлоропласты. Механическая ткань в первичной коре, как правило, отсутствует. В то же время первичная кора содержит смоляные ходы.

Компонентами вторичного луба у хвойных являются проводящие, механические и паренхимные ткани (рис. 124). Транспорт ассимилятов осуществляют ситовидные трубки, расположенные правильными радиальными рядами. У них отсутствуют клетки-спутницы, функции которых, как отмечалось в разделе «Ткани», приняли на себя клетки паренхимы, названные клетками Страсбургера.

Паренхимные элементы представлены тяжевой и лучевой паренхимой. Тяжевая паренхима располагается между ситовидными трубками. Она выполняет запасующую функцию, откладывая крахмал и кристаллы оксалата кальция. Кроме того, ее клетки могут подвергаться склерификации, превращаясь в склереиды, которые часто располагаются

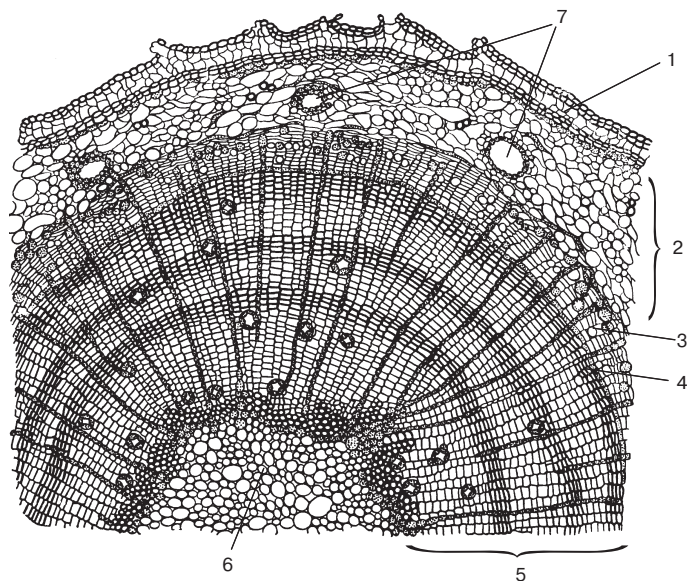


Рис. 124. Поперечный срез стебля сосны:

1 — корка; 2 — первичная кора; 3 — вторичный луб; 4 — камбиальная зона; 5 — вторичная древесина; 6 — сердцевина; 7 — смоляные ходы

группами. У некоторых хвойных (кипарис, можжевельник) присутствуют механические волокна, которые дифференцируются из веретеновидных клеток камбия (рис. 124, 125).

Лучевая паренхима образует сердцевинные лучи. Именно клетки этой ткани, соприкасающиеся с ситовидными трубками, превращаются в клетки Страсбургера. В лучах луба встречаются смоляные ходы и отдельные смоляные вместилища (рис. 124, 125).

У хвойных, как и у двудольных, в стебле за камбиальной зоной следует вторичная древесина, состоящая из проводящих и паренхимных элементов. Проводящая часть древесины представлена трахеидами с более примитивными проводящими структурами, чем сосуды цветковых растений. Трахеиды в стебле располагаются радиальными рядами (рис. 124, 125). У хвойных при вторичном строении хорошо видны кольца годичного прироста. Весенние трахеиды существенно отличаются от осенних как по структуре, так и по функциям. Первые более тонкостенные и широкопросветные, имеют много окаймленных пор. Они выполняют транспортную функцию, проводя воду и минеральные вещества. Вторые узкие, толстостенные, сплюснутые в радиальном направлении, у них гораздо меньше окаймленных пор. Их функция — механическая. Специальной механической ткани в древесине хвойных нет. Между весенней и осенней древесиной видна резкая грань (рис. 126).

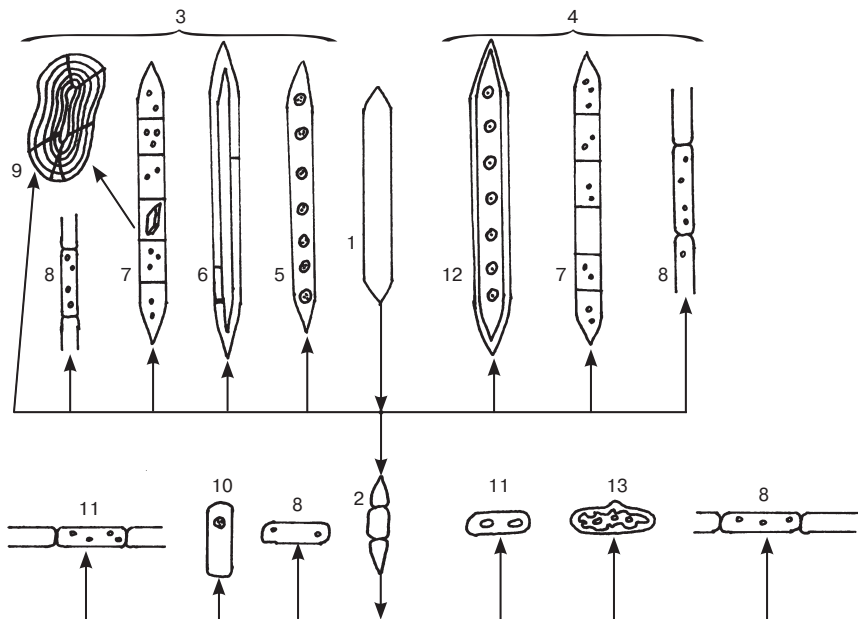


Рис. 125. Состав вторичных луба и древесины хвойных:

1 — веретеновидные инициалы; 2 — лучевые инициалы; 3 — вторичный луб; 4 — вторичная древесина; 5 — ситовидные клетки; 6 — лубяные волокна; 7 — тяжёлая паренхима; 8 — эпителиальные клетки смоляных ходов; 9 — склереиды; 10 — клетки Страсбургера; 11 — лучевая паренхима; 12 — трахеиды; 13 — лучевые трахеиды

Стрелками показано происхождение элементов луба и древесины

Тяжёлая паренхима образует одноклеточные вертикальные ряды вдоль трахеид. Причем у разных пород хвойных она присутствует в разных количествах. Ее много у кипариса, мало у лиственницы, почти нет у сосны.

В лучевой паренхиме, образующей сердцевинные лучи, встречаются клетки двух видов. Одни содержат запасные питательные вещества, другие имеют мелкие окаймленные поры и соприкасаются с продольными трахеидами. Эти клетки называют *лучевыми трахеидами*. Они осуществляют транспорт воды в радиальном направлении (рис. 125).

Во вторичной древесине хвойных распространены смоляные ходы. Особенно много их в поздней древесине годичных колец. Они представляют собой длинные межклетники, выстланные эпителиальными клетками, которые образуют и выделяют в полость хода живицу — бальзам, состоящий из смеси эфирного масла (скипидар) и смолы (канифоль). Смола и эфирное масло играют защитную роль. Они повышают

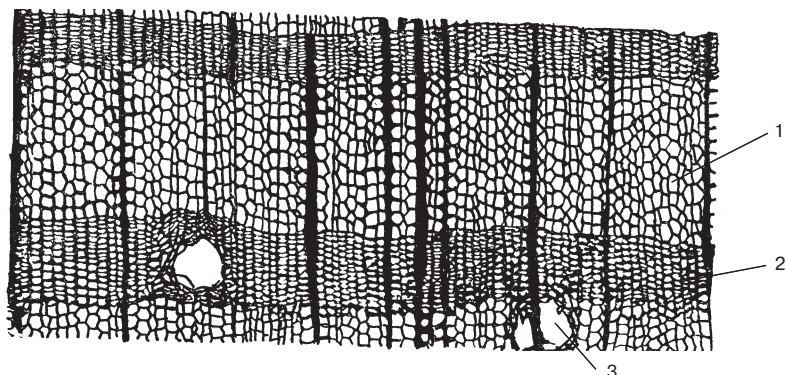


Рис. 126. Годичное кольцо в стебле сосны:

1 — весенняя древесина; 2 — осенняя древесина; 3 — смоляные ходы

устойчивость растений к патогенным грибам, вредителям, затягивают раны при повреждении тканей. Скипидар используют в медицине, в химической промышленности, применяют в качестве растворителя; канифоль — при паянии, для увеличения трения, при изготовлении клея, лаков, пластмасс.

Благодаря ровному строению древесина хвойных легко поддается обработке, мало коробится при высыхании. Пропитанная живицей, она устойчива к гниению. Древесину хвойных широко используют в строительстве, при изготовлении мебели, различных деревянных изделий, в целлюлозно-бумажной, химической и других отраслях промышленности.

Атипичное вторичное утолщение у двудольных

У некоторых представителей двудольных вторичный прирост необычен. При вторичном утолщении у лиан, например, происходит рассечение древесины паренхимой на участки, вследствие сильного разрастания тяжевой и лучевой паренхимы. Количество и ширина паренхимных участков в древесине различны и увеличиваются с возрастом. Паренхимные зоны мягкие и упругие. Они придают стеблю лианы гибкость, делают его похожим на канат (рис. 127).

У ряда видов лиан участки камбия работают по-разному. В некоторых местах камбий откладывает вторичный луб не только наружу, но и внутрь. В результате участки луба оказываются погруженными во вторичную древесину, которая приобретает причудливые очертания (рис. 128).

У растений из семейства маревых (саксаул) вторичное утолщение стебля происходит за счет деятельности нескольких добавочных кам-

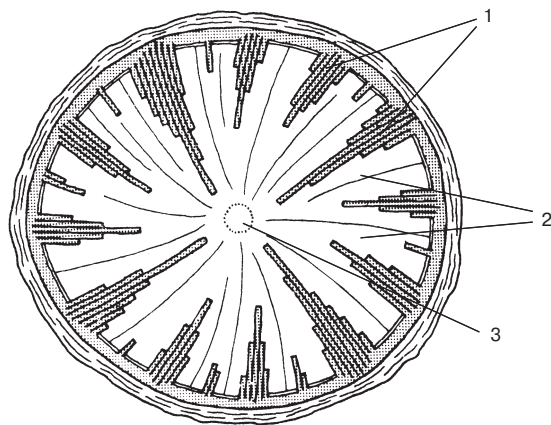


Рис. 127. Схема поперечного среза стебля лианы:
 1 — луб, проникающий в древесину; 2 — древесина, рассеченная тяжами луба;
 3 — сердцевина

биальных колец. Первое кольцо порождается перициклом, остальные продуцируются первым в сторону периферии стебля. Внутри камбиальные кольца образуют проводящие пучки и паренхиму. Иногда добавочные кольца закладываются не по всей окружности, а отдельными дугами, что в результате их работы придает стеблям необычную форму на поперечном срезе (рис. 128).

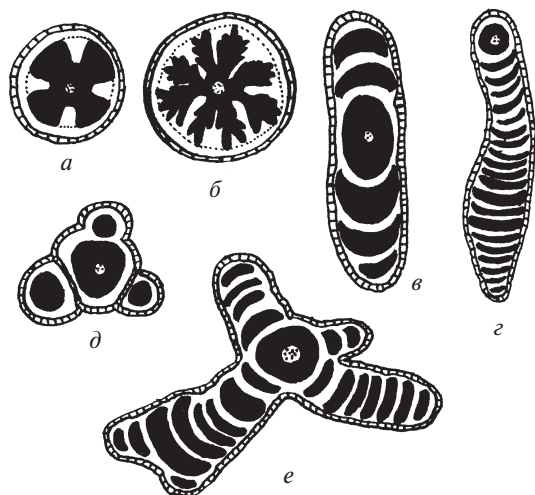


Рис. 128. Схема строения стеблей лиан с атипичным утолщением:
 а — бегония; б — меллоа; в — элисрена; г — махерион; д — сержанья; е — тинуйя

Вторичные изменения в стеблях однодольных

Как уже отмечалось, у двудольных ниже точки роста формируется образовательное кольцо, которое дает начало прокамбиальным тяжам. У однодольных такое кольцо не выражено, а под конусом нарастания на уровне первых листовых зачатков закладывается *меристема первичного утолщения*, состоящая из клеток, расположенных радиальными рядами. Эта меристема не участвует в формировании тяжей прокамбия. В результате деления клеток меристемы первичного утолщения верхушка стебля разрастается в толщину. Далее стебель утолщается незначительно, только за счет разрастания клеток паренхимы и их склерификации (рис. 129).

Как правило, однодольные сохраняют первичное строение стебля на всю жизнь. Однако существуют древесные однодольные, стебли которых растут в толщину (драцена, юкка, алоэ). У этих растений в стебле имеется постоянно действующая меристематическая зона, происходящая от меристемы первичного утолщения. В стебле с уже сформировавшимся первичным строением эта меристема располагается между первичной корой и центральным цилиндром и соответствует кольцу перицикла. Во внутренней части перицикла образуются участки активно делящихся клеток, которые внутрь откладывают вторичные проводящие пучки и паренхиму между ними. Вновь образованные пучки часто отличаются от первичных пучков центрального цилиндра. Если пучки во внутренней части стебля обычно коллатеральные, то образованные меристематической зоной могут быть как коллатеральными, так и концентрическими. В них, кроме проводящих элементов, присутствует склеренхима (рис. 130).

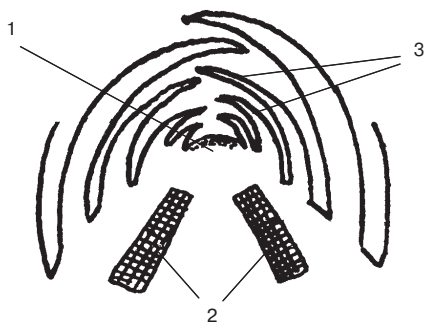


Рис. 129. Меристема первичного утолщения под конусом нарастания стебля однодольных:

1 — конус нарастания; 2 — меристема первичного утолщения; 3 — зачаточные листья

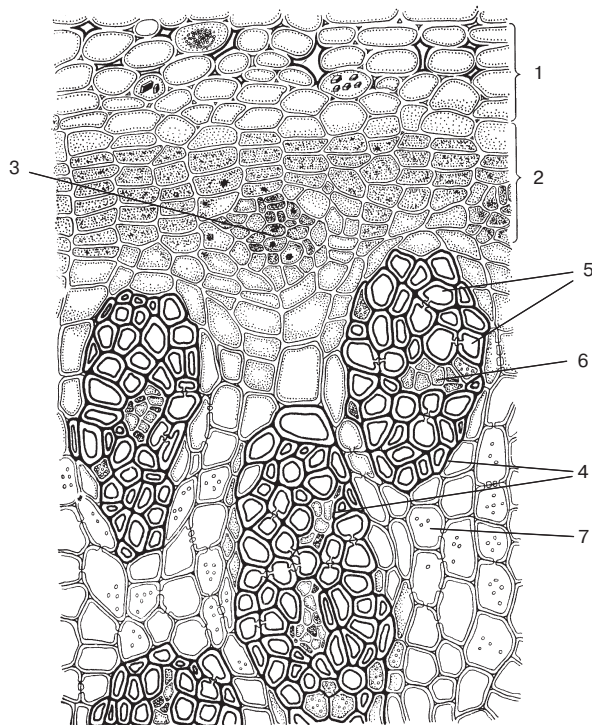


Рис. 130. Вторичное утолщение в стебле драцены:
 1 — первичная кора; 2 — меристематическая зона; 3 — формирующиеся проводящие пучки; 4 — концентрические проводящие пучки; 5 — ксилема; 6 — флоэма; 7 — паренхима

Меристема может также откладывать определенное количество паренхимы наружу. Получается кольцо вторичного прироста. По мере формирования такого кольца меристематические клетки, расположенные наружу от него, делятся и восстанавливают толщину меристематической зоны, которая начинает формировать следующее кольцо вторичного прироста. С возрастом паренхима между пучками подвергается склерификации. На поверхности утолщенного стебля эпидерма сменяется перидермой, а затем и коркой.

Строение видоизмененных стеблей

Значительное развитие одной из функций данного органа, чаще второстепенной, или приобретение органом новой, несвойственной ему функции, связанной с приспособлением к условиям произрастания,

приводит к существенным изменениям его структуры. У стебля они наблюдаются, например, в связи с развитием запасающей функции. В результате видоизменения стебля образуются корневища и клубни. Кроме запасающей, они выполняют также функцию вегетативного размножения и помогают растению переносить неблагоприятные погодные условия (зима, период засухи), так как остаются в почве после отмирания надземной части растения и дают новые побеги при наступлении подходящих условий.

Корневище внешне похоже на корень (отсюда его название), но как стебель оно отличается от корня тем, что несет листья, хотя и зачаточные в виде чешуек, в пазухах которых находятся почки, дающие начало надземным и подземным побегам. На конце корневища имеется верхушечная почка, за счет меристемы которой оно растет в длину. Корневища есть у многих растений: ландыш, купена, аир, рогоз, пырей, хвощ, папоротник орляк и др.

По анатомическому строению они в основном сходны с надземными стеблями, но имеют некоторые отличия: более мощную первичную кору с развитой запасающей паренхимой, хорошо выраженную эндодерму с поясками Каспари или подковообразным утолщением стенок, слабое развитие или отсутствие механических тканей. Молодые корневища покрыты эпидермой, многолетние — перидермой.

Внутреннее строение корневища можно рассмотреть у ландыша (рис. 131). Оно покрыто эпидермой. Под ней располагается широкая первичная кора из крупных паренхимных клеток. Внутренняя ее часть состоит из двухслойной эндодермы, боковые и внутренние стенки клеток которой утолщаются и одревесневают. За эндодермой находится слой перицикла. В центральном цилиндре размещаются проводящие пучки двух типов: коллатеральные и концентрические. Первые примыкают к перициклу флоэмной, которую полукругом охватывает ксилема. Вторые, в которых ксилема полностью окружает флоэму, разбросаны внутри центрального цилиндра.

Еще большей специализацией характеризуются *клубни*, как подземные, так и надземные. Они появляются на оси главного стебля (капуста кольраби) или на его боковых ответвлениях — *столонах* (рис. 132).

