

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ

Г.Д. Дымина, В.А.Черемушкина

**ПРАКТИКУМ ПО АНАТОМИИ И МОРФОЛОГИИ
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ**

(для студентов заочного обучения ЕГФ
педагогических университетов и институтов)

Утверждено Редакционно-издательским Советом НГПУ
в качестве учебно-методического пособия

НОВОСИБИРСК, 2003

УДК: 581.8+581.4 (076.5)
ББК 28.56я73-4
Д 881

Рецензенты:

кандидат биологических наук, доцент
С.А. Гижницкая,
кандидат педагогических наук, доцент
Л.Н. Сивохина

Научный редактор:

доктор биологических наук, профессор
Ж.Ф. Пивоварова

Дымина Г.Д., Черемушкина В.А.

Д 881 **Практикум по анатомии и морфологии высших растений**
(Для студентов заочного обучения естественно-географических и биологических факультетов педагогических университетов и институтов). – Новосибирск: Изд-во Новосибирского государственного педагогического университета. – 2003. – 130 с.

С учетом современных достижений ботаники приводятся основные закономерности анатомо-морфологического строения высших растений, сложившиеся в процессе освоения ими наземной среды обитания. Представлена необходимая теоретическая информация о строении вегетативных и генеративных органов растений, а также практические задания для ее усвоения.

Пособие рассчитано на студентов-заочников педагогических вузов, изучающих ботанику, также может быть полезно студентам очного обучения и учителям биологии для углубленного изучения ботаники на уроках и при внеклассной работе.

УДК: 581.8+581.4 (076.5)
ББК 28.56я73-4

ВВЕДЕНИЕ

Морфологическое и анатомическое строение растений очень разнообразно. Оно отражает определенные исторические этапы их эволюционного развития и многочисленные адаптации к жизни в наземных условиях обитания. Знакомство с основными закономерностями анатомо-морфологического строения высших (в основном семенных) растений в связи с выполняемыми ими функциями и составляет цель настоящего практикума.

Он рассчитан на студентов заочного обучения, но может быть использован студентами очного отделения. Практикум составлен с учетом материалов (микропрепаратов, гербарных коллекций), имеющихся на кафедре ботаники и экологии НГПУ. Объем практикума немного больше, чем отводимое на него число часов, что дает возможность некоторого выбора по желанию студентов и преподавателей.

По каждой теме приводится минимум необходимой теоретической информации (основные понятия и термины). Даются задания по ее выполнению, тест для проверки усвоения материала и советы по проведению работ в межсессионный период для расширения, углубления и закрепления знаний по предмету.

Методика работы с анатомическими препаратами. Анатомические исследования обычно проводятся с использованием микроскопа. Во избежание порчи (раздавливания) микропрепаратов следует помнить главные правила работы с ним. Сначала объект рассматривается при малом увеличении, которое устанавливается с помощью макровинта. При этом объектив находится над микропрепаратом на расстоянии примерно 1 см. Перевод на большое увеличение осуществляется путем поворота револьвера микроскопа без предварительного поднятия объектива. Резкость на большом увеличении устанавливается только медленным, осторожным поворотом макровинта. Объектив большого увеличения находится при этом на очень близком расстоянии от микропрепарата. При работе макровинтом, а также при длительном однонаправленном вращении макровинта он легко может быть раздавлен. Убирать препарат можно только из-под малого объектива.

Анатомическое строение изучают на срезах растений. Поперечные срезы делают перпендикулярно оси органа. Продольные срезы проходят параллельно его длинной оси. Последние могут быть радиальными

и тангентальными (перпендикулярными радиусу оси органа). Типы всех срезов показаны на рис. 1. Сделанные микропрепараты могут быть временными или постоянными. Временные готовят сами студенты. Срезы делают опасной или безопасной бритвой. Лезвие предварительно смачивается водой. Срез проводится быстрым, скользящим движением в строго определенном направлении. Его помещают на центр предметного стекла в каплю воды или глицерина. Срезы надо делать по возможности тоньше и сразу несколько штук, чтобы можно было выбрать лучший. При необходимости их расправляют препаровальной иглой и накрывают покровным стеклом. Его подводят к срезу под острым углом и опускают на каплю жидкости. Для экономии времени студентам предлагаются постоянные микропрепараты. В них срезы или другие микрообъекты предварительно фиксируют (обычно в спирте) и помещают в густеющие при испарении или остывании вещества (глицерин-желатин, кедровый бальзам и др.). Для наглядности срезы окрашивают. Мертвые или одревесневшие оболочки клетки обычно имеют красную или желто-коричневую, живые клетки – голубую или зеленую окраски. Постоянные, обычно фабричные, микропрепараты могут храниться и использоваться в течение многих лет.

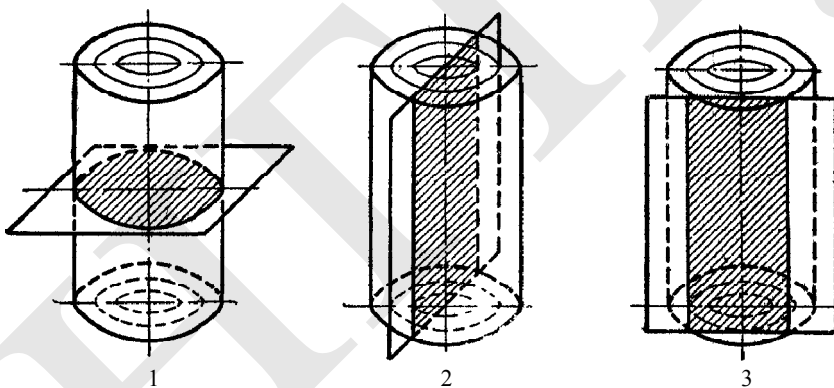


Рис. 1. Виды анатомических срезов:

1 – поперечный; 2 – радиальный; 3 – тангентальный

Оформление результатов работы. Для оформления результатов практических работ нужен альбом или блокнот с плотной нелинованной бумагой. В них записываются тема и цель работы. Рисунки должны быть по возможности крупными, не более 1-2 на лист. Располагать

их надо в центре альбомного листа, чтобы с обеих сторон рисунка можно было делать обозначения. Рисунок должен быть предельно ясным и простым. Выполнять его нужно простым карандашом, соблюдая пропорции между размерами различных частей органа и величиной клеток. Обозначение частей делается стрелками, которые не должны перекрещиваться. Против них словами подписывается объект обозначения. При особо больших и сложных рисунках можно использовать сокращенные буквенные обозначения или цифровые индексы. В этом случае их расшифровку надо давать под рисунком, что менее удобно и наглядно. Нужно обращать внимание на правильное написание научных терминов. Каждый рисунок должен иметь исчерпывающий заголовок, который показывает изучаемую структуру (ткань, орган), тип среза и название изучаемого растения. Например, “Поперечный разрез через хвостик сосны обыкновенной”.

Различают рисунки-схемы, где условно, пропорционально размерам, показаны различные части растения, границы тканей, и детальные рисунки, где вырисовываются все клетки именно так, как они выглядят на микропрепарате. Изучение последнего, а не демонстрационных таблиц и рисунков в книге более продуктивно для понимания и запоминания строения изучаемого объекта. Схематический рисунок может сопровождаться детальным воспроизведением его отдельных частей.

Изучение анатомии растений начинаем с тканей. Клетка рассматривается в курсе “Введение в биологию”, а также на лекциях по данному курсу.

Иллюстрации заимствованы из следующих литературных источников: Александров, 1966; Бавтуго, Еремин, 1997; Барыкина и др., 1963; Ботаника. Анатомия и морфология, 1978, 1988; Жизнь растений. 1980, Т. 5. Ч. 1; Киселева, Шелухин, 1969; Кузнецова и др., 1992; Рейвн и др., 1990; Тутаюк, 1972; Учебно-полевая практика по ботанике, 1990; Ключи и диагнозы возрастных состояний злаков, 1997.

1. ТКАНИ

Важнейшая особенность высших растений – расчленение их тела на органы и системы тканей.

Ткани – это устойчивые комплексы клеток, сходные по происхождению, морфологическому строению и приспособленные к выполнению одной или нескольких функций. Простые ткани состоят из однородных клеток. Сложные или комплексные – из разнообразных.

Первоисточником всех тканей являются образовательные ткани, или меристемы. *Меристема* – это ткань, клетки которой сохраняют способность к делению. Различают первичные и вторичные меристемы. Первичные представлены в зародыше семени, они располагаются на концах (апексах) побегов и корней (*верхушечные*), занимают боковое положение (*прокамбий и перицикл*), образуют первичные ткани, формирующие первичное тело растения. Вторичные боковые (латеральные) меристемы (*сосудистый и пробковый камбий*) образуются из первичных меристем и дают вторичные ткани, строя вторичное тело растения.

По основным выполняемым функциям дифференцируемые из меристем ткани можно разделить на следующие типы:

1. Основные паренхимные, связанные с функцией воздушного питания: а) *хлоренхима* – ассимиляционная, где происходит фотосинтез; б) *аэренхима* – воздухоносная, по которой поступает необходимый для фотосинтеза углекислый газ, а для дыхания – кислород; с) *запасающая ткань*, где откладываются продукты фотосинтеза и жизнедеятельности клетки.

2. Проводящие ткани (*ксилема и флоэма*) обеспечивают транспорт водных растворов минеральных и органических веществ, связывая все части растения.

3. Выделительные ткани (*выделительные клетки с железистыми трихомами, смоляные каналы, гидатоды*) выделяют наружу или собирают внутри (в специальные полости) продукты обмена веществ.

4. Покровные ткани (*эпидерма, перидерма, корка*) защищают растения от высыхания и неблагоприятных воздействий внешней среды. Регулируют газообмен и водообмен.

5. Механические ткани (*колленхима, склеренхима*) выполняют опорную функцию за счет утолщенных оболочек клеток.

Ткани могут быть полифункциональными, кроме основной функции, выполнять дополнительную. Например, некоторые проводящие ткани могут быть и опорными, механические – ассимиляционными.

Особенности строения клеток и их сложение специфичны для каждой ткани и адаптированы для выполнения определенных функций.

1.1. Меристема

Клетки меристемы однотипные, паренхимные, изодиаметрические, плотно сомкнутые (рис. 2.). Оболочки их первичные, тонкие, плохо различимые в микроскоп. Вакуоли отсутствуют или очень мелкие, незаметные. Ядра крупные, расположены в центре клетки. По мере удаления от апекса размер производных клеток и объем вакуолей увеличивается, интенсивность окраски цитоплазмы уменьшается, следовательно, ее плотность и насыщенность питательными веществами уменьшается.

З а д а н и е 1. Объектом изучения апикальной меристемы служит продольный срез верхушки побега элодеи канадской (*Elodea canadensis*) и кончик корня лука (*Allium cepa*).

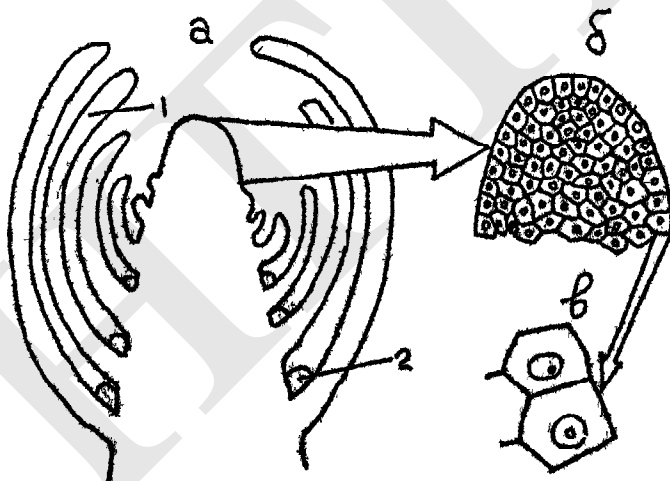


Рис. 2. Апикальная меристема побега элодеи:
а – верхушка побега, *б* – конус нарастания, *в* – клетки меристемы;
1 – зачатки листьев, *2* – зачатки почек

При малом увеличении рассмотреть общий характер образовательных тканей. При большом увеличении рассмотреть и зарисовать несколько клеток меристемы. Обозначить оболочку, цитоплазму, ядро. Обратить внимание на размеры ядра относительно размеров клетки.

1.2. Покровные ткани

Покровные ткани в зависимости от происхождения из различных меристем делятся на первичные, вторичные и третичные. К первичным относятся эпидерма, ризодерма, веламен, к вторичным – перидерма, к третичным – корка.

Эпидерма покрывает листья и молодые стебли. Она состоит из основных клеток, замыкающих и побочных клеток устьиц и трихом. Эпидерма образует один слой плотно сомкнутых клеток, лишенных хлоропластов и в разной степени уплощенных (исключая растения сильно тенистых местообитаний). Стенки клеток эпидермы утолщены, особенно их наружная оболочка. Она пропитана жироподобными веществами (кутином, воском), которые снаружи образуют разной толщины сплошную пленку – *кутикулу*. В эпидерме часто имеются волосовидные выросты – *трихомы* (волоски). Живые трихомы увеличивают испарение воды, а мертвые – предохраняют от испарения. В состав эпидермы, помимо основных клеток, входят бобовидно изогнутые замыкающие клетки *устьица*, через которые осуществляется газообмен и транспирация.

З а д а н и е 2. Строение эпидермы можно изучить, сняв ее с поверхности листа какого-либо комнатного растения (хлорофитума, традесканции).

На листе хлорофитума или традесканции сделать небольшой надрез бритвой и с нижней поверхности листа снять тоненькую пленку. ЗаклЮчить ее в каплю воды. При малом увеличении рассмотреть и зарисовать плотно сомкнутые клетки. У однодольных, куда относятся вышеназванные растения, клетки обычно узкие и вытянуты по длине листовой пластинки.

З а д а н и е 3. Эпидерма листа герани (*Geranium*) (рис.3А). На готовом микропрепарате эпидермы герани с нижней стороны листа видны основные клетки эпидермы и бобовидные замыкающие клетки устьиц. Последние окружены звездообразно расположенными побочными клетками, мало отличающимися от основных. На поверхности эпи-

дермы имеются трихомы двух типов: длинные, остроконечные (кроющие) и головчатые, многоклеточные железистые. Последние – элемент наружной выделительной системы. Основание железистых волосков связано с выделительным каналом, окруженным многогранными паренхимными клетками, накапливающими секреторные выделения.

Сделать рисунок с большого увеличения, подписать (обозначить все вышеуказанное).

З а д а н и е 4. Эпидерма листа ириса (*Iris*) (рис. 3Б). Лист ириса мечевидной формы. Его листовая пластинка сложена по длине вдвое, при этом нижняя сторона листа оказывается наружной, а верхняя – внутренней. При малом увеличении на наружной стороне листа видны устьица с воздухоносными полостями под ними. При большом увеличении видны клетки эпидермы прямоугольной формы. Наружные стенки их толще боковых и внутренних. На наружной поверхности листа заметен слой кутикулы. Устьица в углублениях (погруженные). Их замыкающие клетки овальной формы, под ними – дыхательная полость, вдающаяся в клетки хлоренхимы. На свободную поверхность замыкающих клеток заходит кутикула, образуя валик в виде заостренного клювовидного возвышения. Сторона, обращенная к клетке эпидермы, остается тонкой.

Ризодерма (эпиблема, эпидерма корня) – покровная ткань молодых корешков. Она не имеет устьиц, кутикулы и воскового налета (рис. 4, 17, 19). На небольшом расстоянии от кончика корня в зоне всасывания некоторые клетки ризодермы имеют выросты – корневые волоски. Основная функция их – всасывание воды и минеральных солей. Эпидермальные клетки, дающие волоски, называют *трихобластами* (рождающие волоски), не производящие волоски – *атрихобластами*.

З а д а н и е 5. Зарисовать ризодерму с трихобластами (несколько корневых волосков), показав их длину и толщину по отношению к эпидермальной клетке и то, что они не отделяются от нее перегородкой.

Веламен – многослойная эпидерма воздушных корней некоторых эпифитных тропических орхидных, бромелиевых и ароидных. Иногда формируется и на почвенных корнях. Развивается в условиях периодического пересыхания. Клетки веламена мертвые. В сухой сезон года они заполнены воздухом и выполняют защитную функцию: задерживают испарение. При появлении влаги (дождь, роса) клетки втягивают воду по принципу капилляров через поры. Далее через пропускные клетки экзодермы (она подстилает веламен) вода попадает в корень.

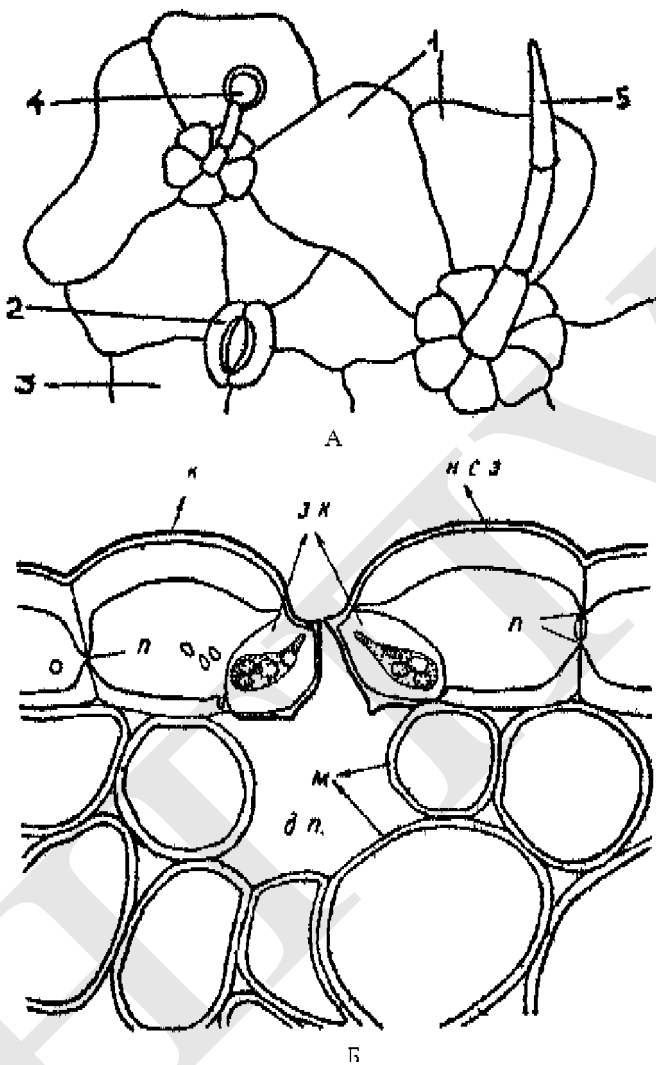


Рис. 3. Строение эпидермы листа.

А – нижняя эпидерма листа герани: *1* – основные клетки эпидермы. Устьичный комплекс: *2* – замыкающие клетки, *3* – побочные клетки.

Волоски: *4* – железистый, *5* – крючковый;

Б – поперечный срез листа ириса:

зк – замыкающие клетки устьица; *к* – кутикула; *нсэ* – наружная стенка клетки эпидермиса; *дп* – дыхательная полость; *м* – мезофилл; *п* – поры

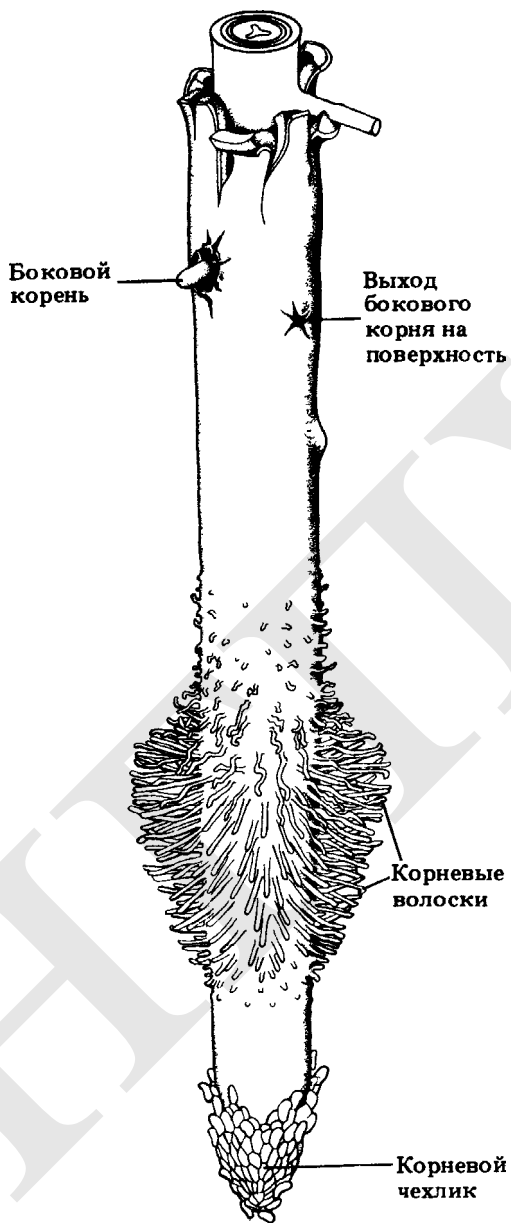


Рис. 4. Строение кончика корня

Задание 6. На готовом микропрепарате поперечного среза воздушного корня орхидей (рис. 5) при малом увеличении микроскопа найти веламен, сосчитать число слоев его клеток. При большом увеличении рассмотреть кольчатые или спиральные утолщения клеток, предохраняющие их от сжатия, поры, крошащие клетки (над пропускными клетками экзодермы), а также эндодерму.

Перидерма. Первичная покровная ткань сохраняется от нескольких недель до нескольких месяцев и при росте корня и стебля в толщину разрушается, сменяясь вторичной покровной тканью – перидермой. Перидерма – сложная ткань, состоит из трех слоев клеток: феллемы, феллогена и феллодермы (рис.6). *Феллоген* (пробковый камбий) первоначально образуется в стебле в результате дедифференциации субэпидермальных или эпидермальных клеток, а в корне – из клеток перицикла. Клетки феллогена делятся в основном антиклинально и откладывают ровными рядами наружу многослойную *феллему* (пробку), вовнутрь – паренхимные клетки *феллодермы*, запасующие питательные вещества.

Вторичные оболочки клеток пробки постепенно утолщаются и пропитываются жироподобным веществом – *суберином* и воском, непро-

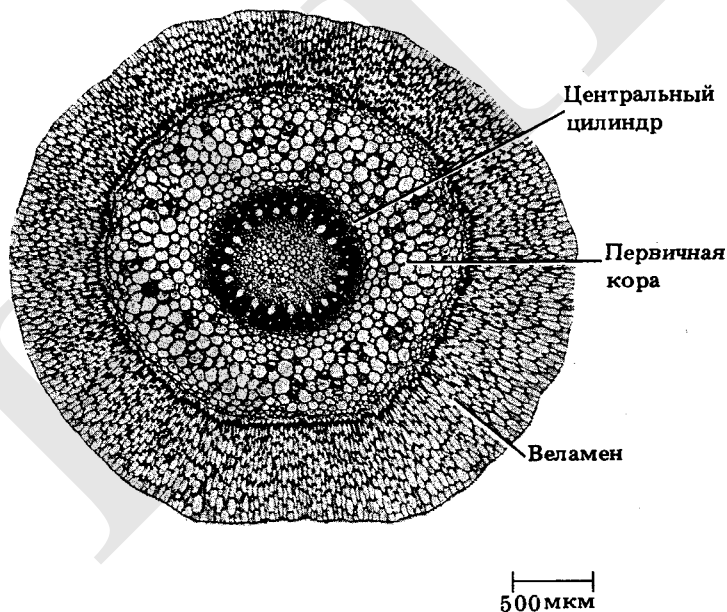


Рис. 5. Веламен на воздушных корнях эпифитных орхидей

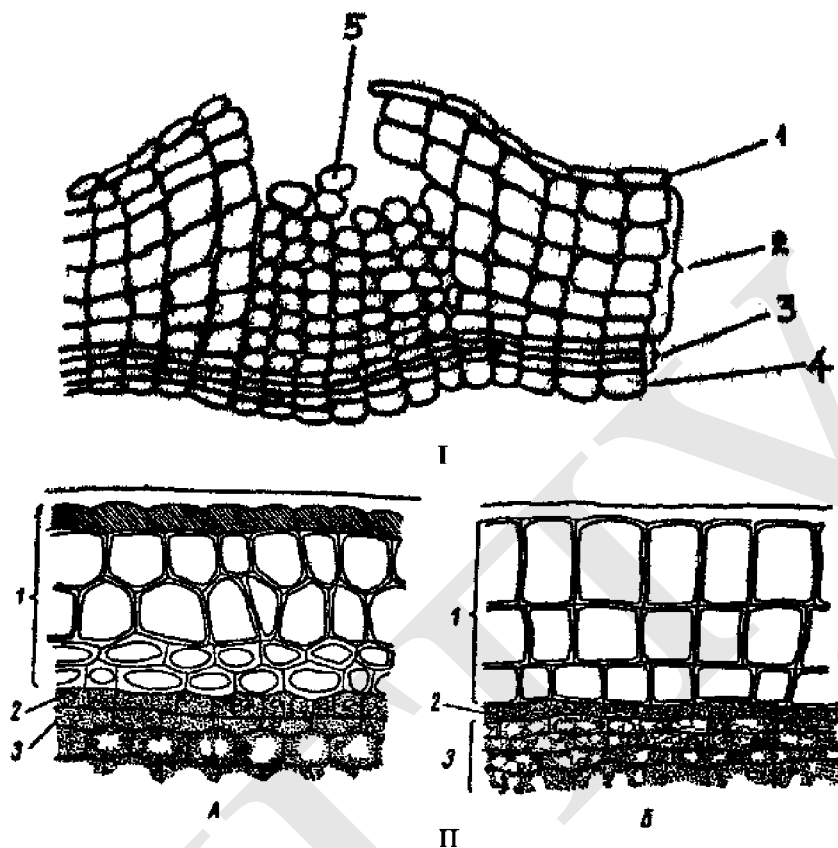


Рис. 6. Строение перидермы:

- I – чечевички в перидерме ветки бузины: 1 – остатки эпидермиса; 2 – пробка; 3 – феллоген; 4 – феллодерма; 5 – выполняющая ткань;
- II – перидерма тополя (А) и паслена (Б): 1 – феллема, 2 – феллоген, 3 – феллодерма

нищаемыми для жидкостей и газов. Протопласты клеток отмирают. Газообмен осуществляется через разрывы в пробке – чечевички, приходящие на смену устьицам. На поверхности пробки молодых деревьев и кустарников чечевички образуют небольшие бугорки.

Задание 7. На поперечном срезе ветки липы найти и рассмотреть все части перидермы, схематично зарисовать их и подписать.

Корка, или ритидом. У большинства древесных растений гладкая перидерма разрывается под давлением внутренних тканей растущего в

толщину органа. В этом случае глубже закладывается новый слой феллогена, формируется новая перидерма. Совокупность перидерм образует третичную покровную ткань – *ритидом* (корку). В быту ее называют корой, что с точки зрения научной ботаники неверно. В анатомии растений корой называют совсем другую часть растения. Речь о ней пойдет ниже.

З а д а н и е 8. Рассмотреть пробку и корку в коллекции разных древесных пород. Заполнить таблицу из 3-5 представителей.

В межсессионный период познакомиться со строением пробки и корки у различных деревьев и кустарников и продолжить заполнение приведенной таблицы. На комнатных растениях посмотреть места перехода эпидермы в перидерму, а у некоторых древесных и в корку.

Название растения	Цвет пробки	Выраженность слоистости	Чечевички		
			размер, мм	форма	число на единицу площади (1см ² , 5см ²)

1.3. Механические (арматурные) ткани

Механические ткани являются “скелетом” растения. Они удерживают в нужном положении его органы и защищают от внешних воздействий особо важные и нежные ткани. Механические ткани усиливают противодействие всего растения или его органов, прежде всего, излому или разрыву. Они располагаются в наземном стебле чаще всего в периферической части. Это определяется тем, что при изгибе стебля наибольшие напряжения на сжатия и растяжения испытывают именно наружные части. Этим достигается наивысшая прочность стебля при наименьшей затрате строительного материала.

Различают два основных типа механических тканей – *колленхиму* и *склеренхиму*.

Колленхима относится к первичной механической ткани. Колленхима состоит из живых клеток, обычно вытянутых в длину с первичными целлюлозными неравномерно утолщенными оболочками. Она

может синтезировать и запасать различные вещества. В зависимости от характера утолщений оболочки клетки различают: уголковую колленхиму (утолщены уголки соседних клеток); пластинчатую (утолщены стенки, параллельные поверхности органа) и рыхлую (утолщены оболочки клеток на границе с межклетниками) (рис. 7А). Располагается колленхима под эпидермой или вблизи от нее в растущих частях побега, она способна растягиваться по мере его роста; в корнях встречается редко.

Склеренхима – мертвая ткань. Протопласт склеренхимных клеток, построив вторичную, равномерно утолщенную оболочку, отмирает. Склеренхима бывает двух типов: *волокна* и *склереиды* (рис. 7Б, В, Г). Волокна состоят из *прозенхимных* клеток со скользящим в молодом возрасте ростом и заостренными концами. По месту локализации и происхождению различают перидиклические, коровые, лубяные и древесные волокна.

Перидиклические волокна относятся к первичной склеренхиме и являются производными перидикла, их клетки остаются неодревесневшими. В виде тяжей или сплошным цилиндром они располагаются над флоэмой. *Коровые волокна* чаще в форме сплошного цилиндра возникают в коре, их клеточные оболочки могут оставаться неодревесневшими. *Лубяные волокна* образуются в первичной и вторичной флоэме как результат деятельности прокамбия и камбия, в их оболочках откладывается лигнин. *Древесные волокна* – производные камбия, располагаются в ксилеме в виде волокнистых трахеид (хвойные) и волокон либриформа (покрытосеменные). Они одревесневают, т.е. оболочки клеток пропитываются лигнином.

Склереиды – короткие склеренхимные клетки (длина превышает ширину не более чем в два раза). Они разнообразной формы, нередко разветвлены. Вторичная оболочка утолщена, лигнифицирована, пронизана поровыми каналами, через которые происходит связь протопластов соседних клеток до их полного отмирания. Склереиды встречаются одиночные или образуют группы. Они характерны для плодов, семян, косточковых растений, ореха, образуют пергаментный слой околоплодника бобовых и т.д. Иногда встречаются в листьях.

З а д а н и е 9. На поперечном разрезе стебля тыквы (*Cucurbita*) познакомиться с колленхимой и склеренхимой (рис. 8). Первая располагается непосредственно под эпидермой, отдельными участками, особенно значительными под ребрами стебля. Колленхима образует не-

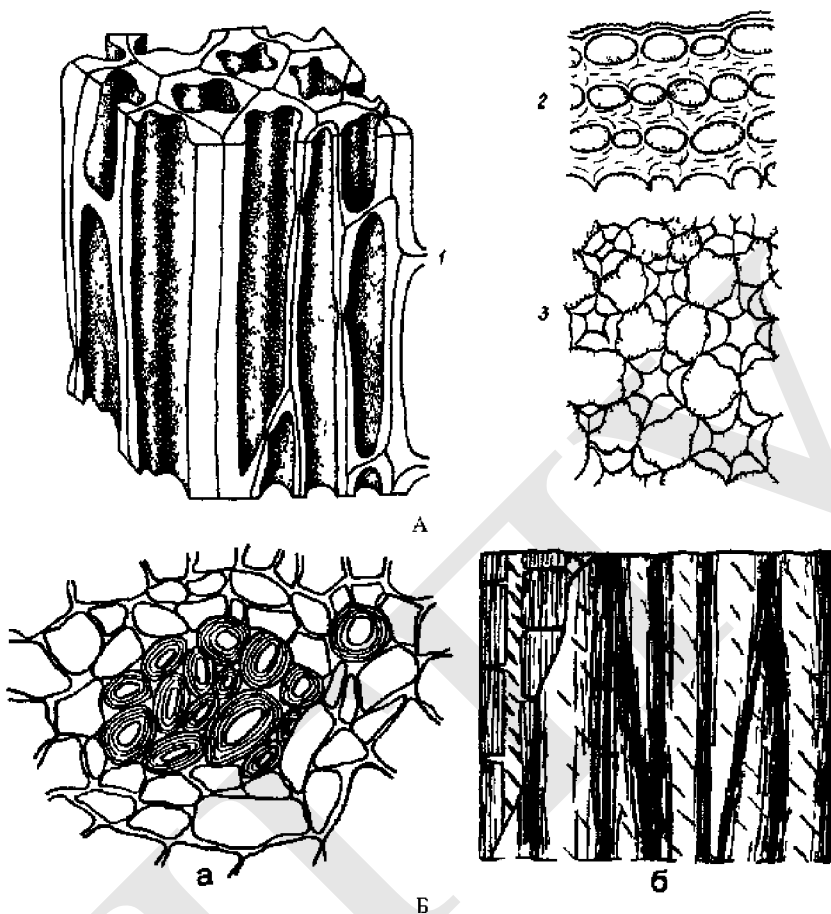
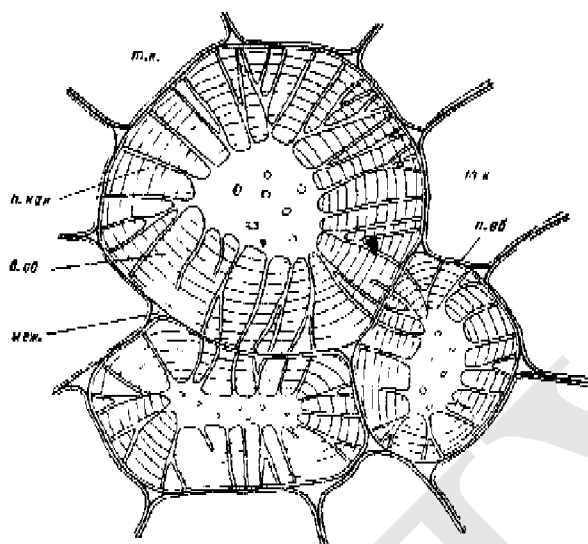
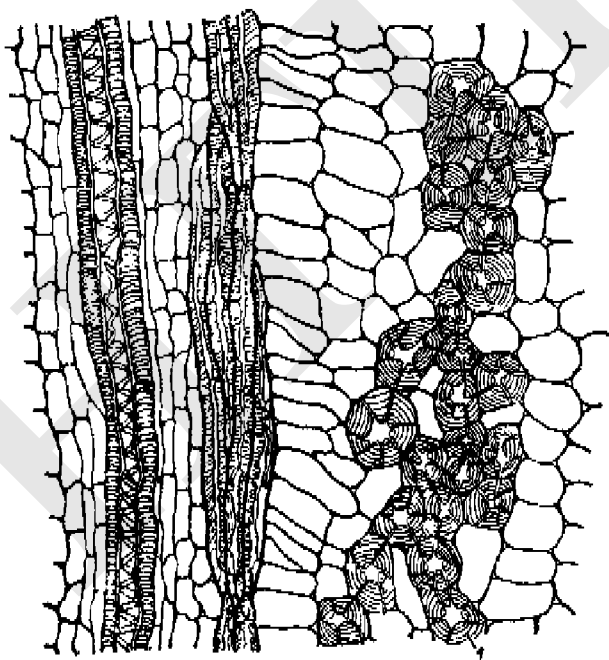


Рис. 7. Механические ткани:

- А – 1* – объемное изображение угловой колленхимы, *2* – поперечный разрез через пластинчатую колленхиму, *3* – рыхлая колленхима с межклетниками;
- Б* – лубяные волокна в стебле льна обыкновенного: *а* – поперечный разрез, *б* – продольный разрез;
- В* – каменные клетки околоплодника груши: *п.об.* – первичная оболочка, *в.об.* – вторичная оболочка, *п.кан.* – поровые каналы в плане и разрезе, *меж.* – межклетники, *т.к.* – тонкостенные клетки мякоти плода;
- Г* – каменные клетки в мякоти плода манчжурской яблони, расположенные тяжем, идущим параллельно сосудистой системе и лубяным волокнам



В



Г

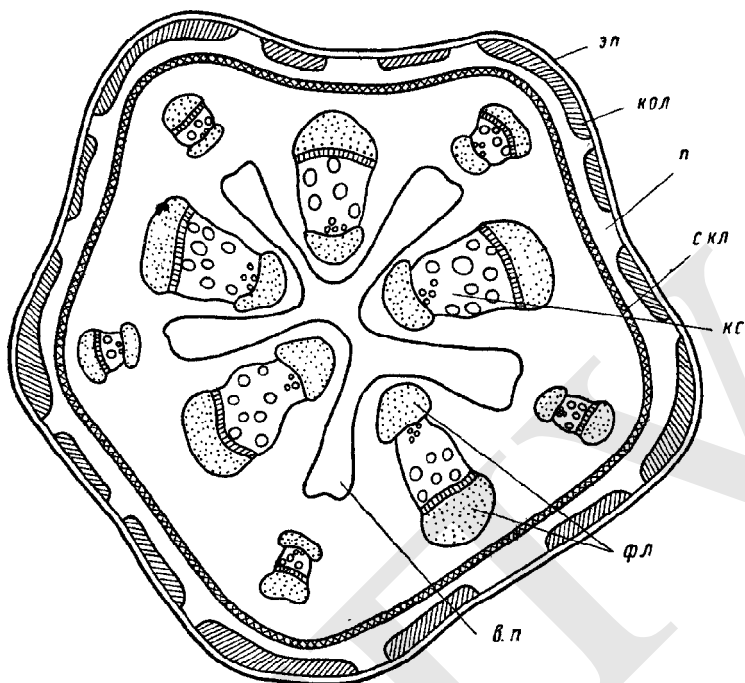


Рис. 8. Расположение колленхимы и склеренхимы на поперечном срезе стебля тыквы:

эп. – эпидермис, *кол.* – колленхима, *п.* – паренхима, *скл.* – склеренхима, *фл.* – флоэма, *кс.* – ксилема, *в.п.* – воздушная полость

сколько слоев клеток. Оболочки утолщены только в углах, вследствие сильного преломления света они выглядят блестящими. Под колленхимой расположены округлые клетки основной паренхимы, а несколько глубже проходит круг из плотно соединенных в очертании более или менее многоугольных клеток с равномерно утолщенными оболочками. Это кольцо склеренхимных волокон.