Клубни картофеля образуются путем утолщения верхушки столона. Они покрыты перидермой с чечевичками, которая приходит на смену эпидерме столона. На их поверхности располагаются пазушные почки — *глазки*. Почки находятся в углублениях по одной или группами. Глазки размещаются на клубне в очередном порядке. Причем на верхушке клубня их больше, чем у основания, которым клубень соединен со столоном. Под перидермой находится паренхима первичной коры. Под корой размещаются в один ряд открытые биколлатеральные пучки. Межпучковый камбий работает более активно, чем пучковый, и образует большое количество паренхимы. В центре клубня находится

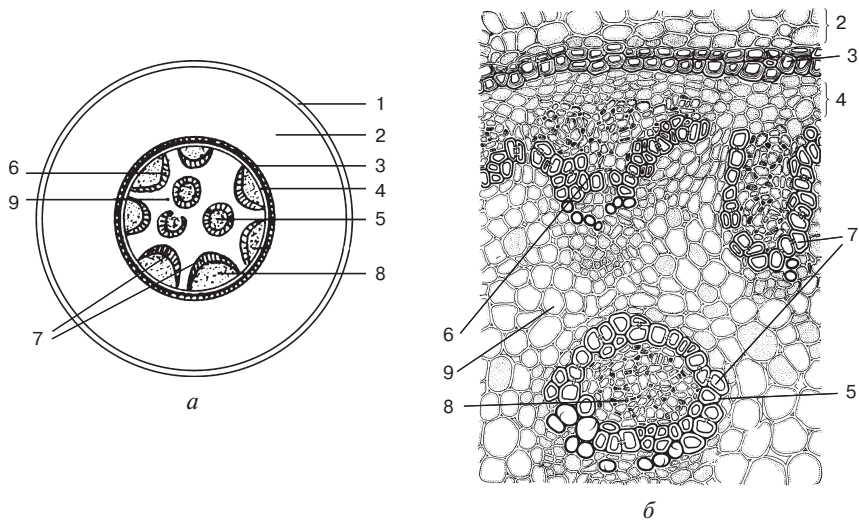


Рис. 131. Строение корневища ландыша:

a — схема строения; *б* — поперечный срез части центрального цилиндра; 1 — эпидерма; 2 — первичная кора; 3 — эндодерма; 4 — перицикл; 5 — концентрический проводящий пучок; 6 — коллатеральный проводящий пучок; 7 — ксилема; 8 — флоэма; 9 — паренхима

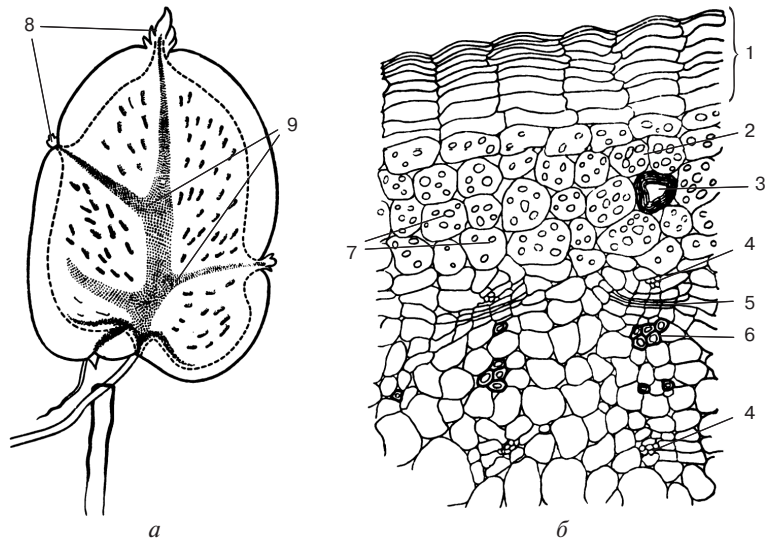


Рис. 132. Строение клубня картофеля:

a — поперечный разрез клубня; *б* — часть поперечного среза; 1 — пробка; 2 — паренхима; 3 — склереида; 4 — флоэма; 5 — камбий; 6 — ксилема; 7 — крахмальные зерна; 8 — глазки; 9 — сердцевина

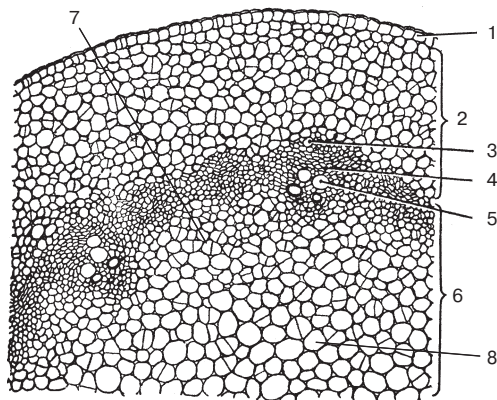


Рис. 133. Поперечный срез утолщенного стебля капусты кольраби:
 1 — эпидерма; 2 — первичная кора; 3 — флоэма; 4 — камбий; 5 — ксилема;
 6 — центральный цилиндр; 7 — широкий сердцевинный луч; 8 — запасная
 паренхима

рыхлая сердцевина, которая тянется в продольном направлении и образует ответвления к глазкам. Пространство между проводящими пучками и сердцевиной заполнено более плотной паренхимой. Паренхима клубней картофеля содержит запасной крахмал в виде крахмальных зерен (рис. 132).

У капусты кольраби клубни образуются в результате разрастания нижней части стебля с укороченными междоузлиями. Клубень покрыт эпидермой, под которой располагается паренхимная первичная кора. В центральном цилиндре по кругу размещаются открытые коллатеральные пучки с широкими сердцевинными лучами между ними. Центральная часть клубня также заполнена запасной паренхимой. Основные запасные вещества здесь — сахара, растворенные в клеточном соке вакуолей (рис. 133).

Питательные вещества клубней используются растениями, вырастающими из пазушных почек. Клубни ряда растений (картофель, топинамбур, кольраби, таро) человек использует в пищу.

Стебли водных растений

На строении стеблей водных растений отражаются: слабая освещенность, обедненность кислородом и углекислым газом, обеспеченность водой, достаточно большая плотность воды, поддерживающая растения. В связи с этим стебли растений, погруженные в воду, имеют целый ряд отличий от стеблей сухопутных растений. Эпидерма у них слабо дифференцирована, устьица не развиваются, так как растворен-

ные в воде кислород и углекислый газ стебли поглощают всей поверхностью.

Часто вместо замыкающих клеток устьица видна их инициальная клетка. Клетки эпидермы содержат хлоропласты и осуществляют фотосинтез, используя лучи света, проникающие сквозь слой воды. Первичная кора занимает большую часть диаметра стебля. Паренхима коры рыхлая, с большими межклетниками, нередко превращается в аэренхиму. Часто воздухоносные полости разделены перегородками из мелких клеток с хлоропластами, а длинные межклетники — *диафрагмами*, в которых между клетками имеются небольшие воздушные полости. Они пропускают воздух, но препятствуют прохождению воды, что в случае повреждения тканей стебля не позволяет воде заполнить воздушные полости (рис. 134).

Диаметр центрального цилиндра у водных растений небольшой. Проводящие пучки сильно сближены и у большинства водных растений превратились в один пучок, состоящий из тяжа ксилемы и тяжа флоэмы. Причем ксилема обычно развита слабо или совсем отсутствует, и на ее месте образуется воздушная полость. Это связано с тем, что

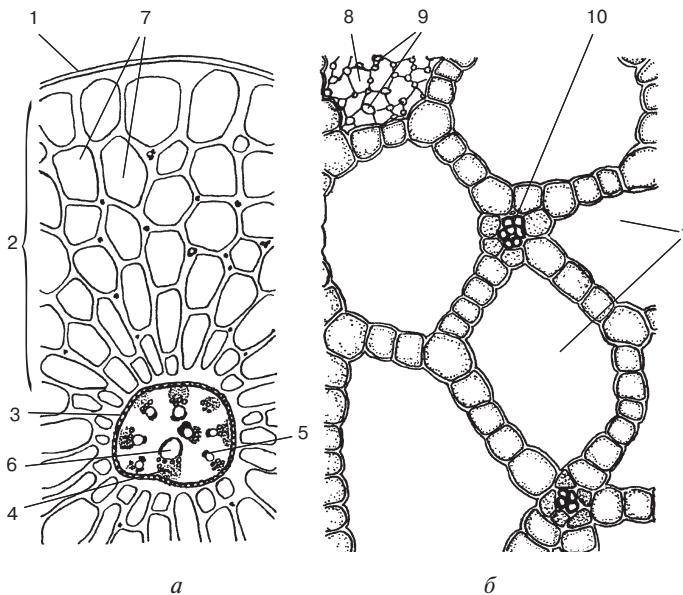


Рис. 134. Строение стебля рдеста:

a — поперечный срез части стебля; *б* — аэренхима стебля; 1 — эпидерма; 2 — первичная кора, которая превратилась в аэренхиму; 3 — эндодерма; 4 — флоэма; 5 — ксилема; 6 — водоносный канал в ксилеме; 7 — воздухоносные полости; 8 — клетки диафрагмы в воздушной полости; 9 — межклетники в диафрагме; 10 — недоразвитые проводящие пучки

стебель поглощает воду всей поверхностью и нет необходимости проведения ее по стеблю. Механической ткани в таких стеблях мало, или она совсем отсутствует. Растение поддерживает вода, тем более, что большое количество воздухоносных полостей создают его плавучесть.

Камбий в стеблях, погруженных в воду, работает очень слабо, и вторичное строение, как правило, не формируется.

ЛИСТ

Лист — боковой орган растений. Как известно, листья со стеблем образуют единую систему — *побег*. Лист связан со стеблем эволюционно, онтогенетически и функционально. В процессе эволюции листья возникли из осевого органа первых наземных растений, позднее превратившегося в стебель. В онтогенезе они формируются из меристемы конуса нарастания стебля. Проводящая система листа связана со стеблем листовыми следами, что обеспечивает транспорт воды и минеральных веществ из корня через стебель в листья и отток ассимилятов из листьев, т. е. тесную функциональную взаимосвязь этих органов.

Основные функции листа — фотосинтез и транспирация. Его анатомическое строение хорошо приспособлено к их выполнению. Присутствие хлорофиллоносной ткани обеспечивает фотосинтез, а элементы системы проветривания и покровная ткань — испарение воды и его регуляцию. Проводящая система участвует в обоих процессах. У некоторых растений листья выполняют дополнительные функции. Например, запасная функция характерна для листьев суккулентов, в клетках которых накапливается вода (алоэ, агавы). Листья немногих растений могут быть органами вегетативного размножения (бегония, узумбарская фиалка).

Лист состоит из листовой пластинки, черешка, а у ряда растений также и прилистников. Самая важная часть — *листовая пластинка*, именно в ней осуществляются фотосинтез и транспирация. Листовая пластинка, как правило, плоская и имеет дорзовентральное строение, т. е. верхняя и нижняя ее стороны имеют определенные структурные и функциональные различия. Строение черешка сходно со стеблем, а прилистников — с листовой пластинкой.

Лист, в отличие от осевых органов, характеризуется ограниченным ростом. Его меристемы функционируют недолго, и лист, достигнув определенных размеров, сохраняет их до конца жизни. Камбий в листе не образуется, и поэтому он состоит только из первичных тканей.

Развитие листа

Листья закладываются в конусе нарастания стебля экзогенно в виде листовых бугорков. В их образовании участвуют мантия и корпус.

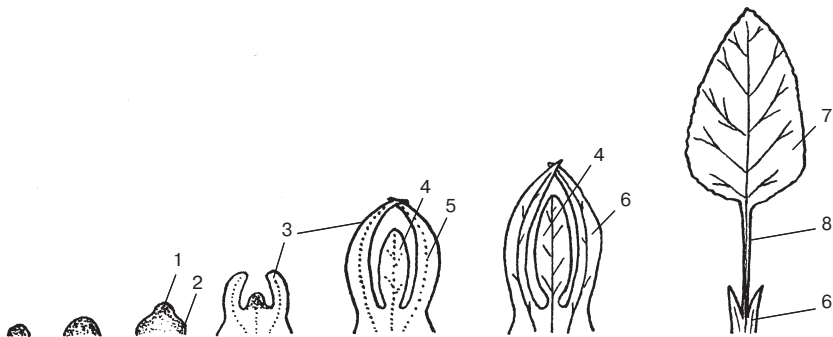


Рис. 135. Этапы развития листа у двудольных:
 1 — верхушка зачатка листа; 2 — основание зачатка; 3 — формирующиеся прилистники; 4 — формирующаяся пластинка листа; 5 — тяж прокамбия; 6 — прилистники; 7 — пластинка листа; 8 — черешок

У растений с однослойной мантией при заложении листовых зачатков делятся клетки верхних слоев корпуса, а именно периферической меристемы. У растений, мантия которых состоит из 2—3 слоев клеток, заложение бугорков происходит во втором или третьем слое. Самый верхний слой мантии образует протодерму, которая потом дифференцируется в эпидерму листа, поэтому листовая зачаток всегда покрыт протодермой. Недифференцированные листовые зачатки называют примордиями.

В листовом бугорке различают нижнюю и верхнюю части. Из нижней затем образуется основание листа, которое у соответствующих групп растений дает начало листовому влагалищу или прилистникам (рис. 135). Сначала зачаток листа растет своей верхушкой, на которой находится одна или несколько инициальных клеток (рис. 136). Верхушечный рост длится недолго, до достижения зачатком определенных размеров. Причем предельная длина зачатка у разных растений различна, обычно от 0,8 до 3 мм. После завершения верхушечного роста зачаток начинает расти основанием. Это вставочный (интеркалярный) рост (рис. 137). Он более продолжителен, чем верхушечный, особенно у однодольных растений.

В результате листовая зачаток удлиняется. При этом формируется его осевая часть, т. е. область средней жилки. С двух сторон вдоль оси закладывается в виде валиков меристема, которую называют краевой. Именно *краевая меристема* образует листовую пластинку (рис. 138). Если меристема по всей длине оси зачатка работает с одинаковой активностью, получается цельная листовая пластинка, а если ее участки делятся с различной скоростью, формируется изрезанная или имеющая зубчатые края пластинка. При развитии сложных листьев на

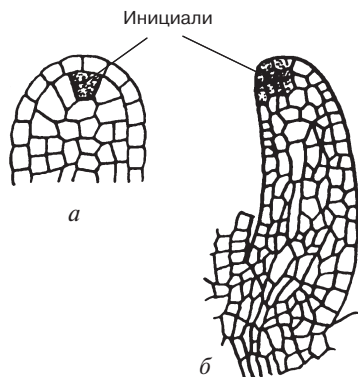


Рис. 136. Инициальные клетки на верхушке листового зачатка:
a — зачаток имеет одну инициаль; *б* — зачаток имеет группу инициалей

зачатках появляются бугорки второго порядка, которые развиваются в той же последовательности (рис. 139).

У многих древесных растений листья, распускающиеся весной, проходят два этапа развития: *внутрипочечный* (закрытый) и *внепочечный* (открытый). В процессе внутрипочечного развития формируются в основном все ткани листовой пластинки, во всяком случае присутствуют их материнские клетки. Внепочечный этап начинается весной после опадания почечных чешуй. Листовая пластинка распрямляется. Ее клетки не сразу теряют меристематический характер. Происходят деление и рост клеток, причем не только поверхностного слоя, но и мякоти листа. Пластинка увеличивается в размерах — в плоскости и в толщину. Из основания листа интеркалярно вырастает черешок. Рост листа однодольных более продолжителен, чем у двудольных, особенно это характерно для листьев злаков. Их вставочные меристемы долго сохраняют активность, которая обеспечивает также отрастание

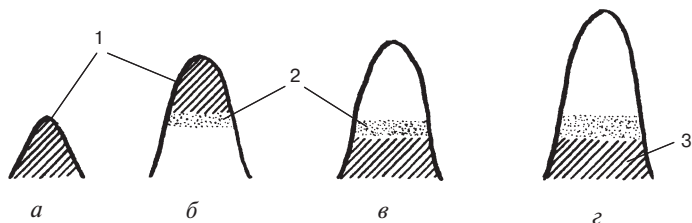


Рис. 137. Последовательные этапы роста зачатка листа:
1 — зона верхушечного роста; *2* — зона перехода к интеркалярному росту;
3 — зона интеркалярного роста

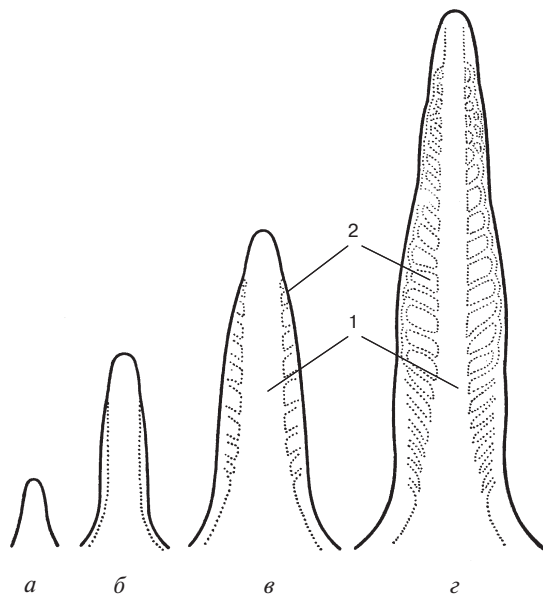


Рис. 138. Последовательные этапы роста листовой пластинки:
 1 — область средней жилки; 2 — краевая меристема

листьев после повреждения или поедания их животными. Однако и у однодольных рост листьев ограничен.

В настоящее время известно только одно растение, листья которого растут в течение всей его жизни. Это голосеменное растение вельвичия удивительная, произрастающая в пустыне Намиб в Юго-Западной

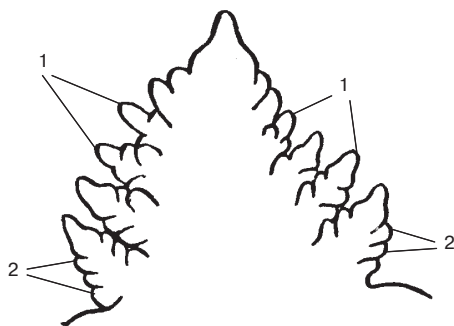


Рис. 139. Развитие сложных листьев:
 1 — зачатки листьев; 2 — листовые бугорки второго порядка

Африке. Она имеет всего два листа, у основания которых постоянно функционирует вставочная меристематическая зона. Длинные листья стелятся по земле. Их верхушки постоянно стареют и отмирают, а фотосинтезирующая часть достигает в длину нескольких метров.

Строение пластинки листа

Листовые пластинки внешне очень разнообразны по размерам, форме, даже по окраске. Внутренняя же структура их более однородна, так как обеспечивает выполнение их основных функций. В пластинке листа различают 4 части: покровную ткань, мякоть, или мезофилл, проводящую систему и систему механических тканей (рис. 140).

Лист сверху и снизу покрыт *эпидермой*. Причем это относится как к листовой пластинке, так и черешку. Для эпидермы листа характерны все особенности этой ткани. При этом верхняя и нижняя эпидерма имеют ряд отличий. Стенки клеток нижней эпидермы более извилисты, тоньше наружная стенка, слой кутикулы и воскового налета.

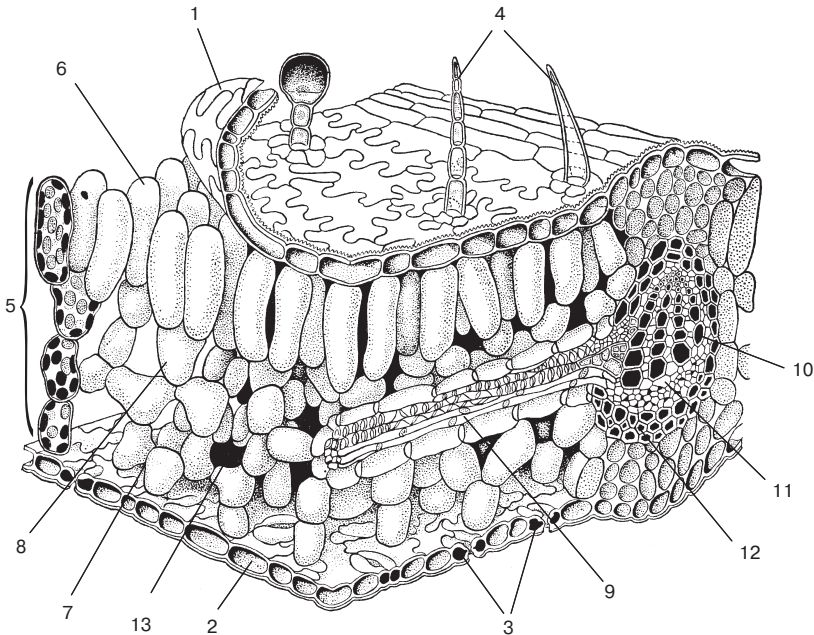


Рис. 140. Объемное изображение пластинки листа:
 1 — верхняя эпидерма; 2 — нижняя эпидерма; 3 — устьица; 4 — волоски; 5 — мезофилл; 6 — столбчатая ткань; 7 — губчатая ткань; 8 — собирательные клетки; 9 — жилка; 10 — ксилема; 11 — флоэма; 12 — склеренхима; 13 — межклетники

Опушенность свойственна покровной ткани нижней стороны листовой пластинки. Устьица у большинства растений располагаются в нижней эпидерме. У ряда травянистых растений, особенно у тех, листья которых расположены под острым углом к стеблю, устьица есть на обеих сторонах листа, но на нижней их больше. Плотность устьиц обычно от нескольких десятков до нескольких сотен на 1 мм² поверхности листовой пластинки. Их больше в середине пластинки и меньше по краям. Устьица на листьях многих растений расположены беспорядочно, а на вытянутых листьях однодольных — правильными рядами параллельно продольной оси листа.