Схематично зарисовать (при малом увеличении) поперечный срез стебля тыквы и показать расположение на нем колленхимы и склеренхимы. При большом увеличении рассмотреть и зарисовать несколько клеток уголковой колленхимы.

З а д а н и е 10. Лубяные склеренхимные волокна хорошо представлены в стебле льна. На поперечном срезе стебля льна найти и рассмотреть строение лубяных волокон, схематично зарисовать их и подписать.

Задание 11. Со строением отдельных склеренхимных лубяных волокон лучше всего ознакомиться на готовых микропрепаратах кенафа, конопля или канатника, а также хлопчатника, где эти волокна выделены из ткани стебля. Длина волокон в десятки или сотни раз превышает ширину. К концам волокна становятся тоньше и, наконец, переходят в заостренное окончание. Стенки клеток толстые, а полость внутри узкая и обычно уже лишена живого содержимого.

Задание 12. Склериды хорошо представлены в околоплоднике груши (*Pyrus*). Для их обнаружения с дикой или незрелой культурной груши в наиболее твердой части плода, ближе к кожице, или, наоборот, к центру, сделать тонкий, небольшой срез, поместить его на предметное стекло в каплю воды. При малом увеличении среди тонкостенных клеток мякоти плода найти группы более мелких толстостенных клеток (рис.7B). При большом увеличении рассмотреть сильно утолщенную слоистую оболочку (слои идут параллельно поверхности клетки) и ветвящиеся поровые каналы, которые функционировали, пока клетка была живая.

1.4. Проводящие ткани

Наиболее важными и сложноустроенными являются проводящие ткани. По ним поступают вода и органические вещества ко всем частям тела растения. Комплекс клеток, по которым передвигается вода (собственно водопроводящие элементы, склеренхимные волокна, паренхимные клетки), называют *ксилемой*. Ксилема обеспечивает преимущественно восходящий ток воды и минеральных солей от корней к листьям. Второй комплекс клеток, куда входят элементы, проводящие ассимилированные растениями пластические вещества, склеренхимные волокна и паренхимные элементы, называют *флоэмой*. Основной ток веществ во флоэме нисходящий, от зеленых листьев к корням, а также к формирующимся плодам и молодым растущим частям растения.

Флоэма. Основными элементами флоэмы являются ситовидные клетки и состоящие из члеников ситовидные трубки со специальными сопровождающими их клетками (клетками-спутницами). Все названные элементы в зрелом состоянии живые. У них сохраняется первичная клеточная оболочка. Стенки ее пронизаны мелкими отверстиями, которые собраны в ситовидные поля. Через эти каналыца проходят тяжи

цитоплазмы – плазмодесмы. По ним и перемещаются растворы органических веществ.

Наиболее просто устроены ситовидные клетки споровых и голосеменных растений. Это прозенхимные широкие клетки со скошенными заостренными концами с ситовидными полями на боковых стенках. Они не имеют специализированных сопровождающих клеток, и у них сохраняется ядро.

У покрытосеменных формируются ситовидные трубки, состоящие из члеников. На поперечных перегородках, в местах соединения их, образуются ситовидные пластинки, которые имеют более широкие канальцы и образованы одним или несколькими ситовидными полями. В процессе онтогенеза в члениках ситовидной трубки разрушаются тонопласт и ядерная мембрана, поэтому в них нет оформленной вакуоли и ядра. Но в цитоплазме возникают тельца флэозного белка, которые сливаются вместе и формируют продольный тяж. Ответвления его проходят через перфорации ситовидной пластинки из членика в членик. Около каждого членика имеются 1-2 *клетки-спутницы*. Они образованы той же материнской клеткой, что и сам членик. Это мелкие клетки с большим количеством митохондрий и крупным ядром. Они регулируют процессы, происходящие в ситовидных трубках, и выполняют передачи пластических веществ в радиальном направлении. Ситовидные элементы функционируют обычно недолго – 1-2 года. Осенью на стенках канальцев ситовидной пластинки откладывается особый полисахарид – *каллоза*, который закупоривает канальца, образуя мозолистое тело. Помимо описанных выше элементов, в состав флэозы могут входить волокна и паренхимные клетки. В этом случае она будет называться *лубом*. Флэома располагается над камбием в виде пучков или сплошным слоем.

З а д а н и е 13. Ситовидные элементы флэозы видны как многогранные, чуть вытянутые в радиальном направлении клетки с тонкими оболочками. Срез через ситовидные трубки проходит на разных уровнях. Иногда он приходится над ситовидной пластинкой. В этом случае хорошо видны перфорации. У тыквы ситовидная пластинка сложная, состоит из нескольких полей (рис. 9). К трубке тесно прилегают маленькие сопровождающие клетки, а также видны клетки лубяной паренхимы.

Рассмотреть при большом увеличении строение клеток ситовидных трубок, клеток-спутниц и лубяных волокон на поперечных срезах стеб-

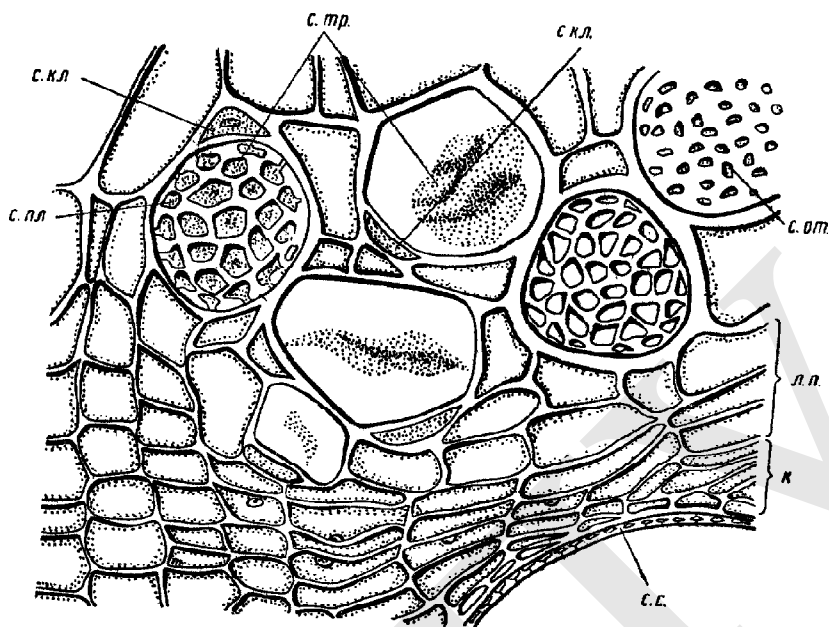


Рис. 9. Флоэма и камбий в стебле тывкы (поперечный срез):
с. тр. – ситовидные трубки, *с. пл.* – ситовидная пластинка,
с. кл. – сопровождающие клетки, *л. п.* – лубяная паренхима, *с. от.* – ситовидные
 отверстия, закупоренные мозолистым телом, *к* – камбий,
с. с. – стенки молодого сосуда

ля тывкы или корня липы. Нарисовать флоэму как сложную ткань со всеми входящими в нее элементами.

Ксилема. Различают два вида водопроводящих элементов ксилемы: трахеиды и членики сосудов. Последние более приспособлены для проведения воды и шире распространены в мире растений. Они характерны для всех покрытосеменных. Познакомиться со всем разнообразием сосудов ксилемы лучше всего, изучая основные этапы их развития. Формируются сосуды из клеток меристематической ткани, вытянутых в продольном направлении и расположенных одна над другой. Каждая клетка дает один членик будущего сосуда. Боковые стенки члеников приобретают изнутри различные утолщения. Вторичные оболочки одревесневают, в них откладывается лигнин. Поперечные стенки, отделяющие одну клетку от другой, разрушаются. Живое содержимое отмирает, и образуются полые трубки – сосуды. У сосудов, возникающих в

процессе развития растения первыми, утолщения образуются в виде колец, позже – одной или двух спиралей (рис.10). Такие сосуды за счет неутолщенных и неодревесневших участков первичной оболочки способны растягиваться и расти вместе с органом растения. Эти сосуды расположены в первичной ксилеме – *протоксилеме*.

Сосуды, расположенные в первичной и вторичной метаксилеме, имеют более прочные, сильнее утолщенные оболочки. Утолщается и лигнифицируется большая часть оболочек стенок сосудов. Неутолщенными остаются расположенные друг под другом узкие полоски, охватывающие от 1/3 до почти всего диаметра сосуда или вообще немного удлиненные или округлые участки. Неутолщенные места первичной оболочки называются в анатомии растений порами, так как когда-то их принимали за сквозные отверстия. Сами сосуды в зависимости от формы пор называют лестничными, сетчатыми или пористыми. (рис.10).

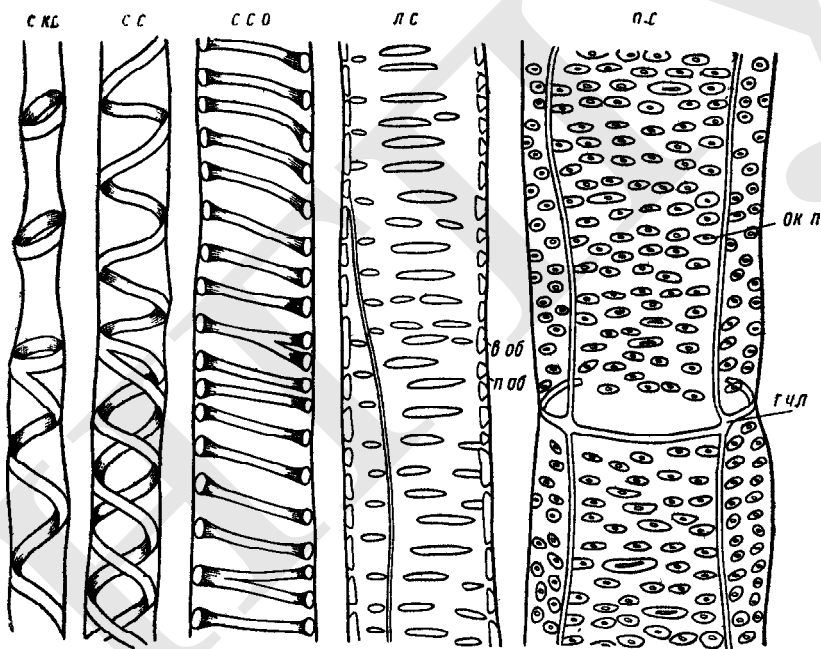


Рис. 10. Типы утолщений и поровости боковых стенок трахеальных элементов: *с.к.с.* – спирально-кольчатый сосуд, *с.с.* – спиральный сосуд, *с.с.р.* – спиральный сосуд в разрезе, *л.с.* – лестничный сосуд, *п.с.* – пористый; *п.об.* – первичная оболочка, *в.об.* – вторичная оболочка, *ок.п.* – окаймленные поры, *г.ч.л.* – граница члеников сосудов

У более низкоорганизованных высших растений (споровые, голосеменные) водопроводящие элементы более примитивные, они называются *трахеидами*. Они развиваются так же, как членики сосудов, имеют такие же утолщения оболочек. Но их существенное и принципиальное отличие состоит в том, что поперечная стенка между клетками не разрушается, поэтому сплошной длинный сосуд не образуется. Трахеиды представлены сильно вытянутыми клетками, которые соединяются между собой скошенными поперечными стенками, пронизанными порами. Перфорации появляются в эволюции позднее, только в сосудах покрытосеменных, и как исключение – у некоторых голосеменных.

Поры в трахеидах окаймленные. Они отличаются от обычных пор, имеющих в клетках механической ткани. Окаймлением называют своеобразную приподнятость и нависание вторичной оболочки над замыкающей пленкой поры. В центре пленки у некоторых растений, например, у хвойных, имеется небольшой плоский бугорок – *торус*. Поры на продольных стенках сосудов служат для проведения воды в горизонтальном направлении, поэтому поры двух соседних клеток располагаются всегда друг против друга, образуют при этом по форме двояковыпуклую линзу. Торус, благодаря эластичности замыкающей пленки, на которой он образуется, может прижиматься к одному из входных отверстий окаймленной поры и препятствовать прохождению жидкости через пору в горизонтальном направлении. Так происходит регуляция потока воды.

З а д а н и е 14. Изучить трахеиды лучше всего на микропрепаратах различных срезов древесины сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Основная масса ее состоит из трахеид. На продольном срезе (рис.11) трахеиды представляют собой очень длинные продольно вытянутые клетки, не вмещающиеся целиком в поле зрения микроскопа. На концах они сужены и слегка закруглены. Поры на радиальном срезе расположены в один ряд. Особенно хорошо они заметны на трахеидах, формирующихся весной. Окаймленная пора выглядит как очертание двух, иногда трех, концентрических окружностей. Наружная соответствует границе поры (средняя обычно плохо заметная) очертаниям торуса, внутренняя – очертаниям входного отверстия поры.

На тангентальном срезе древесины (рис.12) разрез проходит по радиальным стенкам сосудов, и по всей их длине расположены окаймленные поры, видимые сбоку. При этом видны вторичные слои клеточной оболочки, сводообразно поднимающиеся над замыкающей плен-

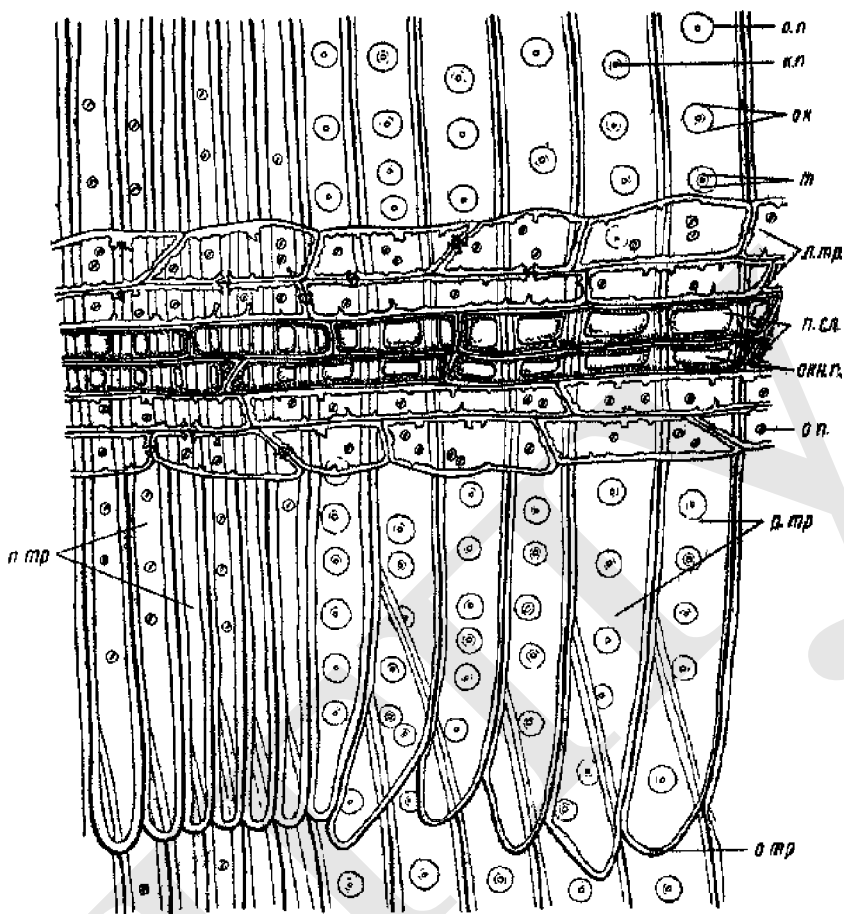


Рис. 11. Радиальный срез древесины сосны:

р.тр. – трахеиды ранней древесины, *п.тр.* – трахеиды поздней древесины, *о.тр.* – окончание трахеиды, *о.п.* – окаймленная пора, *ок.* – окаймленные поры, *т* – торус, *к.п.* – канал поры, *л.тр.* – лучевые трахеиды, *п.с.л.* – паренхимные клетки сердцевинного луча, *окн.п.* – окновидная пора

кой. В середине этого свода находится входное отверстие поры, а на замыкающей пленке поры возвышается торус. Поры двух соседних клеток находятся друг против друга.

На поперечном срезе древесины сосны (рис.13) трахеиды расположены в основном правильными радиальными рядами. Трахеиды, форми-

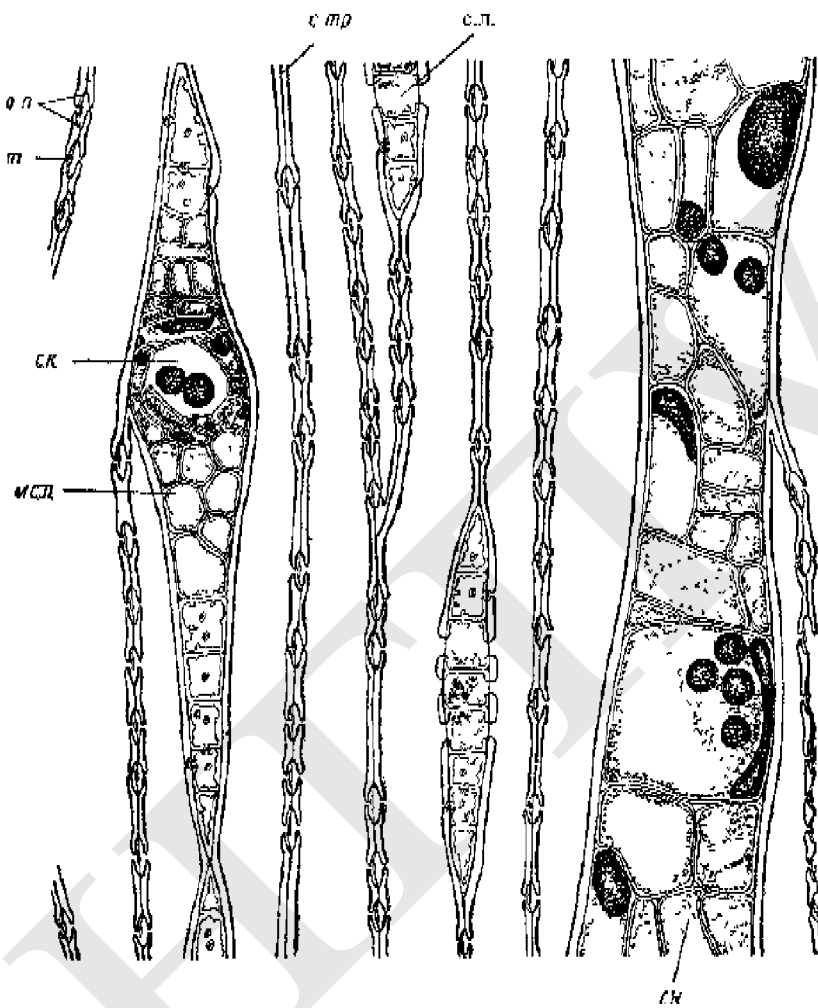


Рис. 12. Трахеиды на тангентальном срезе древесины сосны:
с.тр. – стенка трахеиды, *o.n.* – окаймленная пора, *т* – торус в окаймленной поре,
с.л. – однорядный сердцевинный луч, *м.с.л.* – многорядный сердцевинный луч со
 смоляным каналом, *с.к.* – разрезы вертикального и горизонтального смоляных
 каналов

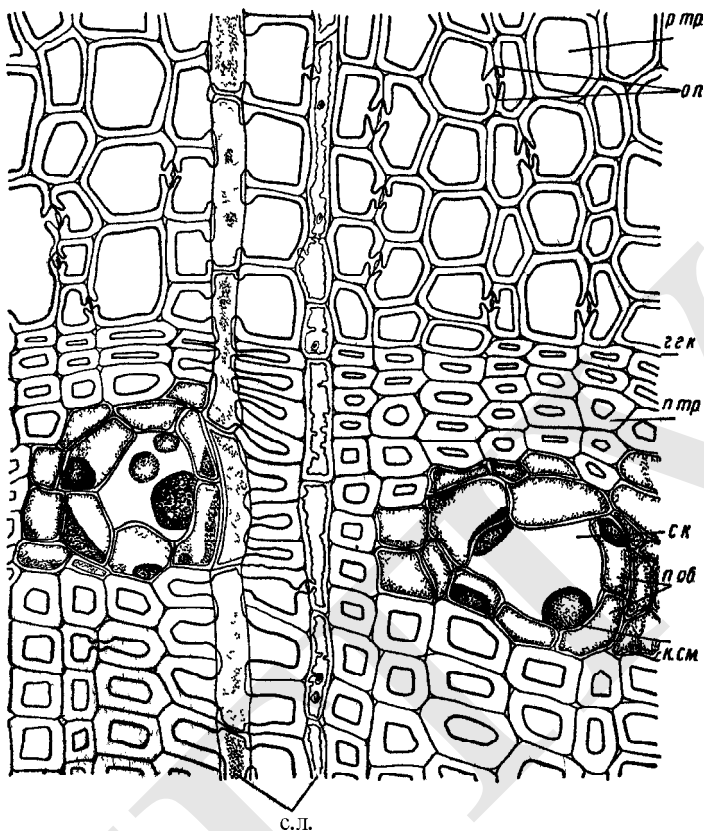


Рис. 13. Трахеиды на поперечном срезе древесины сосны:

р.тр. – трахеиды ранней древесины, *п.тр.* – трахеиды поздней древесины,
о.п. – окаймленная пора, *г.г.к.* – граница годичного кольца, *с.к.* – смоляной канал,
п.об. – паренхимная обкладка смоляного канала, *к.см.* – капля смолы,
с.л. – сердцевинный луч

рующиеся весной, отличаются большой клеточной полостью, относительно тонкими стенками, на их радиальных стенках хорошо видны окаймленные поры с вилочками сводов, входным отверстием и торусом. Трахеиды, образующиеся позднее, имеют узкий просвет клетки, более толстую стенку, в целом они мельче, обычно не имеют пор, выполняют механическую функцию и их называют *волокнистыми трахеидами*.

Зарисовать 2-3 трахеиды с окаймленными порами, используя срезы в разных направлениях.

З а д а н и е 15. Различные виды сосудов лучше видны на продольных срезах стеблей цветковых растений. У кукурузы (*Zea mays*) ближе к сердцевине расположены 1-3 узких сосуда протоксилемы с кольчатыми и спиральными утолщениями (рис. 14). Они соседствуют или даже вдаются в большой межклетник протоксилемы, который возникает при разрушении первых непрочных сосудов. Кнаружи от кольчато-спиральных сосудов располагаются два более крупных метаксилемных сосуда с пористыми стенками. Такие же типы сосудов можно рассмотреть на микропрепарате продольного радиального среза древесины липы (рис.15). У нее встречаются кольчатые, спиральные и спирально-пористые сосуды. Поры, в отличие от сосны, расположены в несколько рядов. Среди сосудов попадаются паренхимные тяжи и древесные волокна (либриформ) с простыми щелевидными порами.

Зарисовать ксилему как сложную ткань, обозначить сосуды, волокна либриформа и паренхимные тяжи.

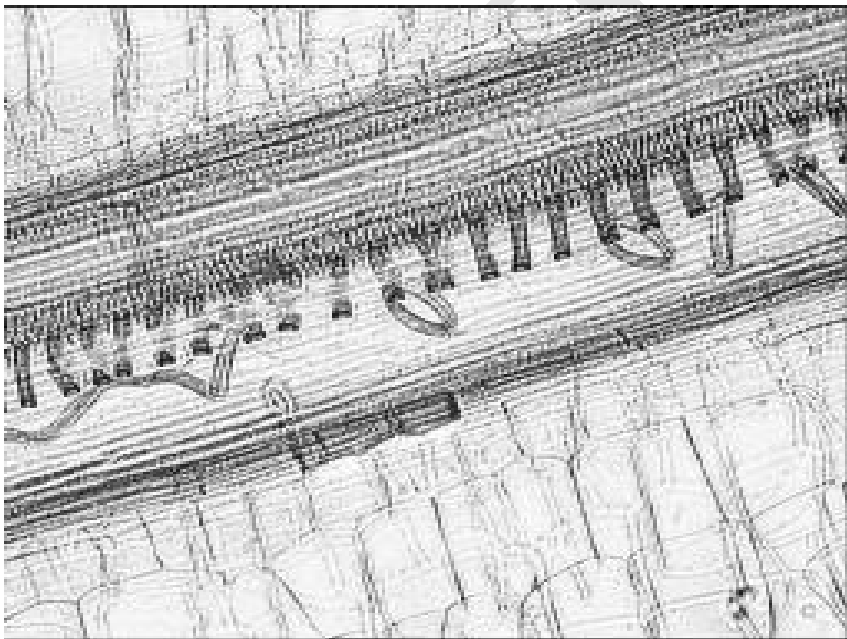


Рис. 14. Продольный разрез стебля кукурузы: хорошо видны спиральные и кольчатые утолщения сосудов

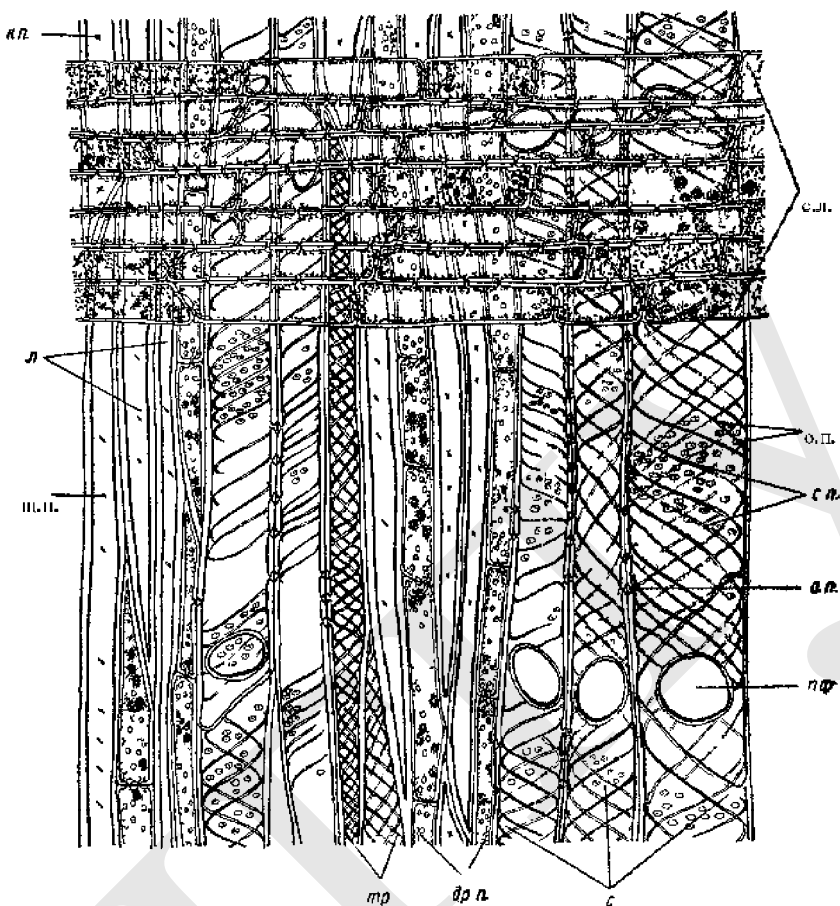


Рис. 15. Продольный радиальный срез древесины липы:

с. – спирально-пористые сосуды, *пф* – перфорация сосуда, *сп.* – спиральные утолщения стенок сосудов, *о.п.* – окаймленные поры, *тр.* – трахеиды со спиральными утолщениями, *л.* – либриформ, *к.п.* – крестовидная пора, *щ.п.* – щелевидная пора, *др.п.* – древесинная паренхима, *с.л.* – сердцевинный луч

Проводящие ткани – ксилема и флоэма – располагаются всегда рядом. Ксилема, как правило, ближе к центру стебля и корня. В корне они образуют сплошной цилиндр, в стебле – непрерывный полый или располагаются разделенными пучками. Пучки могут быть окружены паренхимными клетками или склеренхимой, поэтому их называют сосу-

дисто-волокнистыми. В зависимости от взаимного расположения ксилемы и флоэмы различают следующие типы пучков (рис.16):

Коллатеральный – бокобочный, флоэма и ксилема соприкасаются друг с другом.

Биколлатеральный – пучок имеет двойную флоэму с обеих сторон.

Концентрический амфивазальный – ксилема окружает флоэму.

Концентрический амфикрибральный – флоэма окружает ксилему.

Если в пучке есть камбий, его называют *открытым*. Бескамбиальные пучки называются *закрытыми*.

З а д а н и е 16. Используя учебник, зарисовать схемы типов пучков, обозначив камбий, флоэму и ксилему.

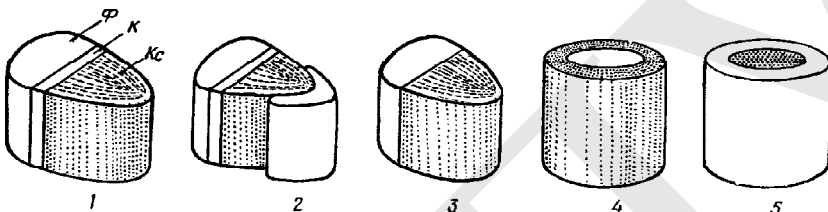


Рис. 16. Типы проводящих пучков:

1 – открытый коллатеральный, 2 – открытый биколлатеральный, 3 – закрытый коллатеральный, 4 – концентрический амфивазальный пучок, 5 – концентрический амфикрибральный; К – камбий, Кс – ксилема; Ф – флоэма

Контрольные вопросы

1. Что такое ткани растения?
2. Как называются ткани, различные по строению, функциям, происхождению?
3. Чем отличаются первичные и вторичные ткани? Когда и где они образуются?
4. Какие меристемы вы знаете? Где они располагаются и какую функцию выполняют?
5. Где располагаются ассимиляционные ткани? Каково их строение в связи с выполняемой функцией?
6. У какой экологической группы растений и почему хорошо развита аэренхима?
7. Каковы особенности строения первичных покровных тканей в связи с выполняемой ими функцией?
8. Чем отличаются колленхима и склеренхима по строению и местоположению?
9. Как образуются и каково строение вторичных покровных тканей?
10. Какие элементы входят в ксилему и флоэму?
11. Чем отличаются трахеиды от сосудов? Для каких групп растений они характерны?

12. Каково строение трахеальных элементов? Как меняется утолщение клеточных стенок сосудов в онтогенезе?
13. Чем отличаются водопроводящие сосуды от ситовидных трубок? Каковы особенности их структуры в связи с выполняемыми функциями?
14. Что такое ситовидное поле, ситовидная пластинка? Как они устроены?
15. Что такое сосудистый пучок? Какие их типы вы знаете?

2. КОРЕНЬ

Корень – осевой вегетативный орган растений, обладающий радиальной симметрией и долго нарастающий в длину. Основная функция – почвенное питание. Корни поглощают и снабжают все тело растения водой и минеральными солями. Кроме того, корни выполняют функцию закрепления растений в почве. В них образуются в результате первичного синтеза важнейшие органические вещества: аминокислоты, амиды, ряд ферментов, гормоны, алкалоиды и др. В некоторых корнях откладываются запасные вещества. Корни взаимодействуют с корнями других растений, микроорганизмами, грибами, обитающими в почве, вступая с ними в симбиотические связи. От стебля отличается отсутствием листьев и наличием защитного чехлика на апексе.

По происхождению различают главный корень, боковые и придаточные. Главный развивается из зародышевого корешка семени и, сохраняясь у голосеменных и многих двудольных, морфологически формирует систему главного корня (стержневую корневую систему). Придаточные корни могут возникать на различных частях вегетативного тела растений (стеблях, листьях, корнях), формируя систему придаточных корней. При совмещении главного и придаточных корней образуется смешанная корневая система. Боковые корни обеспечивают разветвление корней. Они закладываются экзогенно на главном, придаточных и более крупных боковых корнях, располагаясь обычно правильными продольными рядами вдоль материнского корня.

2.1. Строение кончика корня

Молодые корешки являются функционально наиболее активными. В них от кончика корня к основанию (рис.17) можно выделить несколько зон:

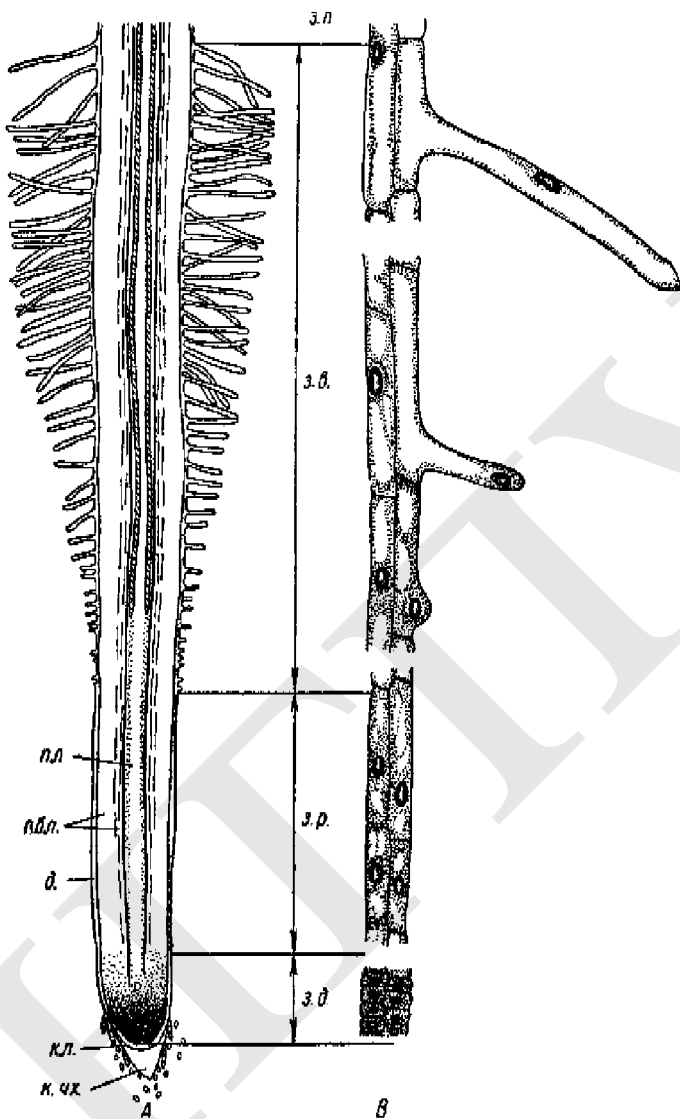


Рис. 17. Молодой корень проростка пшеницы (продольный разрез):
A – схема строения корня: *к.чк.* – корневой чехлик, *к.л.* – калиптроген, *з.д.* – зона деления, *з.р.* – зона растяжения, *з.в.* – зона всасывания, *з.п.* – зона проведения, *д.* – дерматоген; *н.б.л.* – перилема, *н.л.* – плерома; *B* – периферические клетки отдельных зон при большом увеличении

1. *Чехлик (калитра)* – живой наперсток из клеток, живущих 4-9 дней. Наружные клетки отслаиваются еще живыми и продуцируют обильную слизь, облегчающую прохождение корня между частицами почвы. На смену им, изнутри, апикальная меристема продуцирует новые клетки. В клетках осевой части чехлика, так называемой *колумелле*, находятся подвижные крахмальные зерна, обладающие свойствами кристаллов. Они играют роль статолитов и определяют геотропические изгибы корней.

2. *Зона деления*, около 1мм, прикрыта снаружи чехликом. Она более темная или желтоватого цвета, состоит из мелких многогранных, постоянно делящихся клеток с густой цитоплазмой и крупным ядром. В зону деления входит апекс корня с его инициалами и их производными.

3. *Зона роста или растяжения* составляет несколько миллиметров, более светлая, прозрачная. Клетки сильно увеличиваются в размерах вдоль оси корня, возрастает их обводнение, появляются вакуоли. В зоне происходит удлинение корня.

4. *Зона поглощения или всасывания*, до нескольких сантиметров, называется также зоной созревания или дифференцировки тканей. Хорошо выделяется благодаря развитию ризодермы, поверхностной ткани, часть клеток которой дает длинные тонкие выросты – корневые волоски. Они поглощают почвенные растворы в течение нескольких дней, ниже их формируются новые волоски.

5. *Зона проведения*. Старая ризодерма отмирает и слущивается. Корень при этом немного утончается, становится покрытым наружным слоем первичной коры – *экзодермой*, выполняющим функцию покровной ткани. В этой зоне проводятся поглощенные корнем вещества. Переход одной зоны в другую постепенный и условный.

З а д а н и е 1. Рассмотреть (вначале визуально, а затем при малом увеличении микроскопа) молодые 2-3-дневные корешки пшеницы или другого растения, лучше с мелкими семенами. Для этого отрезанный кончик корня в 1,5-2 см положить в большую каплю воды и, закрыв предметным стеклом, найти все описанные зоны корня. При малом увеличении микроскопа рассмотреть корневые волоски на разных стадиях их развития. Схематично зарисовать и подписать все зоны корня, учитывая их взаимное расположение. Для выявления осевой зоны чехлика – колумеллы – можно провести качественную реакцию на крахмал. Для этого под покровное стекло нужно добавить капелюшку раствора Люголя.

2.2. Первичное строение корня

В апексе корня (зона деления) покрытосеменных растений инициальные клетки, обладая длительной эмбриональной фазой, формируют производные клетки, которые отчетливо образуют 3 (двудольные) или 4 (однодольные) слоя, названные *гистогенами*. Наружный слой – *дерматоген* – у двудольных дает начало первичной покровной ткани и корневому чехлику, внутрь от него располагается *периблема*, клетки которой превращаются в ткани первичной коры. Внутренний слой – *плерома* – образует меристематическую ткань *прокамбий*, из которого развиваются ткани центрального цилиндра: перицикл и первичные проводящие ткани (рис. 17, 18). У однодольных покровная ткань и корневой чехлик формируются из разных гистогенов: первая – из дерматогена, а второй – из *калиптрогена*. В апексе корня, в непосредственной близости к его инициальным клеткам, находится небольшая часть меристемы, клетки которой отличаются замедленным темпом деления: их митотическая активность ниже приблизительно в 10 раз по сравнению с остальными клетками меристемы. Этот участок апекса называется *покоящимся центром*. Его функции заключаются в следующем: 1) переходит в активное состояние при подавлении и разрушении деятельности инициалей; 2) синтезирует цитокинины и регулирует процессы роста корня; 3) восстанавливает диплоидность мутирующих клеток меристемы корня.

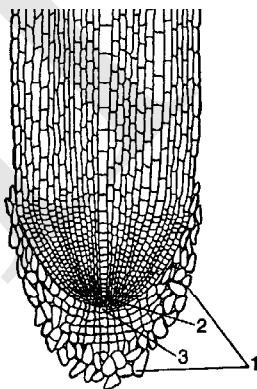


Рис. 18. Продольный разрез молодого корня:

1 – корневой чехлик, 2 – группа инициальных клеток, 3 – калиптроген

З а д а н и е 2. На постоянном микропрепарате кончика корня лука различить плерому, периблему, дерматоген и калиптроген и схематично их зарисовать.

На уровне корневых волосков и выше все меристематические ткани дифференцируются в постоянные ткани первичного строения корня.

Первичное строение корня удобно изучать на однодольных растениях, где оно сохраняется в течение всей жизни. На поперечном разрезе, в зоне всасывания, корень покрыт ризодермой (эпиблемой) с корневыми волосками. Позднее она сдувается и ясно выделяются только две части: широкая – первичная кора и относительно узкая – центральный цилиндр.

Поперечный срез корня ириса (*Iris*). Наружная часть коры представлена двух-, трехслойной *экзодермой* из крупных шестигранных плотно сложенных клеток (рис.19). Стенки клеток пропитаны суберином и выполняют роль пробки. В отличие от последней эта ткань первична по своему происхождению. Основная масса первичной коры (*мезодерма*) образована округлыми паренхимными клетками с многочисленными межклетниками. В клетках накапливается большое количество крахмальных зерен.

Внутренний слой коры – *эндодерма* – состоит из одного ряда плотно сомкнутых клеток. В средней части радиальных стенок их оболочек происходит местное опробковение и иногда одревеснение. Образуются пояски Каспари. Они перекрывают путь веществ по *апопласту* (через клеточные оболочки) и определяют их движение по *симпласту* (через протопласт), осуществляя избирательность передвижения веществ из коры в центральный цилиндр и обратно. На этой стадии на поперечном сечении корня пояски видны как пятна (пятна Каспари) на границе соседних клеток. Позднее у однодольных утолщение, опробковение и одревеснение оболочек происходит на всей поверхности клеток эндодермы. Относительно тонкими остаются лишь наружные тангентальные стенки клеток, и тогда под микроскопом видны подковообразно утолщенные оболочки клеток. Между ними располагаются *пропускные клетки* с неутолщенными оболочками и крупным ядром. Они располагаются обычно против лучей первичной ксилемы.

Центральный цилиндр окружен перициклом. Это ряд мелких тонкостенных клеток, долго сохраняющих меристематический характер. В перицикле закладываются боковые корни, при переходе к вторичному строению он преобразуется во вторичные меристематические ткани –

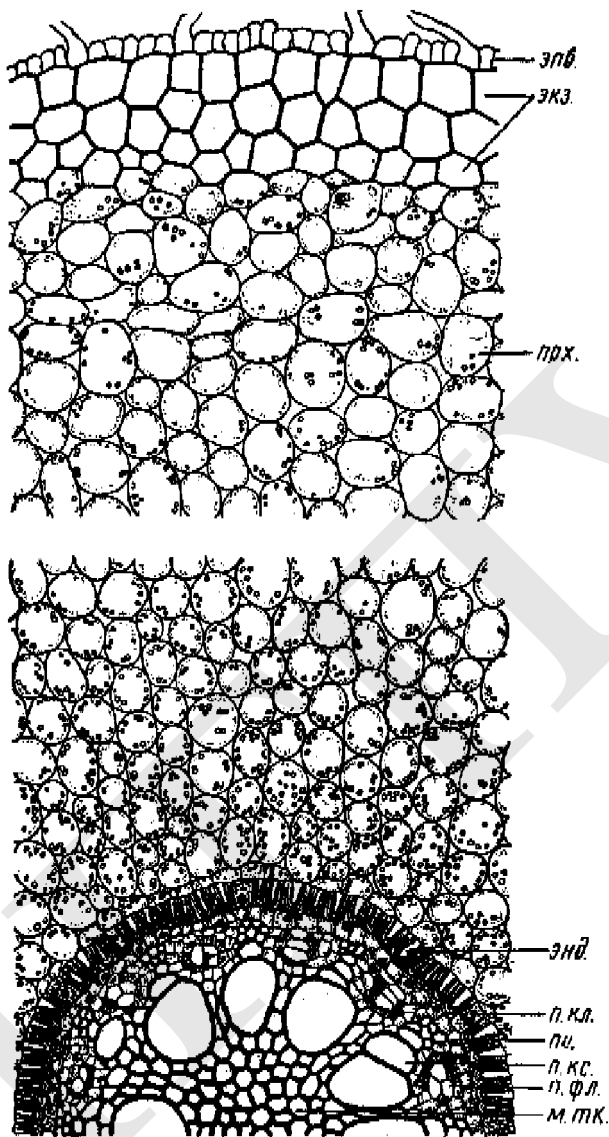


Рис. 19. Поперечный разрез корня ириса в зоне проведения:
эпб. – эпиблема (ризодерма), *экз.* – экзодерма, *прх.* – запасяющая паренхима
 первичной коры, *энд.* – эндодерма, *п.к.л.* – пропускные клетки, *пц.* – перицикл,
п.к.с. – первичная ксилема, *п.ф.л.* – первичная флоэма, *м.тк.* – механическая ткань

камбий и феллоген. Под перициклом из прокамбия развивается проводящая ткань корня. Сначала клетки прокамбия дифференцируются в *протофлоэму*. Она в виде пучков располагается непосредственно под перициклом и состоит из узких ситовидных клеток без клеток-спутниц. Затем образуются клетки *метафлоэмы* с типичным строением элементов флоэмы. Одновременно из клеток прокамбия, расположенных под перициклом между пучками флоэмы, дифференцируется *протоксилема*, представленная узкими сосудами с кольчатым и спиральным утолщениями. Более поздние элементы ксилемы – *метаксилема* – формируются, как и метафлоэма, центростремительно (*экзархно*) от перицикла к центру корня и состоят из крупных сосудов, членики которых имеют лестничную и точечную поровость. Так как дифференциация метаксилемы из прокамбия идет быстрее, чем метафлоэмы, ксилема в корне представлена в виде радиальных лучей, непосредственно соприкасающихся с перициклом и идущих от периферии к центру. Число лучей первичной ксилемы может быть от двух-трех (ди-, триархная) до 4-5 (тетра-, пентархная) или многих (полиархная ксилема). Для ириса характерен последний тип. Между лучами ксилемы пучками располагается первичная флоэма.

У двудольных и голосеменных при первичном строении клетки прокамбия между элементами ксилемы и флоэмы остаются не дифференцированными и сохраняют меристематическую активность.

У однодольных, не способных к вторичному утолщению, часть прокамбия дифференцируется в паренхимные клетки. Они располагаются хорошо выраженным слоем между элементами ксилемы и флоэмы. У большинства однодольных растений центр корня занят крупными сосудами метаксилемы, но у некоторых, например, у ириса, в центре много паренхимы. Иногда паренхима превращается в склеренхиму. Отдельные ее волокна вклиниваются в ксилему.

З а д а н и е 3. Рассмотреть особенности всех тканей на поперечном срезе ириса. Обозначить все части на рисунке. При большом увеличении рассмотреть и зарисовать несколько клеток экзодермы, эндодермы с пропускными клетками и перицикл. На рисунке показать разницу в относительном размере клеток, в форме и толщине оболочек.

У папоротникообразных и однодольных первичная структура корня без существенных изменений сохраняется в течение всей жизни растения. У подавляющего большинства двудольных и у голосеменных она сохраняется недолго. Происходят вторичные изменения, связанные с деятельностью вторичной меристемы – камбия.

2.3. Вторичное строение корня

Камбий образуется отдельными дуговидными участками между ксилемой и флоэмой из тонкостенных клеток нереализованного прокамбия, которые начинают делиться антиклинально.

Недостающие участки камбия формируются из перицикла, расположенного против лучей первичной ксилемы. Образуется сплошное камбиальное кольцо – вначале в виде изломанной замкнутой линии, затем оно становится ровным кругом, т.к. на вогнутых участках его, огибающих первичную флоэму, начинает внутри интенсивно откладываться вторичная ксилема, а наружу – более медленно – вторичная флоэма. Первичная флоэма отодвигается к периферии, сдавливается и становится мало заметной, иногда она остается только волокна. Первичная ксилема в виде радиальных лучей сохраняется в центре корня.

Камбий, сформированный из перицикла (перициклический камбий), дает внутрь и наружу паренхимные клетки, образующие первичные радиальные (сердцевинные) лучи, место запаса крахмала и липидов. При вторичном росте корня перицикл обычно становится многослойным и из наружных клеток его формируется пробковый камбий – феллоген. Он дает начало перидерме. Последняя своим наружным слоем омертвевших клеток – пробкой – изолирует первичную кору от остальных тканей корня. Под давлением растущего в толщину корня она разрывается, отмирает и слущивается (линька корня). При вторичном строении корня четко выделяются 2 слоя: *вторичная кора* – ткани, расположенные снаружи от камбия, и *центральный цилиндр* – ткани, расположенные под камбием.

Вторичное строение корня можно изучить на поперечном срезе тыквы (рис.20).

З а д а н и е 4. Микропрепарат с корня 2,5-5 мм целиком не помещается в поле зрения микроскопа, поэтому вначале его надо изучить визуально, рассматривая на свет. При этом необходимо различить и сосчитать число лучей вторичных проводящих тканей, их у тыквы обычно 3-5, вторичную кору и камбий. Далее рассмотреть при малом увеличении один из секторов среза. Найти первичную ксилему, вторичную ксилему (она располагается между лучами первичной и представлена более крупными сосудами, а также склеренхимой и паренхимой), камбий над ней, над камбием – вторичную флоэму (крупные ситовидные трубки с простыми ситовидными пластинками, клетками-спутницами

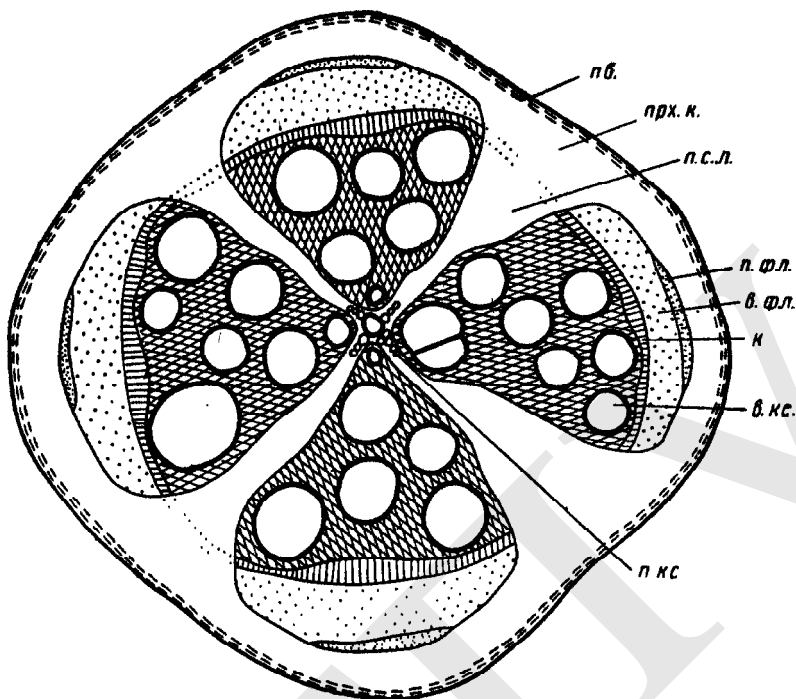


Рис. 20. Вторичное строение корня тыквы (поперечный разрез):
пб. – пробка, *прх.к.* – паренхима вторичной коры, *п.с.л.* – первичный сердцевинный луч, *п.фл.* – первичная флоэма, *в.фл.* – вторичная флоэма, *к.* – камбий, *в.кс.* – вторичная ксилема, *п.кс.* – первичная ксилема

и лубяной паренхимой). Первичная флоэма оттеснена к периферии. Участки камбия, возникающие из перицикла между участками флоэмы, откладывают лучевую паренхиму. Снаружи корень покрыт вторичной покровной тканью. Все найденное на микропрепарате изобразить схематично на рисунке и подписать.

2.4. Метаморфозы корней

При усилении одной или нескольких функций корней или появлении дополнительных, специфических происходят их видоизменения – *метаморфозы*. Наиболее известны запасные корни, сильно утолщен-

ные и паренхиматизированные. Утолщенные боковые и придаточные корни (георгины, любка, лабазник шестилепестный, зопник клубненосный, спаржа и др.) называют корневыми шишками. Утолщение главного корня у культурных растений, усиленное длительным искусственным отбором (морковь, редька, репа, редис, свекла), называют корнеплодом. Последний может быть образован преимущественно корнем (морковь) или корнем и стеблем (рис.21). Так, у репы корень занимает лишь самую нижнюю часть корнеплода. Корневая часть отличается по отходящим от нее корешкам. В стеблевой части их нет. В корнеплодах хорошо развита запасная паренхима и исчезают склеренхимные ткани. У моркови и петрушки паренхима сильнее развита в лубе. У репы, редиски, редьки, наоборот, в древесине. Эти части особенно у моркови хорошо отделяются друг от друга по камбиальному кругу. На все указанные особенности нужно обратить внимание дома, когда будете использовать корнеплоды в пищу.

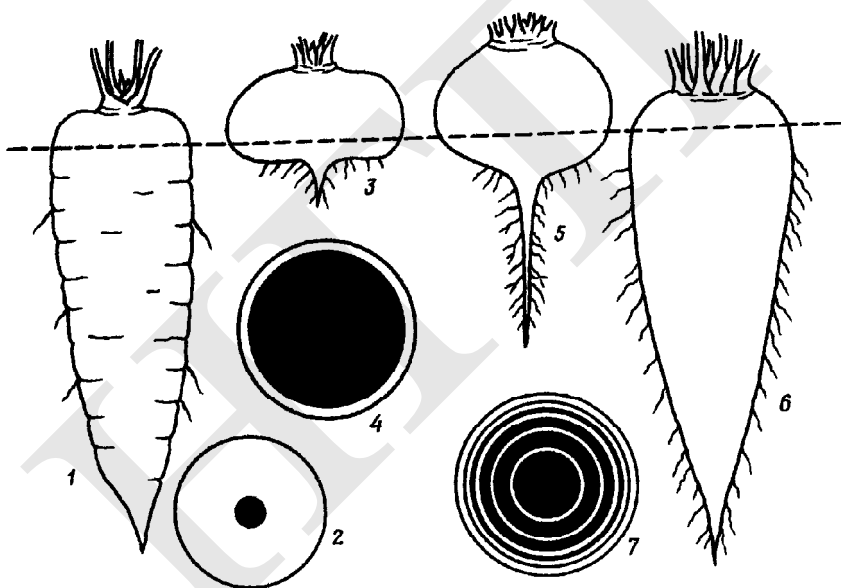


Рис. 21. Корнеплоды моркови (1, 2), репы (3, 4) и свеклы (5, 6, 7).
На поперечных срезах ксилема черная, флоэма – белая

Задание 5. Подробнее с анатомическим строением корнеплода ознакомимся на микропрепарате молодого корня моркови (*Daucus carota*). В самом центре его (рис.22) видны два узких луча первичной диархной ксилемы. От их вершин к периферии протягиваются крупноклеточные первичные сердцевинные лучи. Между ними, по обе стороны от первичной ксилемы, лежит вторичная ксилема. Она пронизана узкими радиально расходящимися вторичными сердцевинными лучами. Между ними размещается древесинная паренхима. В ней хорошо различимы узкие радиальные цепочки сосудов. Их утолщенные и одревесневшие оболочки хорошо выделяются на фоне тонкостенной паренхимы, сохраняющей целлюлозные оболочки. Вокруг вторичной ксилемы размещается камбиальная зона из мелких сплюснутых в радиальном направлении клеток. Кнаружи от нее располагается вторичная флоэма (луб). Она включает лубяную паренхиму с рассеянными в ней эфи-

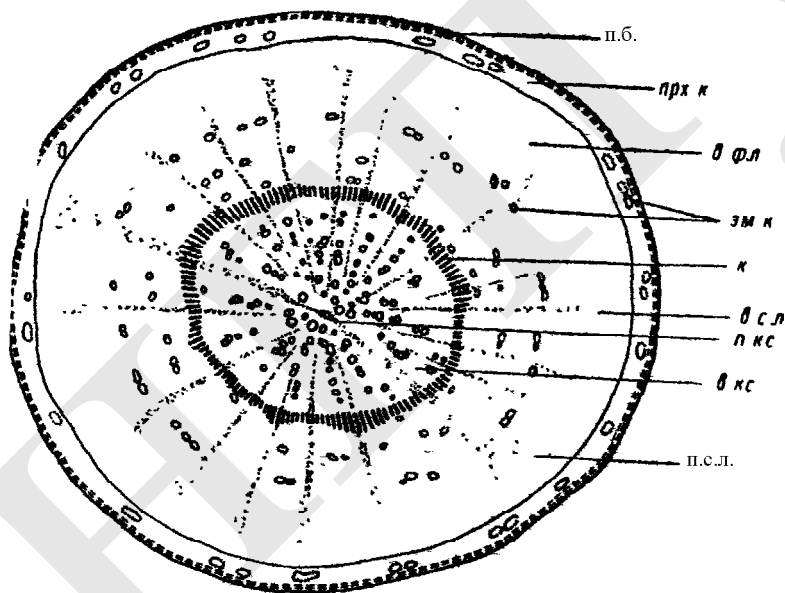


Рис. 22. Анатомическое строение корнеплода моркови (поперечный разрез):
 п.б. – пробка, прх.к. – паренхимная кора, в.фл. – вторичная флоэма,
 эм.к. – эфиромасличные каналы, к. – камбий, в.с.л. – вторичный сердцевинный
 луч, п.кс. – первичная ксилема, в.кс. – вторичная ксилема,
 п.с.л. – первичный сердцевинный луч

ромасличными каналами (внутренняя выделительная ткань), небольшие группы ситовидных трубок с сопровождающими клетками и крупные паренхимные клетки сердцевинных лучей. Флоэмная часть наиболее сочная и богата питательными веществами. Цвет ее в зрелом корнеплоде ярко-оранжевый за счет каротина многочисленных хромопластов. Кнаружи от флоэмы расположена узкая полоса из паренхимных клеток с более крупными эфиромасличными каналами, которая постепенно переходит в тонкий слой пробки.

Схематично зарисовать и подписать все рассмотренные на микропрепарате части корня моркови.

Задача 6. Утолщение корня у свеклы (*Beta vulgaris*) происходит не за счет одного, а за счет нескольких колец камбия (рис. 21). Внутренние клетки первого кольца дают внутрь ксилему, наружу – флоэму, но деятельность их вскоре заканчивается. Наружный слой первого кольца, наоборот, становится деятельным и дает новый круг ксилемы и флоэмы. Заложение новых слоев камбия происходит, таким образом, многократно, поэтому на поперечном срезе корня свеклы мы видим многочисленные концентрические кольца. Более подробно с их строением можно ознакомиться на микропрепарате.

Контрольные вопросы

1. В чем отличие корня от стебля?
2. Какие типы корней вы знаете?
3. Какие зоны по строению и функциям выделяются в молодом корне?
4. Какие части можно выделить при первичном анатомическом строении корня?
5. Какие отличительные особенности в строении первичной покровной ткани корня вы знаете?
6. Из какого гистогена образуется первичная кора и на какие части она делится?
7. Как устроена эндодерма, и какую функцию она выполняет?
8. Каково строение центрального цилиндра при первичном строении?
9. Какое строение имеет первичная ксилема и как это связано с функцией корня?
10. С чего начинается переход к вторичному строению корня? У каких растений он наблюдается?
11. Чем вторичное строение корня отличается от первичного?
12. Что такое метаморфоз органа?
13. Какие органы участвуют в строении корнеплода, и в какой части корня идет основное накопление питательных веществ у моркови, редьки, свеклы?

3. ПОБЕГ

Побег – один из основных органов семенных растений, состоящий из **оси (стебля), листьев и почек**. Главная функция побега – воздушное питание или фотосинтез. Кроме этого, репродуктивные побеги образуют семена и тем самым осуществляется размножение растений. Побеги и их видоизмененные органы размножаются вегетативно, что приводит к увеличению численности особей. Стебель выполняет в основном механическую и проводящую функции. Запасание различных веществ возможно в разных частях побега: оси, листьях, почках.

3.1. Строение побега

Побег имеет сложное строение и состоит из оси, листьев, почек. Ось (стебель) побега состоит из узлов и междоузлий. *Узел* – участок стебля на уровне отхождения листа или мутовки листьев. Если лист охватывает своим основанием весь периметр стебля, то такой узел называется *закрытым* (например, у многих однодольных). У таких растений, как береза, осина, крапива и др., лист прикреплен только к части узла, поэтому узел называется *открытым*. Между двумя узлами на побеге располагается междоузлие. Оно может быть длинным, как у древесных растений, и коротким, как, например, у вегетативных побегов злаков, нарциссов, луков.

Побег обладает рядом свойств. За счет апикальной меристемы он способен неопределенно долго увеличивать свою длину и расти акропетально. В отличие от корня апекс побега не гладкий. Он обладает строгой ритмичностью, определяемой отчленением фитомеров (зачатков листьев). Побег состоит из метамеров. *Метамер* – это повторяющийся участок побега, состоящий из узла, листа, почки и нижележащего междоузлия. Побег, как и корень, способен ветвиться, но боковые побеги возникают из экзогенных почек, которые закладываются в пазухах фитомеров в результате деятельности апикальной меристемы (рис.2).

Апикальная меристема находится в апексе. *Апекс* – активно работающий ростовой центр, который обеспечивает формирование всех органов и первичных тканей – органогенез и гистогенез побега. Апекс не гладкий за счет отложения листовых зачатков в акропетальной после-

довательности. Отложение листового зачатка на апексе происходит через определенный промежуток времени. Отрезок времени между вычленением на апексе двух последовательных метамеров побега был назван швейцарцем Шюеппом *пластохроном*. Величина пластохрона зависит от многих причин. Характер листовых зачатков влияет на его продолжительность, например, у лука косоугольного пластохрон чешуевидного листа составляет 10 дней, а зеленых листьев – 4-5 дней. Непродолжительный пластохрон описан у злаков, например, у овсяницы гигантской он может достигать нескольких часов. На продолжительность пластохрона может влиять время разворачивания фитомеров. Полное или почти полное прекращение деятельности апекса связано с сезонной ритмикой. Помимо отчленения вегетативных зачатков, на апексе закладываются генеративные зачатки: зачатки цветков, околоцветника, тычинок и пестиков.

Особенности деятельности вегетативного апекса обуславливают листорасположение на побеге, или *филлотаксис*. Различают спиральное и мутовчатое листорасположение (рис. 23). При спиральном листорасположении листья на побеге располагаются по спирали или поочередно. При мутовчатом в мутовках могут находиться 2, 3, 4, реже более листьев.

Листорасположение подчиняется *правилу эквидистантности*, которое заключается в равенстве угловых расстояний между медианами смежных листьев, что и приводит к равномерному размещению листовых зачатков по окружности. Из этого правила вытекают 2 важных следствия:

1. Правило чередования кругов при мутовчатом листорасположении – листья новой мутовки закладываются в промежутках листьев старой.

2. На оси побега обнаруживаются прямые вертикальные ряды – *ортостихи*. При разном листорасположении число ортостих меняется. При мутовчатом листорасположении с 3 листьями их 6, при супротивном – 4, при очередном (двухрядном) – 2 ортостихи, а при спиральном – разное: 3,5,7 и т.д.

Листорасположение можно описать графически или формулой. При графическом изображении строят диаграммы, отражающие проекцию расположения листьев относительно оси побега. В формуле отражено число ортостих и число листовых спиралей, на которых размещен *листовой цикл* (число листьев, лежащих на разных ортостихах). Она представлена дробью: в числителе – число оборотов спирали, на котором равномерно распределены листья одного цикла; в знаменателе – число



Рис. 23. Основные типы листорасположения:

1 – спиральное у дуба (молодой растущий побег); 2 – схема основной генетической спирали; 3 – двурядное у гастерии: а – вид растения сбоку, б – вид сверху, схема; 4 – мутовчатое у олеандра; 5 – супротивное у сирени.

оргостих и, соответственно, число листьев в листовом цикле. Так, листорасположение шиповника, тополя можно описать формулой $2/5$; капусты, подорожника – $3/8$; льна – $3/21$.

З а д а н и е 1. Рассмотрите и зарисуйте строение побега любого древесного растения (тополя, березы, клена). Выявите метамеры, обозначьте узлы, междоузлия, верхушечную и пазушные почки, годичное почечное кольцо.

З а д а н и е 2. Рассмотрите побеги разных древесных растений (береза, клен, тополь, шиповник, липа) и опишите графически листорасположение, приведите формулу.

3.2. Первичное анатомическое строение стебля

Стебель, как и корень, состоит из трех типов тканей: покровных, проводящих и основных. Разнообразие первичной структуры стебля обусловлено, главным образом, тем, как располагаются относительно друг друга основная и проводящая ткани.

Формирование *первичной структуры* обусловлено деятельностью апикальной меристемы. Как уже упоминалось выше, апекс побега имеет выступы – зачатки листьев. На дистальной части апекса побега располагается конус нарастания. У разных таксонов высших растений апикальная меристема представлена одной (хвощевидные), несколькими (папоротники) и множеством слоев клеток (семенные растения). Рассмотрим строение конуса нарастания покрытосеменных (рис. 24). Распределение апикальных массивов в апексе побега объясняется теорией туники-корпуса Шмидта и гистологической зональностью.

Конус нарастания снаружи покрыт одним слоем клеток, которые называются *туникой*. Они делятся антиклинально и образуют гистоген “*протодерма*”, из которого в зоне отчленения листовых зачатков формируется первичная покровная ткань – эпидерма. Под туникой располагается массив меристематических клеток, который называют корпусом.

Корпус представлен центрально меристематическими клетками (ЦМК) с “меристемой ожидания”, расположенными непосредственно под туникой. *Меристема ожидания* состоит из небольшого числа (2-3% от общего числа меристематических клеток) клеток, функция которых – восстановление генетической информации и поддержание устойчивости клеток меристемы к неблагоприятным факторам. Центрально мерис-

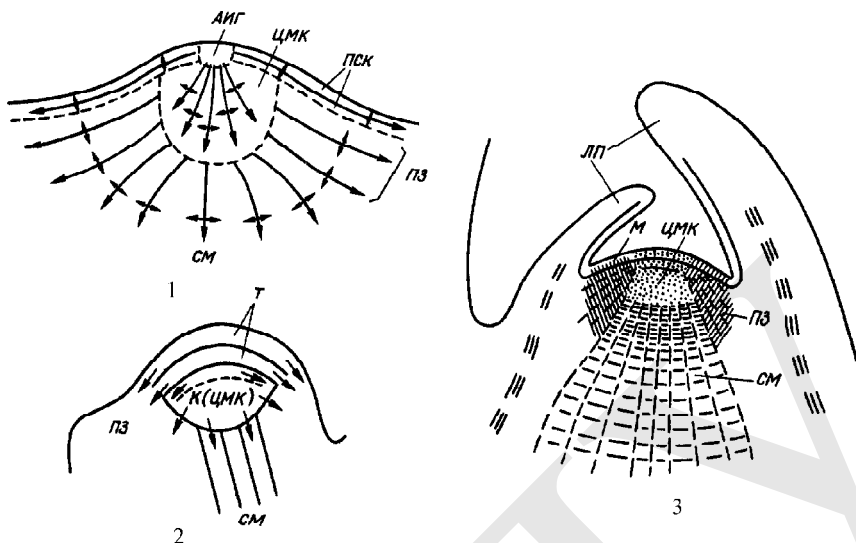


Рис. 24. Строение апексов побегов:

1 – схема зональности в апексе голосеменного – гинкго; 2 – схема зональности в апексе побега цветкового растения – крестоцветного; 3 – объединенная схема зональности и туники -корпуса в апексе побега; АИГ – апикальная группа инициалей; ЦМК – центральные меристематические клетки; ПЗ – периферическая зона; СМ – стержневая меристема; ПСК – поверхностные слои клеток, Т – туника; К – корпус; М – мантия; ЛПТ – листовые примордии

тематические клетки, делясь, образуют периферическую и сердцевинную (стержневую) меристемы. *Периферическая меристема* располагается книзу и сбоку от ЦМК, непосредственно под протодермой и листовым зачатком. Внутренний слой периферической меристемы образует так называемое инициальное кольцо, наружный ряд которого представлен перициклом. Клетки инициального кольца являются прокамбием, деятельность которого приводит к формированию проводящих тканей. Наружный слой периферической меристемы дает первичную кору, состоящую из различных тканей. Стержневая меристема располагается в центре апекса и впоследствии превращается в клетки сердцевины.

Рассмотрим образование и строение различных типов тканей при первичном строении побега.

Эпидерма. Эпидерма образуется из протодермы и состоит из одного слоя живых клеток с кутикулизованными оболочками. Клеточная стенка,

соприкасающаяся с воздушной средой, имеет в разной степени развитую кутикулу. В засушливых условиях обитания кутикула толстая, и на поверхности клеточной стенки располагаются одно- и многорядные мертвые трихомы (волоски). Эпидерма в результате роста стебля в толщину испытывает натяжение. Эпидермальные клетки отвечают на это натяжение ростом в тангентальном и делением в радиальном направлениях.

Первичная кора развивается из клеток периферической меристемы, между протодермой и прокамбием. Состоит из паренхимы, в клетках которой сосредоточено большое количество хлоропластов. Межклетники хорошо выражены. У водных растений первичная кора представлена аэренхимой. Периферическая часть коры может содержать колленхиму в виде тяжелой более или менее непрерывного слоя, у злаков развивается склеренхима. Внутренняя часть коры – часто многослойная эндодерма. У большинства растений ее строение отлично от строения эндодермы в корне. Эндодерма стебля – это крахмалоносное влагалище, и только в подземных органах, например, корневищах, в ее клетках развиваются пояски Каспари. В эндодерме стебля создается физиологический барьер, образующийся в результате химического взаимодействия между веществами, поступающими из проводящих тканей, и первичной корой.