Устьица могут находиться на одном уровне с клетками эпидермы, возвышаться над ними или располагаться ниже уровня покровной ткани. Иногда в углублениях размещаются группы устьиц (рис. 141). Эти особенности зависят от условий произрастания растений.

Обычно эпидерма однослойна, редко встречается двух-, трехслойная (фикус, филлодендрон, олеандр) (рис. 141). Над жилками клетки

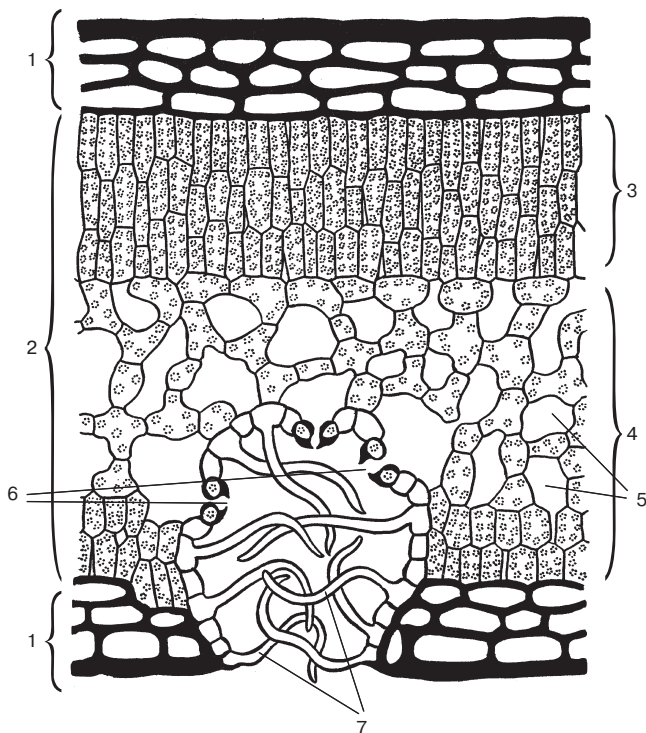


Рис. 141. Строение листа олеандра:

1 — трехслойная эпидерма; 2 — мезофилл; 3 — столбчатая ткань; 4 — губчатая ткань; 5 — межклетники; 6 — устьица; 7 — волоски

эпидермы имеют несколько вытянутую форму, и здесь отсутствуют устьица. Иногда в эпидерме листа встречаются идиобласты — опорные клетки механической ткани и крупные клетки с цистолитами.

Эпидерма защищает лист от механических повреждений, проникновения патогенных микроорганизмов, высыхания. В то же время она обеспечивает фотосинтез, так как, с одной стороны, прозрачна и свободно пропускает солнечные лучи к хлорофиллоносным тканям, с другой — через ее устьица происходят газообмен, а также транспирация. Последняя помогает транспорту воды и минеральных веществ в лист и способствует его охлаждению, что создает благоприятные условия для жизнедеятельности.

Мякоть листа, или *мезофилл*, располагается в листовой пластинке между верхним и нижним слоями эпидермы. Мезофилл представлен хлорофиллоносной тонкостенной паренхимой. Различают два типа мезофилла: однородный, или недифференцированный, и дифференцированный. *Недифференцированный* встречается в основном у однодольных и голосеменных растений. Он состоит из приблизительно одинаковых по форме паренхимных клеток. Клетки однородного мезофилла могут быть почти изодиаметрическими (злаки), несколько вытянутыми вдоль (гладиолус) или поперек листа (ирис). К недифференцированному относят также *складчатый мезофилл* большинства хвойных (рис. 142). У некоторых растений складки образуются не на

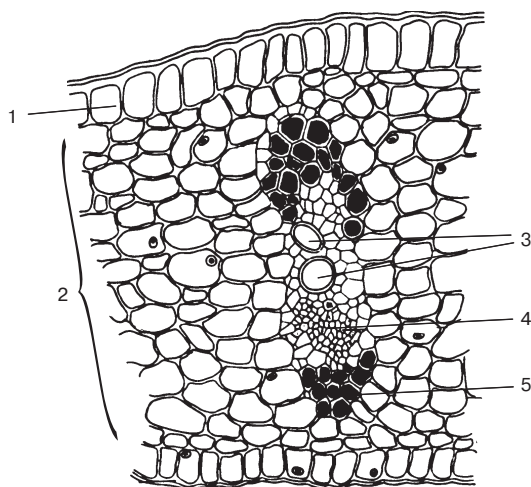


Рис. 142. Недифференцированный мезофилл в листе хлорофитума:
1 — эпидерма; 2 — мезофилл; 3 — ксилема; 4 — флоэма; 5 — склеренхима

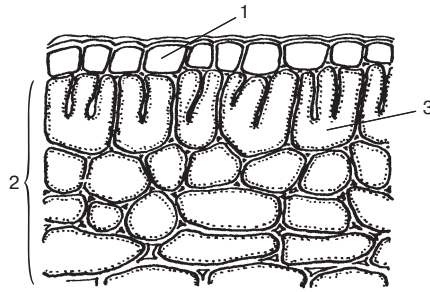


Рис. 143. Мезофилл с дланевидными клетками в листе борца:
1 — эпидерма; 2 — мезофилл; 3 — дланевидные клетки

всех стенках, а только на тех, которые обращены к верхней эпидерме (анемона, бамбук). Такие клетки называют *дланевидными* (рис. 143).

Дифференцированный мезофилл представлен двумя типами хлорофиллоносной ткани — столбчатой, или палисадной, и губчатой, или рыхлой. *Столбчатая ткань* обычно располагается под верхней эпидермой в виде одного слоя немного удлинненных, плотно сомкнутых клеток (сирень, бук, платан, чай, подсолнечник). Это основная фотосинтезирующая ткань листа. У некоторых растений имеются 2—3 слоя палисадной ткани под верхней эпидермой (камелия, сафлор, брусника, лимон) или по одному слою под верхней и нижней эпидермой (эвкалипт) (рис. 144). У шелковицы мякоть листа целиком состоит из столбчатой

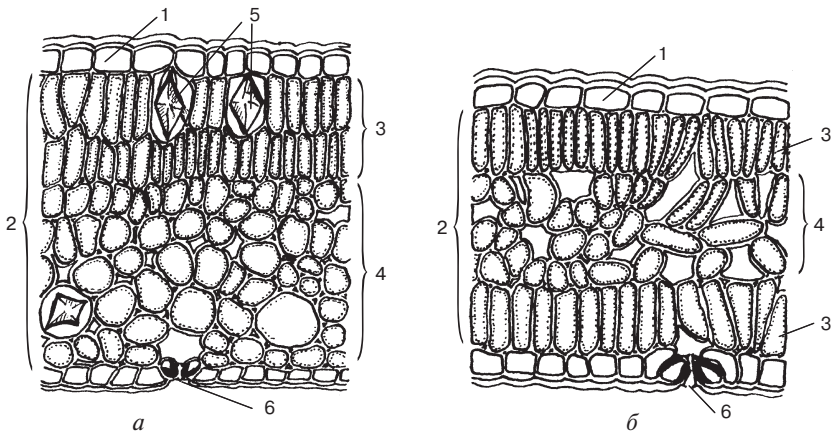


Рис. 144. Дифференцированный мезофилл в пластинке листа:
a — лимона; *б* — эвкалипта; 1 — эпидерма; 2 — мезофилл; 3 — столбчатая паренхима; 4 — губчатая ткань; 5 — клетки с кристаллами оксалата кальция; 6 — устьица

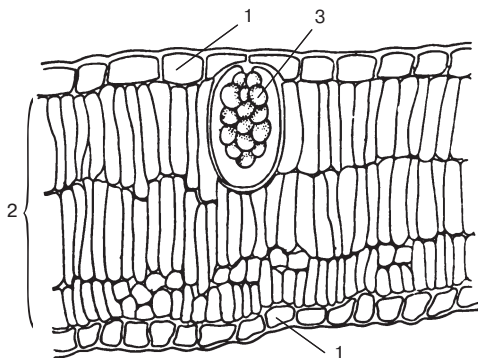


Рис. 145. Пластинка листа шелковицы на поперечном срезе: 1 — эпидерма; 2 — столбчатый мезофилл; 3 — цистолит

ткани, длина клеток которой уменьшается в направлении к нижней эпидерме (рис. 145).

Между столбчатой тканью и нижней эпидермой расположена *губчатая паренхима*. Она многослойна, ее клетки имеют округлую или лопатную форму. Эта ткань содержит много межклетников. Кроме фотосинтетической, она выполняет функцию газообмена и транспирации. Хлоропластов в клетках губчатой ткани меньше, чем в столбчатой, в среднем в 2—5 раз. В связи с этим окраска нижней стороны листа светлее.

Среди губчатой паренхимы выделяется слой клеток, примыкающих к столбчатой ткани. Их называют *собирательными*. Они имеют воронкообразную форму. Их широкий конец примыкает к двум-трем столбчатым клеткам, а узкий — к одной из губчатых. Эти клетки собирают ассимиляты от столбчатой ткани и передают их губчатой в направлении жилок (рис. 140, 146).

В губчатой паренхиме встречаются выделительные элементы — различные вместилища, смоляные ходы, млечники, а также идиобласты с друзами и отдельными кристаллами оксалата кальция. Иногда кристаллоносные клетки располагаются и в столбчатой ткани (лимон).

Проводящая система листа представлена *жилками*. Жилки дифференцируются из тяжей прокамбия, которые закладываются в осевой части зачаточного листа. Прокамбиальный тяж образует главную жилку. От нее по мере развития пластинки отходят тяжи прокамбия, образующие боковые жилки.

В листьях двудольных имеется одна главная жилка 1-го порядка. Жилки 1-го порядка ветвятся, образуя жилки 2-го порядка, которые, в свою очередь, разветвляясь, дают жилки 3-го порядка, и т. д., вплоть до 7-го и 8-го порядков у некоторых растений. Более крупные жилки

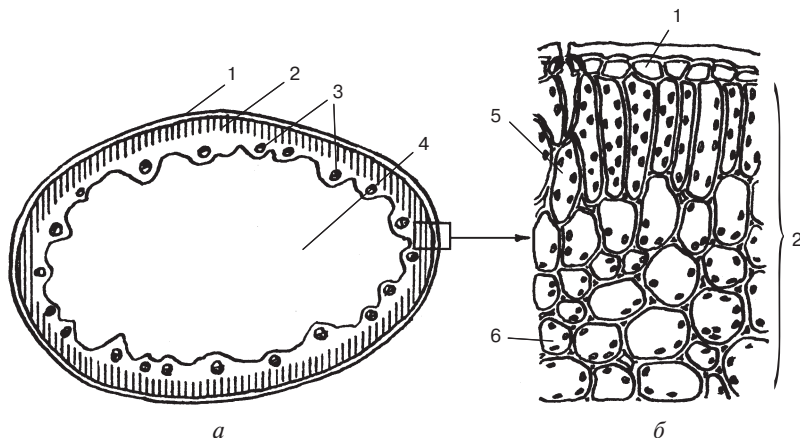


Рис. 146. Строение пластинки листа лука:
a — схема строения; *б* — участок поперечного среза; 1 — эпидерма; 2 — мезофилл; 3 — проводящие пучки; 4 — воздушная полость; 5 — столбчатая ткань; 6 — губчатая ткань

образуют ребра-выступы в основном на нижней стороне листа. Мелкие жилки видны, если лист рассмотреть в проходящем свете, самые крохотные можно увидеть только под микроскопом. Жилки соединяются перемычками-анастомозами. В итоге пластинка листа оказывается разбитой на мельчайшие участки, ограниченные жилками. У некоторых растений внутрь таких участков заходят окончания тончайших жилок (рис. 147).

У однодольных имеется несколько главных жилок. Их толщина может быть одинаковой или толстые жилки могут чередоваться с более тонкими. Жилки обычно проходят вдоль пластинки листа параллель-



Рис. 147. Сеть мелких жилок в листьях двудольных:
a — сирень; *б* — гречиха

но (злаки) или дугами (ландыш), соединяясь у ее верхушки. Главные жилки связываются перемычками, которые располагаются поодиночке или группами (см. рис. 95).

Таким образом, жилки на листовой пластинке образуют достаточно густую сеть. Каждая клетка мезофилла расположена от жилки обычно не более чем на несколько клеточных диаметров, что обеспечивает снабжение клеток листа водой и минеральными веществами, а также отток ассимилятов.

Наиболее крупные жилки содержат несколько проводящих пучков, мелкие — по одному. Пучки листа обычно коллатеральные, закрытые, при этом ксилема обращена к верхней поверхности листа, а флоэма — к нижней. Редко у двудольных растений в самых толстых жилках может быть камбий, но функционирует он очень слабо. У растений с биколлатеральными пучками в крупных жилках пучки тоже бывают биколлатеральными. Как и все проводящие пучки, жилки, кроме ксилемы и флоэмы, содержат паренхиму, а крупные — и склеренхиму в виде обкладки или тяжа со стороны флоэмы.

Проводящие пучки листовой пластинки через черешок связываются с пучками стебля, затем — корня и образуют единую проводящую систему растения. В черешке пучки располагаются кольцом или дугой. В первом случае в черешке можно определить первичную кору и центральный цилиндр, что подтверждает происхождение листьев от осевых органов.

Ткани проводящих пучков в листе непосредственно не контактируют с клетками мезофилла. Они окружены одним слоем паренхимных, вытянутых вдоль жилки клеток, который называют *обкладкой*. У большинства растений клетки обкладки не содержат хлоропластов и служат для проведения ассимилятов во флоэму. Однако у ряда растений (кукуруза, сорго, сахарный тростник) клетки обкладки содержат хлоропласты. В них присутствуют хлоропласты двух типов: мезофилла и обкладки. Хлоропласты мезофилла — мелкие, имеют гранальное строение, в них никогда не обнаруживаются крахмальные зерна. Хлоропласты обкладки крупнее, не содержат гран, в них присутствуют крахмальные зерна. Такая особенность строения листьев получила название «*кранц-анатомия*».

По мере ветвления жилки истончаются. Сначала в них уменьшается количество склеренхимы, вплоть до полного ее исчезновения. Затем уменьшается количество проводящих тканей — ксилемы и флоэмы. Дальнейшие изменения в составе тонких жилок зависят от условий произрастания растений, а у древесных — еще и от положения листьев в кроне.

В условиях недостатка влаги у растений с интенсивной транспирацией в самых тонких жилках остается одна ксилема, представленная одной или двумя кольчатыми или спиральными трахеидами (рис. 148).

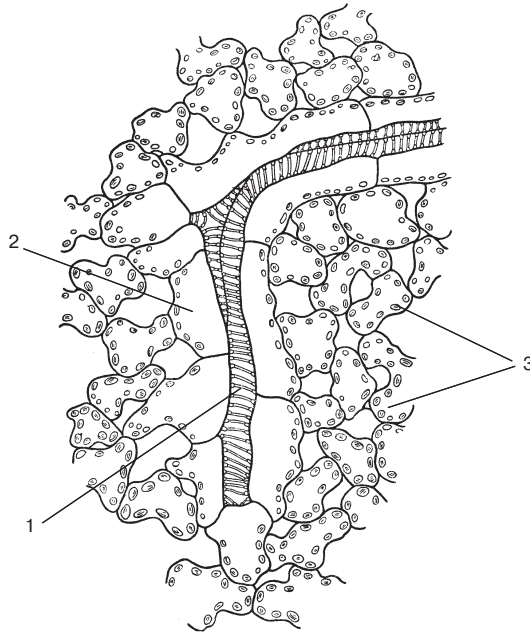


Рис. 148. Окончание жилки в листе недотроги:
 1 — кольчатые трахеиды; 2 — клетки обкладки; 3 — хлорофиллоносная паренхима

Однако, несмотря на то, что к концу жилки число трахеид уменьшается, в ее окончании может происходить ветвление трахеиды (рис. 149). Такое строение конечных жилок можно видеть у растений засушливых мест обитания и в верхних ярусах кроны деревьев.

У растений со сниженной транспирацией конечные жилки содержат одну флоэму. Вообще в листьях растений влажных мест, особенно у водных, ксилема развита слабее флоэмы.

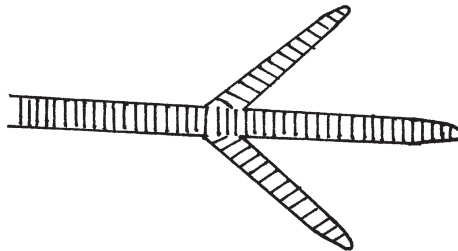


Рис. 149. Разветвленная трахеида окончания жилки

В условиях умеренного увлажнения, особенно у трав, в мелких жилках и их окончаниях присутствуют примерно в равных объемах ксилема и флоэма. Причем вне зависимости от состава проводящего пучка его до конца сопровождает обкладка. При отсутствии флоэмы клетки последней участвуют в транспорте ассимилятов.

В тонких жилках, начиная с 4-го порядка, происходит загрузка флоэмы. В связи с этим структура флоэмных элементов в тонких жилках отличается от флоэмы осевых органов:

1. Ситовидные трубки очень узкие: их диаметр в 10—20 раз меньше диаметра этих элементов в стебле.

2. Ситовидные трубки в тонких жилках имеют более примитивное строение, что выражается в наличии в их цитоплазме довольно большого числа пластид, митохондрий и малого количества фибрилл Ф-белка.

3. Клетки-спутницы в тонких жилках, в отличие от осевых органов, крупнее, значительно превосходят в диаметре ситовидные трубки. В них содержится больше митохондрий и меньше вакуолей. Кроме того, каждая ситовидная трубка имеет не одну, а несколько (2—3) крупных клеток-спутниц (см. рис. 78).

Именно клетки-спутницы обеспечивают загрузку ситовидных трубок. Ассимиляты, в основном сахара, поступают из клеток мезофилла в клетки-спутницы, а из них — в ситовидные трубки. Интенсивность транспорта сахаров из мезофилла в клетки-спутницы обеспечивается многочисленными плазмодесмами и протуберанцами на стенках, обращенных в сторону клеток мезофилла.

Пластинки листа очень прочные, несмотря на малую толщину и большое количество живой, неодревесневшей ткани. Они противостоят сильному ветру, осадкам. После бури на деревьях не бывает порванных листьев. У многих пальм, папоротников и некоторых других растений длина листьев достигает нескольких метров, но даже при сильном ветре и в ливни листья сохраняют свою форму и положение в пространстве.

Прочность листовым пластинкам придают утолщения наружной стенки клеток эпидермы, толстая кутикула и восковой налет, минерализация клеточной оболочки. Однако основная роль в прочности листовой пластинки принадлежит *механическим тканям*, все виды которых могут присутствовать в листьях — колленхима у двудольных, склеренхима у одно- и двудольных.

Склеренхимные волокна, кроме сосудисто-волокнистых пучков, могут располагаться под эпидермой над и под жилками, смыкаясь с механической тканью пучков. Волокна могут также находиться под эпидермой в виде отдельных тяжей или сплошного кольца, прерываясь под устьицами. У двудольных под эпидермой обычно располагается колленхима, чаще отдельными тяжами. На дне выемок лопастных

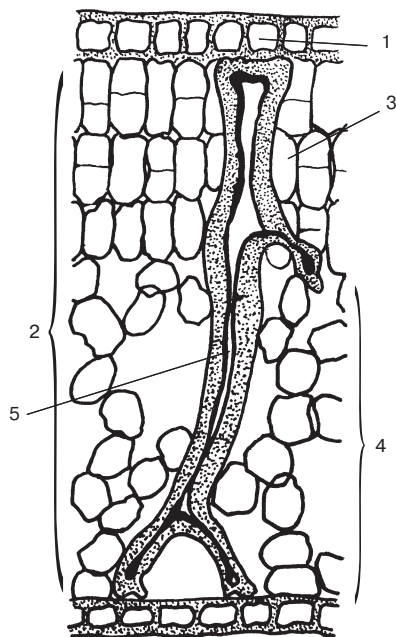


Рис. 150. Поперечный срез пластинки листа бегонии:

1 — эпидерма; 2 — мезофилл; 3 — столбчатая ткань; 4 — губчатая ткань; 5 — астросклереида

листьев, где существует опасность разрыва, обязательно присутствует механическая ткань — дуги из склеренхимных волокон или колленхимы, или отдельные крупные клетки-склереиды. Астросклереиды в виде идиобластов часто встречаются в мезофилле листа, пронизывая его от верхней до нижней эпидермы (рис. 150).

Влияние факторов внешней среды на строение пластинки листа

Пластинка листа очень пластична, что связано с выполнением листом жизненно важной для растений функции — фотосинтеза. Сохраняя общий план строения, детали структуры листа могут изменяться в зависимости от воздействия различных факторов внешней среды (свет, температура, влажность, месторасположение на растении и т. д.).

Световые и теневые листья

В кронах деревьев и кустарников формируются световые и теневые листья. *Световые* обычно образуются на периферии кроны, где лучше освещение, а *теневые* — в середине кроны, куда попадает меньше света. Световой и теневой тип строения пластинки листа развивается также

у травянистых растений, растущих на открытых местах и в тени под деревьями.

Структура световых и теневых листьев различается по целому ряду признаков. Пластинка световых листьев характеризуется большей толщиной и жесткостью. Стенки клеток эпидермы у них менее извилисты, а наружная оболочка сильно утолщена. У них мощнее кутикула и восковой налет, сильнее опушенность. Листья светового типа имеют более тонкие и гуще расположенные жилки, более мелкие устьица, но их больше на единицу площади поверхности. По сравнению с теневыми у этих листьев лучше развита столбчатая ткань, но они беднее хлорофиллом. У световых листьев больше развита механическая ткань, а у теневых крупнее межклетники (рис. 151).

На особенность строения световых и теневых листьев влияют также и различные условия водоснабжения: листья, расположенные на поверхности кроны, обеспечиваются водой хуже, чем растущие внизу или внутри кроны.

Условия освещения определяют степень дифференцировки мезофилла, развитие столбчатой ткани, содержание хлорофилла. Что касается толщины и густоты жилок, кутикулы и опушенности эпидермы, количества устьиц, то эти особенности определяются условиями водообеспеченности растений.

Формирование световых и теневых листьев зависит также от физиологического состояния растительного организма. Так, молодые деревья сначала образуют листья теневого типа, и только в зрелом возрасте развиваются световые листья.

Ярусность в строении листьев

У растений наблюдаются некоторые различия в строении пластинки листа в зависимости от ярусности, т. е. положения их на стебле. Основ-

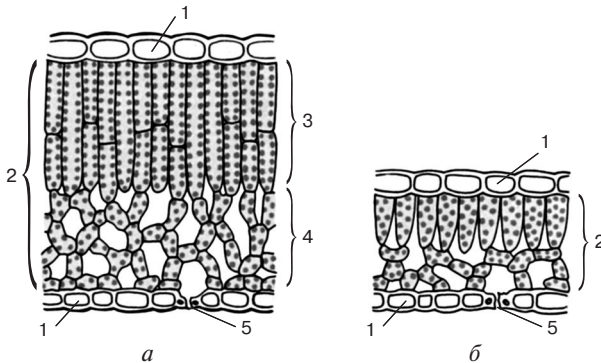


Рис. 151. Световой и теневой листья на поперечном срезе (схема):
а — световой лист; *б* — теневой лист; 1 — эпидерма; 2 — мезофилл; 3 — столбчатая ткань; 4 — губчатая ткань; 5 — устьице

ные закономерности в строении листьев различных ярусов впервые обнаружил и сформулировал в 1904 г. русский ученый В.Р. Заленский. Его формулировка получила название закона Заленского: суммарная длина жилок на единицу поверхности листовой пластинки возрастает от нижнего яруса к верхнему. Позже было установлено, что различия заключаются не только в густоте жилок, но и в степени дифференцировки мезофилла, количестве хлорофилла, толщине наружной стенки эпидермы и т. д. Оказалось, что листья верхних ярусов по строению очень похожи на световые, а нижних ярусов — на теневые. От нижнего к верхнему ярусу признаки теневых листьев уменьшаются, а световых нарастают. Факторы, влияющие на особенности строения листовой пластинки, здесь те же — освещение и водоснабжение. Понятно, что листья верхних ярусов находятся в более благоприятных условиях освещения, но испытывают недостаток воды.

Листья растений засушливых мест обитания

Как уже отмечалось, лист выполняет функции фотосинтеза и транспирации. При недостатке влаги эти две функции вступают в противоречие, так как газообмен при фотосинтезе и транспирации осуществляется через одни и те же образования — устьица. В засушливых условиях устьица закрываются, предотвращая потерю растением воды. Одновременно прекращается фотосинтез, что отрицательно сказывается на жизнедеятельности растений. Растения, произрастающие в условиях недостаточного водоснабжения, по-разному приспосабливаются к этому, что отражается на анатомическом строении их листа и прежде всего на эпидерме — ткани, защищающей растение от потери воды. У растений, испытывающих недостаток влаги, в эпидерме могут возникать следующие приспособления:

1. В клетках эпидермы развивается толстая наружная стенка, мощная кутикула и восковой налет.
2. Кожица, особенно нижняя, часто имеет сильную опушенность.
3. У некоторых растений эпидерма состоит из нескольких слоев клеток.
4. Устьица чаще расположены в углублениях, т. е. ниже уровня эпидермы. Над ними обычно нависают выступы кутикулы.

Кроме изменений в эпидерме, у растений развиваются и другие приспособления, помогающие им перенести водный дефицит.

Суккуленты, мясистые сочные растения, приспособились к запасанию воды в водоносных тканях (кактус, алоэ, агава, молодило, очиток). Алоэ, агава, очиток содержат водоносную ткань в листьях, кактус — в стеблях. В период дождей корни суккулентов активно всасывают воду и запасают ее в вакуолях крупных клеток водоносной ткани, а в засушливый период расходуют ее очень экономно.

У кактусов для уменьшения испарения воды редуцируются листья — они превращаются в колючки, а функцию фотосинтеза берет на себя сильно разросшийся от водоносной ткани стебель, площадь которого невелика. Эпидерма, покрывающая стебель кактуса, имеет все перечисленные выше приспособления к засушливым условиям. Устьиц в кожице мало, да и днем они обычно закрыты. Под эпидермой расположены несколько рядов клеток хлорофиллоносной паренхимы, глубже — бесцветная крупноклеточная ткань, запасающая воду. В мясистом стебле проходят отдельные проводящие пучки. У кактусов в связи с редукцией листьев сокращена фотосинтезирующая поверхность и продуктивность фотосинтеза невелика, поэтому они растут медленно.

Мясистые листья алоэ, агав также покрыты эпидермой со всеми приспособлениями к уменьшению испарения. Углубления, в которых размещаются немногочисленные устьица, засыпаны воском. Под эпидермой находится хлоренхима, а средняя часть листа заполнена бесцветной водоносной тканью. Проводящие пучки мелкие и расположены под слоем фотосинтезирующей ткани, а иногда и среди водоносных клеток (см. рис. 69).

Суккулентные растения при малом числе устьиц, к тому же закрытых днем, мало испаряют воды. Это, с одной стороны, предотвращает ее потерю, а с другой — не обеспечивает охлаждения, что приводит к сильному их нагреванию — до 50—60 °С. Однако цитоплазма суккулентов приспособлена к перенесению таких температур без коагуляции коллоидов и потери жизнедеятельности.

Свои приспособления к засушливым условиям имеют *ксерофиты* — растения степей и пустынь. У них узкие длинные (злаки) или мелкие листья. Эпидерма имеет все перечисленные защитные приспособления. У некоторых злаков (ковыль) листья в самый засушливый период сворачиваются в трубочку. При этом устьица, расположенные на одной стороне листа, оказываются внутри трубочки, что также снижает испарение. В листьях этих растений имеются крупные клетки, которые называют *пузыревидными*. Они располагаются в верхней эпидерме и образуют продольные тяжи над средней жилкой или по обе ее стороны (рис. 152). Эти клетки раньше называли моторными и считали, что они обеспечивают свертывание листьев в результате потери ими воды при засухе. В настоящее время первостепенную роль в этом процессе отводят склеренхиме, расположенной под эпидермой. Считают, что именно ее клетки при подсыхании сокращаются, а пузыревидным отводится лишь вспомогательная роль в сворачивании листьев. Несмотря на разнообразные приспособления к снижению транспирации, ксерофиты в период засухи теряют до 50 % воды, но коллоиды цитоплазмы клеток при этом не коагулируют, так как приспособлены к сильному обезвоживанию.

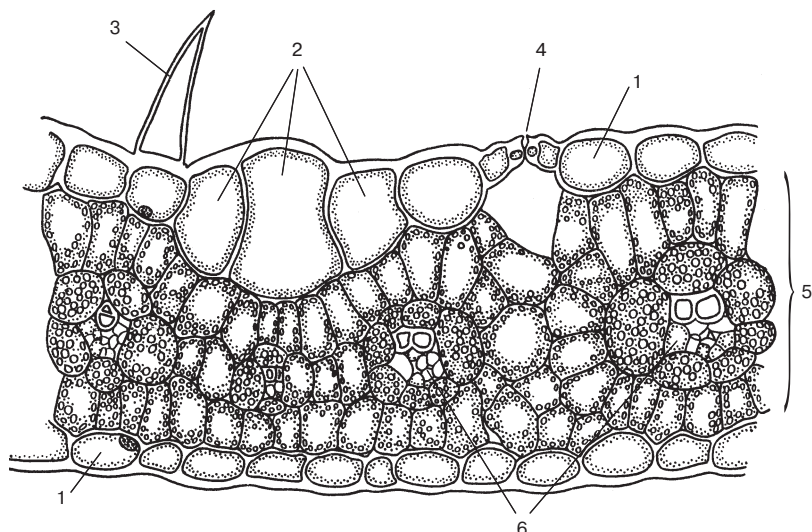


Рис. 152. Лист кукурузы:

1 — эпидерма; 2 — водоносные клетки; 3 — волосок; 4 — устьище; 5 — мезофилл; 6 — жилки

Некоторые растения сухих степей и пустынь иначе приспособились к перенесению засушливых условий. Например, верблюжья колючка на листьях имеет тонкую эпидерму и кутикулу, но у нее другие приспособления — длинный корень, который достигает грунтовых вод и обеспечивает растение водой.

Представляет интерес группа растений с коротким вегетационным периодом — *эфемеры* и *эфемероиды*. За 20—30 дней они успевают пройти жизненный цикл — от семени до семени (трищетинник лилейный, мятлик однолетний, крестовник, тюльпаны). Эти растения имеют свои особенности в строении листьев. За короткий период времени формируется устроенная более примитивно листовая пластинка без каких-либо приспособлений к засушливым условиям. Пластинка тонкая, с недифференцированным мезофиллом из нескольких рядов паренхимных клеток. Для увеличения фотосинтетической функции при малом мезофилле у некоторых эфемеров и эфемероидов хлоропласты образуются и в эпидерме, хотя и более мелкие. У некоторых эфемерных злаков устьица располагаются в верхней эпидерме, и они все время открыты. При этом эфемеры переживают засушливый период в виде семян, а у эфемероидов после отмирания надземной части в почве остаются клубни или луковицы, которые и переносят засуху (рис. 153).

Строение хвои. Хвойные растения имеют два типа листьев — игольчатые (сосна, ель, пихта, лиственница) и чешуйчатые (кипарис,

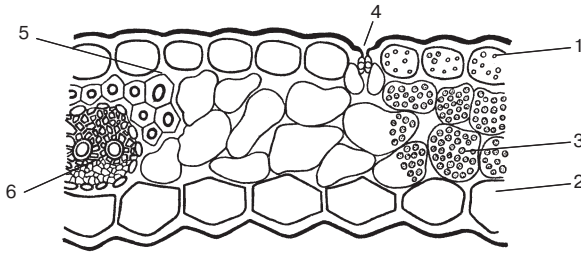


Рис. 153. Лист эфемерного злака тришестинника:

1 — верхняя эпидерма с хлоропластами; 2 — нижняя эпидерма; 3 — недифференцированный мезофилл; 4 — устьица; 5 — склеренхимные волокна; 6 — жилка

можжевельник, туя). Они, как правило, не сбрасывают листья на зиму, с чем связаны особенности анатомического строения хвои. Зимой растения испытывают недостаток влаги, так как корни при низкой температуре теряют всасывающую способность. В то же время транспирация в зимних условиях не прекращается. Поэтому хвоя имеет приспособления к уменьшению испарения и перенесению низких температур. Кроме того, зимой на хвое задерживается много снега, поэтому она должна быть достаточно прочной, чтобы выдержать его тяжесть.

Игольчатая форма хвои является одним из приспособлений к снижению транспирации за счет уменьшения испаряющей поверхности. Хвоя покрыта эпидермой, клетки которой вытянуты вдоль листа и имеют сильно утолщенные стенки. Сверху располагается мощный слой кутикулы, а затем — восковой налет. Устьица погружены в углубления, замыкающие клетки находятся ниже уровня клеток кожицы. Над углублениями с устьицами нависают выросты кутикулы. Под эпидермой расположены один или несколько слоев толстостенных одревесневших мертвых клеток. Это — *гиподерма*, или *подкожица*. Она прерывается только под устьицами. Вместе с утолщенной эпидермой она служит защитой от зимнего испарения и низких температур. Кроме того, гиподерма выполняет механическую функцию (рис. 154).

Мезофилл у хвои недифференцированный, часто складчатый, что несколько компенсирует малую поверхность игольчатых листьев. В мезофилле находятся *смоляные ходы*. Они выстланы однослойным эпителием, который вырабатывает живицу, и окружены слоем толстостенных недревесневших механических клеток. Количество смоляных ходов у различных голосеменных в хвое различно: у сосны обыкновенной их много, у сосны европейской — 2—3, у ели — единицы, у кедра их нет совсем.

В центре хвои находится бесцветная область, которую окружает однослойная эндодерма. Она может иметь пояски Каспари или диф-

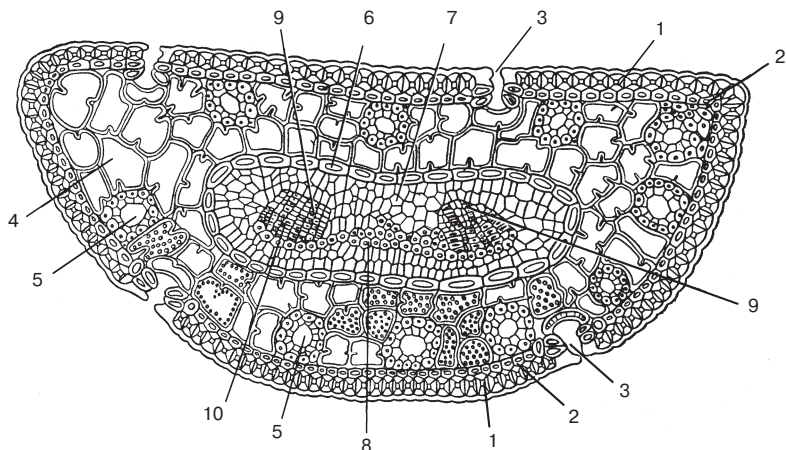


Рис. 154. Строение хвои сосны (поперечный срез):

1 — толстостенная эпидерма; 2 — гиподерма; 3 — устьица; 4 — складчатый мезофилл; 5 — смоляные ходы; 6 — эндодерма; 7 — трансфузионная паренхима; 8 — склеренхима; 9 — ксилема; 10 — флоэма

ференцироваться путем утолщения и одревеснения клеточных стенок. Иногда в эндодерме накапливаются крахмальные зерна. За эндодермой размещается ткань, которую называют *трансфузионной*. Она состоит из двух типов паренхимных клеток. Одни клетки — мертвые, с тонкими одревесневшими стенками и окаймленными порами — служат для проведения воды и минеральных веществ из трахеид в клетки мезофилла. Другие клетки — живые, тонкостенные, часто содержащие крахмальные зерна — транспортируют ассимиляты из мезофилла во флоэму. В центре хвои среди трансфузионной ткани находится тяж склеренхимы, по обе стороны которого располагаются два проводящих пучка коллатерального типа. Как уже отмечалось, ксилема в пучках представлена трахеидами, а у флоэмы отсутствуют клетки-спутницы. Склеренхима в центре хвои вместе с расположенной на периферии гиподермой придает листьям хвойных прочность (рис. 154).

Чешуи хвойных растений по анатомическому строению сходны с игольчатой хвоей. У них толстостенная эпидерма с кутикулой, под ней гиподерма. Устьиц в коже мало. Мезофилл однородный, но не всегда складчатый. Эндодерма часто не выражена. Что касается проводящих пучков, то в центре чешуй так же, как и игольчатых листьев, их количество невелико — один или два.

Листья водных растений могут находиться над водой, лежать на воде, полностью быть в нее погруженными. Примером растения, имеющего все три типа листьев, является стрелолист. Его стреловидные

листья торчат из воды, лежат на поверхности, а погруженные в воду имеют ленточную форму. Два типа листьев — на воде и под водой — имеют кувшинки, кубышки. Водная среда отражается на строении листовой пластинки.

Надводные листья практически не отличаются от листьев растений, произрастающих на суше в достаточно влажных условиях. Листья, лежащие на воде, обычно имеют толстую, иногда кожистую пластинку (кувшинки). Верхняя эпидерма, как правило, толстостенная, покрытая хорошо развитой кутикулой. Очевидно, кутикула предохраняет листья от смачивания водой. Устьица в верхней эпидерме многочисленны, а в нижней их нет: поскольку лист поглощает газы из воды. Кутикула на нижней стороне листа тонкая или отсутствует. Мезофилл у таких листьев может быть дифференцированным. Например, у кувшинки столбчатая ткань многослойна и состоит из мелких клеток с большим количеством хлоропластов. Губчатая ткань лежащих на воде листьев содержит большие межклетники. В мезофилле часто присутствуют крупные астроклереиды (рис. 155).