Проводящая система. Развивается из клеток прокамбия. Прокамбий в инициальном кольце закладывается либо сплошным слоем, либо пучками, расположенными под листовыми выростами.

У семенных растений проводящая система представлена пучками. Первой начинает дифференцироваться флоэма, затем образуется ксилема. Первые элементы флоэмы (*протофлоэма*) образуются из клеток прокамбия, находящихся на внешней стороне пучка, то есть около первичной коры. Следующие элементы (*метафлоэма*) возникают из клеток, расположенных ближе к центру прокамбиального пучка. Из клеток на внутренней стороне пучка возникает *протоксилема*, а ближе к центру – *метаксилема*. Таким образом, флоэма формируется *экзархно*, а ксилема – *эндархно*. У однодольных все клетки прокамбия дифференцируются в проводящие элементы и вторичного строения нет, у двудольных и голосеменных прокамбий, расположенный ближе к центру пучка, превращается в камбий, и начинается вторичное утолщение.

Перицикл, расположенный по внешней стороне инициального кольца, часто делится, и образуются утолщенные клетки так называемых перициклических волокон, выполняющих механическую функцию.

Сердцевина образуется из клеток сердцевинной меристемы. Состоит из паренхимных клеток и хорошо выраженных межклетников. У многолетних растений в процессе роста сердцевина может разрушаться. Часто это происходит в междоузлиях, а в узлах она сохраняется. В сердцевине содержатся различные идиобласты с кристаллами и другими эргастическими включениями, также склереиды. Есть млечники.

Строение стебля **купены лекарственной** (*Polygonatum officinale*) представлено на рис. 25. Стебель снаружи покрыт однослойной *покровной тканью* – эпидермой, клетки которой имеют обычное строение. Под ней располагается узкая *первичная кора*. Ее клетки тонкостенные, паренхимные, обычно хлорофиллоносные, эндодерма не выражена.

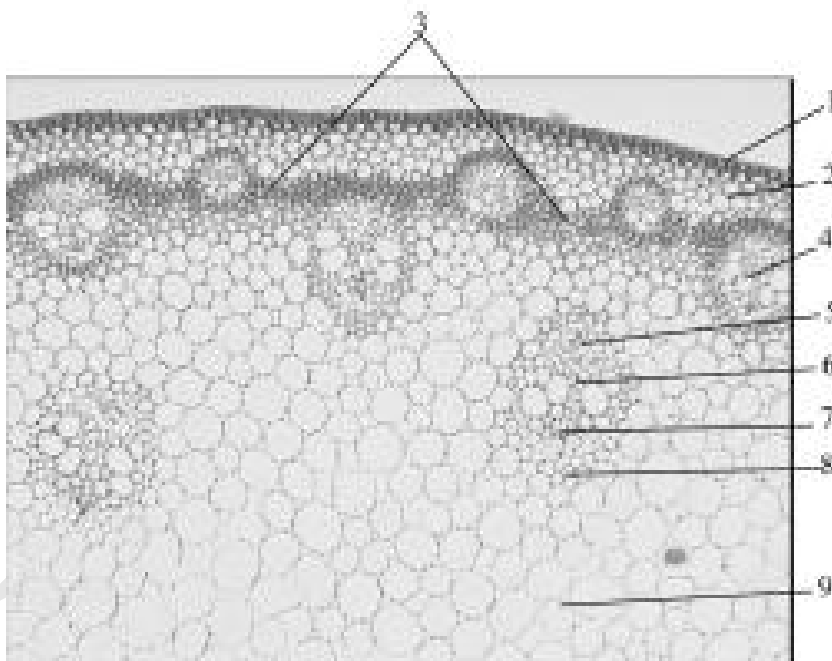


Рис. 25. Строение стебля купены лекарственной:

- 1 – эпидерма, 2 – первичная кора, 3 – склереихима, 4 – коллатеральный проводящий пучок, 5 – флоэма, 6 – метаксилема, 7 – протоксилема, 8 – паренхимная обкладка пучка, 9 – паренхима сердцевины

Центральный цилиндр окружают клетки перицикла, представляющие собой широкое кольцо склеренхимных волокон. Остальная часть центрального цилиндра представлена тонкостенными паренхимными клетками с большим числом закрытых коллатеральных проводящих пучков, разбросанных по всему стеблю. Пучки погружены в склеренхиму.

Проводящие пучки центрального цилиндра со стороны ксилемы и флоэмы часто сопровождаются тяжами одревесневших толстостенных механических элементов. Ксилема представлена несколькими крупными (метаксилема) и мелкими (протоксилема) сосудами, нередко имеет очертания широкой латинской буквы V. В ее углублении располагается флоэма. На периферии флоэмы находятся несколько узкопросветных ситовидных трубок (протофлоэма), под ними располагается группа ситовидных трубок с клетками-спутницами (метафлоэма).

Строение корневища ландыша майского (*Convallaria majalis*) (рис. 26). На поперечном срезе хорошо выражены покровная ткань, первичная кора и центральный цилиндр. Эпидерма состоит из типичных для этой ткани клеток, часто с устьицами.

В первичной коре выделяется 2 слоя. Большая часть коры состоит из тонкостенных паренхимных клеток с межклетниками. Внутренняя часть представлена 2-3 рядами клеток эндодермы с типичным подковообразным утолщением стенок: утолщены боковые, радиальные и внутренние тангентальные стенки, наружная стенка не утолщена.

Центральный цилиндр состоит из многослойного перицикла, тонкостенных паренхимных клеток и проводящих пучков, разбросанных по всему поперечному сечению. Пучки различаются по своему строению. Периферические пучки, лежащие под перициклом, – *коллатеральные*, имеющие V-образную форму, в остальной части центрального цилиндра пучки *концентрические амфивазальные* или промежуточно-строения. Так, в одних случаях ксилема охватывает флоэму не полным кольцом, а с некоторым разрывом в наружной части, в других – имеет очертания подковы, как в типичных коллатеральных пучках.

З а д а н и е 3. Рассмотреть под микроскопом при малом увеличении первичное строение стебля. Зарисовать схему расположения различных тканей, обозначить их и отметить границы первичной коры и центрального цилиндра. При большом увеличении рассмотреть строение пучков и зарисовать их.

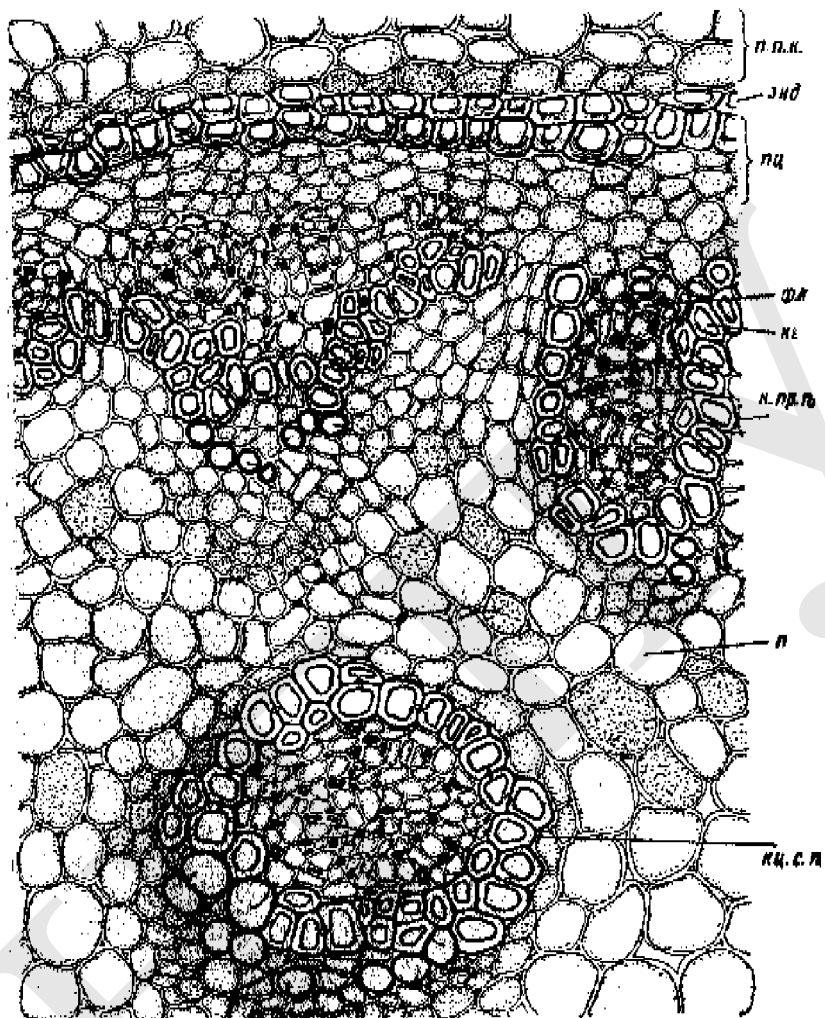


Рис. 26. Строение корневища ландыша (часть центрального цилиндра с сосудистыми пучками):

п.п.к. – паренхима первичной коры, *энд.* – эндодерма, *пц* – перicycle, *кц.с.п.* – концентрический сосудистый пучок, *к.п.п.* – коллатеральный проводящий пучок, *кс.* – ксилема, *фл.* – флоэма, *п* – паренхима

3.3. Вторичное строение стебля

Формирование вторичной структуры стебля связано с образованием и деятельностью камбия. В зависимости от способа образования камбия различают несколько типов вторичного строения стебля:

1. Камбий возникает непрерывным слоем (кольцом) в кольце прокамбия и затем длительно откладывает сплошные слои вторичных проводящих тканей (древесные растения).

2. В прокамбиальных пучках сначала возникает пучковый камбий, затем образуются перемычки межпучкового камбия и затем длительно откладывается проводящая система (древесные растения).

3. Из прокамбия возникает пучковый и межпучковый камбий, но пучковый образует проводящие элементы, а межпучковый – механические ткани (травянистые растения).

4. Как и в предыдущем случае, формируется пучковый и межпучковый камбий, но из последнего образуется только паренхима (травянистые растения).

Рассмотрим формирование и строение различных типов тканей вторичной структуры стебля.

Эпидерма при вторичном строении, как правило, заменяется перидермой, но у недолго живущих побегов она может сохраняться. Строение вторичной структуры стебля у большинства травянистых растений отличается от такового древесных.

У *травянистых* растений вторичная покровная ткань образуется в результате деятельности феллогена, который закладывается в субэпидермальном слое или самой эпидерме, сплошным слоем или участками, которые в результате антиклинального деления клеток соединяются в кольцо. При этом способе образования феллогена первичная кора полностью сохраняется живой под перидермой. Если феллоген закладывается в клетках первичной коры, то та часть ее, которая оказывается над феллемой, отмирает, клетки внутренней части коры живые. Во вторичной покровной ткани для осуществления дыхания формируются чечевички, о строении которых речь шла в разделе “Ткани”.

Камбий закладывается третьим или четвертым способом. Периклинные деления его клеток приводят к образованию снаружки от камбия элементов вторичной флоэмы, а вовнутрь – элементов вторичной ксилемы, увеличению размеров пучков. Наружные слои сердцевины могут лигнифицироваться и формировать либо сплошной слой скле-

ренхимы, в который погружены пучки, либо обрамлять пучки с внутренней стороны. В паренхимных клетках сердцевины откладываются запасные вещества и формируются млечники лизигенного и схизогенного происхождения.

У *древесных* растений строение стебля можно разделить на вторичную кору, древесину и сердцевину.

Вторичная кора отличается от первичной своим происхождением, функцией и гистологическим составом. У семенных растений она в несколько раз тоньше, чем древесина. Вторичная кора состоит из покровной ткани (вторичной и третичной), первичной коры и флоэмы, называемой лубом. У древесных растений феллоген в течение жизни неоднократно закладывается в глубоких слоях первичной коры или даже в паренхимных клетках луба, что приводит к образованию третичной покровной ткани или корки.

Луб образуется в результате деятельности камбия и имеет форму сплошного кольца (1 способ заложения камбия) или полусферы (2 способа заложения). Он состоит из разных тканей: механических, проводящих и паренхимных. Выделяют *твердый луб* – совокупность механических и проводящих элементов и *мягкий луб* – совокупность паренхимы и проводящих элементов.

Древесина располагается вовнутрь от камбия и состоит их элементов ксилемы (сосудов), механической ткани – древесных волокон (волокон либриформа), древесинной паренхимы. Паренхима может находиться в древесине в виде горизонтальных и вертикальных лучей, располагаться около сосудов или рассеянно по всему годичному кольцу. Некоторые паренхимные клетки своими стенками вдавливаются в пустые сосуды и закупоривают их. Образуются *тилы*. В них накапливаются сахара, смолы и дубильные вещества. Они предохраняют от грибковых заболеваний.

Древесина и луб состоят из годичных колец и содержат проводящие элементы разного диаметра. В древесине и лубе формируются млечники и смоляные каналы, в которых откладываются смолы, эфирные масла и др. Древесину обычно делят на 3 части. *Заболонь* – периферическая часть древесины, по которой осуществляется передвижение воды и минеральных веществ. *Ядро* – центральная окрашенная часть древесины. В ней накапливаются продукты обмена. *Спелая древесина* – неокрашенная центральная ее часть, но спелая древесина присутствует не у всех древесных растений. У таких деревьев, как клен, ольха, береза,

нет ни ядра, ни спелой древесины. Сердцевина у древесных растений представлена паренхимными клетками, в которых часто откладываются *эргастические* вещества.

Строение стебля кирказона крупнолистного (*Aristolochia siphon*) (рис. 27). В стебле кирказона четко выделяются: эпидерма, первичная кора, центральный цилиндр. Эпидерма образована прямоугольными клетками с толстыми наружными стенками. С поверхности эпидерма покрыта сплошным тонким слоем кутикулы.

Первичная кора состоит из нескольких слоев клеток. Наружный слой представлен пластинчатой и реже уголковой колленхимой, средний – крупными паренхимными клетками, в некоторых из них хорошо различимы друзы щавелевокислого кальция и хлоропласты. В паренхиме возможно отложение запасного крахмала в виде алейроновых зерен. Внутренний слой первичной коры состоит из одноклеточной эндодермы, клетки которой содержат крахмал (крахмалоносное влагалище).

Снаружи центральный цилиндр окружен сплошным кольцом перидиклических волокон, образованных перидиклом. Многоугольные клетки волокон, примыкающих к эндодерме, плотно соединены между собой, имеют толстые, одревесневшие оболочки. Внутренний слой перидиклических волокон состоит из крупных живых тонкостенных клеток.

Проводящие элементы организованы в пучки. Они расположены в стебле кольцом. Между ними находится паренхима сердцевинных лучей. Пучки коллатеральные, открытые. Флоэма занимает наружное, а ксилема – внутреннее положение. В пучках хорошо различимы на наружной стороне первичная флоэма (тонкостенные, сильно деформированные клетки), а на внутренней – первичная ксилема (небольшое число узкопросветных сосудов). Камбий образует сплошное кольцо из нескольких рядов тонкостенных таблитчатых клеток. Клетки пучкового и межпучкового камбия хорошо различимы под микроскопом.

Сердцевина занимает центральную часть стебля и состоит из крупных рыхло расположенных паренхимных клеток. Некоторые из них содержат друзы оксалата кальция.

Строение стебля клевера (*Trifolium pratense*) (рис.28). Стебель снаружи покрывает эпидерма. Под ней развивается узкая первичная кора, представленная тонкостенными паренхимными клетками. В коре хорошо различимы участки хлоренхимы. Эндодерма не выражена.

Центральный цилиндр состоит из паренхимных клеток, размеры которых к центру стебля увеличиваются. В периферической части цен-

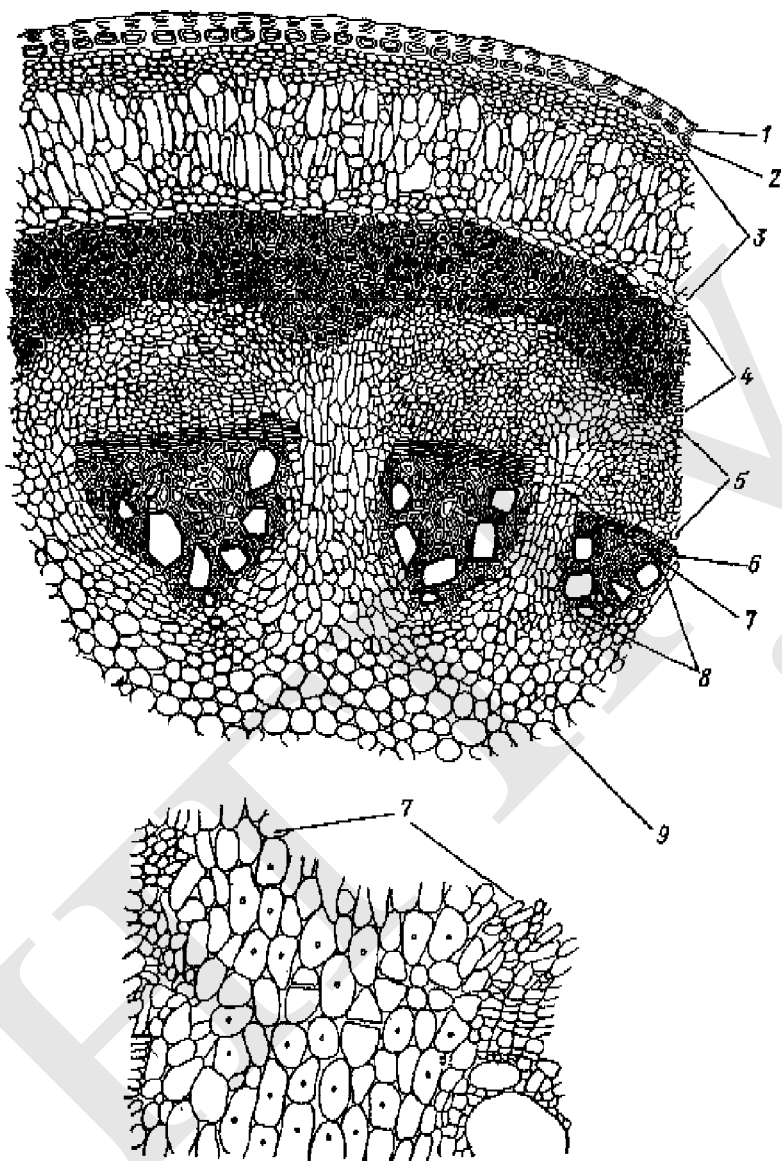


Рис. 27. Анатомическое строение стебля кирказона:

1 – кутикула, 2 – эпидерма, 3 – коровая паренхима, 4 – перicyклические волокна,
 5 – флоэмная часть пучка, 6 – камбий, 7 – формирующийся межпучковый камбий,
 8 – ксилемная часть пучка, 9 – сердцевина

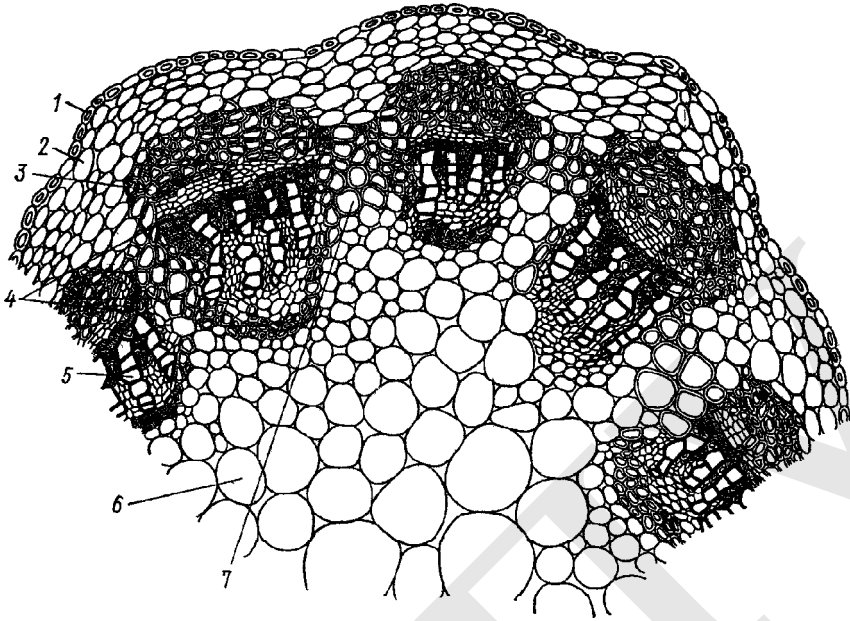


Рис. 28. Анатомическое строение стебля клевера ползучего (поперечный разрез):
 1 – эпидерма, 2 – коровая паренхима, 3 – периклические волокна, 4 – камбий,
 5 – вторичная ксилема, 6 – сердцевина, 7 – сердцевинные лучи

трального цилиндра кольцом располагаются крупные проводящие открытые биколлатеральные пучки. Над ними развиваются периклические волокна, состоящие из мелких с толстыми оболочками клеток. Волокна защищают нежные элементы флоэмы. Вокруг пучков формируются тонким слоем склеренхимные волокна. Слой флоэмы неширокий. Клетки ксилемы образуют правильные ряды в радиальном направлении. Проводящие ткани разделены тонким слоем камбия. Камбий образует сплошное кольцо и состоит из пучкового и межпучкового камбия. Последний отклоняет только паренхиму, формируя широкие сердцевинные лучи, разделяющие пучки. Середина стебля занята большой воздушной полостью.

Строение многолетней ветки липы (*Tilia cordata*) (рис. 29). Стебель липы покрыт тонким слоем перидермы, большую часть которой составляет темно-бурая пробка. Клетки перидермы образуют радиальные ряды. Толщина клеточных стенок пробки увеличивается по направ-

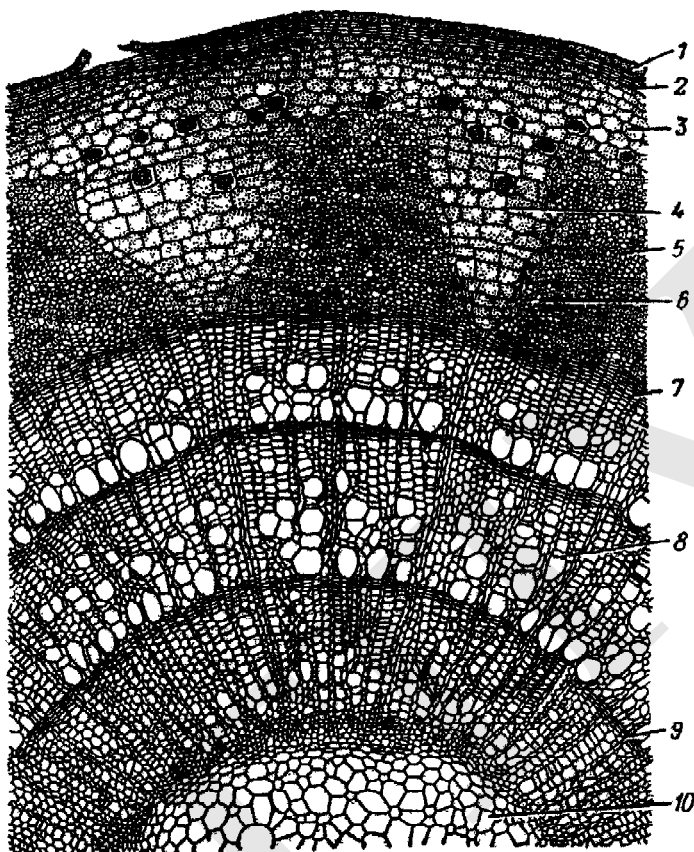


Рис. 29. Строение трехлетней ветки липы:

1 – эпидерма, *2* – пробка, *3* – первичная кора, *4* – сердцевинный луч, *5* – флоэма, *6* – камбий, *7-9* – годовичные слои древесины, *10* – сердцевина

лению к периферии стебля. Слой первичной коры небольшой, снаружи он состоит из нескольких рядов пластинчатой колленхимы, внутренняя часть представлена паренхимой. Под первичной корой располагается центральный цилиндр, он состоит из сплошного кольца проводящих тканей. Флоэма и ксилема разделены тонким слоем камбия, состоящим из узких тонкостенных клеток. Часто по этому слою происходит разрыв тканей, и вторичная кора (все ткани кнаружи от камбия) хорошо отделяются от древесины. В проводящих тканях четко прослеживаются годовичные приросты. Флоэма, или луб, представлена трапецевид-

ными участками, основания которых соприкасаются с камбием и перемежаются с ними треугольными участками. Трапециевидные участки состоят из чередующихся слоев твердого и мягкого луба. Твердый луб образован одревесневшими толстостенными волокнами, многоугольными на поперечном срезе, а мягкий луб – тонкостенными ситовидными трубками с клетками-спутницами и паренхимными клетками. Клетки верхнего участка трапеции, соприкасающегося с клетками первичной коры, отличаются от клеток ниже лежащих слоев. Это волокна, образованные перициклом. Между трапециевидными участками располагаются треугольные, состоящие из паренхимных клеток сердцевинные лучи, расширяющиеся в сторону первичной коры. Наружные слои лучей также образованы перициклом.

Под камбием сплошным кольцом располагается ксилема, или древесина. Она состоит из округлых многочисленных сосудов, разбросанных по годичному приросту (рассеянно-сосудистая древесина). Годичные приросты отличаются размерами и числом проводящих элементов. В ранней (весенней) древесине сосудов много и они широкопросветные. В поздней (летней и осенней) древесине число сосудов уменьшается, они становятся узкими. Кроме сосудов, в древесине липы имеются трахеиды, однако на поперечном срезе их трудно отличить от сосудов.

В составе древесины видны тонкостенные паренхимные клетки, расположенные поодиночке или образующие короткие тангентальные лучи, не связанные с сосудами. Через всю древесину проходят однорядные паренхимные лучи, связывающие сердцевину стебля с лубом. В клетках лучевой паренхимы откладываются запасные вещества. Большая часть древесины состоит из древесных волокон (волокон либриформа). В поперечном сечении они многоугольные или таблитчатые, толстостенные, обеспечивающие механическую прочность. Внутренняя часть древесины, граничащая с сердцевиной, представлена первичной ксилемой, состоящей из узкопросветных элементов.

Сердцевина состоит из паренхимных клеток разного размера. В центре сердцевины они крупные, ближе к первичной древесине – мелкие. В паренхимных клетках часто накапливаются слизи и другие запасные вещества.

Строение стебля сосны (*Pinus sylvestris*) (рис. 30). На поперечном срезе хорошо выделяется вторичная кора и древесина. Вторичная кора снаружи покрыта перидермой, состоящей из неправильных чередующихся слоев тонкостенных опробковевших клеток и более мелких толсто-

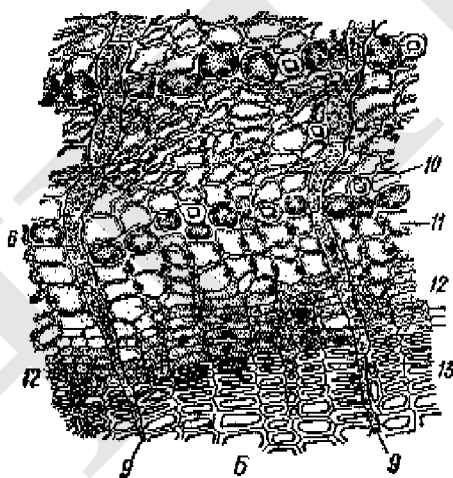
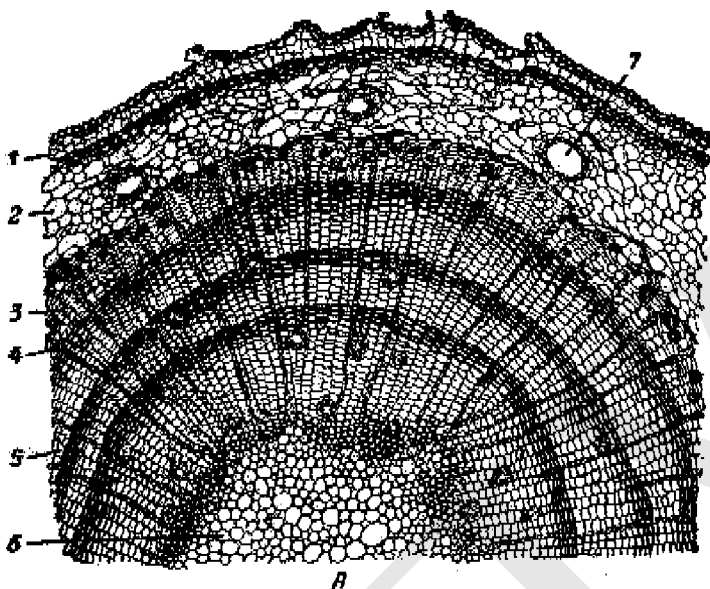


Рис. 30. Строение стебля сосны:

- А* – часть поперечного разреза: 1 – перидерма, 2 – первичная кора, 3 – флоэма, 4 – камбий, 5 – ксилема, 6 – сердцевина, 7 – смоляной ход;
- Б* – флоэма и камбий с прилегающими трахеидами: 8 – лубяная паренхима, 9 – сердцевинные лучи, 10 – клетки с кристаллами, 11 – ситовидные трубки, 12 – камбий, 13 – ксилема

стенных одревесневших. Под ней располагаются крупные тонкостенные клетки первичной коры. В ней хорошо различимы смоляные ходы, окруженные мелкими смоловыделительными эпителиальными клетками.

Флоэма, или вторичный луб, состоит из ситовидных элементов, продольных тяжей паренхимных клеток, лучевой паренхимы. В проведении продуктов ассимиляции участвует лишь самая молодая часть луба, прилегающая к камбию. Остальная часть относится к непроводящему лубу, клетки которого выполняют функции запаса питательных веществ и выделения, в ней находятся смоляные каналы. Элементы флоэмы располагаются радиальными рядами. Ситовидные клетки тонкостенные, широкопросветные, квадратных или прямоугольных очертаний. Клеток-спутниц нет. Между ними располагаются крупные паренхимные клетки с большим количеством крахмальных зерен. Лучи однорядные, вытянутые в радиальном направлении.

Камбиальная зона узкая, состоит из нескольких слоев тонкостенных клеток, вытянутых в тангентальном направлении. Древесина состоит из трахеид с окаймленными порами, радиальной паренхимы и смоляных каналов с паренхимой вокруг них. Трахеиды располагаются правильными радиальными рядами и наряду с проводящей выполняют механическую функцию. В древесине хорошо видны годовичные кольца. Внутренняя часть каждого кольца состоит из крупных, в очертании многоугольных трахеид, слагающих раннюю, или весеннюю, древесину. Периферическая часть кольца прироста состоит из толстостенных узких трахеид, образующихся во второй половине вегетационного периода и составляющих позднюю, или летнюю, древесину. Основная функция этих трахеид – механическая. Древесинные лучи состоят обычно из одного ряда крупных паренхимных клеток. Древесину пронизывают вертикальные и горизонтальные схизогенные смоляные каналы с обкладкой из эпителиальных мелких паренхимных клеток, принимающих участие в выделении в канал различных смол, эфирных масел и других веществ.

Сердцевина небольшая по объему и представлена паренхимными клетками. Мелкие толстостенные клетки сердцевины, примыкающие к первичной ксилеме, составляют перимедулярную зону.

З а д а н и е 4. Рассмотреть под микроскопом вторичное строение стебля травянистого двудольного растения и древесного двудольного или голосеменного растения. Зарисовать схему строения стебля, показывающую распределение составляющих его тканей. Отметить зону пер-

вичной коры, вторичной коры и центрального цилиндра. Выявить различия в строении стебля травянистого и древесного растений.

3.4. Типы побегов, их разнообразие

Побег образуется в результате деятельности одной верхушечной меристемы, находящейся либо в терминальной почке зародыша, либо в пазушной, либо придаточной почках. Такой побег называется *одноосным* или *моноподиальным*. Он является основной структурной единицей побегового тела растения (рис.31). Жизнь верхушечной меристемы моноподиального побега может закончиться по-разному: она может расходоваться на формирование генеративных органов либо превращаться в паренхиму.

Если моноподиальный побег заканчивает свой рост образованием цветка или соцветия, то его называют *монокарпическим*. Как правило, монокарпический побег выделяют у трав, где он выступает как основная структурная единица побегового тела.

Длительность жизни моноподиального побега различна и колеблется от нескольких недель (эфемероиды) до нескольких лет (многие травы, кустарники, деревья). Одноосный побег, развивающийся из почки в течение одного вегетационного сезона, является годичным побегом

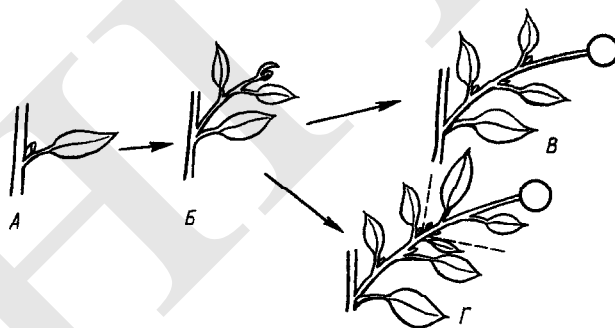


Рис 31. Развитие моноподиального побега из пазушной почки:

A – начальная почка монокарпического побега; *B* – начало развития монокарпического побега; *V* – монокарпический побег, состоящий из одного элементарного побега с верхушечным цветком; *Г* – монокарпический побег, состоящий из двух элементарных (граница между ними обозначена пунктиром)

(или годичным приростом). При длительности жизни одноосного побега в 1 год понятия моноподиального и годичного побегов совпадают, при большей длительности моноподиальный побег состоит из нескольких годичных. Границы годичных побегов хорошо выражены только у древесных растений и определяются по почечному кольцу. У трав они размыты.

При разворачивании побега из почки и его видимом росте происходит растяжение междоузлий и рост листьев. Такой побег, образовавшийся из почки в течение одного периода видимого роста, называется *элементарным побегом*, или *побегом ритма*. Если верхушечная меристема перестала существовать после первого периода видимого роста, моноподиальный побег состоит только из одного элементарного. Если верхушечная почка сохраняется, то моноподиальный побег в дальнейшем продолжает расти, и тогда к уже имеющемуся элементарному побегу подстраивается следующий, т.о. образуется моноподиальный побег, состоящий из нескольких элементарных.