Что касается листьев, полностью погруженных в воду, то у них прежде всего изменяется форма пластинки. Она становится тонкой, ленточной или рассеченной, что увеличивает площадь контакта листа с водой, из которой лист получает кислород, углекислый газ и минеральные вещества. В покровной ткани отсутствуют кутикула и устьица, но в ее клетках имеются хлоропласты. Последняя особенность связана

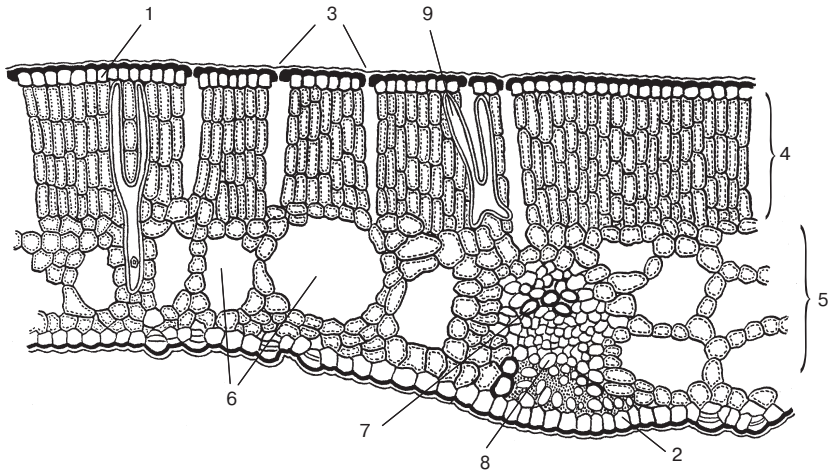


Рис. 155. Поперечный срез пластинки листа кувшинки:
 1 — верхняя эпидерма; 2 — нижняя эпидерма; 3 — устьица; 4 — столбчатая ткань; 5 — губчатая ткань; 6 — воздушные полости; 7 — ксилема; 8 — флоэма; 9 — астроклереида

с тем, что вода поглощает часть солнечных лучей, поэтому свет, дошедший до растения, должен использоваться максимально уже в клетках эпидермы.

Мезофилл у погруженных листьев недифференцирован. Он состоит из губчатой ткани с большими межклетниками. Объем воздушных полостей очень велик: он может быть равен половине объема листа и даже больше. Наличие больших межклетников обеспечивает запасание углекислого газа и кислорода, поскольку их растворимость в воде невелика.

У подводных листьев слабо развиты жилки, особенно мало в них ксилемы, поскольку лист поглощает воду всей поверхностью и нет необходимости в ее транспорте. Иногда на месте ксилемы в пучках образуется воздушная полость. Флоэмы в пучках тоже меньше, чем у воздушных листьев. Это связывают с низкой интенсивностью фотосинтеза у погруженных в воду листьев.

В эпидерме многих водных растений, листья которых соприкасаются с водой, образуются специальные клетки — *гидропоты*. По форме и функциям они отличаются от эпидермальных. Клеточные стенки у них целлюлозные, извилистые. Они богаты цитоплазмой с мелкими хлоропластами. Их цитоплазма хорошо проницаема для воды и минеральных веществ. Считают, что гидропоты в зависимости от потребности растений могут поглощать воду или выделять ее избыток. Гидропоты чаще располагаются в эпидерме диффузно — поодиночке или группами (водокрас, кувшинка, кубышка), а у рдеста, например, вся нижняя эпидерма представлена гидропотами (рис. 156).

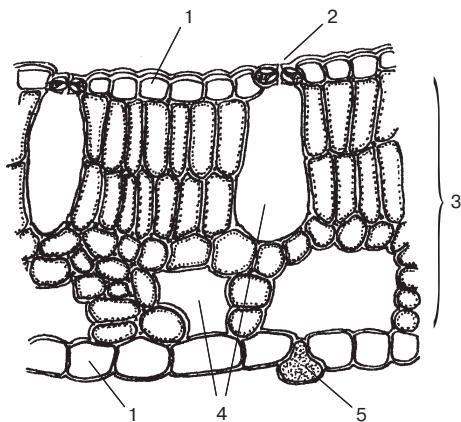


Рис. 156. Поперечный срез пластинки листа водокраса:

1 — эпидерма; 2 — устьица; 3 — мезофилл; 4 — воздушные полости; 5 — гидропот

Листопад

Продолжительность жизни листьев невелика. В климатических зонах, где происходит смена сезонов, — в умеренном климате или в засушливом — листья живут один вегетационный период. В теплом влажном климате продолжительность их жизни длиннее — 3—5 лет. Несколько лет живут также листья хвойных. К концу жизни в листьях развиваются процессы старения и они отмирают или опадают.

У травянистых растений однодольных и двудольных осенью или перед засухой листья отмирают вместе с надземными побегами. У древесных однодольных и папоротников листья не опадают, а засыхают на стебле и постепенно обламываются. Основания листьев у таких растений обычно долго сохраняются на стебле, создавая ему механическую опору и защиту.

Листопад — это массовое опадание листьев у древесных, обычно двудольных, растений.

У вечнозеленых растений смена листьев осуществляется постепенно и поэтому малозаметна, а массовое их опадание может быть связано с началом роста новых побегов из почек. Например, у хвойных умеренного климата такое явление наблюдается весной.

Подготовка к листопаду начинается задолго до его осуществления. У основания черешков образуется *отделительный*, или *разделительный*, *слой*, состоящий из тонкостенных клеток с целлюлозными оболочками и густой цитоплазмой. Он перпендикулярно пересекает черешок, прерываясь только проводящим пучком. Механической ткани, как правило, в районе отделительного слоя нет (рис. 157).

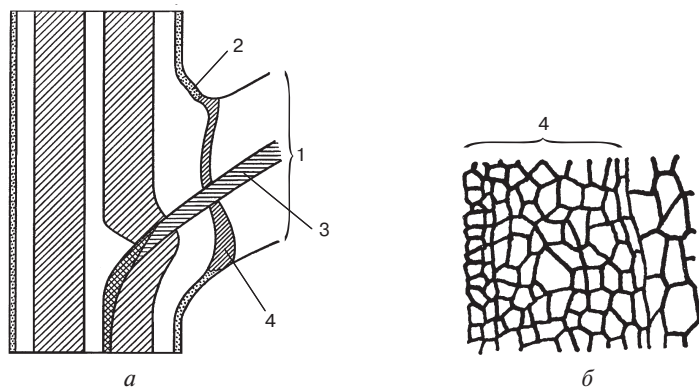


Рис. 157. Отделительный слой у основания черешка: *а* — схема строения узла стебля на продольном разрезе; *б* — клетки отдельного слоя; 1 — черешок; 2 — перидерма; 3 — проводящий пучок листового следа; 4 — отделительный слой

Дифференцировка отделительного слоя у большинства растений происходит за несколько недель до листопада. Но существуют растения, у которых он закладывается очень рано, еще весной при развитии листа (каштан, клен). Вначале разделительный слой состоит из одного ряда клеток, затем они делятся, образуя многослойную пластинку.

Перед листопадом в листьях происходят биохимические изменения, когда реализуется программа старения и апоптоза клеток. Из листьев в другие органы оттекают питательные вещества. Предварительно происходит распад полимеров и их превращение. Белки гидролизуются до аминокислот, крахмал — до глюкозы, жиры превращаются в сахара. Аминокислоты и сахара, а также некоторые минеральные вещества (фосфор, калий) транспортируются в запасующие органы и откладываются там. Однако, несмотря на отток, опавшие листья уносят с деревьев еще достаточное количество различных веществ. Подсчитано, что в опавших под столетними буками листьях содержится до 1,5 кг белков и по 0,5 кг жиров и углеводов. Кроме того, с листьями растение сбрасывает много кальция, кремния, а иногда и хлора. Эти элементы с током воды поднимаются в листья и накапливаются, переполняя их к концу вегетации.

В клетках листа деградируют органеллы. В хлоропластах прежде всего разрушается хлорофилл, накапливаются каротиноиды, и листья желтеют. В клеточном соке некоторых растений присутствуют антоцианы, которые после распада зеленого пигмента придают листьям красную окраску (вишня, клен краснолистный). У ряда растений листья опадают зелеными (сирень, ольха).

Определенные процессы происходят и вблизи отделительного слоя. Они направлены на защиту растительных тканей, которые обнажаются после опадания листа. В проводящих пучках, примыкающих к разделительному слою, трахеальные элементы закупориваются тиллами, а иногда камедями и слизями, на ситечках ситовидных трубок образуется каллюс. Стенки клеток, расположенных глубже отделительного слоя, пробковеют, а иногда и одревесневают, образуя защитный барьер.

Перед опаданием листьев в отделительном слое происходит естественная мацерация, также может наблюдаться ослизнение клеточных оболочек. Клетки разделительного слоя оказываются не связанными друг с другом, и лист продолжает держаться только на проводящем пучке. Теперь при любом механическом воздействии — порывах ветра, дождя или даже под действием собственной тяжести — лист отрывается от стебля и опадает.

На месте оторвавшегося листа на стебле появляется рана (*листовой рубец*), но она не может оставаться открытой, так как, во-первых, с ее поверхности идет интенсивное испарение; во-вторых, через открытую поверхность в ткани могут легко проникнуть бактерии и грибы. Поэтому под раневой поверхностью закладывается феллоген, обра-

зующий перидерму, которая окончательно отделяет место бывшего прикрепления листа от внутренних тканей стебля. Позже перидерма листового рубца смыкается с общей перидермой стебля.

Листопад у древесных растений является важным приспособлением к перенесению ими неблагоприятных условий (зима, засуха). Сбрасываемая листва, растения резко сокращают испаряющую поверхность, что особенно важно в зимний период, когда корни не всасывают воду, а транспирация продолжается. Освобождаясь от листьев, деревья избегают поломок под тяжестью снега, поскольку на голых ветвях снег не задерживается. Известны случаи, когда ранний обильный снег, выпавший до листопада, приводил к массовой поломке ветвей и стволов. Листопад в зонах с выраженным засушливым периодом помогает деревьям пережить засуху, когда в почве резко уменьшается количество воды, а высокая температура усиливает испарение.

Важно отметить, что, сбрасывая листва, растение освобождается от ряда веществ (кальций, кремний и др.), которые накапливаются в большом количестве, тормозят их жизнедеятельность и прежде всего фотосинтез. Именно это является основной причиной сбрасывания листьев у растений теплого и влажного климата.

Листопад имеет большое экологическое значение не только как приспособление растений к перенесению неблагоприятных условий. Он оказывает влияние (особенно в лесу) на водный и тепловой режим почвы, ее структуру. Вещества, содержащиеся в опавших листьях, подвергаются минерализации с помощью бактерий и грибов. Образовавшиеся минеральные вещества снова возвращаются в растения, всасываясь их корнями и включаясь в биосинтез органических соединений. Иными словами, листопад является частью круговорота веществ в природе.

КОРЕНЬ

Корень, как и стебель, является основным осевым вегетативным органом растения. Поэтому ему присущи как сходные со стеблем особенности, так и ряд отличий, связанных с характерными для корня функциями.

Основные особенности корня:

1. Корень, как и стебель, характеризуется неограниченным ростом за счет меристем, расположенных в конусе нарастания.
2. Как и стебель, корень имеет обычно цилиндрическую форму и радиальное расположение тканей.
3. В отличие от стебля корень не несет листьев, цветков и плодов. Он связан только со стеблем, поэтому имеет более простое строение.
4. В отличие от стебля корень ветвится эндогенно, т. е. зачатки боковых корней закладываются во внутренних тканях.

Функции корня:

1. Закрепляет растение в почве, что обеспечивает его вертикальный рост. О прочности закрепления растения свидетельствует хотя бы тот факт, что очень редко приходится наблюдать растения, вырванные с корнем во время бури.

2. Поглощает воду и минеральные вещества и транспортирует их вверх в стебель. В связи с этой функцией длина и ветвление корней значительно превосходят надземные побеги. Например, длина корней полыни может достигать до 3,5 м, а высота надземной части — до 120 см, бодяка соответственно — до 6 м и 125 см, верблюжьей колючки — до 15 м и 80 см.

3. Выполняет запасную функцию. В его паренхиме откладываются в запас питательные вещества, иногда в большом количестве (корнеплоды).

4. В корнях из минеральных веществ, поглощенных из почвы, и ассимилятов, поступивших из листьев, синтезируется ряд необходимых растениям веществ (аминокислоты, фитогормоны, алкалоиды и др.).

5. Может служить органом вегетативного размножения.

6. Осуществляет в почве взаимодействие с корнями других растений и вступает в симбиотические взаимоотношения с грибами и бактериями.

Как утверждают ученые, корень в процессе эволюции возник позже побега. У первых вышедших на сушу растений подземная часть походила на корневище, от которого отходили многочисленные ризоиды. Корни сформировались позднее, когда климат стал суше и у растений возникла необходимость закрепляться в почве и поглощать из нее воду и питательные вещества. Несмотря на то, что корень филогенетически более молодой орган, его считают более консервативным, поскольку он в процессе эволюции претерпел меньше изменений во внешнем и внутреннем строении, чем побег. Это, очевидно, связано с тем, что он находился в постоянной среде обитания — почве.

Среди современных высших растений корней не имеют только мховидные, которые поглощают воду с помощью ризоидов. В то же время существует ряд представителей высших, которые утратили корни в связи с переходом к водному образу жизни. Это, например, папоротник сальвиния, цветковые растения роголистник, пузырчатка и др.

Зоны корня

Вертикальные участки корня выполняют различные функции, что отражается на их анатомическом строении, поэтому на продольном срезе молодого корня можно видеть несколько хорошо выраженных зон (рис. 158).

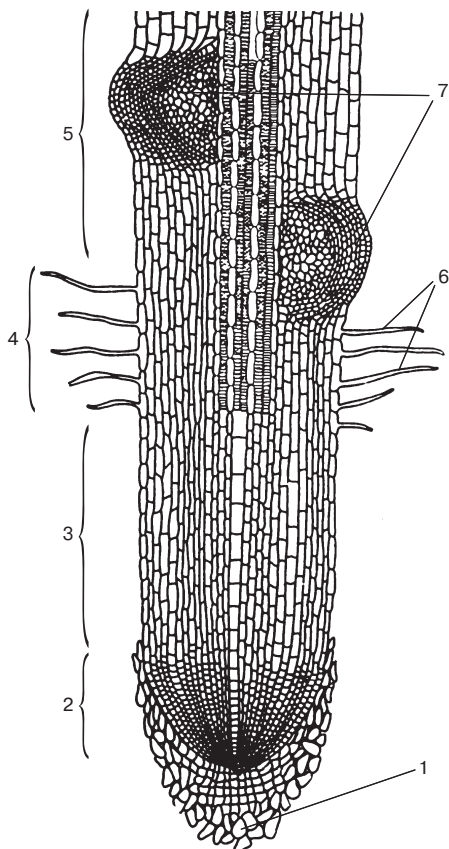


Рис. 158. Зоны корня:

1 — корневой чехлик; 2 — зона деления; 3 — зона роста; 4 — зона всасывания; 5 — зона проведения; 6 — корневые волоски; 7 — зачатки боковых корней

1. *Зона деления* клеток находится на самом кончике корня. Она состоит из меристематической ткани и представляет собой конус нарастания корня. Размеры ее очень малы — до 1 мм. Зона деления покрыта *корневым чехликом*, который защищает нежные меристематические клетки от повреждения твердыми частицами почвы.

2. *Зона роста*, или *растяжения*, располагается над зоной деления. Здесь количество клеток не увеличивается, а происходит их рост растяжением, особенно значительно в продольном направлении. Растяжение клеток и увеличение их объема происходят за счет поглощения воды вакуолями, которые, увеличиваясь, растягивают клеточную оболочку. В результате растяжения клеток кончик корня продвигается

в почве. В конце зоны растяжения прекращается рост клеток и начинается дифференцировка тканей корня. Длина этой зоны достигает нескольких миллиметров.

3. *Зона всасывания, или поглощения*, имеет дифференцированные ткани. Здесь можно рассмотреть первичное строение корня. Поэтому ее еще называют зоной первичного строения. Покровная ткань на этом участке корня образует многочисленные волоски, обеспечивающие интенсивное поглощение воды и минеральных веществ из почвы, во много раз превосходящее всасывание в других зонах. Протяженность зоны всасывания — от одного до нескольких сантиметров. В нижней части зоны корневые волоски формируются, затем функционируют, а в верхней части разрушаются и отмирают. Продолжительность жизни корневых волосков в среднем составляет 10—20 дней.

4. *Зона проведения*. Выше всасывающей зоны после отмирания корневых волосков покровную функцию начинают выполнять верхние слои первичной коры, стенки клеток которой пробковеют. В этой части осуществляется транспорт веществ из корня в стебель и листья и из листьев в корень. Кроме того, здесь закладываются и формируются боковые корни, поэтому эту зону называют еще зоной ветвления. У двудольных в проводящей зоне формируется вторичное строение корня.

Конус нарастания корня

Верхушечная меристема корня по своим функциям отличается от таковой стебля. Это связано с тем, что корень, в отличие от стебля, не несет на себе других органов. Поэтому верхушечные корневые меристемы образуют только ткани, т. е. осуществляют *гистогенез*, в то время как верхушечные меристемы стебля — ткани и органы, т. е. осуществляют *гистогенез* и *органогенез*.

На верхушке конуса нарастания корня находятся инициальные клетки: у хвощей и папоротников — одна клетка, у голосеменных и покрытосеменных — группа клеток.

У большинства покрытосеменных в конусе нарастания инициали располагаются в 3 слоя. К развитию корня в определенной мере применима теория гистогенов, сформулированная еще в середине XIX в. Согласно этой теории, в группе инициальных клеток различают три слоя: нижний — дерматоген, средний — периблема, верхний — плерома.

При этом развитие корня из верхушечной меристемы у однодольных и двудольных растений несколько различается. В основном эти различия касаются образования покровной ткани и чехлика.

У двудольных из производных нижнего слоя — дерматогена дифференцируются покровная ткань и корневой чехлик, поэтому этот ги-

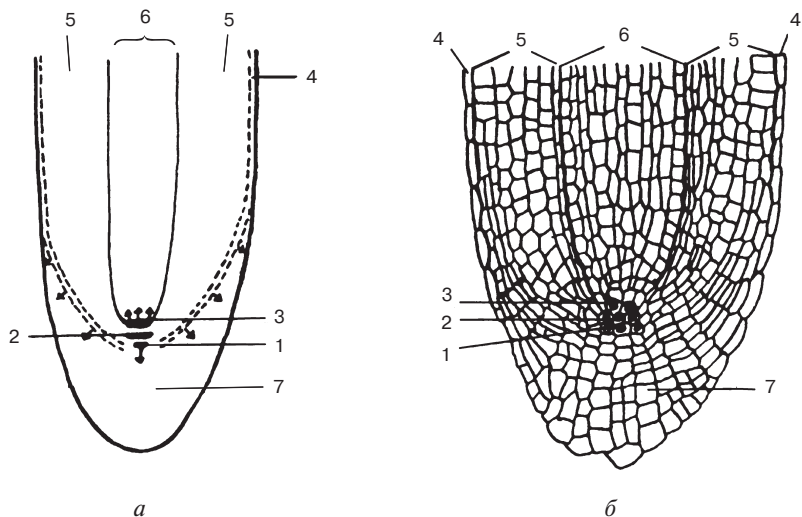


Рис. 159. Кончик корня двудольного растения на продольном срезе: *a* — схема; *б* — корешок капусты; 1 — дерматокалитроген; 2 — инициальные клетки периллемы; 3 — инициальные клетки плеромы; 4 — ризодерма; 5 — первичная кора; 6 — центральный цилиндр; 7 — корневой чехлик

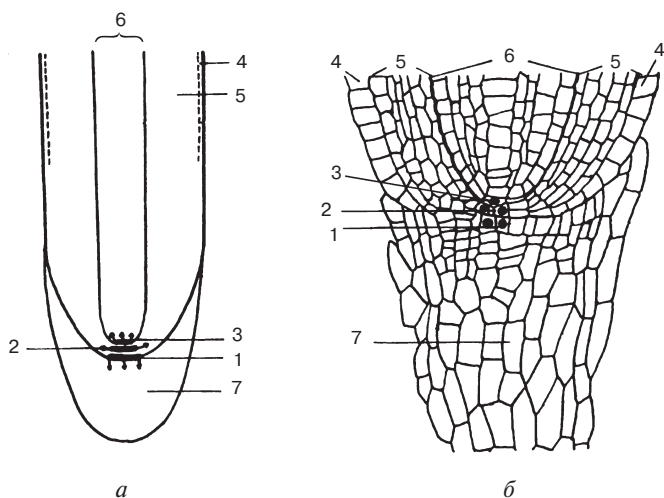


Рис. 160. Кончик корня однодольного растения на продольном срезе: *a* — схема; *б* — корешок пшеницы; 1 — калитроген; 2 — инициальные клетки периллемы; 3 — инициальные клетки плеромы; 4 — ризодерма; 5 — первичная кора; 6 — центральный цилиндр; 7 — корневой чехлик

стоген часто называют еще *дерматокалиптрогеном*. Из среднего слоя — периблемы — возникает первичная кора, из верхнего — плеромы — центральный цилиндр (рис. 159).