Моноподиальные побеги выполняют разные функции, они разнообразны по своему строению и положению в пространстве. В связи с этим в вегетативной сфере растения можно выделить следующие типы побегов (рис.32), отличающихся по:

1) функция:

- а) *вегетативные* – выполняют только функцию фотосинтеза;
- б) *вегетативно-генеративные (генеративные)* – выполняют функцию фотосинтеза, а затем на них формируются органы размножения;
- в) *собственно генеративные* – побеги не несут зеленых листьев и всегда образуют цветки или соцветия;
- г) *дополнения* – вегетативные побеги, развивающиеся из пазушных почек и растущие одновременно с главным побегом;
- е) *обогащения* – генеративные побеги, также развивающиеся из пазушных почек и растущие одновременно с главным;
- ж) *возобновления* – побеги, обычно возникающие из перезимовавших почек;

2) положению:

- а) *главный или материнский* – побег, развернувшийся из верхушечной почки;
- б) *боковой или пазушный* – побег, растущий из боковой или пазушной почки;

3) направлению роста:

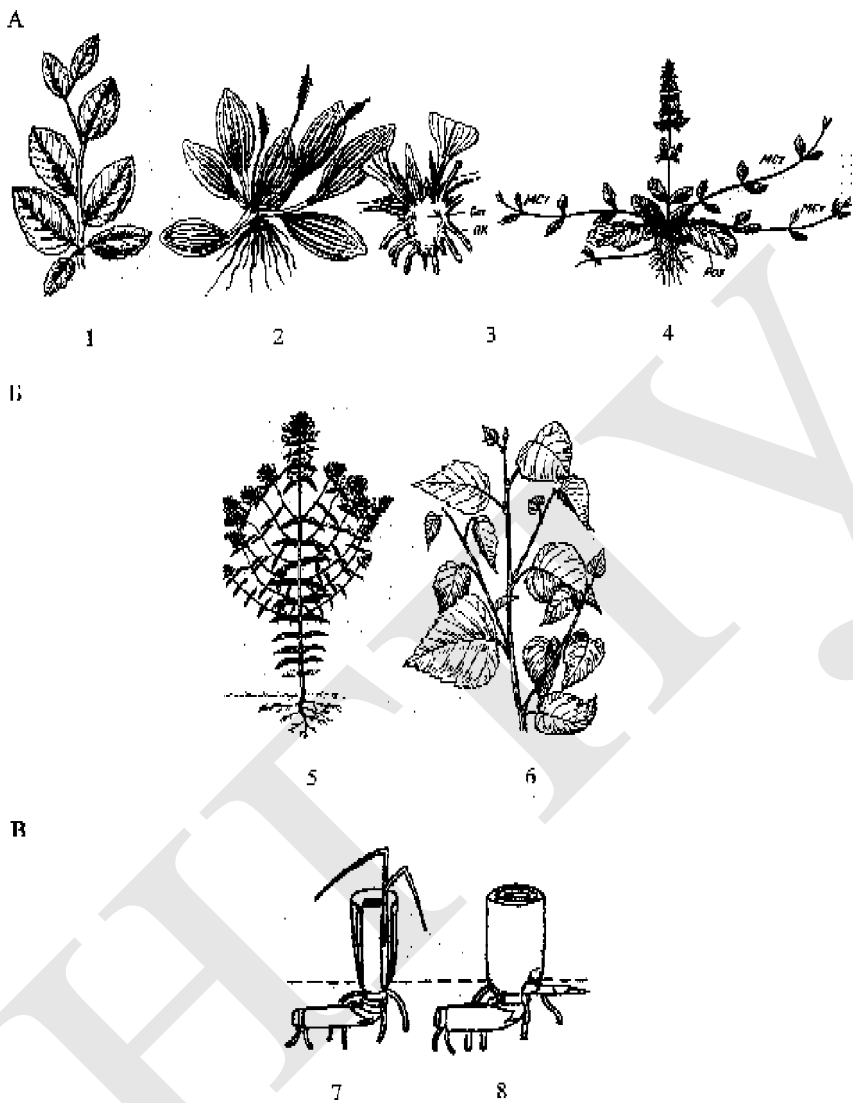


Рис. 32. Типы побегов:

А – по длине междоузлий: 1 – удлиненный, безрозеточный; 2 – укороченный, розеточный; 3 – продольный разрез через розеточный побег; 4 – полурозеточный; *Б* – по функциям: 5 – побеги обогащения; 6 – побеги дополнения; *В* – по способу возобновления: 7 – интравагинальные; 8 – экстравагинальные. Ст – стебель, пк – придаточный корень, мст – растущие плети, роз – розеточная часть побега

а) *ортотропный* (вертикальный) – растущий вверх;
б) *плагитропный* (горизонтальный) – растущий параллельно поверхности почвы;

в) *косоортотропный* (анизотропный) – растущий под углом к поверхности почвы;

4) длине междоузлий:

а) *розеточный (укороченный)* – узлы, несущие зеленые листья, сближены, а междоузлия укорочены;

б) *полурозеточный* – побег, имеющий область укороченных и удлиненных междоузлий и несущий в этой области зеленые листья;

в) *безрозеточный (удлиненный)* – узлы, несущие зеленые листья, расставлены, а междоузлия удлиненные.

5) времени развития:

а) *моноциклические* – развиваются за один вегетационный сезон, образуют генеративные органы, осенью их надземная часть отмирает;

б) *дициклические* – в первый вегетационный сезон образует только вегетативную часть побега, на второй год формируются семена, и надземная часть побега отмирает;

в) *полициклические* – в течение ряда лет на побеге развиваются только розеточные листья;

6) возобновления:

а) *интравагинальные* – пазушные побеги, растущие внутри влагалища листа;

б) *экстравагинальные* – пазушные побеги, прободающие влагалище листа и растущие вне его;

7) времени развития:

а) *силлептические* боковые побеги, растущие одновременно с материнским;

б) *пролептические* – боковые побеги, растущие после прекращения роста материнского.

Задача 5. На гербарных образцах определить типы побегов у следующих растений: березы бородавчатой, сосны обыкновенной, тополя, подорожника большого, пырея ползучего, гравилата алепского, земляники лесной. Зарисовать различные типы побегов по длине междоузлий.

3.5. Почки

Любой побег разворачивается из почки: зародышевой, верхушечной, боковой (пазушной), придаточной. Таким образом, **почка – это зачаточный, еще не развернувшийся побег**. В почке можно выделить ось будущего побега, зачаточные листья и зачаточные почки (рис.33). Почки бывают закрытые и открытые. Первые снаружи покрыты чешуевидными листьями, вторые – влагалищами зеленых листьев. Почки различаются по положению. Выделяют верхушечные? или терминальные, и боковые почки. Положение последних, как правило, соответствует листорасположению. Обычно в пазухе листа закладывается одна почка.

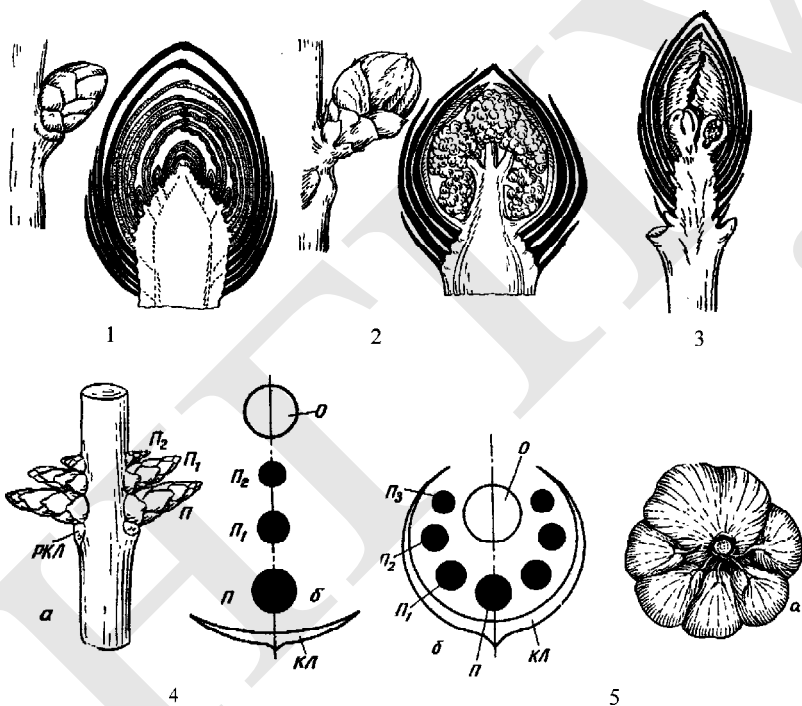


Рис. 33. Строение почек:

- 1 – вегетативная почка дуба; 2 – вегетативно-генеративная бузины;
 3 – генеративная (цветочная) вишни; 4 – сериальные у жимолости;
 5 – коллатеральные грецкого ореха; а – внешний вид, б – диаграмма;
 П – пазушная почка, П₁, П₂, П₃ – добавочные почки в порядке их появления,
 КЛ – кроющий лист, РКЛ – рубец кроющего листа, О – ось побега

Если в пазухе листа закладывается несколько почек друг за другом, их называют *коллатеральными*, а друг над другом – *серийными*.

Пазушные почки закладываются *экзогенно*. Они образуются из меристематических бугорков в пазухах молодых листовых зачатков, обычно 2-3 листа от апекса. Придаточные почки образуются *эндогенно* на взрослой дифференцированной части органа растения: на стеблях (междоузлиях), листьях, корнях. Источниками образования являются перидикл, камбий, паренхима сердцевинных лучей, мезофилл, эпидерма листа и раневые меристемы. Значение придаточных почек заключается в обеспечении активного размножения.

По характеру метамеров выделяют вегетативные, вегетативно-генеративные и генеративные почки. У первых на побеге заложены только зачатки листьев, у вторых – листья и зачатки генеративных органов, а у третьих – зачатки чешуевидных листьев и соцветия.

Почки разворачиваются в год образования либо после периода покоя, который может длиться от одного до многих лет. Боковой побег, растущий одновременно с главным, формируется из *силлептической* почки и называется *силлептическим*. Если боковой побег начинает развиваться после завершения роста главного, он называется *пролептическим*, а почка, давшая ему начало, *пролептической*.

У некоторых растений, в частности древесных, почки не раскрываются, и длительное время остаются живыми. Это *спящие* почки. Биологическое значение спящих почек велико. Они являются резервом. При различных повреждениях происходит пробуждение спящих почек и восстановление нормального функционирования побеговой системы.

Почки, обладающие периодом покоя, имеют осенью разную степень сформированности элементов побега возобновления. И.Г. Серебряков (1959) предложил различать 3 группы растений, у которых почки сформированы по-разному: 1) все органы сформированы полностью. Это раноцветущие деревья (исключение липа), травы; 2) в почке сформирована только вегетативная часть побега. Как правило, эти растения цветут в середине лета; 3) в почке заложена только часть вегетативных зачатков. Остальная часть и генеративные органы формируются после перезимовки. Цветение этих растений наступает в конце лета.

Развертывание побега происходит не из любой почки, а только из той, в которой заложено определенное количество зачатков, т.е. обладающей определенной емкостью. *Емкость почки* – число листовых зачатков всех возрастов, заключенных в ней, от первого видимого зачат-

ка до вполне сформированного растущего листа. Почка может быть зрелой и незрелой. *Зрелая почка* – это почка, достигшая максимальной емкости. Емкость зрелой закрытой почки оказывается тем необходимым минимумом, после которого возможно заложение соцветия. В *незрелой* почке соцветие не может заложиться.

З а д а н и е 6. Зарисовать в продольном разрезе вегетативную и генеративную почки сирени. Отметить ось зачаточного побега, почечные чешуи, зачаточные литья и зачатки соцветия.

3.6. Система побегов. Ветвление и нарастание

Побег – производное одной меристемы. Растений, у которых работала бы только одна меристема, очень небольшое число, например, пальмы, агавы, гравилаты, подорожники и др. У большинства же видов образуется система побегов как результат деятельности нескольких или многих меристематических очагов. Возникает такая система в результате ветвления побегов. **Ветвление** – процесс, приводящий к быстрому разрастанию побегов и захвату пространства. У семенных растений побеги ветвятся преимущественно за счет пазушных почек, редко – придаточных (*боковое и ложнодихотомическое ветвление*), плауны – за счет верхушечных (*дихотомическое ветвление*), хвощи и папоротники – за счет внепазушных боковых и придаточных почек (*боковое ветвление*).

Системы побегов различаются по многим признакам. Интенсивность ветвления сказывается на формировании слабоветвящихся и сильноветвящихся растений. При ветвлении боковые побеги могут отличаться по своей мощности. У деревьев наиболее мощные боковые побеги образуются в верхней части главного побега (*акротонное ветвление*). Многолетние травы и аэроксильные кустарники характеризуются наиболее мощно развитыми побегами в средней части главного (*мезотонное ветвление*). У геоксильных кустарников, кустарничков и многолетних трав побеги в базальной части главного побега более развиты (*базитонное ветвление*). Образование скученной группы боковых побегов у основания главного называется *кущением*. Таким образом, *кущение* – частный случай базитонного ветвления (рис. 34).

Побеги и побеговые системы характеризуются не только ветвлением, но и нарастанием. **Нарастание** – процесс, приводящий к увеличению длины побеговой системы. Существует два способа нараста-

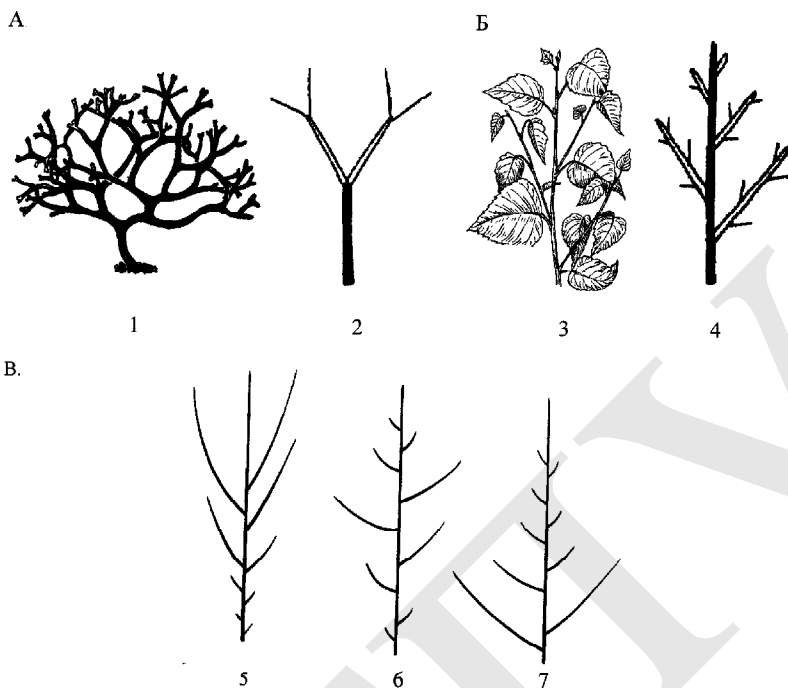


Рис. 34. Типы ветвления побегов:

A – дихотомическое: 1 – диктиота (*Dicliota*), 2 – схема; *Б* – боковое: 3 – береза (*Betula pendula*), 4 – схема; *В* – варианты ветвления: 5 – акротония, 6 – мезотония, 7 – базитония

ния побеговых систем. У таких видов, как ель, сосна, подорожник, гра-вилат, нарастание любого побега идет за счет только верхушечной меристемы (рис. 35). Такое нарастание называется *моноподиальным*; образуется моноподиальная система побегов, в которой главный побег и побеги второго и последующих порядков нарастают *моноподиально*, т.е. каждая ось – след работы одной меристемы. Гораздо чаще у древесных и травянистых растений наблюдается *симподиальное* нарастание системы побегов. Оно осуществляется за счет деятельности нескольких меристем в результате отмирания побега первого порядка. Происходит перевершинивание, и побег второго порядка продолжает рост. Образуется составная ось – *симподий*. Перевершинивание может происходить регулярно, например, у липы и нерегулярно – у березы.

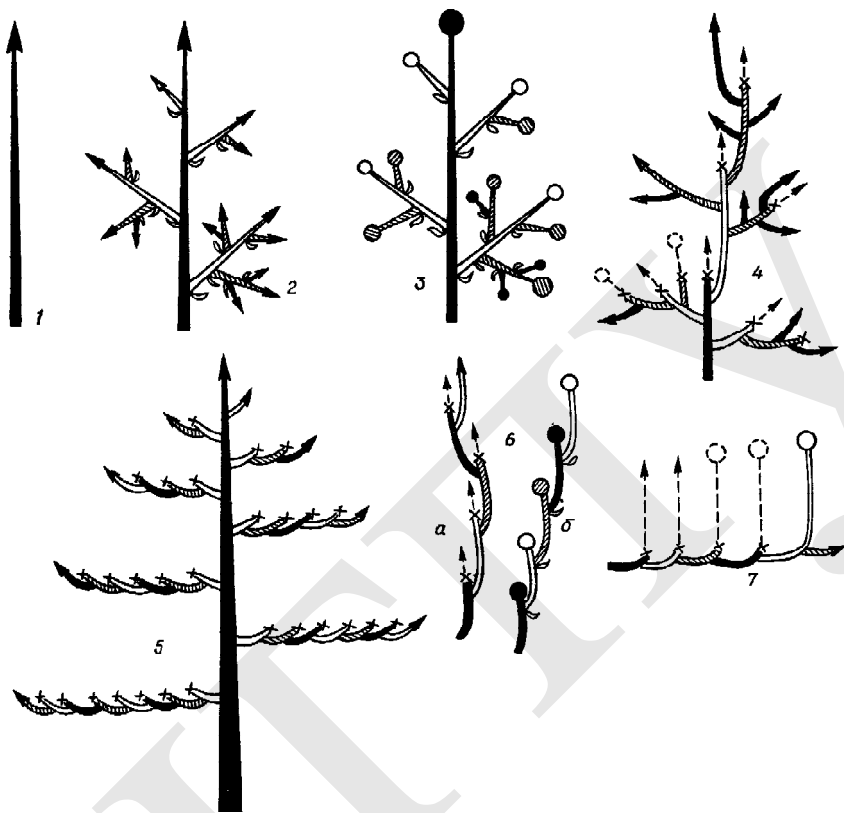


Рис. 35. Типы нарастания побегов (схема):

1 – моноподиальное нарастание побега одного порядка, 2 – открытая моноподиальная система побегов, 3 – закрытая моноподиальная система побегов, 4 – симподиальная система вегетативных и генеративных побегов в кроне дерева, 5 – смешанная система побегов (главный ствол нарастает моноподиально, ветви кроны симподиальные), 6 – акросимподиальное нарастание у древесных растений, 7 – базисимподиальное нарастание у травянистых растений; *a* – ветви дерева, *б* – оси соцветия. Черные, белые и заштрихованные – оси последовательных порядков, стрелки – вегетативные верхушки, кружочки – цветки, пунктиром отмечены отмершие части, крестиками – границы отмирания

Причин перевершинивания несколько. У многих трав апикальная меристема расходуется на образование генеративных органов. После плодоношения надземная часть побега отмирает, а нарастание осуществляется за счет одной из боковых почек. У древесных растений в течение роста главного побега может происходить перераспределение, например, ауксинов в пределах побега, что приводит к превращению клеток апикальной меристемы в клетки паренхимы. Существенное влияние оказывает изменение направления роста ветвей с ортотропного на плагиотропный, что наблюдается у тропических деревьев, связано перевершинивание опять же с перераспределением пластических веществ.

В образовании нерегулярного симподия у деревьев играют роль обмерзание верхушечных почек, повреждение их гусеницами и обламывание животными и человеком.

Биологическое значение симподиального нарастания велико. За счет мощного развития боковых побегов увеличивается жизнеспособность растения. Травянистые растения выдерживают умеренный выпас животных и образуют отаву. Большинство древесных растений хорошо реагируют на обрезку кроны и ее формирование.

Задача 7. Рассмотреть многолетние ветки липы и сосны. Определить способ нарастания и ветвления побегов. Зарисовать.

3.7. Метаморфозы побегов

Побег, как и корень, способен метаморфизироваться. В ходе приспособительной эволюции обычно одновременно метаморфизируются листья и стебли, а иногда и почки. При метаморфозе побега происходит полная или почти полная потеря функции фотосинтеза, приобретение и усиление других функций. Рассмотрим некоторые из них (рис. 36).

Ствол и сучья деревьев. Побег теряет функцию фотосинтеза, листья отмирают, а стеблевая часть побега и часть почек видоизменяются. Ось входит в состав скелетных осей, а почки становятся спящими. Ось утолщается за счет камбия, причем наиболее долговечная часть прироста представлена почти сплошь лигнифицированной вторичной древесиной. Покровные ткани многолетних стволов и сучьев представлены перидермой, а затем коркой.

Каудекс – многолетний орган побегового происхождения, образованный за счет базальных частей побегов и тесно связанный с главным

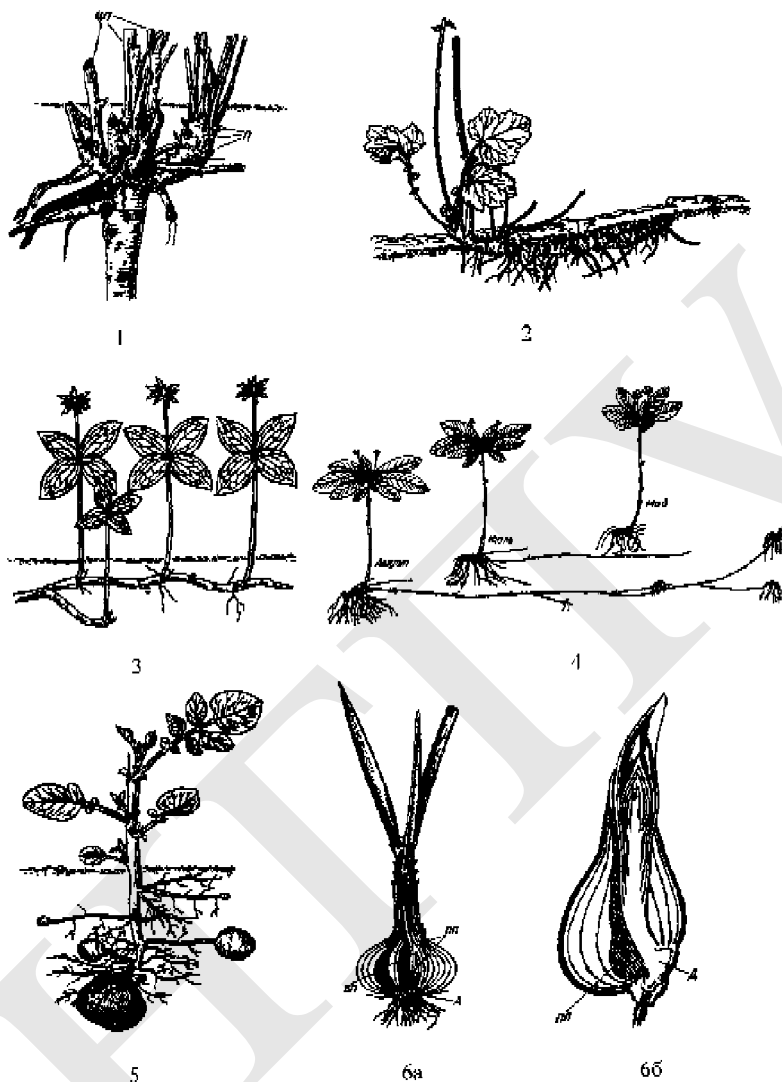


Рис. 36. Метаморфозы побега:

1 – каудекс (василек шероховатый – *Centaurea scabiosa*), 2 – эпигеогенное корневище (гравилат речной – *Geum rivale*), 3 – гипогеогенное корневище (вороний глаз – *Paris quadrifolia*), 4 – подземный ствол (седмичник – *Trientalis europaea*), 5 – клубни (картофель – *Solanum tuberosum*), 6 – луковичы (а – репчатый лук – *Allium cepa*, б – тюльпан – *Tulipa*); ВП – верхушечная почка, ПП – пазушные почки, Д – донце

корнем. Выполняет функцию запаса и вегетативного размножения. Развивается у стержнекорневых травянистых растений, кустарничков и полукустарничков.

Корневище (ризом) – более или менее долговечный подземный побег или его подземная часть, выполняющие функцию запаса, вегетативного размножения и расселения.

Корневища различаются по направлению роста и длине междоузлий. Они могут расти вертикально (подорожник); косовертикально (гравилат) и горизонтально (сныть), т.е. по положению в почве оно может быть *ортотропным, косоортотропным и плагиотропным*. По длине междоузлий выделяют короткие и длинные корневища. Как и системы побегов, корневища нарастают моноподиально (вороний глаз) и симподиально (медуница).

Корневище образуется двумя способами. В первом случае – это базальная часть надземного ассимилирующего побега. После отмирания листьев и части побега она втягивается в почву контрактивными корнями и становится годичным приростом корневища. Это *эпигеогенное* по происхождению корневище. Во втором случае корневище образуется из почки, расположенной под землей. Почка начинает расти и образуется сначала подземный побег, несущий чешуевидные листья. Затем часть его выходит в воздушное пространство, на нем развиваются ассимилирующие листья. После отмирания надземной части подземная часть побега входит в состав корневища. Такое изначально подземное корневище будет по происхождению *гипогеогенным*.

Корневище способно ветвиться и образовывать боковые ветви за счет живых почек на корневище. Образуется *куртина* – совокупность надземных побегов, связанных участками системы длинных корневищ. Корневище отмирает с базального или проксимального конца. В результате этого связь между дочерними побегами прерывается, образуется *клон* – совокупность особей, образованных вегетативным путем из материнской особи.

Столоны. Это недолговечные подземные или надземные побеги, выполняющие функцию размножения и расселения, а надземные – и фотосинтеза. Надземные столоны часто называются плетями (живучка ползучая, косяника), более специализированные столоны – усами (земляника).

Клубень. Клубень – это надземная или подземная часть побега, у которого сильно утолщается ось, выполняет функцию запаса. Лис-

тья сильно редуцируются, придаточные корни нередко отсутствуют. Клубень может образоваться на конце столона (картофель), за счет разрастания гипокотила и часто эпикотила (хохлатка), оси соцветия (горец живородящий), зимующей почки (нимфейные), оси надземного побега (кольраби, эпифитные, орхидные) и за счет утолщения узлов и оснований листьев (ластовневые).

Луковица. Луковица – это специализированная структура (орган), представляющая собой укороченную базальную часть одного побега или систему укороченных базальных частей побегов разных лет (донце) с запасующими специализированными низовыми листьями или влагалищами ассимилирующих листьев или теми и другими вместе.

Луковицы по своей структуре разнообразны. Они могут быть однолетними (рябчики, тюльпаны), многолетними (лилия саранка), нарастать моноподиально (нарцисс) и симподиально (луки). Запас питательных веществ откладывается в чешуевидные листья (тюльпаны, гусиный лук), в чешуевидные и во влагалища зеленых листьев (лук косой), во влагалища только зеленых листьев (лук слизун). По характеру расположения чешуевидных листьев выделяют следующие луковицы: *тунникатная* (рябчики) – чешуи замкнутые, *черепитчатая* (лилия) – чешуи не охватывают полностью ось луковицы и не срастаются друг с другом.

Суккуленты. В условиях длительного недостатка влаги произрастают растения, у которых вода запасается в надземных побегах: листьях, стеблях, почках. Листовые суккуленты характерны для семейства толстянковых, лилейных, амариллисовых. Стеблевыми суккулентами являются виды семейства кактусовых, молочайных, маревых. Почка, как метаморфизированный орган, формируется у культурной капусты. В ее листьях запасается вода и растворимые питательные вещества, в основном сахара.

Помимо описанных метаморфозов побега, у растений встречаются другие видоизменения надземных побегов. Листья (барбарис) и укороченные побеги (яблоня, груша) превращаются в колючки. Побеги могут уплощаться, листья становятся чешуевидными. Такой метаморфизированный побег выполняет функцию фотосинтеза. Если побег рано прекращает свой рост, образуются филлокладии (иглица, спаржа). Длительно растущие побеги с уплощенной осью называются кладодиями (мюленбекия, коллеция). У лазающих растений листья или их части пре-

вращаются в усики, при помощи которых побег поддерживается в вертикальном положении (бобовые, тыквенные).

З а д а н и е 8. На гербарных образцах рассмотреть строение длинного корневища у пырея ползучего и короткого – медуницы мягчайшей. Зарисовать корневища и обозначить все части подземных побегов. Зарисовать строение луковицы лука репки в продольном разрезе и отметить сухие и сочные чешуи, донце, придаточные корни. Зарисовать строение клубня картофеля, отметив на нем верхушечную и пазушную почки, чешуевидные листья, рубцы от них.

Контрольные вопросы

1. Чем отличается апекс побега от апекса корня?
2. Как описать листорасположение у растений?
3. Сравните строение стебля травянистого и древесного растений.
4. Сравните строение стебля однодольного и двудольного растений.
5. Из каких тканей состоит первичная кора?
6. Входит ли первичная кора стебля в систему его покровных тканей?
7. Что такое “вторичная кора” и какие ткани входят в нее?
8. Синонимы ли слова “кора” и “корка”?
9. Каков состав древесины стебля и какое значение имеет “либриформ”?
10. Что называется “мягким лубом” и “твердым лубом”?
11. Какое строение имеют вегетативные и генеративные почки?
12. Какое значение для растений имеют спящие почки?
13. Какие признаки положены в основу классификации побегов?
14. На какие группы делятся растения по структуре почек возобновления в осенний период?
15. В чем различие между ветвлением и нарастанием, какое ветвление и нарастание у клена?
16. Какие типы нарастания побегов вы знаете?
17. Каковы причины перевершинивания при симподиальном нарастании побега?
18. В чем отличие гипогеогенных и эпигеогенных корневищ?
19. Чем отличаются “корневище”, “столон”, “ус”?
20. Что такое “луковица”? Докажите, что луковицы разных растений имеют разное строение.
21. Что называют “клубнем” и чем он отличается от корнеплода?
22. В чем сходство и отличие каудекса и корневища?
23. Чем отличаются корневища от столонов?
24. Что называется “клубнелуковицей” и в чем ее отличие от луковицы?

4. ЛИСТ

Лист – боковой орган побега, выполняющий функции фотосинтеза и транспирации. Кроме того, видоизмененные листья или его части могут выполнять запасующую (молодило), защитную (колючки барбариса) и опорную (усики бобовых) функции.

4.1. Морфологическое строение листа

Лист, в отличие от побега, обладает ограниченным ростом. Меристемы листа полностью расходуется на его формирование. Большинство листьев имеют *дорзивентральное* строение, то есть они плоские, моносимметричные. У некоторых видов развиваются двусимметричные листья (ирис), а у луков, например, листья с радиальной симметрией. Лист, имеющий две поверхности, называется *бифациальным* (береза, осина), а с одной – *унифациальным* (луки, ирисы). У пластинки листа различают верхнюю (брюшную), или абаксиальную, сторону и нижнюю (спинную), или адаксиальную, сторону.

У большинства листьев можно выделить пластинку листа, черешок и основание. В то же время листья некоторых растений не имеют черешка, они становятся сидячими (злаки) или пластинки их отсутствуют (низовые листья многих однодольных). У злаков и зонтичных основание листа вытягивается или разрастается в ширину и формирует *влагалище*. Оно защищает почку и вставочную меристему. Основание листа у многих видов может сильно разрастаться и формировать чешуевидный лист, у которого отсутствует пластинка (многие злаки, деревья и кустарники, лилейные и др.). У бобовых, например, основание листа дает выросты, называемые *прилистниками*. Они бывают пленчатые бесцветные и зеленые и выполняют функцию защиты почки и фотосинтеза, даже заменяя пластинку листа (рис. 37).

По своей структуре листья бывают *простые* и *сложные*. Если у листа одна пластинка, его называют простым. Если на одном черешке (*рахице*) располагаются несколько обособленных пластинок, иногда даже с собственными черешочками, такие листья называют сложными, а отдельные пластинки – листочками сложного листа (бобовые, некоторые розоцветные). В зависимости от расположения листочков на рахисе

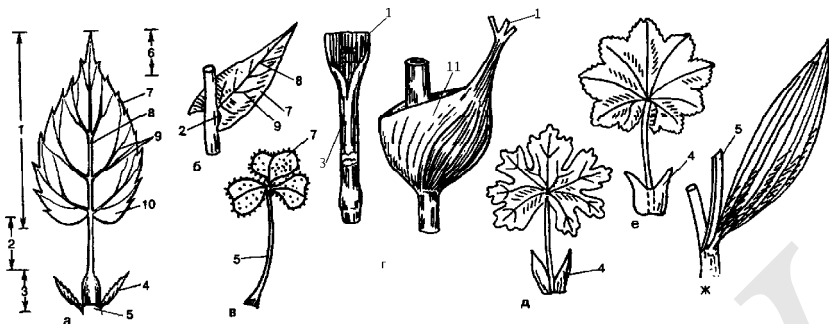


Рис. 37. Строение листа:

a – черешковый, *б* – сидячий, *в* – с подушечкой в основании, *з* – с влагалищем, *д* – со свободными прилистниками, *е* – с приросшими прилистниками, *ж* – с пазушными прилистниками; 1 – листовая пластинка, 2 – черешок, 3 – влагалище, 4 – прилистники, 5 – основание листа, 6 – верхушка листовой пластинки, 7 – край листовой пластинки, 8 – срединная жилка, 9 – боковые жилки, 10 – основание пластинки листа

различают *перисто-* и *пальчатосложные* листья. Частный случай сложного листа – *тройчатый*, с тремя пластинками (как у земляники, кислицы, клевера).

Форма пластинки, края, основания и верхушки листа характерны для определенных видов (рис. 38, 39). Листья различаются также по степени рассеченности пластинки и жилкованию (рис. 40). Форма пластинки листа, с одной стороны, наследственный признак вида или целой систематической группы, а с другой – отражает связь с условиями обитания, типичными для этих видов и групп.

На побеге листья располагаются в определенной последовательности и образуют три формации листьев: *низовую*, состоящую из чешуевидных листьев, *срединную*, представленную типичными для растения зелеными листьями, и *верховую*, состоящую из простых по очертаниям кроющих листьев цветков или соцветий. Срединные ассимилирующие листья у некоторых растений резко отличаются друг от друга, особенно у тех видов, которые живут в разных средах (как у стрелолиста). Явление разнолистности называется *гетерофиллией*. Существуют различия в размерах и форме листьев, расположенных в одном узле, так называемая *анизофиллия*. Чаще всего анизофиллия наблюдается у плагитропных побегов древесных и травянистых растений.

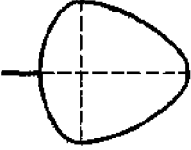
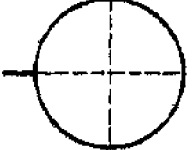
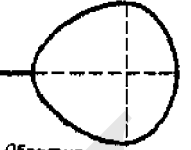
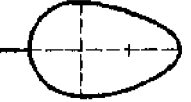
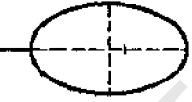
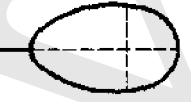
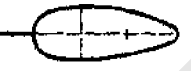



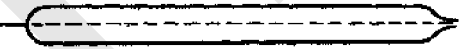
	Наибольшая ширина находится ближе к основанию листа	Наибольшая ширина находится посередине листа	Наибольшая ширина находится ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или превышает ее очень мало	 <i>Широкояйцевидный</i>	 <i>Округлый</i>	 <i>Обратно-широкояйцевидный</i>
Длина превышает ширину в 1½ - 2 раза	 <i>Яйцевидный</i>	 <i>Эллиптический</i>	 <i>Обратнояйцевидный</i>
Длина превышает ширину в 3-4 раза	 <i>Узкояйцевидный</i>	 <i>Ланцетный</i>  <i>Продолговатый</i>	 <i>Обратно-узкояйцевидный</i>
Длина превышает ширину более чем в 5 раз	 <i>Линейный</i>		

Рис. 38. Обобщенная схема формы листьев

Длительность жизни листьев у растений неодинакова. У большинства видов умеренных широт продолжительность жизни листьев укладывается в вегетационный сезон. Это *летнезеленые* растения. У тропических растений листья живут более одного календарного года. Такие растения называют *вечнозелеными*. К вечнозеленым растениям относятся голосеменные умеренных широт (за исключением лиственницы): сосна, пихта, ель и т.д., травы таежных лесов: грушанки, рамишия. *Летнезимне-зеленые* растения (кислица, манжетка, земляника) имеют лис-

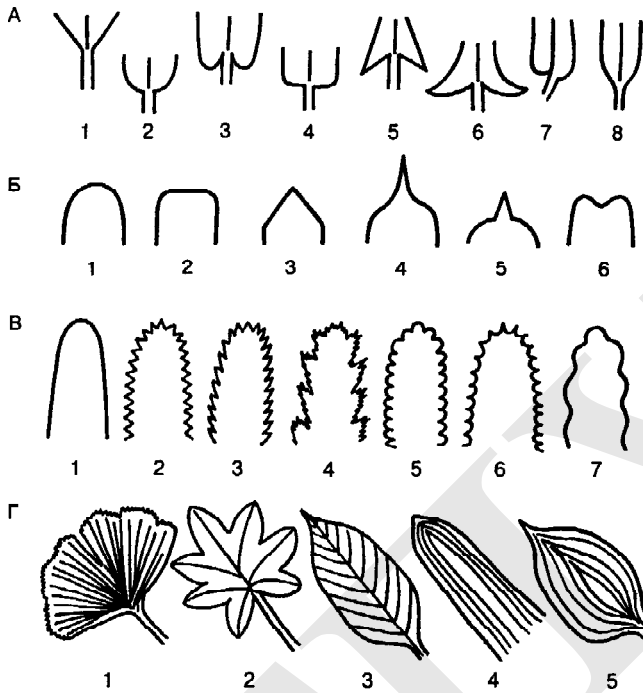


Рис. 39. Морфологические признаки листа:

- A* – форма основания листовой пластинки: 1 – клиновидная, 2 – округлая, 3 – сердцевидная, 4 – усеченная, 5 – стреловидная, 6 – копьевидная, 7 – неравнобокая, 8 – суженная; *Б* – форма верхушки листовой пластинки: 1 – тупая, 2 – усеченная, 3 – острая, 4 – заостренная, 5 – остроконечная, 6 – выемчатая; *В* – форма края листовой пластинки: 1 – цельнокрайний лист, 2 – зубчатый, 3 – пильчатый, 4 – двоякопильчатый, 5 – городчатый, 6 – выемчатый, 7 – волнистый; *Г* – жилкование листовой пластинки: 1 – дихотомическое, 2 – пальчатое, 3 – перистое (сетчатое), 4 – параллельное, 5 – дуговое

тля в зеленом состоянии круглый год, но каждый лист живет менее года. *Зимнезеленые* растения теряют листья на лето, а осенью и зимой вегетируют, отдельные листья также функционируют менее года. Зимнезеленые виды характерны для средиземноморского климата с жарким засушливым летом и мягкой теплой зимой.

У древесных растений умеренного климата хорошо выражен листопад – опадение закончивших свою жизнь листьев. Листопад наступает тогда, когда в месте сочленения листа и побега образуется перидерма,

		Тройчато- (трепек)	Пальчато-	Перисто-
Простые листья	Короткочерешковый (клеточка черешка или листового пластинки)			
	Разветвленный (сложные пальчатые пальчаточерешковые)			
	Расширенный (ср. ассиметричный)			
Сложные листья (клеточка на черешке и с сочленением)				

Рис. 40. Типы расчленения пластинки простого листа и сложные листья

которая отделяет стебель от листа. Некоторое время лист еще держится на жилках – листовых следах, они скоро разрываются под действием собственной тяжести листа и порывов ветра.

4.2. Анатомическое строение листа

Анатомическое строение типичного листа определяется его основной функцией – фотосинтезом. Снаружи лист покрыт *эпидермисом* (эпидермой), под ней располагается *мезофилл* (*хлоренхима*), в который по-

гужены пучки проводящих тканей (рис. 41, 42). Эпидерма представлена одним слоем плотно расположенных клеток, наружные стенки которых покрыты кутикулой, что защищает внутренние ткани от потери излишней влаги. Регуляция газообмена осуществляется устьицами. Их количество и расположение на листе определяются условиями обитания растения. Верхний и нижний эпидермисы бифациального листа различны. В нижнем эпидермисе больше устьиц, в верхнем их меньше или нет совсем. Кутикула, восковой налет лучше развиваются на верхней стороне листа.

Мезофилл дорсовентрального листа состоит из нескольких рядов паренхимных клеток, выполняющих функцию фотосинтеза. В нем хорошо различаются 2 слоя: палисадной (столбчатой) паренхимы и губчатой паренхимы. Палисадная паренхима располагается под эпидермой брюшной стороны листа и состоит из 1-2 рядов плотно расположенных вытянутых клеток. В них содержится около 75 % хлоропластов листа. Характер развития палисадного мезофилла зависит от систематической принадлежности вида и от условий освещения листа. Губчатая паренхима представлена клетками разнообразной формы с большими межклетниками, через которые идет газообмен. Клетки губчатого мезофилла, граничащие с клетками палисадного мезофилла, часто имеют обратно конусовидную форму. Это *собирающие клетки*, через которые вещества передаются из одной части мезофилла в другую. В листьях, не имеющих дорсовентрального строения, мезофилл однородный (некоторые злаки, лилейные, ирисовые, осоковые).

В мезофилле располагаются проводящие пучки (жилки), размеры которых уменьшаются от центра пластинки к периферии. Проводящие пучки листьев закрытые, коллатеральные. Характерный признак пучка листа – обращение ксилемы к морфологически верхней стороне листа, а флоэмы – к морфологически нижней стороне. Пучки, как правило, окружены одним или несколькими слоями паренхимных клеток, образующих *обкладку пучка*.

Механические ткани в листе разнообразны и представлены колленхимой, склеренхимными волокнами, отдельными склереидами и гиподермой. Волокна входят в состав проводящих пучков, располагаясь или сверху и снизу, или вокруг пучка. Колленхима часто присутствует в крупных жилках или по краю листа. Склереиды в виде крупных звездчатых клеток пронизывают мезофилл листа. Гиподерма располагается под эпидермой над проводящим пучком и состоит из живых клеток с тол-

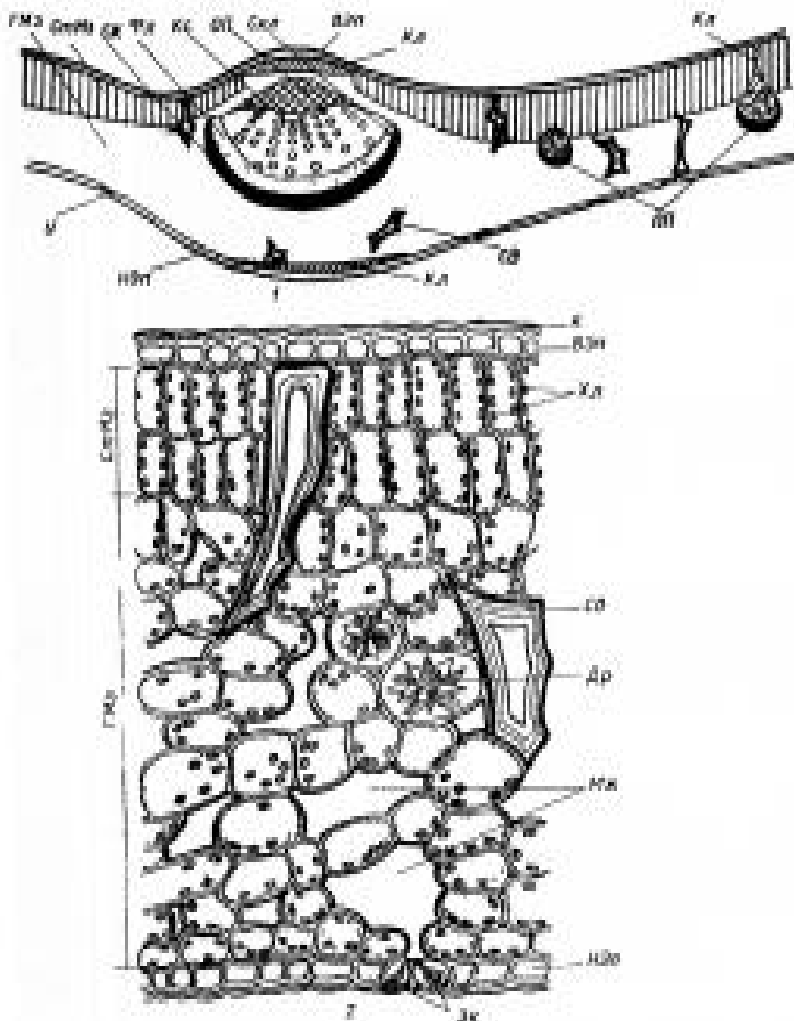


Рис. 41. Строение листа камелии (*Camelia japonica*):

1 – схема строения поперечного среза через центральную жилку; 2 – строение листовой пластинки; ВЭп – верхний эпидермис, ГМз - губчатый мезофилл, Др – друза оксалата кальция, ЗК – замыкающие клетки устьица, К – кутикула, КС – ксилема, МЖ – межклетники, НЭп – нижний эпидермис, ОП – одревесневшие паренхимные клетки, ПП – проводящие пучки, Сд – склереиды, СЖ – средняя жилка, Скл – склереинхима, СтМз – столбчатый мезофилл, У – устьица, Фл – флоэма, Хл – хлоропласты

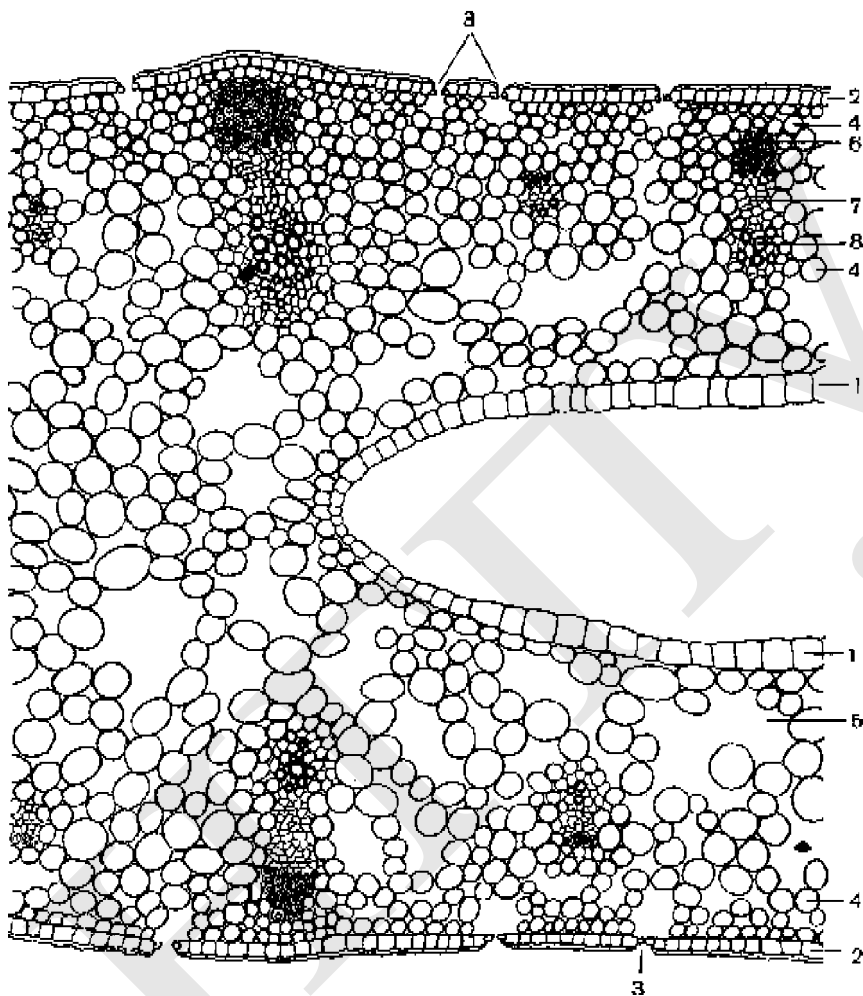


Рис. 42. Поперечный разрез листа ириса (*Iris pseudacorus*):
 1 – верхний эпидермис, 2 – нижний эпидермис, 3 – устьица, 4 – мезофилл,
 5 – воздухоносная полость, 6 – склеренхима, 7 – флоэма, 8 – ксилема

стой оболочкой. Иногда в ее состав входят одревесневшие волокна. Прочность листа также обуславливается плотным расположением клеток эпидермиса, часто имеющих выросты в оболочке.

Анатомическое строение листа растений в большей мере зависит от экологических условий их произрастания.

Строение листа камелии (*Camelia japonica*) (рис. 41). На поперечном срезе листа хорошо выражена дорсовентральность в строении листа. Клетки верхнего и нижнего эпидермиса покрыты толстым слоем кутикулы. Под ними располагаются 2 ряда вытянутых клеток столбчатой паренхимы. Губчатая паренхима составляет большую часть мезофилла и имеет типичное строение. В ее клетках могут находиться друзы оксалата кальция. По всему мезофиллу разбросаны крупные склереиды разнообразной формы.

Сосудистые пучки (мелкие жилки) погружены в губчатый мезофилл. Они коллатеральные и окружены склеренхимой. Снаружи пучок обрамляют клетки паренхимы. В области центральной жилки мезофилл представлен небольшим слоем губчатой паренхимы.

В области средней жилки под толстым эпидермисом снизу и сверху располагаются 1-2 слоя гиподермы, под ней – клетки паренхимы, часто одревесневшие. Средняя жилка представлена одним крупным коллатеральным пучком, окруженным 1 рядом обкладочных паренхимных клеток. Ксилема обращена к верхней стороне листа, сосуды располагаются прямыми рядами, между ними располагаются паренхимные клетки, часто с одревесневшими оболочками. Флоэма направлена в сторону нижнего эпидермиса. Снаружи она покрыта склеренхимой, состоящей из мелких толстостенных одревесневших клеток.

Строение листа ириса (*Iris pseudacorus*) (рис. 42). Лист ириса сложен вдоль средней жилки так, что морфологически верхняя сторона его обращена внутрь, а нижняя – наружу. Наверху края листовой пластинки срастаются, на остальном протяжении они свободны.

Эпидермис состоит из прямоугольных клеток, внешние стенки которых покрыты кутикулой, клетки на внутренней стороне листа более крупные. В эпидермисе нижней стороны листа расположены устьицы, частично погруженные в мезофилл. Замыкающие клетки устьиц овальные, стенки их сильно утолщены и имеют две пары кутикулярных выростов – *клювиков*, направленных в устьичную полость. Клетки содержат хлоропласты.

Мезофилл однородный, образован округлыми с тонкими оболочками паренхимными клетками. Наружные клетки более мелкие по размерам, чем внутренние. В мезофилле находятся многочисленные межклетники и воздухоносные полости.

Проводящие пучки, удлинённые по форме, закрытые коллатеральные. Ксилема направлена в сторону морфологически верхнего эпидермиса. Флоэма располагается в непосредственной близости от наружного эпидермиса (морфологически нижнего) и защищена склеренхимой.

З а д а н и е . Рассмотреть под микроскопом строение листа камелии на поперечном срезе. Зарисовать строение листа, охватывающее центральный пучок (центральную жилку) и часть пластинки. Отметить особенности мезофилла и проводящего пучка.

При малом увеличении зарисовать схему строения листа ириса, отметив положение верхнего и нижнего эпидермиса. При большом увеличении рассмотреть строение проводящего пучка и устьице. Сделать рисунки.

Контрольные вопросы

1. Каковы отличительные черты и функции листа?
2. Как меняется анатомическая структура мезофилла листа с зависимости от местообитания растения?
3. В чем особенности строения листа ириса германского?
4. Что такое “бифациальный лист”? Приведите синонимы, описывающие такой лист.
5. Чем бифациальный лист отличается от унифациального?
6. Какие признаки положены в основу деления листьев побега на три формации? Что такое “гетерофиллия”?
7. Что такое “анизофиллия”?

5. СОЦВЕТИЕ

Соцветие – это собрание цветоносных побегов и цветков на них, более или менее ограниченное от вегетативных частей растений.

В побеговой системе растений соцветие выделяется и описывается на основе различных подходов. Первый подход – *физиономический* – состоит в описании внешних особенностей формы компактных целостных группировок цветков с использованием представлений о простых

геометрических фигурах или хорошо известных предметах, например, зонтик крестоцветных, корзинка сложноцветных. Граница соцветия при этом определяется чисто визуально.

Второй подход – *структурный*. Он базируется на изучении закономерностей взаиморасположения осей, несущих цветки, и их положения в побеговой системе растений. В этом случае границы соцветий не рассматриваются. Описания соцветий проводятся, исходя из представлений о структуре побега возобновления, разработанных Вильгельмом Троллем (Troll, 1964). Он на побеге выделил четыре зоны: *зона возобновления* – несущая почки возобновления; *торможения* – пазушные почки, как правило, недоразвиты или совсем не закладываются; *обогащения* – из пазушных почек развиваются побеги обогащения и *зона главного соцветия*. Цветоносные зоны побегов возобновления, целиком отмирающие после плодоношения, названы *объединенными соцветиями* или *синфлоресценциями* (рис. 43). Основу всякой синфлоресценции составляет побег первого порядка, на котором могут разветвляться побеги обогащения. Их называют *паракладиями*. По структуре паракладий может повторять побег возобновления, но у него всегда отсутствует зона возобновления. Число, размер и расположение синфлоресценций на одном растении зависят от жизненной формы и генетически запрограммированной модели побегообразования.

Третий подход – *ритмологический* – основан на изучении ритма развития побеговой системы в целом, с чередованием периодов роста и покоя в развитии побегов и с соотношением между сменяемыми и несменяемыми участками осей. Именно с помощью этого подхода можно решать проблему границы между соцветием и вегетативной сферой (Кузнецова и др., 1992).

В настоящее время при выделении и описании соцветия основываются на понятиях и терминах, разработанных в рамках структурного и частично физиономического подходов. Ритмологический подход применяется при описании более сложных случаев.

К морфологическим признакам соцветий относятся: характер облиственности побегов, особенности поведения апикальных меристем главного побега, паракладиев. По облиственности различают *фрондозные* соцветия с листьями, сходными с прочими листьями на побеге (купена, фиалка полевая). Соцветия, несущие чешуевидные листья верховой формации (*брактеи*, или *прицветнички*), называются *брактеозными* (ландыш). Если прицветники вообще отсутствуют, такие соцветия относятся

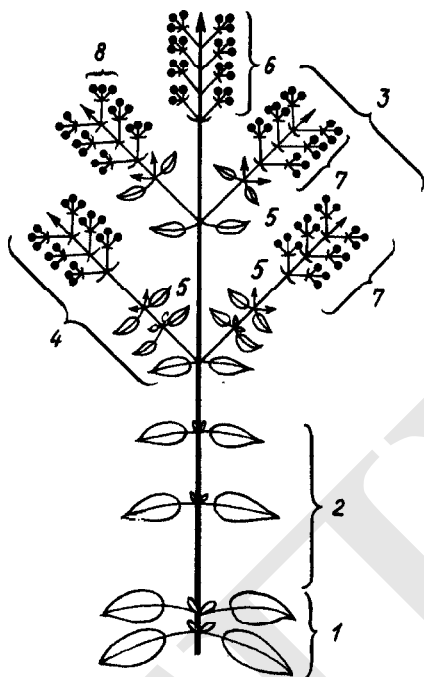


Рис. 43. Объединенное соцветие на ветвящемся побеге возобновления травянистого многолетника:

- 1 – зона возобновления; 2 – зона торможения; 3 – зона обогащения;
 4 – паракладии первого; 5 – второго порядка; 6 – главное соцветие;
 7 – соцветие паракладиев; 8 – частные соцветия

к *абрактеозным*, или *голым* (черемуха). Соцветия, имеющие на главной оси терминальный цветок, называются *закрытыми*, а если цветок отсутствует – *открытыми*. Соцветия различаются по порядку распускания цветков. Цветки могут распускаться *акроетально*, т.е. снизу вверх, или *базитально*, т.е. сверху вниз. Описанные четыре группы морфологических признаков соцветий в большинстве случаев не зависят друг от друга и поэтому могут встречаться в разных сочетаниях.

Классификация соцветий, изложенная ниже, разработана Т.В. Кузнецовой (Кузнецова и др., 1992). В основе классификации лежит структурный подход, а физиономический и ритмологический дополняют ее. По представлениям Т.В. Кузнецовой, в любом соцветии можно выде-

лить такую структурную часть, которая будет повторяться как на главной оси, так и на оси паракладиев. Эта компактная группировка цветков названа *флоральной единицей* (ФЕ). Структура флоральных единиц может быть описана тремя абстрактными моделями.

Модель I представлена главной осью, на которой располагаются неразветвленные боковые оси, заканчивающиеся цветками (рис. 44А). На основе этой модели возможны варианты, возникающие в результате варьирования следующих признаков (длина главной оси, длина боковых осей) и признаков, описанных выше (наличие или отсутствие терминального цветка на главной оси, порядок распускания цветков и особенности строения кроющих листьев).

Рассмотрим основные варианты соцветий (флоральных единиц, ФЕ, рис. 44А).

Кисть – междуузлия главной и боковых осей удлиненные (черемуха, смородина). *Колос* – междуузлия главной оси удлиненные, а боковых укороченные, и цветки оказываются “сидячими” (подорожник). *Початок* – цветки “сидячие”, но главная ось разрастается в ширину (кукуруза, калла). *Зонтик* – все междуузлия главной оси укороченные, а боковых – удлиненные (первоцвет, проломник). *Головка* – главная и боковые оси укорочены (клевер). *Корзинка* – все оси укорочены, главная ось часто расширена и уплощена, имеется обертка их стерильных листьев, в пазухах которых нет боковых ветвей (ромашка, василек).

Модель II – отличается от модели I тем, что все боковые оси разветвлены одинаковым образом, боковые ветви располагаются в пазухах одного или двух прицветников (рис. 44Б). Число порядков ветвления может быть у разных соцветий различно. Такая модель представляет собой *тирс*. Она может варьировать по тем же признакам, что и модель I. Тирсы могут быть закрытыми, если имеется терминальный цветок на главной оси, и открытыми, если он отсутствует; зонтиковидными, если главная ось укорочена, а боковые остаются удлиненными; колосовидными, если главная ось удлинена, а боковые оси всех порядков укорочены, и цветки выглядят “сидячими” и т. д.

У некоторых растений боковые оси фрондозных тирсов или сильно обедненные закрытые тирсы или кисти, в которых остаются только терминальный цветок и 1-2 верхние ветви, выглядят как обособленные соцветия. Их называют *цимами*. *Цима* – небольшая группировка цветков, состоящая из терминального цветка и одной или двух ветвей, развивающихся в их пазухах 1 или 2 листьев, расположенных под цветком. Разли-

чают 2 варианта цимы: *дихазий* и *монохазий*. Цима называется дихазием, если под терминальным цветком развиваются 2 боковые ветви, и монохазием, если развивается одна ветвь. Если ветвление боковых осей многократное по тому же принципу, то различают многочленный (многорусный) дихазий (звездчатка) и многочленный (многорусный) монохазий (бурачниковые). На основе второй модели формируется *циатий*. *Циатий* – особая сильно специализированная форма закрытого зонтиковидного тирса, в котором верхушечный цветок – женский, а боковые оси – многочленные монохазии – несут только мужские цветки. Число боковых осей всегда равно 5 (молочай прутьевидный).

Модель III характеризуется многократным ветвлением боковых осей, причем, порядок ветвления уменьшается в акропетальном направлении (рис. 44Б). Соцветия на основе этой модели называются *метелками* (просо, сирень). Последовательность зацветания метелки обычно базипетальная. Первым зацветает цветок главной оси, затем цветки на осях второго порядка в базипетальной последовательности, затем цветки на осях третьего порядка и т.д. Специализированная метелка у таволги вязолистной называется антелой. *Антела* представляет собой видоизмененную метелку, у которой нижние ветви перерастают верхние и направлены не в стороны, а кверху. При этом терминальный цветок главной оси оказывается на дне воронки, образованной боковыми ветвями.

Часто соцветия у близкородственных видов или одного и того же вида можно описать на основе нескольких моделей. Например, у злаков метелка может состоять из открытых колосьев (овес). У пижмы корзинки собраны в щиток. Существуют соцветия, у которых боковая ось заканчивается не цветком, а группировкой цветков. В этом случае по степени разветвленности осей соцветия разделяют на простые и сложные. *Простые* соцветия имеют оси двух порядков (люпин, ландыш, грушанка). Оси *сложных* соцветий ветвятся до трех и более высоких порядков (сирень, просо, морковь, укроп).

Помимо растений, соцветия которых можно описать тремя абстрактными моделями, существуют растения, у которых соцветия образуются на многолетней моноподиально нарастающей оси. Апикальная меристема терминальной почки такого побега долгое время остается в вегетативном состоянии. Цветки, реже соцветия, появляются в пазухах листьев. Такое соцветие называется *интеркалярным* (рис. 44Г), а часть побега, ежегодно образующая генеративные органы – *флоральной зоной* (ананас, водяника, дафна).

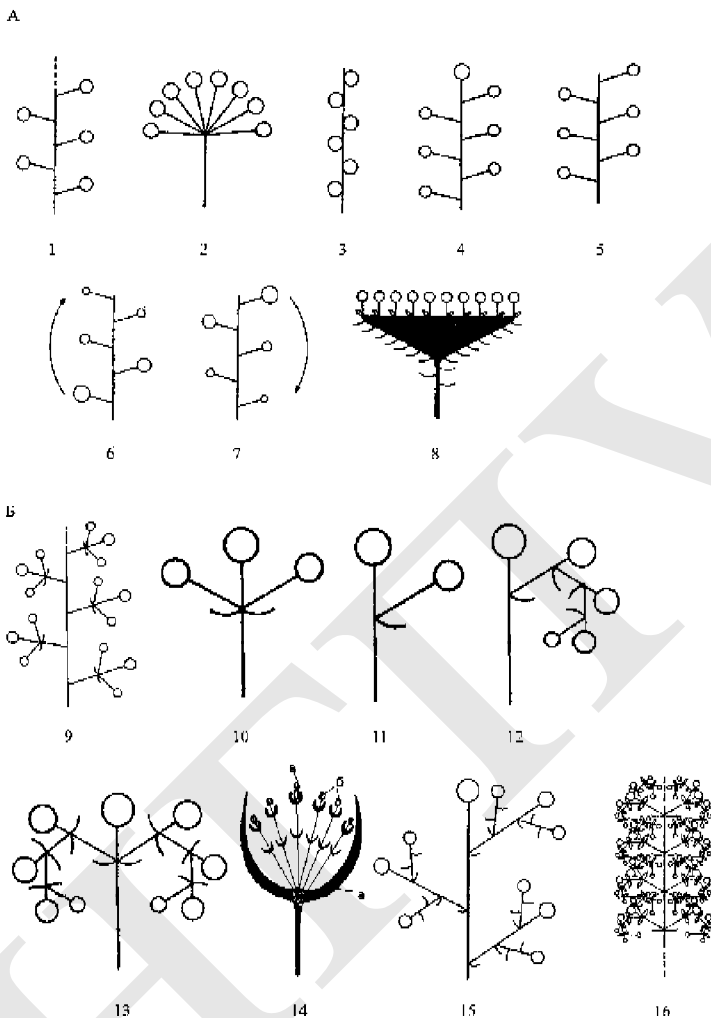
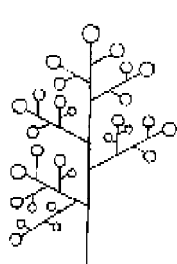


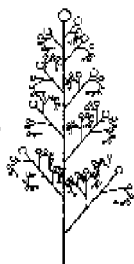
Рис. 44. Классификация соцветий:

A – соцветия на основе модели I; *B* – соцветия на основе модели II; *B* – соцветия на основе модели III; *Г* – интеркалярное соцветие. 1 – модель I, 2 – зонтик, 3 – колос, 4 – закрытая кисть, 5 – открытая кисть, 6 – акропетальное распускание цветков, 7 – базипетальное распускание цветков, 8 – корзинка, 9 – модель II, 10 – дихазий, 11 – монохазий, 12 – многочленный монохазий, 13 – многочленный дихазий, 14 – циатий, 15-20 – различные тирсы, 21-23 – метелка (модель III), 23 – антела, видоизмененная метелка, 24 – интеркалярное соцветие; *a* – прицветники, *б* – редуцированные тычиночные цветки, *в* – редуцированный пестичный цветок

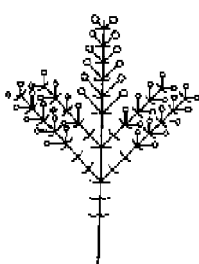
B



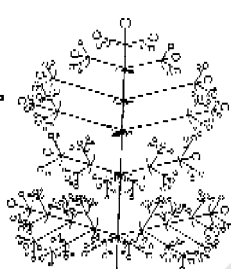
17



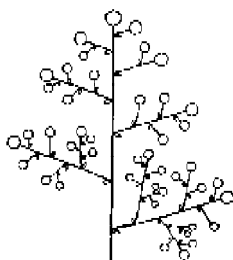
18



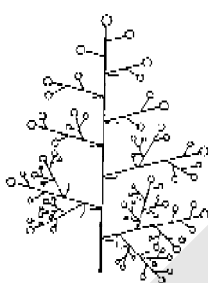
19



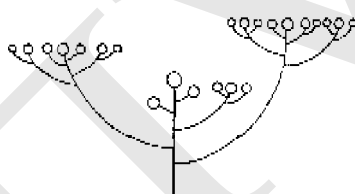
20



21

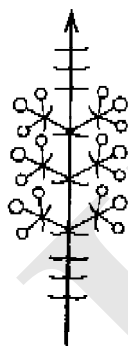


22



23

Г



24

З а д а н и е . Рассмотреть на гербарных образцах соцветия различных видов растений. Выявить модель, на основе которой можно описать то или иное соцветие. Выявить и назвать флоральную единицу. Дать название соцветию и синфлоресценции (если она представлена на гербарных образцах). Нарисовать схему соцветия. Результаты представить в виде таблицы.

№ п/п	Модель	Флоральная единица	Характер облиственности	Поведение апикальных меристем	Степень разветвленности осей	Название соцветия	Название синфлоресценции	Схема соцветия

Контрольные вопросы

1. В чем различия трех подходов в изучении соцветий?
2. Как называются соцветия, отличающиеся по характеру облиственности?
3. Чем отличаются модели строения соцветий друг от друга?
4. Как называются соцветия, построенные на основе модели I?
5. Как называются соцветия, построенные на основе модели II?
6. Как называются соцветия, построенные на основе модели III?
7. Что такое флоральная единица?
8. Чем циагий отличается от антелы?
9. Что называется “цимами” и какие виды цимы выделяют?
10. Какие соцветия относят к простым, а какие к сложным? Приведите примеры.
11. Что такое “синфлоресценция”?

6. ЦВЕТОК

Цветок – укороченный метаморфизированный побег, состоящий из фертильных (репродуктивных) частей, производящих семена, и обычно стерильных боковых органов, способствующих генеративному размножению растений.

6.1. Общая характеристика. Околоцветник

У большинства покрытосеменных цветков состоит из *гинецея* (пестика или пестиков), *андроцея* (совокупности тычинок) и *околоцветника*.

ка (венчик и чашечка). Все эти части располагаются на расширенной оси стебля – цветоложе. Форма цветоложа чаще плоская, реже – выпуклая или вогнутая.

Происхождение частей цветка рассматривается в теоретическом курсе. Здесь отмечаются лишь некоторые частные вопросы эволюции. Большинство цветков содержат все перечисленные выше структурные элементы. Это обоеполые *гетерохламидные* (околоцветник двойной, состоит из чашечки и венчика) цветки. Если околоцветник простой и состоит из довольно большого числа чашечковидных или лепестковидных листочков, расположенных обычно спирально (купальница, магнолия, лилия), цветок называют *гомохламидным*. Он характерен для более примитивных семейств покрытосеменных. В некоторых случаях околоцветник отсутствует вообще, т.е. цветки голые – *апохламидные*, или околоцветник простой состоит из одного круга, чаще чашечковидных (крапива, вяз, лебеда) листочков околоцветника. Это *ганло-* или *монохламидные* цветки. В настоящее время считается, что у последних, в отличие от гомохламидных цветков, наблюдается редукция околоцветника, обычно в связи с приспособлением к ветроопылению.

Мужские и женские цветки могут находиться на одной особи (однодомные растения: кукуруза, осоки, береза, огурцы, тыква) или на разных (двудомные растения: крапива, тополь, осина, ива, конопля, щавель, облепиха).

Редко происходит полная редукция половых органов цветка. *Стерильные цветки* крупнее и ярче обычных, располагаются по периферии соцветий и служат для привлечения опыляющих их насекомых (калина, подсолнечник).

У примитивных покрытосеменных цветки *ациклические*, т.е. все части цветка не образуют кругов, а располагаются по спирали. Когда только некоторые части цветка образуют спирали (обычно пестики, и особенно долго такое расположение сохраняется у тычинок), цветок будет *гемициклическим*. При размещении всех частей цветков кругами появляются *циклические* цветки. По числу кругов (циклов) различают 4,5,6 или *тетра-*, *пента-*, *гексациклические* цветки. По числу частей цветка в круге описывают трех- (обычно однодольные), пятичленные (обычно двудольные), реже встречаются дву- и четырехчленные (крестоцветные, маковые) цветки.

Околоцветник бывает простой или двойной (рис. 45). Последний дифференцирован на чашечку и венчик. Чашелистики произошли из

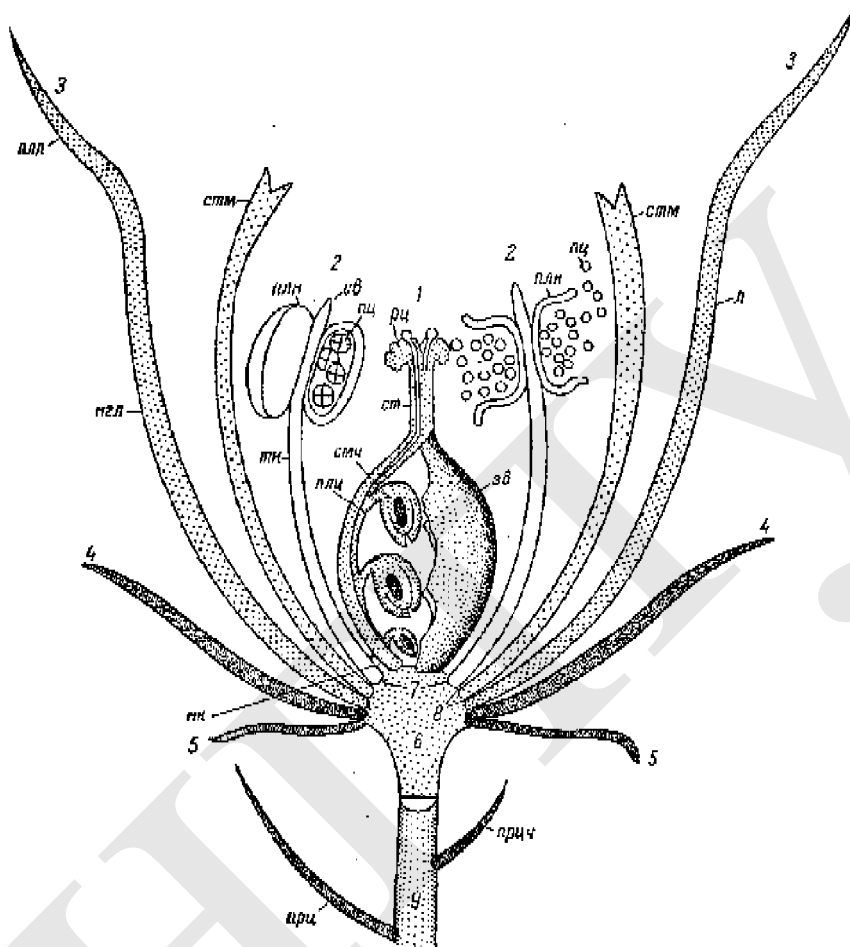


Рис. 45. Схема строения цветка:

1 – пестик: зв – завязь, ст – столбик, рц – рыльце, плц – плацента, смч – семязачаток; 2 – тычинки: тн – тычиночная нить, св – связник, плн – пыльник, пц – пыльца, нк – нектарники, стм – стаминодий; 3 – венчик; л – лепестки, плл – пластинка, нгл – ноготок лепестка; 4 – чашечка; 5 – надчашие; 6 – цветоложе; 7 – узлы; 8 – междуузлия; 9 – цветоножка: прц – прицветник, прчч – прицветничек

верховых листьев за счет редукции их верхней части. Они обладают тем же числом проводящих пучков (их обычно несколько), что и вегетативные листья. У некоторых растений (пион, шиповник) можно наблюдать постепенные переходы от вегетативных листьев к зеленым чашелистикам.