У многих однодольных также имеются три слоя инициалей. Однако из нижнего слоя формируется только корневой чехлик, поэтому данный гистоген называют калиптрогеном. Покровная же ткань дифференцируется из производных периблемы, которая одновременно образует и первичную кору. Центральный цилиндр, как и у двудольных, формируется из плеромы (рис. 160).

Еще одной особенностью верхушечной корневой меристемы является то, что ее инициали делятся очень редко. Они составляют так называемый *покоящийся центр*. Обычно делятся их производные — меристематические клетки. Инициали покоящегося центра начинают интенсивно делиться при неблагоприятных воздействиях и повреждениях корня, способствуя регенерации его тканей.

Корневой чехлик

Корневой чехлик представляет собой колпачок из паренхимных клеток, покрывающих верхушечные меристемы корня. Функции чехлика очень важны для роста, развития и жизнедеятельности корня.

1. Чехлик защищает меристему корня от повреждения твердыми частицами почвы. Поверхностные слои его клеток постепенно слущиваются, но толщина чехлика не уменьшается, поскольку постоянно изнутри происходит образование новых клеток.

2. Чехлик облегчает продвижение кончика корня в почве благодаря ослизнению клеток на его поверхности. Кроме того, движению корешка среди почвенных частиц способствует также тургор клеток чехлика.

3. Образование слизи на поверхности чехлика обеспечивает более тесный контакт корешка с почвенными частицами и способствует поглощению из них воды и минеральных веществ.

4. В клетках чехлика содержится много крахмала. Крахмальные зерна обычно располагаются в нижней части клеток. Считают, что они играют роль статолитов, определяющих геотропизм корня, т. е. его рост вниз.

5. Клетки, которые ослизняются и слущиваются с поверхности чехлика, выделяют органические кислоты и ферменты, способствующие растворению и расщеплению веществ в почве, и облегчают их поглощение корнями.

Корневой чехлик имеется на кончиках всех корней, растущих в почве. Его нет только у водных растений. У них на верхушке корня образуется специальный *корневой кармашек*, который защищает меристему от вымывания из клеток веществ. Если корни водных растений достигают дна водоема и углубляются в грунт, кармашек спадается и на его месте формируется корневой чехлик.

Первичное строение корня

В сформированном первичном строении корня, как и в стебле, различают покровную ткань, первичную кору и центральный цилиндр. Однако в корне граница между корой и центральным цилиндром выражена более четко, начиная еще с меристематической зоны.

Покровная ткань корня — *ризодерма*, или *эпibleма*, или *волосконосный слой*, образует корневые волоски, о которых подробно говорилось в разделе о всасывающих тканях. Ризодерма первой начинает дифференцироваться в нижней части зоны всасывания, что очень важно для развития корня и всего растения, так как волоски сразу начинают поглощать воду и минеральные вещества, подавая их в проводящую систему корня. Корневые волоски развиваются достаточно быстро — в течение 30—40 часов. Длина их в среднем от 0,15 до 8 мм, но могут достигать и 1 см (сахарная свекла). Причем корневые волоски у травянистых растений длиннее, чем у древесных. Количество волосков в пересчете на 1 мм² зависит от вида растений и влажности почвы. Самая большая плотность корневых волосков у растений, произрастающих на достаточно увлажненных почвах. У водных растений волосков мало или они вообще отсутствуют. У таких растений всасывающая поверхность возрастает за счет ветвления корней (кувшинка).

Корневые волоски создают огромную поглощающую поверхность, обеспечивая интенсивное всасывание воды и минеральных веществ. Длина волосков одного растения может достигать нескольких десятков километров. Например, у пшеницы, выращенной в оптимальных условиях, длина всех корневых волосков составила 10 000 км, общая их площадь — 400 м². Кроме всасывающей, корневые волоски выполняют закрепляющую функцию.

Как известно, корневые волоски недолговечны. Они слущиваются от трения о твердые частицы почвы и отмирают вместе с образовавшимися их клетками эпibleмы. Это происходит обычно в верхней части зоны всасывания.

Первичная кора — многослойное образование из паренхимных клеток. В корнях она более мощная, чем в стеблях. Причем у однодольных диаметр ее больше, чем у двудольных. В первичной коре различают три слоя: экзодерму, мезодерму, или коровую паренхиму, и эндодерму (рис. 161).

Экзодерма — наружная часть первичной коры, состоящая из одного или нескольких слоев плотно сомкнутых клеток, часто многогранной формы, иногда с утолщенными стенками. Под ризодермой она выполняет проводящую функцию, транспортируя воду с растворенными минеральными веществами от волосков далее по первичной коре. Когда же волосконосный слой отмирает, экзодерма становится покровной тканью. Стенки ее клеток пробковеют, она защищает корень от ме-

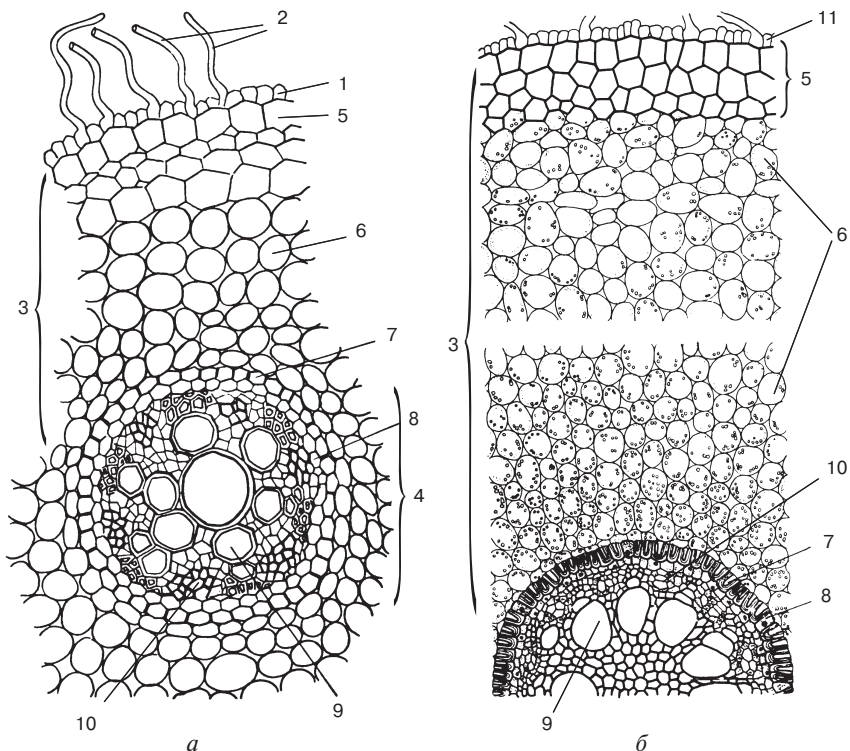


Рис. 161. Поперечный срез корня ириса: *а* — в зоне всасывания; *б* — в зоне проведения; 1 — ризодерма; 2 — корневые волоски; 3 — первичная кора; 4 — центральный цилиндр; 5 — экзодерма; 6 — мезодерма; 7 — эндодерма; 8 — перицикл; 9 — сосуды ксилемы; 10 — флоэма; 11 — остатки ризодермы после слушивания корневых волосков

ханических воздействий и проникновения микроорганизмов. Среди мертвых опробковевших клеток сохраняется некоторое количество живых. Это *пропускные клетки*, которые после потери корневых волосков обеспечивают в небольших размерах поглощающую функцию в этой части корня. У однодольных экзодерма имеет несколько слоев клеток, а у двудольных — чаще один. У некоторых растений экзодерма не выражена.

За экзодермой следует коровая паренхима — *мезодерма*. Она мощная, особенно у однодольных. Клетки в ней расположены рыхло со значительным количеством межклетников. Причем размер клеток увеличивается от периферии мезодермы к ее середине, т. е. по краям мезодермы они мельче и более плотно сомкнуты, а в середине крупнее и имеют больше межклетников (рис. 161).

В коровой паренхиме могут находиться различные вместилища, а иногда и группы механических волокон. Мезодерма осуществляет транспорт веществ в радиальном направлении. В ней могут откладываться запасные вещества, а также синтезируется ряд веществ, необходимых растению.

Заканчивается первичная кора однослойной *эндодермой*, окружающей центральный цилиндр. Вначале она состоит из живых тонкостенных, четырехугольных на поперечном срезе клеток. Ее основная функция — регуляция транспорта веществ и воды из коры в сосуды центрального цилиндра как по апопласту — системе клеточных оболочек, так и по симпласту — системе протопластов, связанных плазмодесмами. В своем развитии эндодерма проходит три стадии, усиливающие ее регуляторную функцию.

На первой стадии происходят изменения оболочек в экваториальной части радиальных клеточных стенок. Клеточные оболочки в этих местах немного утолщаются и пропитываются суберином — пробковоеют. Получаются утолщенные, непроницаемые для воды пояски, окружающие клетку по экватору. Эти пояски назвали по имени открывшего их ученого *поясками Каспари* (рис. 162). Пояски соседних клеток соприкасаются.

Вода и растворенные в ней вещества, движущиеся по апопласту первичной коры, могут пройти только до поясков, а далее, чтобы попасть

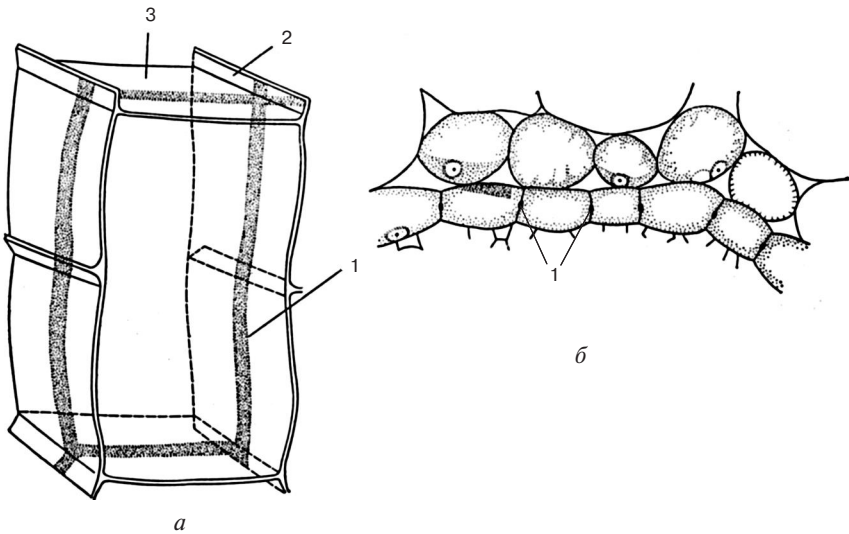


Рис. 162. Пояски Каспари в эндодерме корня: *а* — объемное изображение клетки эндодермы; *б* — поперечный срез эндодермы; 1 — пояски Каспари; 2 — продольно-радиальные стенки; 3 — поперечные стенки

в центральный цилиндр, должны перейти в симпласт, т. е. в цитоплазму клеток эндодермы через плазмалемму.

У двудольных при формировании вторичного строения корня первичная кора отмирает и слущивается. Поэтому у тех растений, у которых вторичные изменения начинаются рано, дифференцировка эндодермы заканчивается на первом этапе. При более поздних изменениях в эндодерме некоторых двудольных осуществляется второй этап дифференцировки. Он заключается в том, что на всех клеточных стенках откладывается слой, состоящий из суберина и целлюлозы, что делает клеточные оболочки непроницаемыми. Однако не все клетки подвергаются таким изменениям. Остаются пропускные клетки, расположенные против лучей ксилемы. Они имеют только пояски Каспари и продолжают осуществлять транспорт веществ из первичной коры в центральный цилиндр.

У однодольных растений, у которых отсутствуют вторичные изменения и первичная кора в корне сохраняется в течение всей их жизни, осуществляется третья стадия изменений в эндодерме. Радиальные и внутренние стенки ее клеток утолщаются и одревесневают. Одревеснению подвергаются и тонкие наружные оболочки. В результате клетки эндодермы приобретают подковообразную форму. Протопласты клеток отмирают, и эндодерма приобретает механическую функцию. Для транспорта веществ из коры в центральный цилиндр в эндодерме остаются пропускные клетки с поясками Каспари и живым протопластом, расположенные против сосудов ксилемы (рис. 163).

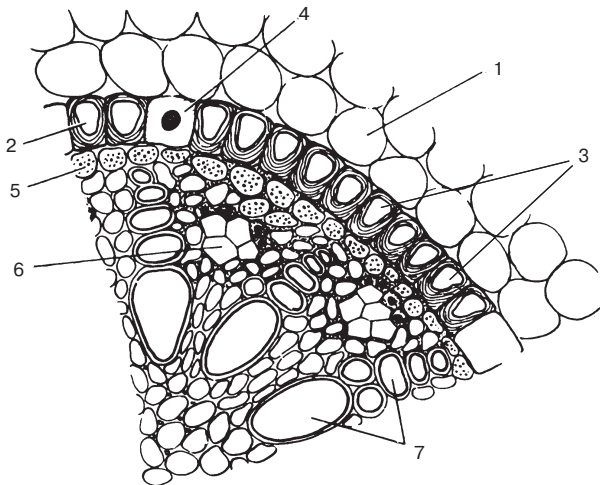


Рис. 163. Подковообразные клетки в эндодерме корня ириса: 1 — паренхимные клетки мезодермы; 2 — эндодерма; 3 — подковообразные клетки; 4 — пропускная клетка; 5 — перицикл; 6 — флоэма; 7 — ксилема

В целом первичная кора корня выполняет ряд важных функций.

1. По первичной коре осуществляется радиальный транспорт воды и минеральных веществ от корневых волосков до ксилемы и ассимиляторов от флоэмы до корневых волосков.

2. После отмирания ризодермы первичная кора (экзодерма) функционирует как покровная ткань, а поглощающая функция осуществляется лишь в небольших размерах пропускаемыми клетками.

3. В паренхиме первичной коры могут откладываться в запас питательные вещества.

4. В клетках первичной коры (мезодерма) синтезируется ряд важных для растений соединений (алкалоиды, гликозиды).

5. В первичную кору проникают гифы грибов, образуя микоризу.

Центральный цилиндр, или *стела*, корня состоит из перицикла и сложного радиального проводящего пучка.

Перицикл является наружным слоем, окружающим центральный цилиндр. Он состоит из мелких живых тонкостенных клеток. Чаще перицикл однослойный, что сокращает путь веществ от корневых волосков через первичную кору к сосудам ксилемы, но бывает и многослойный. Например, у голосеменных (гинкго, саговник), у некоторых цветковых (агава, драцена, грецкий орех, хмель). У ряда растений кольца перицикла прерываются лучами ксилемы, которые соприкасаются непосредственно с эндодермой и делят их на сегменты (злаки), что также сокращает протяженность транспорта веществ в корне до трахеальных элементов. Иногда в перицикле, обычно против лучей ксилемы, образуются вместилища выделений, что также делает его прерывистым (зонтичные). В корнях водных растений перицикл отсутствует. В старых корнях некоторые клетки этого слоя, а иногда и все, одревесневают, превращаясь в механическую ткань и выполняя опорную функцию.

Перицикл в корнях играет очень важную роль. Назовем его основные функции:

1. В перицикле закладываются боковые корни.

2. Он участвует в образовании камбия в корнях двудольных.

3. Из него в корне возникает феллоген.

4. Из перицикла формируются добавочные камбиальные кольца.

5. В перицикле закладываются добавочные почки, из которых образуется корневая поросль.

6. В перицикле образуются различные вместилища.

Центральную часть стелы корня занимает проводящий пучок, состоящий из чередующихся радиальных лучей ксилемы и флоэмы. Как известно, в радиальном пучке число лучей ксилемы и флоэмы одинаково. Количество лучей в проводящей ткани в пучках может быть различным в зависимости от вида растений. Так, у свеклы их два, у бобовых и тыквенных — четыре, у ирисов — много. Число лучей у одного и того же растения в различных его корнях может меняться в результате

их редукции. Так, у бобовых в одних корешках обнаруживаются четыре тяжа проводящих тканей, в других — три.

Проводящий пучок в корне образуется из прокамбия. Первой из всех его элементов на периферии прокамбиального тяжа дифференцируется протофлоэма, необходимая для подачи к точке роста корня ассимилятов. Затем формируется протоксилема. Образование проводящих тканей происходит центростремительно, поэтому самые крупные элементы метаксилемы оказываются в центре корня. Поскольку ксилема и флоэма — сложные ткани, в них присутствует некоторое количество паренхимы, а иногда и механические волокна.

Как правило, в корне сердцевины нет. На ее месте обычно находятся сосуды ксилемы. Однако у некоторых растений в центре корня можно видеть паренхимные клетки или механическую ткань (кукуруза, ирисы). Но это не настоящая сердцевина, так как ее клетки образуются из прокамбия, а не из основной меристемы конуса нарастания, как это происходит у стебля.

Переход от строения стебля к строению корня

Как известно, проводящие системы стебля и корня имеют существенные различия как в строении, так и в происхождении. Проводящие коллатеральные и биколлатеральные пучки стебля образуются из тяжей прокамбия и располагаются на его поперечном сечении по кругу или разбросаны беспорядочно, в то время как в корне радиальный пучок развивается из осевого тяжа прокамбия и соответственно проходит в центре органа. Кроме того, на формирование проводящей системы стебля в значительной мере влияют листья, образуя листовые следы. Несмотря на эти различия, проводящие пучки осевых органов составляют единую непрерывную систему, позволяющую беспрепятственно транспортировать вещества из корня в стебель и из стебля в корень. Дело в том, что между стеблем и корнем существует переходная зона, в пределах которой осуществляется изменение проводящей системы от стеблевого тела к корневому.

Эта зона — *гипокотиль*, или *подсемядольное колено*, которое представляет собой участок стебля от корневой шейки до места прикрепления семядоли. Переход в расположении проводящих тканей на протяжении гипокотилиа связан с изменением положения ксилемы и флоэмы относительно друг друга. Наиболее распространен следующий путь перехода, характерный для многих голосеменных и двудольных (рис. 164).

Тяжи ксилемы в коллатеральных пучках искривляются и соединяются попарно концами, на которых расположена протоксилема. Из четырех тяжей получается два. Несколько позже изменения начинаются во флоэме. Тяжи флоэмы вытягиваются в тангентальном направлении

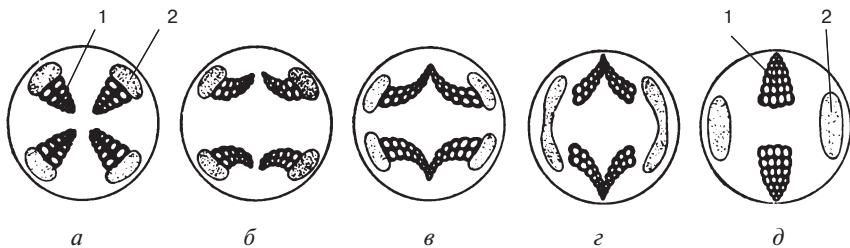


Рис. 164. Схема перехода строения проводящей системы от стебля к корню: *а* — поперечный срез центрального цилиндра стебля с коллатеральными проводящими пучками; *б, в, г* — этапы перехода строения проводящей системы стебля к корню в гипокотиле; *д* — поперечный срез центрального цилиндра корня с радиальным проводящим пучком; 1 — ксилема; 2 — флоэма

и тоже сливаются своими концами, образуя два компактных пучка, которые располагаются между двумя тяжами ксилемы каждый.