Лепестки венчика, по-видимому, являются видоизмененными тычинками и, как и они, обычно содержат один листовой след. Постепенный переход от тычинок к лепесткам наблюдается у кувшинки и кубышки.

Чашелистики и лепестки могут быть свободными или срастаются, образуя более или менее длинную трубку, при этом концы листочков часто остаются связанными, образуя зубчики. У продвинутых раздельнолепестных видов и у сростнолепестных верхняя часть лепестка может отклоняться в сторону, тогда у первых выделяют ноготок и отгиб лепестка, у вторых – трубку и отгиб. Места перехода последних называют зевом, в нем могут развиваться различные чешуйки, волоски, валики, играющие роль при опылении растений. У раздельнолепестных выросты в месте перехода ноготка в пластинку называют привенчиком или коронкой. Она хорошо развита у нарциссов.

Основная функция чашечки – защита развивающихся пестика и тычинок от неблагоприятных условий. В некоторых плотных соцветиях эта роль становится ненужной, и чашечка редуцируется (сельдереевые) или видоизменяется (хохолки на семянках астровых). При распускании цветков или после отцветания их чашечка обычно опадает, но иногда сохраняется, видоизменяется и способствует распространению плодов и семян (хохолки у одуванчика, козлобородника, вздутая окрашенная чашечка у физалиса).

Венчик – самая заметная часть цветка, поэтому по нему обычно устанавливают симметрию цветка, разделяя цветки на актиноморфные, зигоморфные и асимметричные. Через первые можно провести несколько плоскостей симметрии, через вторые – одну, через третьи – ни одной. Венчик не только защищает внутренние части цветка, но и привлекает опылителей. Разнообразие венчика по форме, окраске и прочим признакам обусловлено параллельной эволюцией цветка и его опылителей.

Для привлечения насекомых в цветках продуцируется для них корм в виде избыточной пыльцы, иногда выростов тканей и сладкой питательной жидкости – нектара. Он накапливается в нектарниках. Они располагаются в разных частях цветка, нередко на лепестках. Нектарники

могут быть простые в виде ямки в основании лепестка (лютик), более сложные в виде метаморфоза лепестков в специальные вместилища нектара – шпорцы (живокость, борец, льнянка). У львиного зева такой нектарник только намечается.

6.2. Андроцей

Андроцей – совокупность тычинок. В цветке их может быть от одной до нескольких сотен, чаще 2, 3, 5, 6, 10 (рис. 46А). Как правило, количество тычинок постоянно для вида и рода. Они все могут быть одной длины или отличаться по этому признаку. Тычинки могут срастаться друг с другом или, наоборот, разделяться (расщепляться), прирастать к другим частям цветка. Все это дало основания Линнею в XVIII веке построить на признаках андроцея искусственную систему растений.

Тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника, который *связником* (продолжение нити) делится на две половинки (*теки*), каждая из тек образована двумя гнездами (рис. 46В). Связник выше пыльника называют *надсвязником*. Он встречается только у некоторых растений, например, у барбарисовых. Пыльники, обращенные к оси цветка, называются *интрорзными*, ориентированные от оси – *экстрорзными*.

Тычиночные нити могут быть длинными, выступающими из околоцветника (клен, тополь) или короткими, даже короче пыльника (картофель). Пыльники обычно располагаются в той же плоскости, что и нить, иногда расходятся нижними концами в стороны от нее (маревые) или прикрепляются средней частью и легко раскачиваются от малейшего движения воздуха (злаки, лилии).

Тычиночная нить в сечении обычно округлая, но бывает и плоская, достаточно широкая (многие луки). Полагают, что тычинки покрытосеменных развились из микроспорофиллов с микроспорангиями более примитивных групп растений, и эволюция их шла от листовидных тычинок как у сохранившегося древнего вида дегенерии витиенской до обычных, распространенных у современных видов (рис. 46Б).

Но некоторые представители теломной теории (об этом подробнее в теоретическом курсе) считают, что эволюция тычинок шла в противоположном направлении и первичны ветвистые тычинки, как у мальвовых, и некоторых молочайных, в частности, у клещевины.

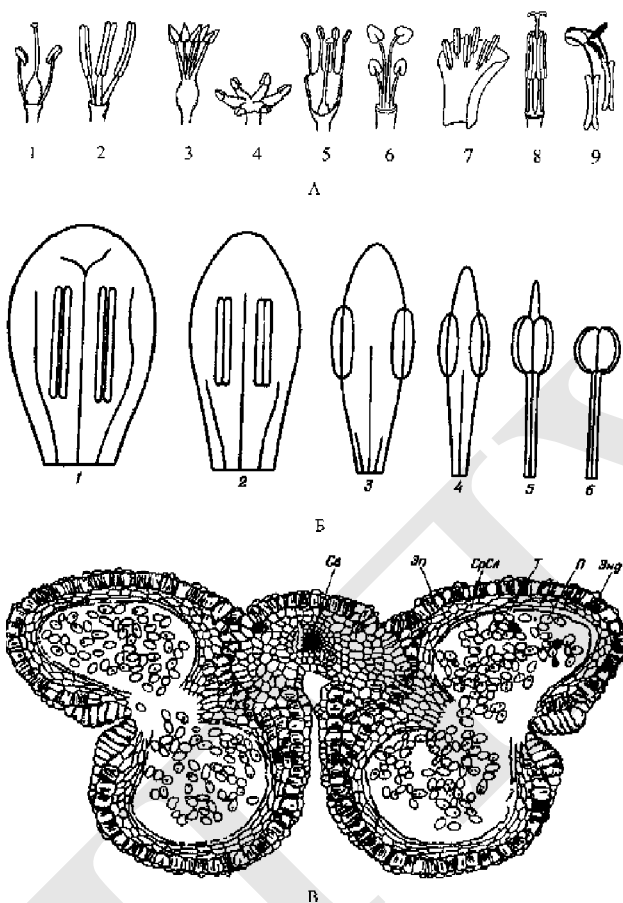


Рис. 46. Строение андроеца:

А – андроец: 1 – двутычинковый (вероника простертая – *Veronica prostrata*); 2 – трехтычинковый (касатик шетинолистный – *Iris setosa*); 3 – пятитычинковый (саркококка Гукера – *Sarcococca hookerana*); 4 – шеститычинковый (хамеропс низкий – *Chamaerops humilis*); 5 – околопестичный (лавровишня каролинская – *Laurocerasus caroliniana*); тычинки: 6 – двусильные (шизантус визетонский – *Schizanthus wisetonensis*); 7 – трехсильные (нарцисс гибридный – *Narcissus hybridus*); 8 – прямые (кислица Деппа – *Oxalis deppei*); 9 – свисающие (филлостахис черный – *Phyllostachys nigra*);

Б – схема эволюции тычинки от примитивного типа *Degeneria* (1) до специализированных тычинок большинства покрытосеменных (6);

В – Поперечный разрез пыльника лилии (*Lilium filadelphicum*): Св – связник, Эн – эпидерма, Энд – эндотеций, СрСл – средние слои, Т – тапетум, П – пылинки

Пыльник на ранних этапах развития состоит из однородных клеток, окруженных эпидермой. Последнюю относят к тканям спорофилла, так что микроспорангии погружены в них. В молодом спорангии выделяются тяжи *археспориальной* ткани. Наружу она отделяет за счет периклинальных и антиклинальных делений слой клеток, периферический из них называется *эндотецием*, внутрь от нее идет *тапетум*, между ними иногда выделяется срединный слой, рано исчезающий (рис. 47Б). Внутрь от археспория формируется спорогенная ткань. Она образует материнские клетки микроспор. Из последних в результате мейоза образуется четыре (тетрады) гаплоидные микроспоры, которые вскоре у большинства видов обособляются друг от друга. Питание развивающихся микроспор происходит за счет клеток тапетума, которые обычно разрушаются, образуя общую питательную массу.

Микроспора при созревании формирует собственную очень прочную оболочку – *спородерму*, состоящую из двух слоев. Внутренний слой обычно гладкий – *интина*. Наружний – *экина* – состоит из липоидного вещества – *спорополленина*, менее растворимого, чем кутин и суберин. Экина, в свою очередь, делится на скульптурированную *эктэкину* и нескульптурированную – *эндэкину*.

Микроспора, обычно находясь еще в пыльнике, прорастает в мужской гаметофит и превращается в пыльцевое зерно или просто пылинку (рис. 47А). В отличие от микроспоры пылинка состоит из двух клеток. Одна из них, большая, является сифоногенной, или клеткой пыльцевой трубки, другая – генеративной, дающей в дальнейшем два спермия. Гаметофит у покрытосеменных очень сильно редуцирован, некоторые исследователи считают, что практически его нет совсем. При созревании пыльцы пыльник вскрывается благодаря клеткам эндотеция. К этому сроку на внутренних стенках клеток образуются фиброзные пояски, содержимое клеток отмирает, при подсыхании эндотеций сокращается, и пыльник вскрывается. Пыльца, попадая на рыльце зрелого пестика, прорастает. Сифоногенная клетка дает пыльцевую трубку. Она обычно выходит через апертуры в виде пор или борозд (кольп) спородермы. Это не отверстия, а места утончения экины. Расположение апертур и их форма очень разнообразны и видоспецифичны. По ним и по строению экины можно определить род и даже вид не только ныне живущих, но и вымерших растений (рис. 48), чем и занимаются палинологи – специалисты по пыльце.

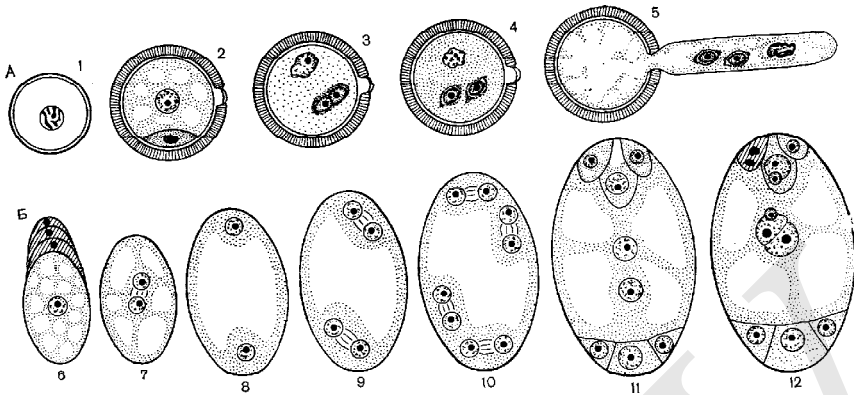


Рис. 47. Схема развития мужского гаметофита (А) и женского гаметофита (зародышевого мешка) у Polygonum-типа (Б):

1 – микроспора, или материнская клетка, пыльцевого зерна, 2 – двухклеточное пыльцевое зерно, пыльцевая трубка и генеративная клетка, 3 – деление генеративной клетки, 4 – трехклеточное пыльцевое зерно (спермии-клетки свободно лежат в цитоплазме клетки-трубки), 5 – прорастание пыльцевого зерна, 6 – мегаспора, 7,8 – первое деление ядра мегаспоры, 9 – второе деление, четырехъядерная стадия развития женского гаметофита, 10 – восьмиядерная стадия деления, 11 – зрелый семиклеточный женский гаметофит (в нем различаются яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух синергид, центральная клетка с двумя полярными ядрами и три антиподы), 12 – двойное оплодотворение (слияние спермиев с ядром яйцеклетки и с объединившимися ядрами центральной клетки). Одна из синергид дегенерирует (заштрихована), в ней видны остатки содержимого пыльцевой трубки

6.3. Гинецей

Гинецей – это совокупность плодолистиков цветка, образующих один или несколько пестиков. Пестик – закрытоеместилище для *семязачатков* (семяпочек), образованное в результате срастания одной или нескольких *карпелл* (плодолистиков). Нижняя расширенная часть пестика – завязь – содержит семязачатки, верхняя – очень разнообразно устроенное рыльце, улавливающее пыльцу. У многих растений оно выносится вверх над завязью на различном по длине образовании – столбике или стилодии.

В деталях гинецей разных видов имеет разнообразное строение, и оно указывает на уровень филогенетического развития вида и является

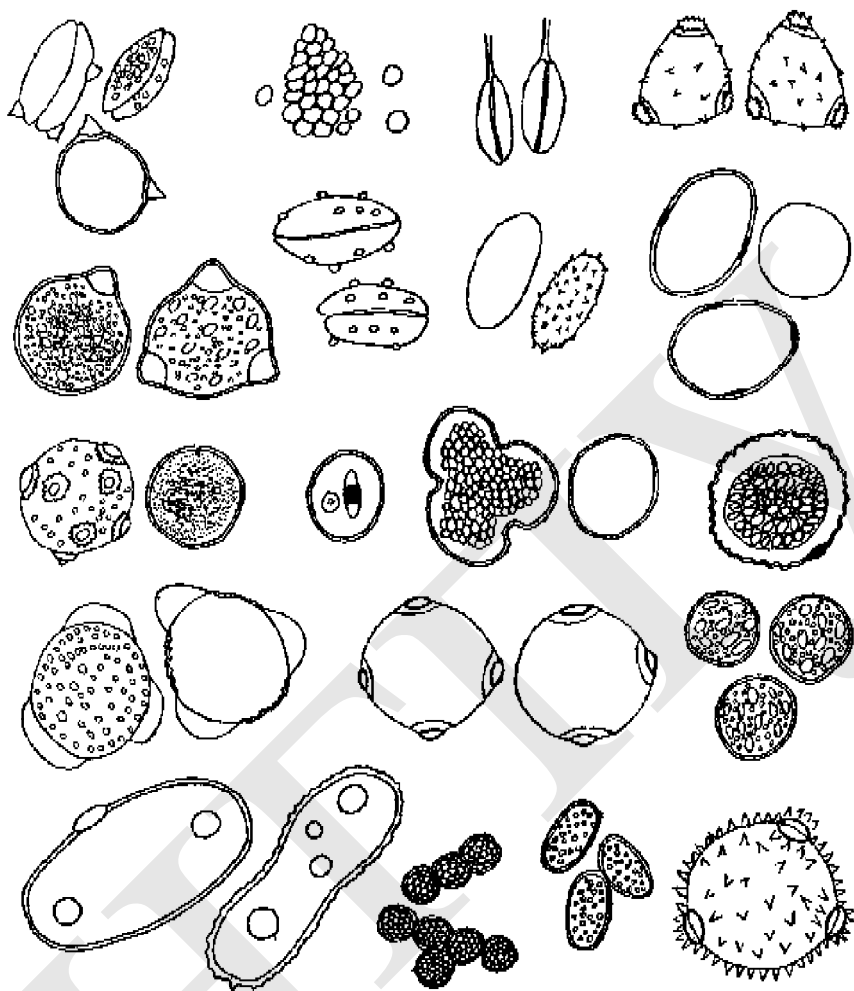


Рис. 48. Формы пыльцевых зерен различных растений

важнейшим признаком для систематики. Гинецей, образованный одним или многими, не сросшимися друг с другом плодолистиками, называют *апикарным*. Он считается первичным, примитивным. В пестиках апикарного гинецея место срастания плодолистиков определяют как брюшной шов. Он обычно имеет две латеральные (боковые) жилки. На противоположном конце плодолистика имеется спинная жилка. Стол-

бик и рыльце слабо дифференцированы и носят названия *стилодия*. Апокарпный гинецей чаще образован несколькими пестиками, реже – одним (рис. 49).

При срастании карпелл друг с другом возникает *ценокарпный* гинецей. Различают три его типа (рис. 50). При срастании боковыми поверхностями возникает многогнездная завязь – *синкарпный* гинецей. При срастании краями образуется одногнездная завязь – *паракарпный* гинецей. *Лизикарпный* гинецей тоже одногнездный, но развивается из синкарпного путем растворения части перегородок внутри завязи. При этом в центре имеется ось, образованная сохранившимися внутренними частями карпелл с брюшными швами.

Столбики и рыльца в ценокарпиях могут оставаться свободными (и по ним судят о числе сросшихся карпелл) или тоже срастаются.

Расположение семязачатков в завязи подчинено определенным закономерностям и носит название плацентации, а место прикрепления их, могущее в большей или меньшей степени возвышаться над стенкой завязи, называют плацентой. Тип плацентации тесно связан с типом гинецея.

В самых примитивных апокарпных гинецеях семязачатки могут располагаться почти по всей внутренней поверхности карпелл – *ламинальная* плацентация.

Чаще же они располагаются по брюшному шву – *сутуральная*, или *краевая*, плацентация. В синкарпных гинецеях она *центрально-угловая* (лилейные, колокольчиковые), в паракарпиях – *париетальная* (постен-

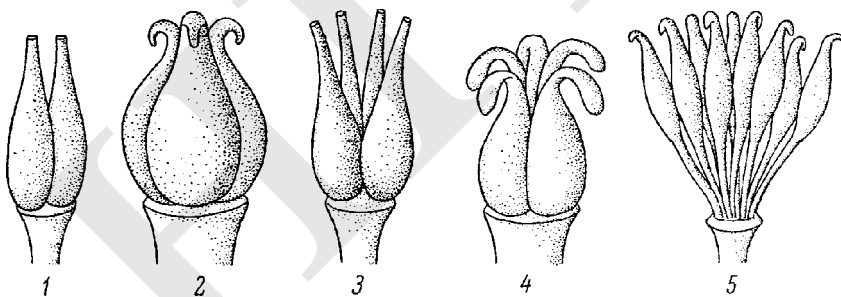


Рис. 49. Типы апокарпного гинецея в зависимости от количества пестиков: 1 – двупестичный (борец ядовитый – *Aconitum napellus*), 2 – трехпестичный (финик отклоняющийся – *Phoenix reclinata*), 3 – четырехпестичный (морозник красноватый – *Helleborus purpureus*), 4 – пятипестичный (пион древовидный – *Paeonia suffruticosa*), 5 – многопестичный (василистник водосборолистный – *Thalictrum aquilegifolium*)

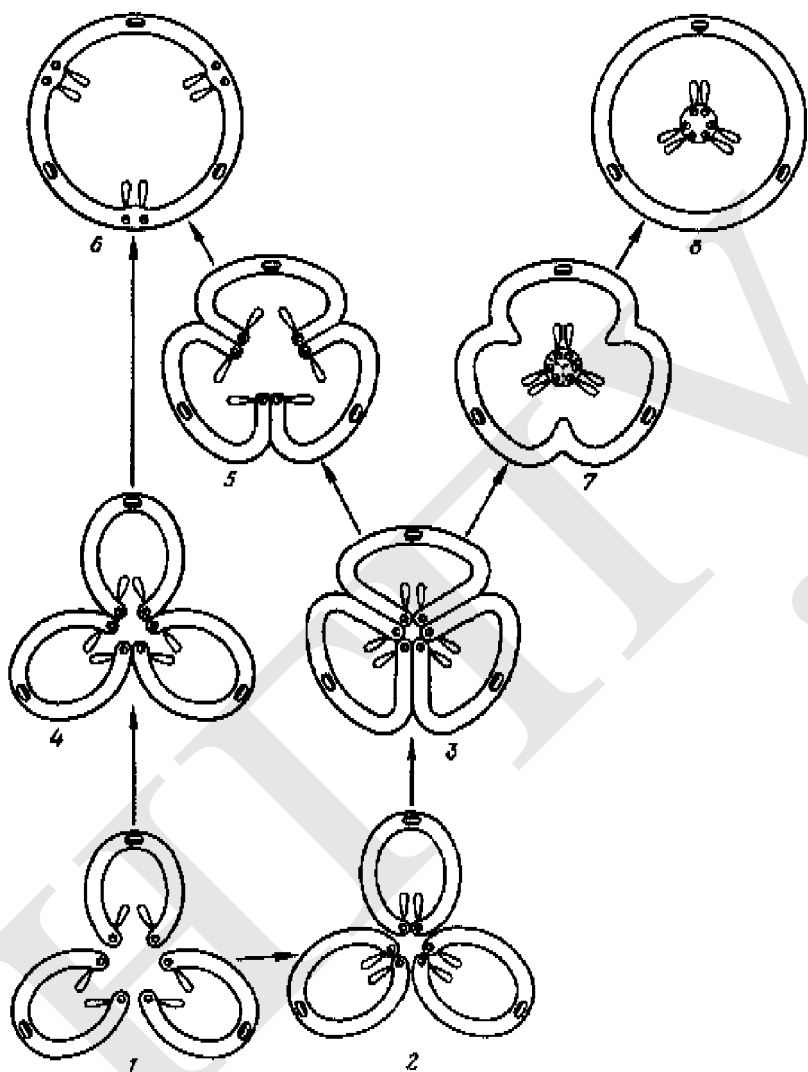


Рис. 50. Схема эволюции основных типов гинецея и типы плацтации:
 1 – плодolistики еще не замкнуты, 2 – апокарпный гинецей, 3 – синкарпный,
 4-6 – паракарпный, 7,8 – лизикарпный

ная) (капустные, маковые фиалковые, орхидные, ивовые). У лизикарпиев она *центрально-осевая* или колончатая (примуловые, центросеменные).

В ряде случаев плаценты обычно парietальные, впячиваются в полость завязи, создавая ложные перегородки, мясистые – у тыквенных или тонкие – у капустных.

По положению завязи относительно других частей цветка различают верхнюю, среднюю, полунижнюю и нижнюю завязи (рис. 51). При этом цветок, остальные части его (околоцветник, тычинки) при верхней завязи обычно подпестичный, при средней и полунижней – около- и надпестичный. При нижней завязи цветок всегда надпестичный.

Верхняя и средняя завязи являются свободными, хотя в последнем случае они и погружены в вогнутое образование – гипантий. Французский ученый Ван-Тигем выяснил, что гипантий в нижней части образован цветоложем, а в верхней – цветочной трубкой (сросшиеся околоцветник и нижняя часть тычиночных нитей).

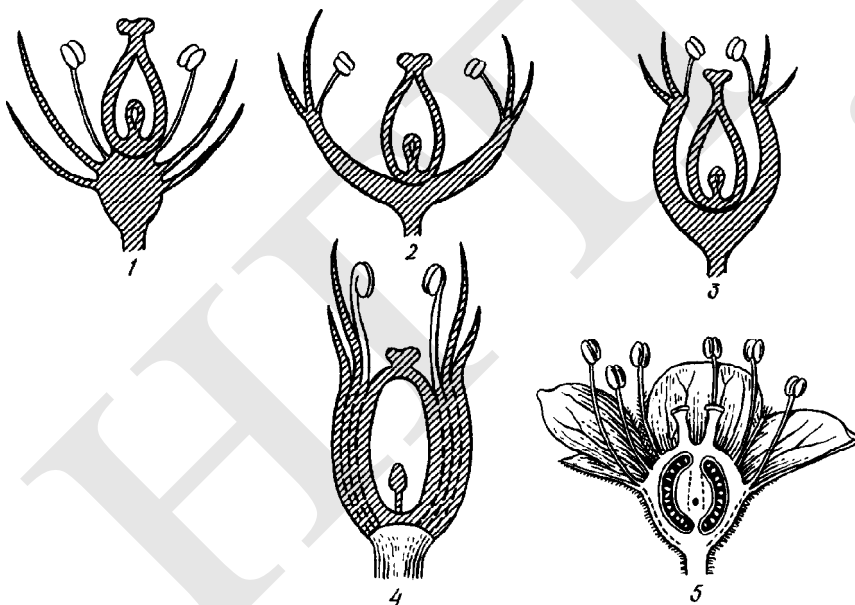


Рис. 51. Положение завязи в цветке:

1, 2 – верхняя, 3 – средняя, 4 – нижняя, образованная цветоложем и плодolistиками, 5 – полунижняя

Нижняя завязь, более эволюционно продвинутая, образуется в результате срастания ее с цветочной трубкой и выделить ее отдельно не представляется возможным. Из сказанного ясно, что нижняя завязь имеет более сложное строение и не гомологична верхней.

6.4. Формула и диаграмма цветка

Формула и диаграмма цветка применяются для краткого условного выражения его строения.

Диаграмма – схематическая проекция цветка на плоскость, перпендикулярную оси цветка и проходящую также через кроющий лист и ось соцветия или побега, на котором находится цветок (рис. 52). Если цветок верхушечный, ось не изображается. Вообще она размещается на диаграмме вверху и через нее вертикально проходит медианная плос-

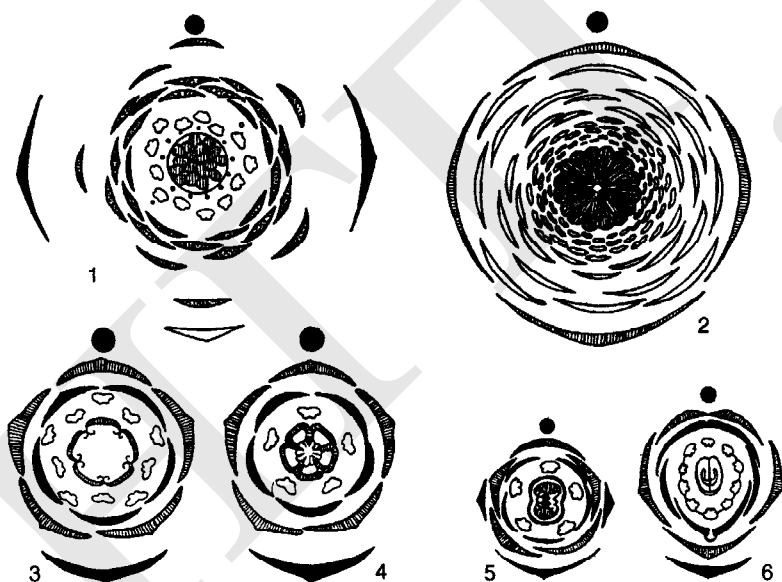


Рис. 52. Диаграммы цветков:

- 1 – ациклический, 2 – гемициклический, 3-6 – циклические: 3 – актиноморфный пятикратный пятичленный, 4 – актиноморфный четырехкратный пятичленный, 5 – венчик актиноморфный, но весь цветок имеет только одну плоскость симметрии, 6 – зигоморфный

кость цветка. Чашелистики изображаются скобкой с килем на спинке, лепестки – круглой скобкой, для тычинок дается примерный поперечный срез через пыльники, для гинецея – через завязь (или завязи) с плацентацией и семязачатками. Количество семязачатков и положение завязи на диаграмме показать не удастся. Сросшиеся части цветка соединяются друг с другом линиями.

Формула – это краткое условное выражение строения цветка. Для составления ее используют серию условных знаков, выражающих определенные понятия. Симметричность цветка определяется по венчику: *актиноморфный* (*), *зигоморфный* (↓), *асимметричный* (↗). Чашечка К (от немецкого Kelch) или Са (от латинского Calyx). Венчик Со или С (от латинского Corolla). Тычинка А (Andraceum), пестик – G (Gynoeceum). Число членов в каждом круге цветка обозначают цифровым индексом. Их сравнение показывают круглыми скобками. Большое неопределенное число частей цветка обозначают знаком ∞. Черта сверху над гинецеем означает нижнюю завязь, снизу – верхнюю, сбоку – полунижнюю или среднюю. Простой околоцветник обозначается буквой Р (Perigonum), однополые цветки соответствующим знаком: ♂ – мужской, ♀ – женский.

Примеры формул:

Люттик: * K₅ C₅ A ∞ G ∞

Лилия: * P₃₊₃ A₃₊₃ G₍₃₎

Береза: ♂ ↓ P₂ A₂₊₂ ♀ G₍₂₎

6.5. Семязачатки. Мегаспорогенез и мегagamетогенез

Семязачатки прикрепляются к плаценте *семяножкой* (*фуникулу*сом). Место прикрепления ее к семязачатку называется *рубчиком*. В завязи может быть от 1 до 2 000 000 (у некоторых орхидных) семязачатков. Основу семязачатка составляет нуцеллус, гомолог мегаспорангия. Это многоклеточное образование, в эволюции характеризуется уменьшением толщины стенок и превращением из *крассинуцеллятного* (толстостенного) в *тенинуцеллятный* (тонкостенный). Снаружи нуцеллус прикрыт двумя или одним (обычно у сростнолепестных) покровами – *интегументами*. На верхушке они не смыкаются, образуя отверстие – *микропиле* или пыльцевход. Конец семязачатка, противоположный микропиле, называется *халазой* (рис. 53А).

По форме семязачатки могут быть следующих типов (рис. 53Б): а) орто- или *анотропные*, б) обращенные на 180° (*анатропные*), при этом микропиле и рубчик оказываются расположенными рядом и обращенными к плаценте, в) полуповернутые (*гемитропные*) по отношению к

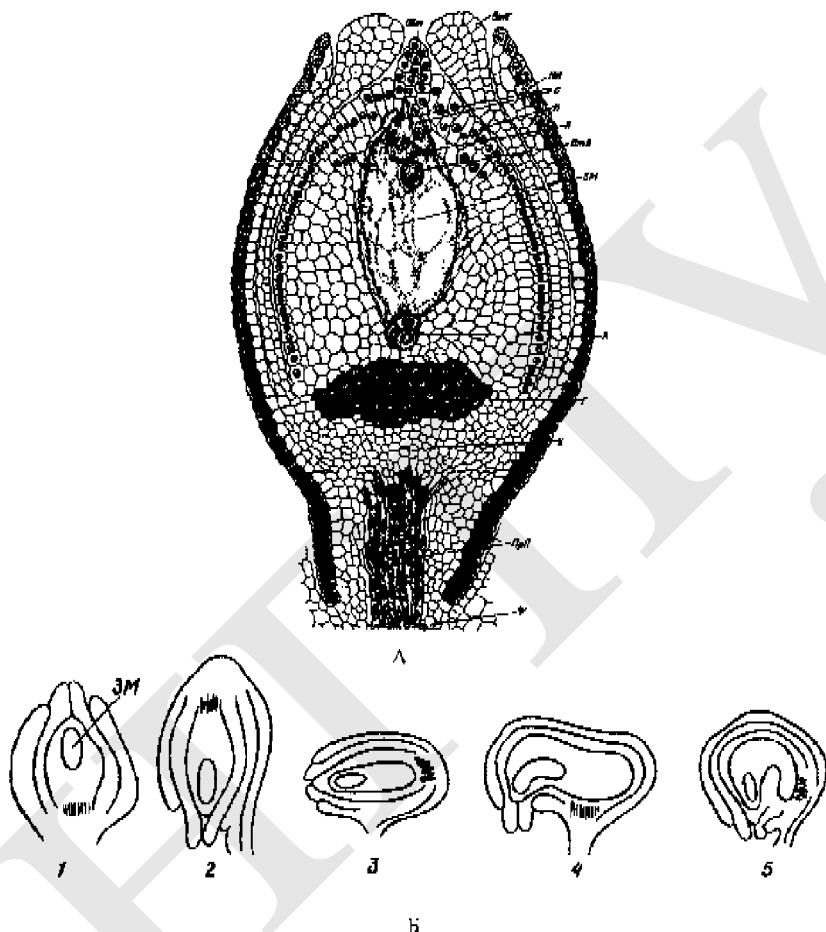


Рис. 53. Строение семязачатка:

А – ортотропный семязачаток у горца (*Polygonum coriarium*): *НИ* – наружный интегумент, *ВНИ* – внутренний интегумент, *Н* – нуцеллус, *ЗМ* – зародышевой мешок, *Г* – гипостаза, *Х* – халаза, *Ф* – фуникулус, *Я* – яйцеклетка, *С* – синергиды, *А* – антиподы, *ВмЯ* – вторичное ядро; *ПрП* – проводящий пучок;
Б – основные типы семязачатков; *1* – ортотропный, *2* – анатропный, *3* – гемитропный, *4* – кампилотропный, *5* – амфитропный, *ЗМ* – зародышевый мешок

фуникулусу на 90°, г) односторонние изогнутые (*кампилотропные*) и д) двусторонние изогнутые (*амфитропные*).

Семязачаток возникает на плаценте как полушаровидный бугорок. Довольно рано в верхней части нуцеллуса, в субэпидермальном слое, формируются выделяющиеся своей величиной и густой цитоплазмой одна или несколько археспориальных клеток.

Одна из археспориальных клеток делится путем мейоза и дает 4 мегаспоры. Обычно нижняя, халазная, дает начало 8-ядерному зародышевому мешку (женскому гаметофиту). Из 3 ядер, обращенных к микропиле, одно превращается в яйцеклетку, два – в сопутствующие клетки – *синергиды*. Три ядра на халазном конце формируют три клетки – *антиподы*. И два ядра сливаются в центре, дают центральное или вторичное диплоидное ядро (рис. 47Б). По Гофмейстеру, антиподы гомологичны вегетативной части женского заростка, синергиды – остатки архегониев. Это наиболее распространенный, нормальный *моноспорический* (*Polygonum* – тип) способ образования зародышевого мешка. Он является исходным и встречается у большинства покрытосеменных. Есть различные отклонения от него. В частности, наблюдаются неотенические явления, т.е. дальнейшее сокращение числа делений в процессе споро- и гаметогенеза. Так, материнская клетка спор может делиться только один раз и одна из дочерних клеток превращается в зародышевый мешок (*биспорический Allium*-тип). Или сама материнская клетка спор прорастает непосредственно в зародышевый мешок (*тетраспорический Fritillaria*-тип). Число ядер в зародышевом мешке может быть больше 8 или сокращается до четырех.

Во всех случаях при прорастании пыльцевой трубки через микропиле или иногда через халазу в зародышевый мешок попадают два спермия. Происходит двойное оплодотворение. Один спермий оплодотворяет яйцеклетку, и из зиготы образуется диплоидный зародыш спорофита. Другой сливается со вторичным зародышевым ядром и в дальнейшем дает триплоидный эндосперм, питательную ткань для роста и развития зародыша.

Семязачаток преобразуется в семя, гинецей в целом – в плод.

З а д а н и е 1 .

1. Для ознакомления со всеми частями цветка рассмотреть на фиксированном материале цветки различных видов растений: купальницы (*Trollius*), лютика (*Ranunculus*), купены (*Polygonatum*), чины (*Lathyrus*) или вики (*Vicia*) и др. Кратко описать их по приведенной ниже схеме.

Форма цветоложа. Характер симметрии цветка. Расположение частей цветка на цветоложе. Тип околоцветника. Чашечка (число чашелистиков, наличие сростания). Венчик (число лепестков, наличие сростания, форма и цвет лепестков). Андроцей (число тычинок, характер их расположения, наличие и степень сростания тычиночных нитей и пыльников). Гинецей (тип гинецея, число плодолистиков). Положение и форма завязи. Характер столбика, рыльца. После изучения цветка написать его формулу.

2. Рассмотреть под микроскопом постоянный микропрепарат поперечного среза пыльника тычинки. Зарисовать и обозначить теки, пыльцевые гнезда, связник с проводящим пучком.

3. Познакомиться на микропрепарате (поперечный срез завязи) со строением гинецея. Установить его тип, характер плацтации, тип семяпочки, характер ее строения. Все зарисовать и подписать.