Поскольку дифференцированные ткани не могут менять своего положения в органе, переход от одного типа строения проводящей системы к другому связан с направлением развития метаксилемы из прокамбия, от которого зависит взаимное расположение ее прото- и метаэлементов.

Здесь представлен наиболее простой тип перехода, а более сложные типы характерны для однодольных, у которых проводящие пучки в корне имеют большое количество лучей проводящих тканей.

Следует учесть, что переход от стеблевого к корневому типу проводящей системы происходит только в главном корне, который развивается из зародышевого корешка семени и является продолжением стебля. Что касается боковых и придаточных корней, то в них проводящая система развивается непосредственно из осевого тяжа прокамбия.

Заложение и развитие боковых корней

У большинства растений боковые корни закладываются в перицикле в проводящей зоне. Это имеет определенное биологическое значение для растений. При образовании корневых зачатков на корнях возникают бугорки. Если бы это происходило в зоне всасывания, то удлинился бы путь веществ от корневых волосков до центрального цилиндра. Заложение же боковых корешков в проводящей зоне не мешает процессу всасывания и радиальному транспорту веществ. Эндогенное ветвление корней защищает также их зачатки на начальных этапах развития от соприкосновения с почвой.

Образование боковых корней в перицикле имеет определенную локализацию. Чаще боковые корешки дифференцируются в перицикле

против лучей ксилемы, а у некоторых растений (злаки, зонтичные) — против лучей флоэмы. В обоих случаях растения имеют столько рядов боковых корней, сколько лучей ксилемы (или флоэмы) в радиальном проводящем пучке. У растений, имеющих по два луча проводящих тканей, боковые корешки закладываются между лучами ксилемы и флоэмы, т. е. получаются два ряда боковых корней.

Процесс начинается с деления нескольких клеток перикарпа сначала перпендикулярно, а затем параллельно поверхности, что приводит к возникновению небольшого бугорка. В зачатке формируется конус нарастания будущего бокового корешка. Одновременно делятся клетки эндодермы, примыкающие к формирующемуся зачатку, а иногда и ближайшие слои коровой паренхимы. Из них образуется *кармашек*, помогающий зачаточному корешку пробиться через достаточно мощную первичную кору главного корня. Кармашек действует не только механически, раздвигая клетки коры, но и воздействует на нее с помощью ферментов, которые расщепляют клеточные оболочки и тем самым облегчают продвижение бокового корешка. Когда он выходит наружу, кармашек спадает с его кончика (рис. 165).

В корневом зачатке формируются все анатомические структуры и связываются с соответствующими структурами главного корня. Этому способствует перикарп, клетки которого делятся и дифференцируются в элементы проводящих тканей и паренхимы и связывают проводящие системы обеих корней. Корневой чехлик также формируется на кончике зачатка и после разрыва кармашка начинает выполнять свои функции.

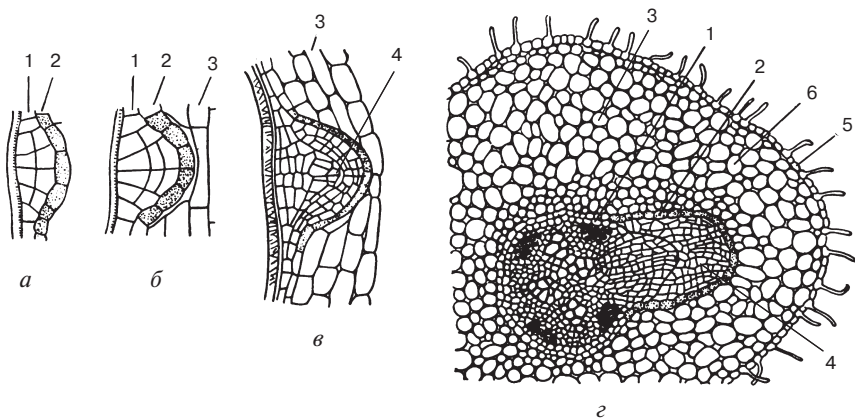


Рис. 165. Заложение и развитие бокового корня: *а, б, в* — последовательные этапы развития бокового корешка; *г* — зачаток бокового корешка на поперечном срезе корня подсолнечника; *1* — перикарп; *2* — эндодерма; *3* — паренхима первичной коры; *4* — конус нарастания зачаточного корешка; *5* — эпиблема; *6* — первичная кора

Боковые корни, как правило, закладываются в перицикле при первичном строении корня. Однако случается, что корень ветвится и при вторичном строении. В таких случаях корневые зачатки образуются в различных живых тканях корня: в камбиальной зоне против паренхимных лучей, в феллогене и др.

Не все корневые зачатки выходят наружу, достигают полного развития и превращаются в боковые корни. Некоторые из них отмирают, а другие задерживаются в своем развитии и превращаются в спящие. Последние могут продолжать рост еще долгое время.

Вторичное строение корня

У папоротников и однодольных первичное строение сохраняется у корней на всю жизнь. У голосеменных и двудольных оно сменяется вторичным строением, которое можно наблюдать в проводящей зоне.

Изначально в корнях двудольных камбия нет. Он возникает перед вторичными изменениями и формирует их. Камбий закладывается дугами под лучами первичной флоэмы, образуется из расположенной там паренхимы. При этом ее клетки вытягиваются и делятся тангентальными перегородками. Поскольку центр корня занимает первичная ксилема, камбиальная дуга оказывается между ксилемой и флоэмой. К первой она обращена своей выпуклой стороной, ко второй — вогнутой. Далее камбиальные дуги удлиняются вдоль лучей ксилемы, доходя до перицикла. Клетки перицикла также начинают делиться, образуя камбий. Камбиальное кольцо замыкается, однако форма его оказывается лопастной (рис. 166).

Камбиальные клетки начинают работать в дугах под лучами флоэмы еще до замыкания полного кольца. Как обычно, вторичной древесины образуется больше, чем луба, и камбиальное кольцо постепенно выпрямляется. Понятно, что оно неоднородно по происхождению: одни его участки возникли из паренхимы проводящего пучка, другие — из перицикла. Функционируют эти участки также по-разному: производные паренхимы образуют элементы вторичного луба и вторичной древесины, а производные перицикла — паренхимную ткань. Иными словами, меристема, образованная из паренхимы, работает как пучковый камбий, а образованная из перицикла, — как межпучковый.

В центре корня остается первичная ксилема. Тяжи паренхимы идут от лучей первичной ксилемы, рассекая вторичную древесину и вторичный луб. Они аналогичны сердцевинным лучам стебля, но, поскольку в корнях нет сердцевины, здесь их называют паренхимными лучами. *Паренхимные лучи*, которые тянутся от первичной ксилемы, называют первичными. Но образуются и вторичные лучи. Они короче и уже первичных и проходят во вторичной древесине и лубе. В связи с тем, что первичные паренхимные лучи достаточно широкие, в корне при

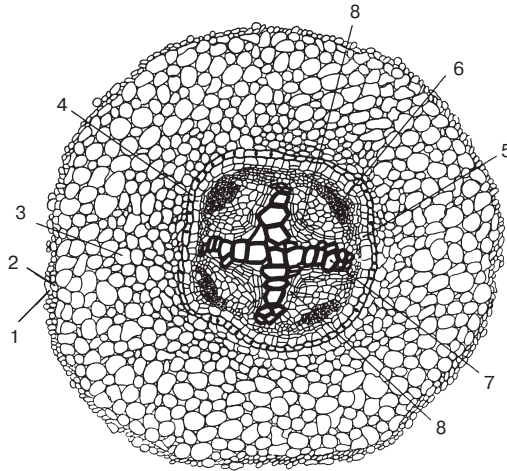


Рис. 166. Заложение камбия в корне двудольных (конские бобы):
 1 — эпibleма; 2 — экзодерма; 3 — мезодерма; 4 — эндодерма; 5 — перицикл;
 6 — флоэма; 7 — ксилема; 8 — формирующийся камбий

вторичных изменениях образуется пучковое строение. Причем возникшие пучки являются коллатеральными и открытыми (рис. 167).

Первичная флоэма при формировании вторичной структуры корня оттесняется вторичным лубом далеко на периферию, где теряет свою функцию и сплющивается. В корнях в результате сезонных изменений образуются годовые кольца, но они более узкие, чем в стеблях, и границы между ними выражены слабо.

В формировании вторичного строения корня принимает участие не только камбий, образующий луб и древесину, но и пробковый камбий.

Еще в процессе формирования камбиальных дуг перицикл вычленяет наружу, в сторону первичной коры, кольцо феллогена, который образует перидерму. Первичная кора, изолированная слоем непроницаемой пробки от проводящих тканей, отмирает и под давлением разрастающейся древесины трескается и сбрасывается. Поэтому первичная кора во вторичном строении корня отсутствует. Вместо нее под перидермой может находиться лубяная паренхима, а также паренхима, которую образует феллоген до формирования им перидермы. У старых корней перидерма может заменяться коркой.

Вторичное строение корня отличается от такового стебля целым рядом особенностей.

1. В корне более широкопросветные и тонкостенные элементы вторичной ксилемы и расположены они более плотно.

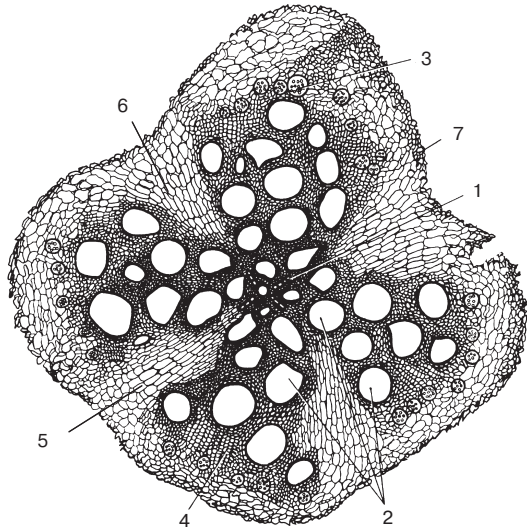


Рис. 167. Вторичное строение корня тыквы:

1 — первичная ксилема; 2 — вторичная ксилема; 3 — вторичная флоэма; 4 — пучковый камбий; 5 — межпучковый камбий; 6 — паренхимные лучи; 7 — перидерма

2. Клетки паренхимы корня более крупные, а состоящие из них паренхимные лучи значительно шире сердцевинных лучей стебля.

3. В корнях мало механической ткани.

4. В корнях отсутствует первичная кора.

5. Годичные кольца тоньше и выражены нечетко.

6. Сосуды в корнях редко закупориваются тиллами.

Различия в анатомическом строении основных осевых органов растений — стебля и корня объясняются тем, что они выполняют разные функции, а также существованием их в различных средах — воздушной и почвенной.

Вторичные изменения в корнях однодольных

Корни однодольных, как и их стебли, сохраняют первичное строение в течение всей жизни. При этом с возрастом происходит склерификация паренхимы, усиливающая механическую прочность растений. Однако у ряда древесных однодольных, у которых происходит утолщение стебля, растет в толщину и корень. В корне, как и в стебле, это происходит за счет работы добавочных камбиальных колец, формирующихся чаще из перицикла, реже — из паренхимных клеток первич-

ной коры (драцена, юкка). При этом первое добавочное камбиальное кольцо центростремительно откладывает много паренхимы и закрытые проводящие пучки, а наружу — новое камбиальное кольцо, которое работает в том же режиме. Сверху такой корень покрывается перидермой, а иногда позже формируется корка.

Метаморфозы корней

Видоизменения, или *метаморфозы*, корней происходят обычно в связи с приспособлением растений к условиям окружающей среды или с усилением какой-нибудь одной из его функций, например запасающей. При этом структура корня значительно изменяется. Однако, несмотря на все изменения во внешнем и внутреннем строении, у корня всегда остается стела с радиальным проводящим пучком в центре.

Утолщенные запасающие корни образуются в случае сильного развития запасающей функции. При этом в корнях формируется большое количество запасающей ткани, и они утолщаются. Утолщаться могут главный корень, боковые и придаточные корни. При утолщении главного корня, вместе с ним обычно и гипокотилия, а часто и укороченного стебля, образуются *корнеплоды* (морковь, свекла, редис, репа), при утолщении боковых и придаточных корней — *корневые клубни* (георгины). Все запасающие корни характеризуются наличием большого количества паренхимы, в клетках которой накапливаются питательные вещества (крахмал, инулин, сахара, слизи), тонкостенных, расположенных диффузно элементов ксилемы со слабо одревесневшими стенками или совсем неодревесневшими, отсутствием механических тканей. Сверху утолщенные корни покрыты перидермой.

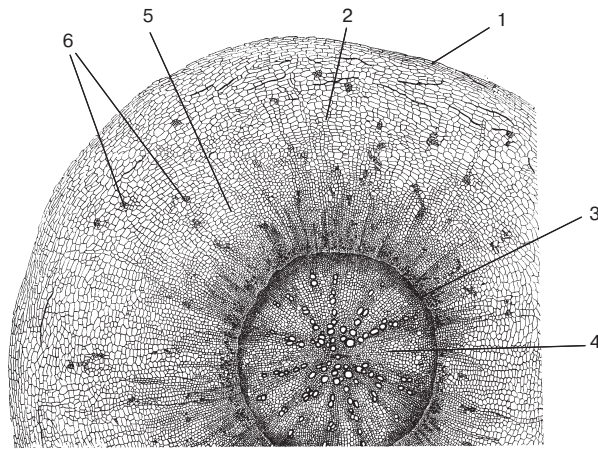
Корнеплоды в зависимости от места развития и происхождения запасающей паренхимы делят на три группы.

1. Запасающая паренхима в основном сосредоточена во вторичном лубе. У таких растений в корнях диаметр луба велик и превышает вторичную древесину (морковь, петрушка) (рис. 168).

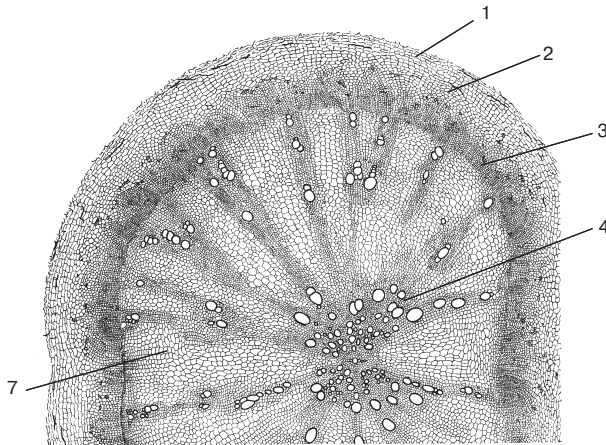
2. Запасающая паренхима находится во вторичной древесине, в то время как луб представлен тонким слоем (редиска, редька, репа) (рис. 168).

3. Запасающая ткань образуется в результате деятельности добавочных камбиальных колец. Такое строение характерно для корнеплодов свеклы (рис. 169).

Корень свеклы при первичном строении имеет по два луча ксилемы и флоэмы в проводящем пучке. У него рано формируется вторичное строение, при котором образуются два открытых коллатеральных пучка с двумя широкими паренхимными лучами. При этом камбиальное кольцо как в пучках, так и в паренхимных лучах рано прекращает свою работу. В то же время начинают тангентально делиться клетки



a



б

Рис. 168. Строение корнеплодов:

a — моркови; *б* — редьки; 1 — перидерма; 2 — вторичная флоэма; 3 — камбий; 4 — вторичная ксилема; 5 — запасаящая паренхима во вторичной флоэме; 6 — эфиромасличные каналы; 7 — запасаящая паренхима во вторичной ксилеме

перицикла, превращаясь в меристематическую ткань. Наружный слой ее дифференцируется в феллоген, а внутренний — в добавочное камбиальное кольцо. Добавочный камбий внутрь откладывает закрытые коллатеральные пучки и много паренхимы между ними, а наружу вычленяет новое камбиальное кольцо, которое функционирует таким

же образом. Подобных колец у свеклы может образоваться до 9—11, но обычно работают 4—5. Периферические кольца иногда образуют только паренхиму, а некоторые совсем не работают (рис. 169). В вакуолях паренхимных клеток свеклы накапливается сахароза.

У некоторых растений корни утолщаются за счет развития паренхимы в первичной коре (чистяк), а иногда в первичной коре и сердцевине. У многих болотных растений корни утолщены, но это связано не с отложением питательных веществ, а с развитием в первичной коре аэренхимы.

Воздушные корни образуются у некоторых тропических растений (орхидные, ароидные). Они характерны для *эпифитов* — растений, которые используют стволы и ветви деревьев для прикрепления. Их корни свободно висят в воздухе.

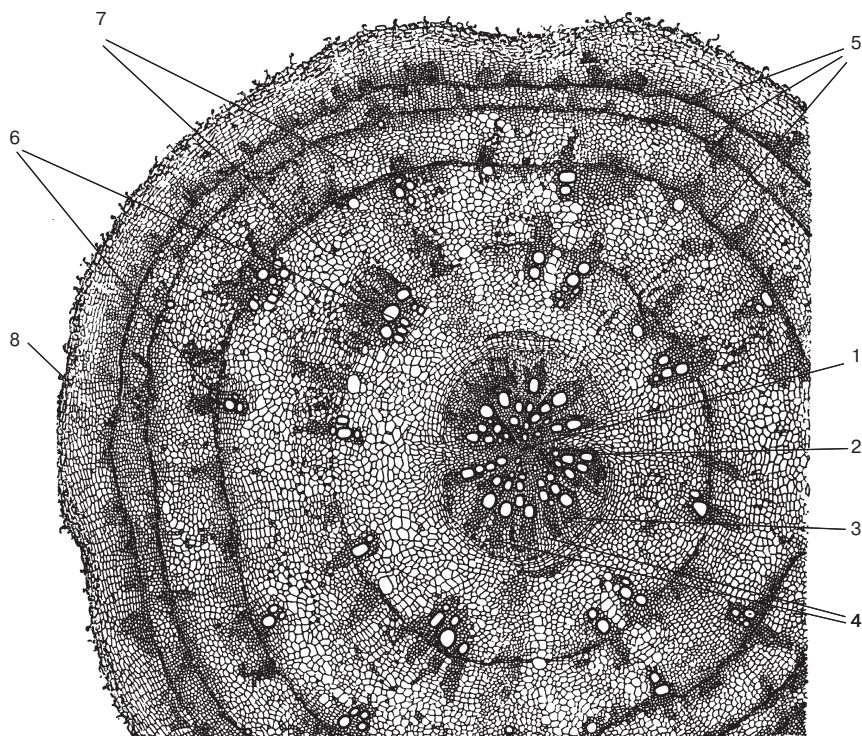


Рис. 169. Поперечный срез корнеплода свеклы:
 1 — первичная ксилема; 2 — вторичная ксилема; 3 — вторичная флоэма; 4 — паренхимные лучи; 5 — добавочные камбиальные кольца; 6 — коллатеральные проводящие пучки, образованные камбиальными кольцами; 7 — запасочная паренхима, образованная добавочными камбиальными кольцами; 8 — перидерма

Сверху воздушные корни покрыты многослойной покровной тканью *веламеном*, который защищает их от высыхания и перегрева. Он состоит из мертвых клеток, имеющих поры и спиральные утолщения, препятствующие их смятию. Воздушные корни с помощью веламена поглощают воду из воздуха, но не осмотически, как обычные корни, а капиллярным путем. Капилляры образуют поры, открывающиеся наружу, и тончайшие межклетники. По ним вода доходит до экзодермы, расположенной под веламеном. Стенки клеток экзодермы мертвые, опробковевшие. Среди мертвых имеются живые *пропускные клетки*, которые проводят воду в глубь коры. Пропускные клетки наружного слоя экзодермы покрыты особыми *кроющими клетками* веламена. Эти клетки имеют форму пирамидок, основания которых примыкают к пропускным клеткам, а вершины направлены в сторону веламена.

За экзодермой находится коровая паренхима, клетки которой содержат хлоропласты и осуществляется фотосинтез, так как веламен хорошо пропускает свет. Заканчивается первичная кора типичной эндодермой из подковообразных мертвых клеток, среди которых имеются пропускные. Глубже расположен обычный для корня центральный цилиндр, окруженный перициклом и содержащий сложный радиальный проводящий пучок (рис. 170).

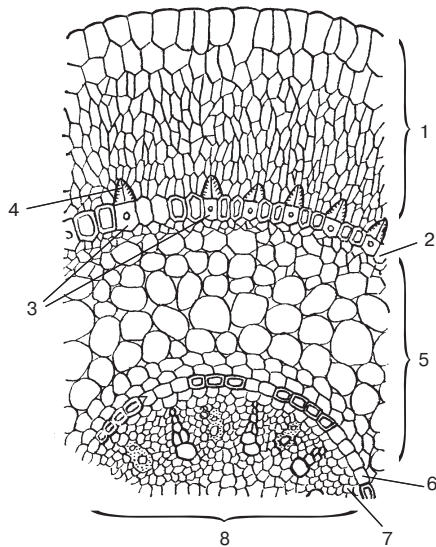


Рис. 170. Строение воздушного корня (поперечный срез корня орхидеи): 1 — веламен; 2 — экзодерма; 3 — пропускные клетки экзодермы; 4 — кроющие клетки; 5 — коровая паренхима; 6 — эндодерма; 7 — перицикл; 8 — центральный цилиндр со сложным радиальным проводящим пучком

Микориза

Микориза — симбиоз грибов с корнями растений. Обычно она возникает в зоне всасывания. Гифы гриба могут оплетать корень снаружи — *эктомикориза* или проникать в клетки коры корня — *эндомикориза*. Иногда сочетаются оба типа микоризы (рис. 171).

Корни с эктомикоризой не имеют волосков, их заменяют гифы гриба, которые остаются снаружи и по внешнему виду похожи на корневые волоски. В первичной коре гифы распространяются по межклетникам, иногда доходя до эндодермы. Микориза задерживает рост корней, но на кончике главного корня она не образуется, и он продолжает нормально расти в длину.

Гифы эндомикоризных грибов развиваются внутри клеток коры, а иногда и ризодермы, но корневые волоски при этом образуются и функционируют нормально. Грибы получают от растений органические вещества, образованные в процессе фотосинтеза. Растениям также выгоден симбиоз с грибами.

1. Гифы гриба образуют большую поглощающую поверхность и обеспечивают растение минеральными веществами даже в обедненных ими почвах.

2. Грибы, как сапротрофы, разлагают органические остатки и минерализуют их, улучшая снабжение растений минеральными элементами и прежде всего азотом и фосфором. Иными словами, микоризные грибы улучшают минеральное питание растений.

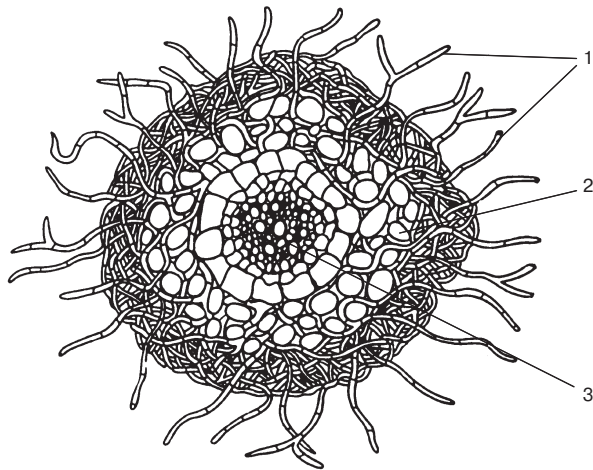


Рис. 171. Микориза на корнях дуба:

1 — гифы гриба; 2 — мицелий гриба в первичной коре корня; 3 — центральный цилиндр корня

3. Грибы способствуют повышению концентрации клеточного сока растений, во-первых, за счет поглощения минеральных веществ из почвы, во-вторых, выделяя в растительную клетку гидролитические ферменты, усиливают расщепление крахмала до сахаров, часть которых поступает в вакуоль. В результате возрастают осмотическое давление и сосущая сила клеток корней, а следовательно, и поглощение ими воды, т. е. микориза улучшает водоснабжение растений.

4. Микориза защищает корни растений от проникновения патогенов, вырабатывая антибиотические вещества.

Благодаря пользе, которую растения имеют от симбиоза с грибами, микориза широко распространилась в природе. Более 70 % голосеменных и покрытосеменных и 60 % высших споровых растений имеют микоризу. Не образуют ее растения некоторых семейств (крестоцветные, осоковые, маковые, крапивные и др.), отсутствует она и у мхов.

Каждый вид растений приспособлен ко взаимодействию с определенным видом гриба. Отсутствие микоризы у многих растений тормозит их рост и развитие.

У корней растений встречаются и другие виды симбиоза. Так, у бобовых на корнях образуются *клубеньки*. Это проявление симбиоза корней с азотфиксирующими бактериями из рода *Rhizobium*. Бактерии через корневые волоски проникают в паренхиму первичной коры и вызывают там активное деление клеток, что приводит к появлению на корнях вздутий-клубеньков. Бактерии внедряются в клетки и образуют там бактериоиды, которые в десятки раз крупнее исходных бактерий. Группу клеток, внутри которых содержатся бактериоиды, называют *бактероидной тканью* (рис. 172). Сверху клубеньки покрыты перидермой. Под ней в паренхиме располагаются проводящие пучки, связанные с проводящей системой корня.

Клубеньковые бактерии способны усваивать атмосферный азот только при взаимодействии с растением и использовании его органических веществ. Фиксированный азот включается в аминокислоты, которые поступают в растение.

Работа клубеньковых бактерий эффективна. Бактерии-симбионты расходуют на фиксацию 1 г атмосферного азота всего 3—4 г углеводов, в то время как живущие свободно азотфиксаторы затрачивают на усвоение того же количества азота 50—100 г углеводов. Однако не все клубеньковые бактерии работают одинаково интенсивно. Наибольшая активность характерна для бактерий в крупных клубеньках, расположенных на главном корне.

Клубеньковые бактерии обеспечивают азотом растения даже на почвах бедных его доступными формами. После отмирания бобовых растений или их частей почва обогащается доступным азотом. Среди представителей семейства бобовых далеко не все имеют клубеньки,

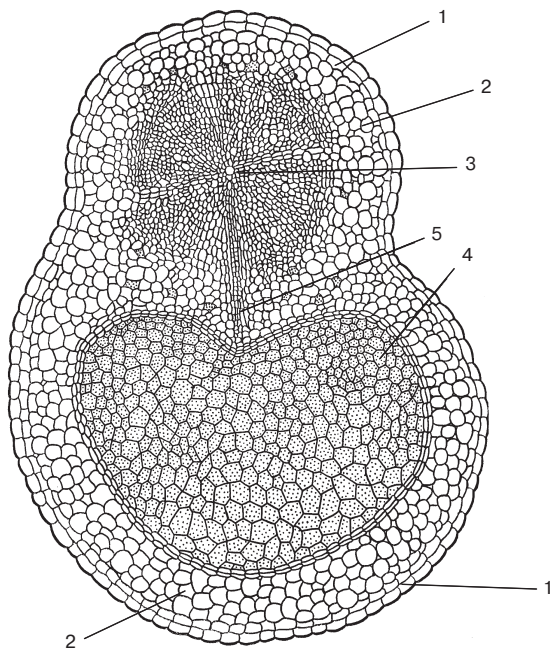


Рис. 172. Поперечный срез корня люпина с клубеньком:
 1 — перидерма; 2 — первичная кора; 3 — центральный цилиндр; 4 — бактериоидная ткань; 5 — проводящий пучок, идущий от центрального цилиндра к клубеньку

а лишь не более 10 %. При этом они различаются по интенсивности фиксации азота.

Клубеньки с азотфиксирующими бактериями встречаются не только на корнях бобовых, но и некоторых других растений (ольха, лох, облепиха).

Контрольные вопросы и задания

1. Что определило возникновение у растений органов? Какие из вегетативных органов относят к основным?
2. Перечислите особенности стебля и его функции.
3. Расскажите, как развивались представления о строении точки роста побега и формировании из нее всех его тканей и органов.
4. Каков общий план первичного строения стебля?
5. Сравните первичное строение стебля двудольных и однодольных растений.

6. Расскажите о стелярной теории и эволюции стел стебля.
7. Как в конусе нарастания стебля закладывается прокамбий?
8. Что вы знаете о типах заложения прокамбия у двудольных? Как они связаны со строением стеблей?
9. Расскажите о работе камбия в стебле двудольных. Что такое камбиальная зона?
10. Что вы знаете о вторичном строении стебля травянистых растений?
11. Расскажите о строении стебля древесных двудольных.
12. Расскажите о составе вторичного луба и вторичной древесины.
13. Какие сезонные и возрастные изменения происходят во вторичном лубе и вторичной древесине?
14. Сравните вторичное строение хвойных и древесных двудольных.
15. Какие вы знаете атипичные формы вторичного прироста у двудольных?
16. Расскажите о строении видоизмененных стеблей. Что может быть причиной возникновения видоизменений?
17. Как отражается окружающая среда на строении стеблей водных растений?
18. Расскажите об особенностях листа и его взаимосвязях со стеблем.
19. Как происходит заложение и развитие листа?
20. Какое строение имеет пластинка листа?
21. Расскажите о типах мезофилла.
22. Что вы знаете о проводящей системе листа?
23. Как влияют на строение пластинки листа факторы внешней среды (свет, температура, вода, положение на растении)?
24. Расскажите о строении хвои в связи с приспособлением ее к перенесению зимних условий.
25. Что такое листопад? Каково его значение? В чем заключается подготовка растений в опаданию листьев?
26. Сравните особенности и функции корня и стебля.
27. Охарактеризуйте вертикальные зоны корня и расскажите о его конусе нарастания.
28. Расскажите о первичном строении корня.
29. Как происходит переход проводящей системы от стеблевого типа к корневому?
30. Как происходит заложение и развитие боковых корней?
31. Дайте характеристику вторичному строению корня двудольных и сравните его с таковым стебля.
32. Что вы знаете о вторичных изменениях в корнях однодольных?
33. Расскажите о метаморфозе корней.
34. Что вы знаете о микоризе?

Тесты для самоконтроля

1. Согласно теории гистогенов, периблема дает начало:
 - а) эпидерме;
 - б) центральному цилиндру;
 - в) первичной коре;
 - г) сердцевине.
2. Крахмалоносное влагалище стеблей некоторых растений — это видоизменение:
 - а) эпидермы;
 - б) эндодермы;
 - в) экзодермы;
 - г) перидермы.
3. Непучковый тип строения стебля возникает вследствие отложения проводящих тканей:
 - а) одним кольцом камбия;
 - б) пучковым и межпучковым камбием;
 - в) только пучковым камбием;
 - г) пучковым и межпучковым камбием, но при условии, что межпучковый камбий формирует мелкие пучки в широких сердцевинных лучах.
4. Вторичное утолщение у лиан достигается за счет:
 - а) разрастания древесины;
 - б) разрастания луба;
 - в) рассечения луба паренхимой;
 - г) рассечения древесины паренхимой.
5. Лист хвойных содержит:
 - а) столбчатый мезофилл;
 - б) губчатый мезофилл;
 - в) водоносную ткань;
 - г) недифференцированный мезофилл.
6. Листья водных растений имеют:
 - а) толстую кутикулу;
 - б) фотосинтезирующую эпидерму;
 - в) развитую аэренхиму;
 - г) развитую водозапасающую ткань.
7. Корень ветвится:
 - а) эндогенно;
 - б) мезогенно;
 - в) экзогенно;
 - г) по-разному.
8. Корни растений, выращенных в водной среде, отличаются:
 - а) отсутствием корневых волосков;
 - б) более ранним развитием корневых волосков;

- в) наличием корневых волосков на всем протяжении корня;
 - г) формой корневых волосков.
9. Отложение запасных питательных веществ в корнеплодах моркови происходит:
- а) за счет добавочных камбиальных колец;
 - б) в центральном цилиндре;
 - в) в лубе;
 - г) в перидерме.

Список литературы

- 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.
- Лотова 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.
- Стеблянко М.І., Гончарова К.Д., Закорко Н.Г. Ботаніка: Анатомія і морфологія рослин: Навч. посіб./За ред. М.І. Стеблянко. — К.: Вища шк., 1995. — 384 с.
- Эзу К. Анатомия семенных растений: В 2 кн. / Пер. с англ. — М.: Мир, 1980.

Ключ к тестам

	№ теста									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Раздел 1	в, г	б	в	а	б, в	а	а	а, г	б	—
Раздел 2	б	в	а	г	в	в	г	а	в	г
Раздел 3	в	б	а, б	в, г	г	б, в	а	а	в	—

Содержание

Список сокращений	3
От авторов	4
Введение	5
Общая характеристика анатомии растений.....	5
Методы исследования анатомии растений	6
Из истории анатомии растений	7
Значение анатомии растений и ее связь с другими науками	10
Контрольные вопросы и задания.....	10
Раздел 1. Растительная клетка	11
Основные отличия растительной клетки от животной.....	11
Форма и размер растительных клеток	12
Состав растительной клетки	14
Протопласт	16
Физико-химические свойства протопласта	16
Химический состав протопласта	17
Цитоплазма	19
Матрикс цитоплазмы, или цитозоль.....	20
Клеточные органеллы	21
Мембранные органеллы	21
Плазмалемма.....	22
Тонопласт.....	23
Эндоплазматическая сеть	24
Плазмодесмы	25
Движение цитоплазмы	26
Корпускулярные органеллы	27
Пластиды	27
Хлоропласты	27
Хромопласты.....	34
Лейкопласты	35
Взаимопревращение пластид	36
Митохондрии	37
Лизосомы	39
Аппарат Гольджи	40
Концепция эндомембран	43
Рибосомы	44
Микротельца (микрочастицы)	46
Ядро	48
Деление ядра и клетки	52
Продукты жизнедеятельности протопласта	60
Запасные питательные вещества.....	60
Вакуоли и клеточный сок	64
Осмотические свойства растительной клетки	65
Плазмолиз	68
Состав клеточного сока	69

Функции вакуолей	73
Клеточная оболочка.....	73
Состав клеточной оболочки	74
Структура клеточной оболочки.....	76
Образование и рост клеточной оболочки	80
Поры.....	81
Физико-химические видоизменения клеточной оболочки	82
Мацерация	85
Образование межклетников	85
Продолжительность жизни клетки	86
Контрольные вопросы и задания.....	87
Тесты для самоконтроля	88
Раздел 2. Ткани	90
Образовательные ткани, или меристемы	92
Покровные ткани	94
Механические ткани	103
Ассимилирующие, или фотосинтезирующие, ткани	106
Поглощающие ткани.....	107
Запасающие ткани.....	111
Проводящие ткани	113
Выделительные ткани	128
Система проветривания	140
Основная паренхима	142
Проводящие пучки	143
Контрольные вопросы и задания.....	148
Тесты для самоконтроля	148
Раздел 3. Вегетативные органы	150
Стебель.....	150
Конус нарастания стебля.....	151
Первичное строение стебля.....	157
Общий план строения стебля	157
Особенности первичного строения стебля двудольных и однодольных растений.....	159
Стелярная теория.....	160
Вторичное строение стеблей двудольных	162
Происхождение прокамбия.....	162
Типы заложения прокамбия и особенности строения стеблей.....	163
Работа камбия	165
Вторичное строение стеблей травянистых растений.....	168
Строение стебля древесных растений	169
Строение стеблей хвойных пород	180
Атипичное вторичное утолщение у двудольных	183
Вторичные изменения в стеблях однодольных	185
Строение видоизмененных стеблей	186
Стебли водных растений	189
Лист.....	191
Развитие листа	191
Строение пластинки листа	195

Влияние факторов окружающей среды на строение пластинки листа	204
Листья растений засушливых мест	206
Листопад.....	213
Корень.....	215
Зоны корня.....	216
Конус нарастания корня.....	218
Корневой чехлик.....	220
Первичное строение корня.....	221
Переход от строения стебля к строению корня	226
Заложение и развитие боковых корней.....	227
Вторичное строение корня	229
Вторичные изменения в корнях однодольных	231
Метаморфозы корней	232
Микориза	236
Контрольные вопросы и задания.....	238
Тесты для самоконтроля	240
Список литературы.....	242
Ключ к тестам	242

Навчальне видання

Красільнікова Лариса Олексіївна
Садовниченко Юрій Олександрович

АНАТОМІЯ РОСЛИН
Рослинна клітина, тканини, вегетативні органи

(російською мовою)

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

ISBN 966-8536-13-4



Редактор *С.А. Пашинська*
Дизайн обкладинки *Г.В. Мартиняка*
Комп'ютерна верстка *О.А. Федосєєвої*
Коректор *М.М. Поточняк*

Підписано до друку 1.10.2004 р. Формат 60×90/16. Папір офсетний.
Гарнітура NewtonС. Друк офсетний. Ум. друк. арк. 15,25.
Обл.-вид. арк. 14,3. Тираж 500 прим.
Вид. № 12. Зам. № 425.

Видавництво «Колорит».
Україна, 61072, м. Харків, вул. 23-го Серпня, 56.
Тел.: (057) 757-99-47, 717-51-95, (0572) 54-65-65.
E-mail: edit@colorit.com.ua
Свідоцтво про держреєстрацію ДК № 1490 від 10.09.2003 р.

Віддруковано у ТОВ «Колорит».
Україна, 61072, м. Харків, вул. 23-го Серпня, 56.
Тел. (057) 717-51-95, факс (057) 717-54-55.

Красільнікова Л.О., Садовниченко Ю.О.
К 78 Анатомія рослин. Рослинна клітина, тканини, вегетативні органи: Навч. посіб. — Х.: Колорит, 2004. — 245 с.: іл. — (російською мовою).
ISBN 966-8536-13-4.

Навчальний посібник охоплює широке коло питань анатомії рослин — будову клітини, тканин та вегетативних органів. Вивчаються закономірності їх будови, зв'язок структурних елементів з їх функціями. Процес формування анатомічних структур рослин розглядається в онтогенезі та еволюційному розвитку з урахуванням впливу факторів зовнішнього середовища.

Видання призначається для студентів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів, учителів біології, широкого кола спеціалістів-біологів.

ББК 28.56

У видавництві «Колорит»

*у 2004 р. вийшли у світ навчальні посібники
для студентів вищих навчальних закладів,
рекомендовані Міністерством освіти і науки України:*

В.Я. Шевченко. Композиція плаката

В.Є. Христенко. Техніки авторського друку:
офорт, літографія, дереворит та лінорит,
шовкотрафаретний друк

Готуються до друку такі видання:

В.В. Россихин. Биотехнология: введение
в науку будущего

В.І. Лесняк. Вступ у графічний дизайн

З питань придбання звертатися за адресою:

Україна, 61072, м. Харків, вул. 23-го Серпня, 56

Тел.: (057) 757-99-47 (редакція),
(0572) 54-65-65 (відділ реалізації)

E-mail: edit@colorit.com.ua