З а д а н и е 2 (на межсессионный период).

Многообразие цветков огромно. Чтобы лучше узнать, нужно при любом возможном случае ознакомиться с их строением (в саду огороде, в лесу, на лугу, в поле, на цветущих комнатных растениях). Свежий материал имеет ряд преимуществ перед фиксированным: лучше видны нектарники, особенности раскрытия пыльников и многое другое. В природе можно найти обоеполые и однополые цветки. Среди последних (огурцы, тыквы, шпинат, щавель, облепиха, тополь, осина, ива) установить, однодомные они или двудомные. Хорошее знание строения цветков поможет в дальнейшем в определении их, т.к. все определители растений составлены в основном на признаках цветка. Только в природе можно познакомиться со способами опыления растений. Пронаблюдать, посещаются ли цветки насекомыми. Проанализировать, какие привлекающие их признаки имеют цветки (яркий околоцветник, запах, обилие пыльцы, нектара). Посмотреть, что делает насекомое в цветке, что оно там собирает.

Контрольные вопросы

1. Что называется цветком?
2. Из каких частей состоит цветок?
3. Какие части цветка являются стерильными, какие – фертильными? В чем заключается функция тех и других?
4. Каким может быть порядок расположения частей цветка?

5. Что означают понятия: ациклический, гемициклический, циклический, актиноморфный зигоморфный и асимметричный цветок?
6. Что такое андроцей и гинецей?
7. Какие части можно выделить у тычинок и пестика?
8. Есть ли разница между понятиями “гинецей” и “пестик”? Если есть, то в чем она заключается?
9. Как взаимосвязаны положения завязи, цветка (верхняя, средняя, нижняя) и положение околоцветника (цветки подпестичный, околопестичный и надпестичный)?
10. Что такое свободная завязь и сросшаяся? С чем она может срастаться и какое это имеет биологическое значение?
11. Как составить формулу и изобразить диаграмму цветка?
12. Установите летом, какой тип завязи имеют следующие виды растений: горох, фасоль, яблоня, смородина, жимолость, огурец.
13. С чего начинается и чем заканчивается гаметофитная фаза развития покрытосеменных растений?
14. Дайте вербальную характеристику цветкам растений, имеющим следующие формулы: *Convolvulus arvensis* *Ca₅ Co₅ A₅ G₍₃₎; *Allium cepa* *P₍₃₊₃₎ A₃₊₃ G₍₃₎; *Carex rhynchophylla* P₀ A₃ G₀; P₀ A₀ G₍₃₎.

7. ПЛОД

Плод – это генеративный орган покрытосеменных растений, развивающийся главным образом из гинецея цветка после оплодотворения яйцеклетки зародышевого мешка, находящегося в семязачатке. Семязачаток со временем превращается в семя, а стенка завязи – в околоплодник – *перикарп*. В образовании последнего могут принимать участие другие части цветка (цветоложе, околоцветник, тычиночные нити). Перикарп может быть тонким или толстым, сухим или сочным. Редко он гомогенен (например, у орешника), чаще состоит из разнородных клеток (паренхимных, склеренхимных). В последнем случае в нем условно выделяют несколько слоев. Наружный слой называют *эзокарпом*, средний – *мезокарпом*, внутренний, граничащий с семенем, – *эндокарпом*. Эндокарп может быть сочным (виноград), кожистым, пергаментным (яблоко, некоторые бобы) или твердым, каменистым (слива). Иногда в околоплоднике можно выделить только два слоя.

В перикарпе могут сохраняться проводящие пучки (жилки) карпелл: дорсальный (спинной медианный пучок), два латеральных (боковых), а также швы в местах срастания плодолистиков. Как и гинецей, плод может быть *апикарным*, т.е. образованным одним плодолистиком, или

ценокарпным, образованным несколькими – от двух до многих, – сросшимися друг с другом плодолистиками.

Плоды содержат разное количество семян – от одного до многих. Сухие односемянные плоды обычно не раскрываются. Сочный околоплодник разрушается постепенно и не имеет специальных приспособлений для освобождения семян, нередко он поедается животными. Сухие многосемянные плоды освобождают семена, вскрываясь или распадаясь на части. Вскрытие обуславливается строением перикарпа, наличием тонкостенных и толстостенных слоев паренхимных клеток, склеренхимы. При подсыхании плода они сокращаются в разной степени, в разных направлениях и приводят к его раскрытию по специальным разделительным тканям, иногда с активным выбрасыванием семян (например, у недотроги, представителя рода бальзамин).

Вскрытие обычно происходит продольными щелями. Они образуются различными путями (рис. 54):

1) у апокарпных и паракарпных плодов по шву – *сутуроцидно* (*sutura* – шов) или по спинной жилке – *дорсицидно*;

2) у синкарпных и лизикарпных плодов по перегородкам – *септицидно* (*septum* – перегородка) или по спинной жилке гнезда – *локулицидно* (*loculus* – гнездо);

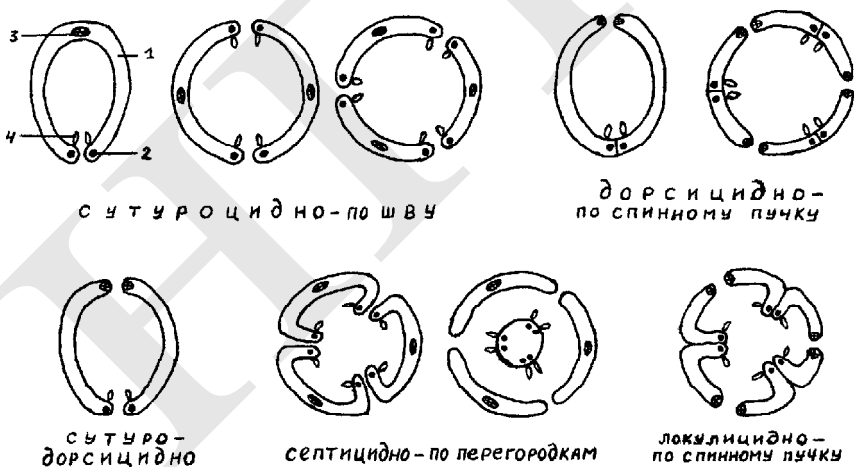


Рис. 54. Схема раскрытия плодов (поперечные срезы) (ориг.):

1 – карпелла; проводящие пучки: 2 – латеральный, 3 – дорсальный; 4 – семена

3) реже вскрывание происходит *ламицидно* – по пластинке плодолистика (*lamina* – пластинка), между брюшным и спинным швом.

Продольные щели могут проходить через весь плод или возникать только в его верхней части, образуя дырочки (мак) или открываясь зубчиками (смолевка). Отверстия могут возникать и в нижней части плода (колокольчики). У ряда плодов наблюдается поперечно-кольцевое вскрытие с образованием крышечки (белена, амарант, подорожник).

Эволюционно более развитыми являются распадающиеся плоды. У них наблюдается тенденция сохранения на разделяющихся семенах еще одного покрова – части околоплодника. Есть два варианта распадаения плодов: поперек продольной оси плодолистиков, обычно путем образования перетяжек и ложных перегородок – членистые плоды (дикая редька) и распадение в плоскости срастания плодолистиков на односемянные *мерикарпии* (мерос – часть, доля) – дробные плоды, например, распадающиеся “калачики” мальвовых.

Строение плодов во многом определяется строением гинецея, но при созревании плодов гинецей обычно сильно видоизменяется. Порой бывает трудно установить тип срастания ценокарпиев, то есть был ли гинецей пара-, син- или лизикарпным, а также положение завязи (верхняя, нижняя, полунижняя). Основными становятся признаки самого плода: а) строение перикарпа (сухой, сочный), б) число семян (односемянные – многосемянные), в) невскрываемость или вскрываемость плодов и способ освобождения семян.

Именно на этих признаках сформированного плода и основывается одна из последних отечественных классификаций плодов (Артюшенко, Федоров, 1986), которая и принята в настоящей работе. Общая схема ее достаточно проста и в то же время отражает филогенетические взаимосвязи эволюционного формирования плодов.

З а д а н и е . Познакомиться с разнообразием плодов, уяснить принципы их классификации и основные направления эволюции. Для достижения этого нужно хорошо изучить схему классификации плодов (рис. 55) и данные ниже разъяснения к ней. На схеме видно, что все плоды делятся на две большие группы: апокарпии и ценокарпии, которые отражают свободу или срастание плодолистиков. Этот признак гинецея хорошо сохраняется и в плодах. *Апокарпии* располагаются на схеме внизу как наиболее примитивные, из них возникли более продвинутые плоды – *ценокарпии*. Следовательно, одним из главных направлений эволюции плодов является срастание карпелл.

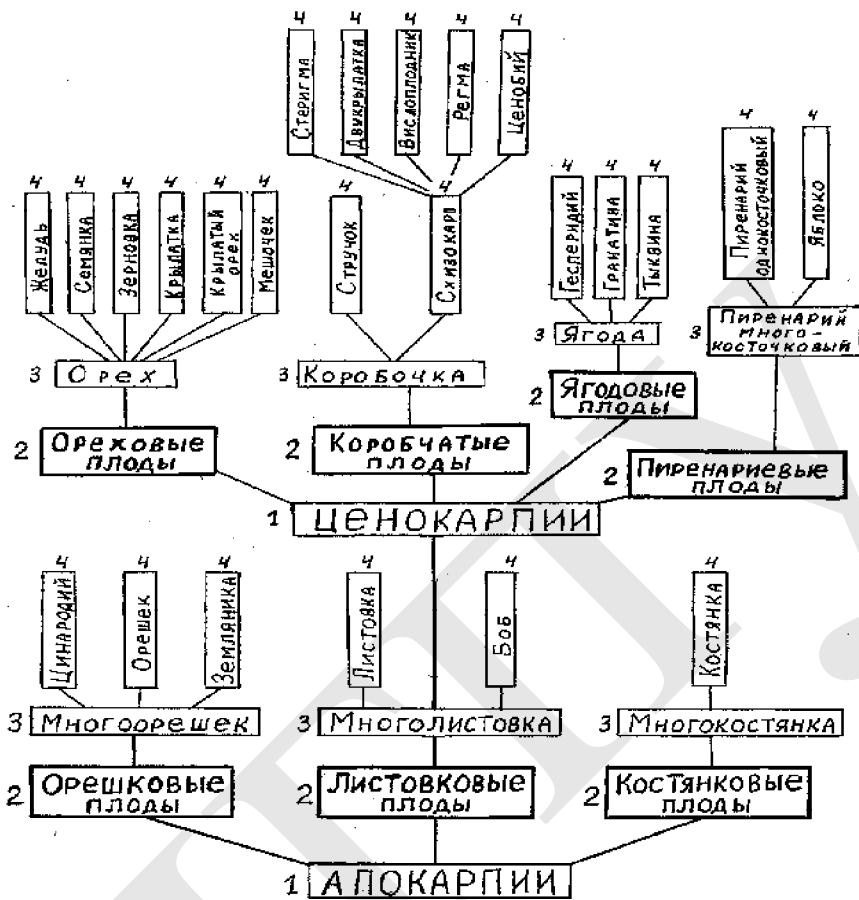


Рис. 55. Классификация плодов:

1 – группы плодов; 2 – подгруппы плодов; 3 – типы плодов; 4 – подтипы плодов

Апокарпные плоды делятся на три подгруппы: *листовковые*, *орешковые* и *костянковые* (рис. 56). Исходными являются листовковые плоды. Это поли- или мономерные, многосемянные (реже односемянные) вскрывающиеся (реже не вскрывающиеся) плоды, как правило, с сухим околоплодником. Основным типом этих плодов является *многолистовка*. Ее можно наблюдать у калужниц, купальниц, водосборов, очитков, магнолий и других родов. При редукции числа плодолистиков до одного многолистовка превращается в *листовку* (или *однолистовку*) или *боб*. Они

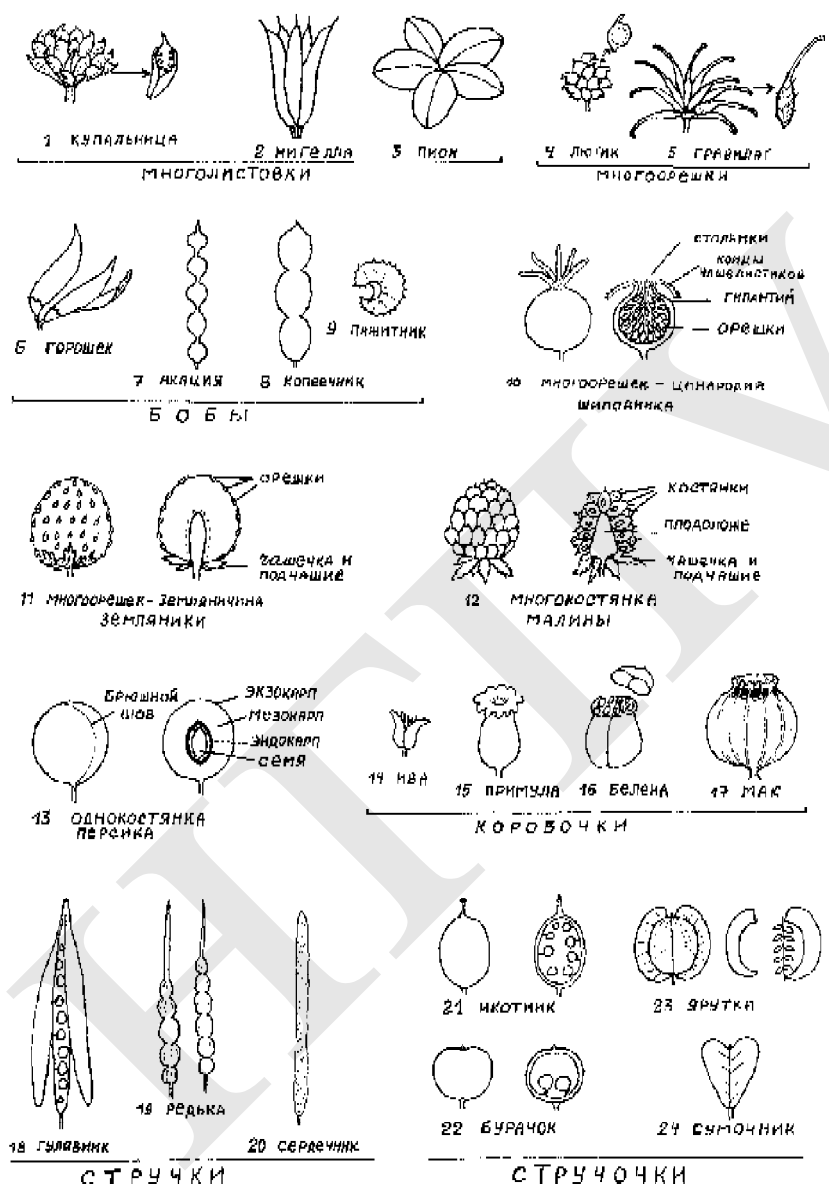


Рис. 56. Апокарпные плоды (ориг.)

очень близки и отличаются только способом вскрывания плода. Листовка вскрывается обычно только по брюшному шву – сутуроцидно, а боб одновременно по брюшному шву и спинной жилке. Листовка встречается у растений нашей флоры редко, например, у живокости полевой, боб – у вики, чины, караганы, фасоли, люпина, бобов, т.е. у всех представителей семейства бобовых. У некоторых копеечников и софор бобы не вскрываются, они имеют поперечные перетяжки и распадаются на членики. Редко встречаются и нераскрывающиеся односемянные бобы (донник ароматный, чечевица пищевая, некоторые клевера, астрагалы, остролодочки, эспарцеты). Исключением из правил является превращение сухого околоплодника в сочный. Это наблюдается в многолистровке лимонника китайского и однолистровке у воронца.

Следующая подгруппа апокарпиев – орешковые плоды. Они произошли из листовковых плодов, при редукции числа семязачатков до одного (как исключение до 2-3). Как правило, это плоды с сухим, не вскрывающимся околоплодником. Центральной группой плодов этого типа является *многоорешек* (у спиреи, лютика, прострела, ветреницы, адониса, лабазника, василистника, сабельника, лапчатки, лотоса). Это полимерный односемянный нераскрывающийся сухой плод. Из него при редукции числа плодолистиков до одного формируется *мономерный орешек*. Тип мономерного орешка встречается редко, в нашей флоре – у рогоза, кровохлебки, манжетки. У двух последних он погружен в небольшой сухой *гипантий*. Последний формируется из цветочной трубки, т.е. оснований околоцветника, тычиночных нитей и цветоложа. У облепихи плод – многоорешек, но своеобразный, вокруг него разрастается цветоложе. Образуется ложная костянка. При сильном разрастании гипантия из многоорешка формируются новые полимерные плоды – *цинародии* и *земляничина* (или просто плод земляника). В первом случае гипантий становится вогнутым, и на его внутренней поверхности располагаются многочисленные орешки (у всех видов роз, в том числе и у обычного шиповника). У земляничины цветоложе, наоборот, становится конусовидно выпуклым, и на его поверхности размещаются многочисленные орешки (земляника, клубника). Следует помнить, что у цинародии и земляничины сами плоды – сухие многоорешки, а мясистая разросшаяся часть – это метаморфизированная цветочная трубка и цветоложе-плодоложе, которые привлекают распространителей плодов.

Третью, последнюю, группу апокарпиев составляют также производные листовковых плодов – костянковые плоды. У них, как и у ореш-

ковых плодов, редуцируется число семязачатков. Кроме того, ко времени созревания семян внутренний слой перикарпа – эндокарп – становится очень плотным, клетки его склерифицируются. Эту жесткую часть околоплодника называют косточкой. Отсюда и название всей подгруппы плодов. Мезокарп, как правило, становится сочным и мясистым. Все эти преобразования являются адаптациями для распространения семян, для привлечения животных и одновременно защиты семян от действия их пищеварительных соков. Основной тип костянковых плодов – *многокостянка* – полимерный сочный плод с твердым эндокарпом (ежевика, костяника, морошка). При редукции числа плодолистиков до одного формируется мономерный сочный плод – *костянка* (вишня, слива, персик, абрикос). Как исключение, у миндаля наблюдается усыхание околоплодника и образуется сухая костянка.

Группа ценокарпных плодов (рис. 55, 57) сформировалась в процессе эволюции из полимерных апокарпиев, путем срастания их циклически расположенных листовок. Начальные этапы этого процесса представлены у чернушек пашенной и восточной (*Nigella segetalis* и *N. orientalis*), у которых срастается только нижняя часть карпелл, образуя синкарпную листовку. Полное срастание плодолистиков приводит к образованию подгруппы *коробчатых плодов*. Их дальнейшие преобразования идут теми же путями, что и у апокарпиев. При редукции семязачатков формируются *ореховые плоды* (аналог орешковых апокарпиев), а при изменении околоплодника в сторону его сочности и мясистости, формируются подгруппы *ягодových и пиренариевых* плодов, сходных по строению с костянковыми апокарпиями.

Ценокарпные плоды очень разнообразны и формируют много специализированных типов и подтипов.

Коробчатые плоды – центральная, исходная группа ценокарпиев (рис. 57). Она объединяет полимерные, большей частью олигомерные (срастается 2-5 карпелл), обычно сухие, многосемянные, раскрывающиеся (*коробочка*) или распадающиеся на части (*схизокарп*) плоды. *Коробочка* (хлопчатник, мак, тюльпан, чистотел, камнеломка, кипрей, рябчик, ирис, колокольчик, зверобой, сирень, тополь, ива) может быть одногнездной при паракарпном и лизикарпном гинецеях или многогнездной – при синкарпном гинецее. Число гнезд обычно равно числу плодолистиков. Перегородки гнезд образуются завернутыми внутрь краями плодолистиков. Вскрытие коробочки и освобождение из нее семян происходит самыми различными способами. Как исключение,

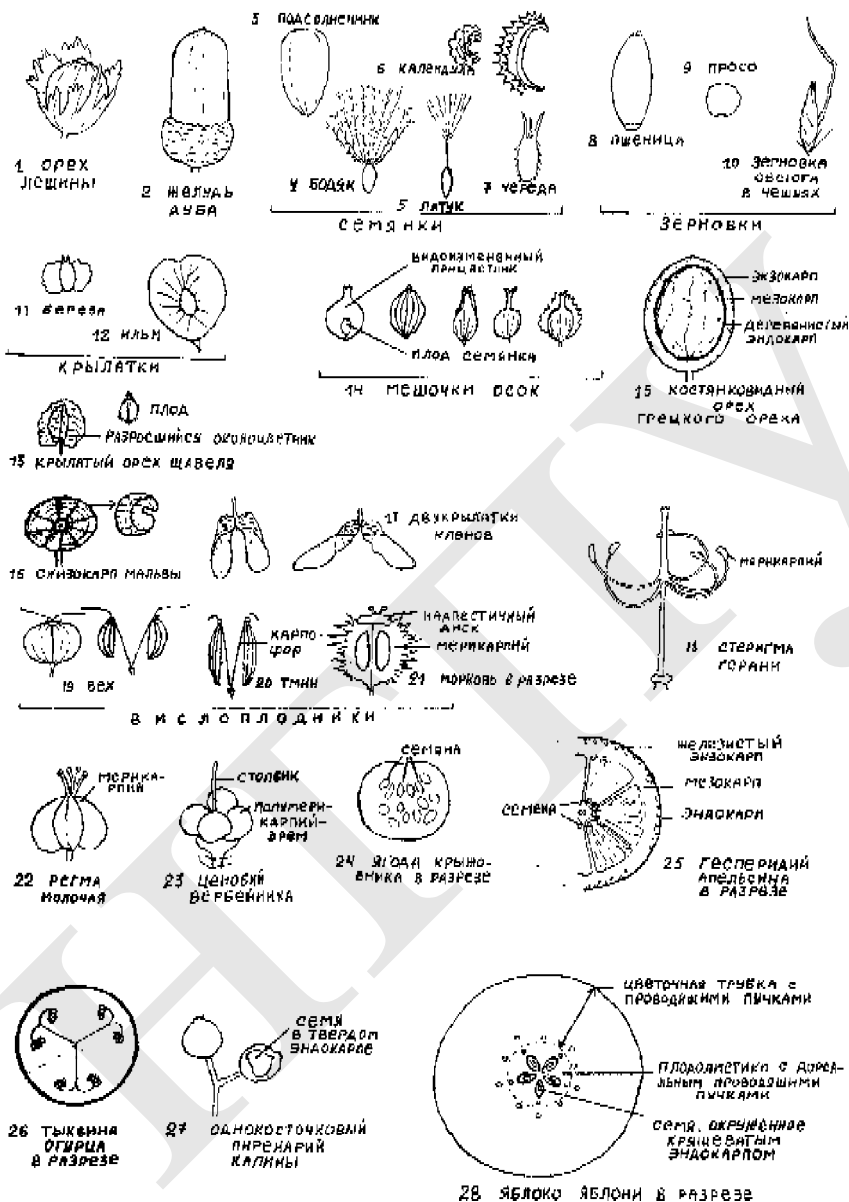


Рис. 57. Ценокарпные плоды (ориг.)

встречаются нераскрывающиеся коробочки, например, плод шоколадного дерева.

Коробчатый плод, образующийся из паракарпного гинецея с двумя плодолистиками и обычно имеющий врастающую внутрь его пленчатую перегородку, которая при раскрывании плода остается на плодоножке, называют *стручком*. Стручок характерен для всего семейства крестоцветных (редька, сурепка, горчица, гулявник, ярутка и др.) Некоторые стручки не раскрываются, а имеют перетяжки и распадаются на членики (редька полевая). Встречаются 1-, 2-семянные нераскрывающиеся стручки (клоповник, свербига).

Видоизменением коробочки считаются схизокарпные плоды. В отличие от типичной коробочки они не раскрываются, а распадаются на замкнутые гнезда – *мерикарпии*, содержащие одно или несколько семян, или на односемянные замкнутые половинки гнезд – *полумерикарпии*. Мерикарпии могут вскрываться, освобождая семена, или остаются не вскрывшимися. В последнем случае семена получают, кроме семенной кожуры, еще одну защитную оболочку из облагающего их перикарпия. Типичный схизокарп присущ мальвовым (мальва, канатник, хатьма). Их многочисленные расположенные по кругу мерикарпии в народе называют “калачиками”. Другие специализированные типы схизокарпиев носят особые названия. У гераниевых (герань, журавельник, пеларгония) – *стеригма*. У нее сросшиеся края стерильной части плодолистиков образуют колонку. С помощью придатков спинок стилодиев к ней прикрепляются открывающиеся мерикарпии. Придатки имеют различную форму и строение. Они способствуют распространению семян, а также проникновению их в глубь почвы. У молочайных дробная, распадающаяся на мерикарпии и обычно раскрывающаяся коробочка получила название *регмы*. Остальные схизокарпы относятся к нераскрывающимся, т.е. семена у них не освобождаются из околоплодника. У зонтичных (укроп, пастернак, купырь, борщевик, дудник, володушка, вех) он называется *вислоплодником*. Плод распадается на два мерикарпия, висящих на *карпифоре* (сросшиеся вентральные участки плодолистиков). На верхушке вислоплодника имеется видоизмененный нектарник (подстолбие или стилоподии) и два стилодия. Схизокарп кленовых состоит из двух (редко трех) мерикарпиев, имеющих на верхушке выросты – крылья. Такой тип плода называют *двукрылатка*. Дробную коробочку бурачниковых (незабудка, медуница, оносма) и губоцветных – яснотковых (зопник, чистец, тимьян, пикульник, яснотка, мята) назы-

вают *ценобием*. Ценобий развивается из двучленного, двугнездного гинецея, у которого на ранних стадиях развития в каждом гнезде из стенок плодолистиков формируются дополнительные перегородки. Ко времени созревания плодов вместо двух мерикарпиев формируются четыре полумерикарпия или *эрема*. На них и распадается ценобий бурачниковых и губоцветных. У последних эремы остаются открытыми на дне чашечки.

Ореховые плоды ценокарпиев (не путать с орешковыми апокарпиями!) эволюционировали из коробчатых в результате сокращения числа семян в них до одного, редко двух. При этом многогнездные гинецеи (у синкарпиев) превращаются в одногнездные. Так, у липы пятигнездная завязь, образованная пятью плодолистиками, превратилась в одногнездную, а число семян сократилось до одной. Таким образом, к ореховым плодам относят одногнездные, односемянные ценокарпии с пленчатым, кожистым или деревянистым околоплодником. У многих растений он напоминает семенную кожуру. Сама testa более или менее облитерируется, иногда срастается с перикарпом (большинство злаков) или связана с ним только в одном месте (астровые). Ореховидные плоды делятся на следующие типы и подтипы: орех, крылатка, крылатый орех, желудь, зерновка, семянка, мешочек и костяковидный орех. Основным типом ореховых плодов является *орех*. Он возникает обычно из одно-двугнездного гинецея. Околоплодник его сильно склерифицирован и окружен оберткой из прицветных чешуй. Типичный орех имеет орешник (лещина), а также граб. Подтипами ореха являются плоды *крылатка* и *крылатый орех*. Крылатка характерна для березовых (береза, ольха). У нее сросшиеся с плодом прицветники и прицветнички образуют не обертку, а крыло. У крылатого ореха (ревень, щавель, гречиха, ильм) к плоду прирастают разросшиеся сегменты околоцветника. *Желудь* развивается из трехгнездной завязи и типичен для дуба, посевного каштана (не конского), бука. Для него характерны кожистый околоплодник и *плюска*. Плюска покрывает плод-орех полностью или частично. Плюска, в отличие от обертки, образуется не только из одних прицветных чешуй, а целиком из срастающихся стерильных ветвей, располагающихся под дихазием цимозного соцветия. *Зерновка* характерна для злаков. Ее тонкий околоплодник настолько тесно прилегает к семенной кожуре, что кажется сросшимся с ней. У большинства дикорастущих злаков зерновка опадает вместе с окружающими ее чешуями.

Семянка имеет более плотный кожистый околоплодник, отделяющийся от семени. Как и все ореховые, это одногнездный, односемянный плод. Семянка встречается у представителей разных семейств. Она формируется из синкарпных и паракарпных гинецеев, как из верхней (конопля, крапива, камыш), так и из нижней завязей (подсолнечник, топинамбур, одуванчик, ромашка, астра, осот, бодяк и др.). Семянке свойственно наличие придатков. Они могут быть из околоцветника (конопля, камыш, болотник, пушица), из видоизмененной чашечки, например, разнообразные *паппусы* – хохолки сложноцветных. Семянки, покрытые разросшимся видоизмененным прицветником, составляют подтип ореховидных плодов, называемых *мешочек*. Он характерен для осок, может быть разной формы: с вытянутым носиком или без него, с жилками на мешочке или без них и т.д. Семянка осок в мешочке распространяется по воде, как в лодочке.

У грецкого ореха мясистый экзокарп опадает ко времени созревания плода – костянкovidного ореха, который имеет твердый эндокарп.

Следующие две подгруппы ценокарпных плодов (ягодовые и пиренариевые) имеют сочные околоплодники. Те и другие возникли из коробчатых плодов. Ягодовые плоды нераскрывающиеся, многосемянные, с мясистым или сочным околоплодником. Они могут образовываться как из верхней завязи (паслен, томат, вороний глаз, виноград), так и из нижней (жимолость, клюква, брусника, смородина, крыжовник, банан). Редко встречается *односемянная ягода* (омела). К специализированным подтипам ягод относятся: тыква, гесперидий и гранатина. *Тыква* (арбуз, люфа, тыква, огурец) образуется обычно из нижней завязи и имеет толстый, плотный экзокарп, а в центре плода – разросшиеся плаценты, к которым прикреплены многочисленные семена. *Гесперидий* имеет железистый экзокарп, губчатый мезокарп и хорошо выраженный сочный эндокарп. Он образуется из крупных многоклеточных волосков, внутренние клетки которых разрушаются. Образуется одна большая клетка–мешочек, заполненная клеточным соком. Гесперидий обычно оранжевого или желтого цвета, реже зеленоватый. Он характерен для цитрусовых (апельсин, грейпфрут, лимон) и рутовых (померанец, горький апельсин). Ягодный плод граната называется *гранатина*. Суховатый околоплодник этого плода разрывается трещинами, а сочная часть плода является семенной кожурой. Такое же явление наблюдается у настоящей ягоды – смородины, ее мясистая часть также образована не околоплодником, а сочной кожурой семени.

Подгруппа пиренариевых плодов (ругена – косточка) объединяет *ценокарпные костянки*. Они, как и апокарпные настоящие костянки, в подавляющем большинстве являются сочными плодами. В отличие от ягодовых плодов эндокарп пиренариевых образует твердый футляр, в котором размещается семя. Пиренариевые плоды включают два типа: *собственно пиренарии* и *яблоко*. *Пиренарии* образуются из синкарпных, паракарпных и лизикарпных гинецеев. И могут быть многогнездными и одногнездными. В зависимости от числа косточек внутри плода различают многокосточковые пиренарии (дерен мужской – *Cornus mas*, аралия, жень-шень, бузина, снежнаягодник) и однокосточковые (кокос, липа, калина, маслина, финик). Плод *яблоко* характерен для одного из подсемейств сем. розовых. Это обычно многогнездный многосемянный плод. Гнезда выстланы изнутри хрящевой тканью. Характерно, что в образовании плода (рябина, боярышник, айва, яблоня) участвует цветочная трубка.

Соплодием, в широком смысле, называют расположенные в определенном порядке все плоды репродуктивного побега. Структура соплодия зависит от типа соцветия и типа сформированных из каждого цветка соцветия плодов. В названии соплодия на первое место ставится тип плода, на второе – тип соцветия. Например: бобы в кисти (донник лекарственный), ценобии в тирсе (зопник клубненосный), зерновки в метелке (мятлик луговой), пиренарии в цимоиде (липа амурская). Иногда плоды в соплодии сростаются, образуя один плод. Это соплодия в узком смысле. Таковы ягоды у ананаса посевного, семянки в разросшихся околоцветниках у шелковицы (тутовая ягода), хлебного дерева (артокарпус) и винной ягоды (инжир). Общеизвестны соплодия из орехов у культурной свеклы, называемые клубочками.

З а д а н и е. Познакомившись с различными типами плодов теоретически, рассмотрите коллекции плодов конкретных растений. Дайте описание нескольких плодов, используя следующую схему:

- Апокарпный или ценокарпный плод. Одно- или многогнездный.
- Сухой или сочный. Характер перикарпа. Различаются ли экзо-, мезо- и эндокарп и каков их характер.
- Многосемянной или 1-2-семянной.
- Нераскрывающийся или раскрывающийся и способ раскрывания.
- Используя описание и схему классификации плодов на рисунке, установите, к какой группе и подгруппе относится плод, к какому типу и подтипу. Дайте название плода.

Контрольные вопросы и задания

1. Из каких частей цветка образуется плод?
2. Какие части можно выделить у зрелого плода?
3. Что такое перикарп и как он устроен?
4. Какие существуют способы вскрывания плодов?
5. Что такое распадающиеся (дробные) плоды?
6. На каких основных признаках строится современная классификация плодов?
7. Чем отличаются листовковые, орешковые и костянковые апокарпные плоды?
8. Что такое гипантий, цинародий и земляничина?
9. В чем специфика коробчатых, ореховых, ягдовых и перинариевых ценокарпных плодов?
10. Какие типы плода у таких общеизвестных растений, как: пион, горох, гравилат из апокарпиев, лилия, пастушья сумка, морковь, клен, душица, фундук, пырей, шавель, череда, хурма, дыня, баклажан, кабачок, мандарин, груша из ценокарпиев?
11. К какому типу относятся плоды, называемые в быту ягодами, у черники, малины, клюквы, вишни, смородины, жимолости, сливы, ежевики, брусники, земляники, черемухи, рябины, боярышника, шиповника? В этой группе можно выделить 5 типов плодов. Какие именно и по каким признакам?
12. Чем отличаются орешек от ореха, стручок от боба, стручок от листовки, стручок от коробочки, костянка от пиренария, пиренарий от ягоды? В чем сходство этих пар?

8. СЕМЯ

Семя – орган воспроизведения, расселения и перенесения неблагоприятных условий. Развивается из семязачатка, обычно после оплодотворения.

Размер семян чаще равен нескольким мм или см. Есть семена-гиганты, достигающие десятков см и большой массы (у некоторых пальм до 9 кг), и очень мелкие пылевидные легкие семена, например, у представителей норичниковых, орхидных (до 0,002 мг).

Форма семян очень разнообразна: округлая, продолговатая, почковидная, угловатая и т.д. Часто форма семени определяется формой плода, а в многосемянных плодах и тесным соприкосновением семян друг с другом.

Окраска семян большей частью коричневая, черная, серая. Реже встречаются красные, желтые, зеленые, белые семена. Окраска может быть переходных цветов и пестрой.

В семени различают (рис. 58) следующие основные части: семенную кожуру, зародыш и у многих – ткани с запасными питательными веществами – *эндоспермом* или *периспермом*. У некоторых видов растений питательные вещества этих тканей перекачиваются в части зародыша – семядоли, гипокотиль.

Зародыш семени – спорофит на ранних стадиях развития – содержит все основные вегетативные части растения: *зародышевый корешок*, основную ось – *гипокотиль* или подсемядольное колено, первые зародышевые листья – *семядоли* (1,2, редко больше) и *почечку*. Последняя может иметь зародышевые листья или только точку роста будущего побега. У некоторых групп растений зародыш очень маленький, представлен группой слабо дифференцированных клеток (вересковые, пузырчатковые, орхидные, норичниковые). У других растений он занимает весь объем семени (дуб, виноград, фасоль). Располагаться зародыш может в центре семени или ближе к его периферии, у верхушки, основании семени или с

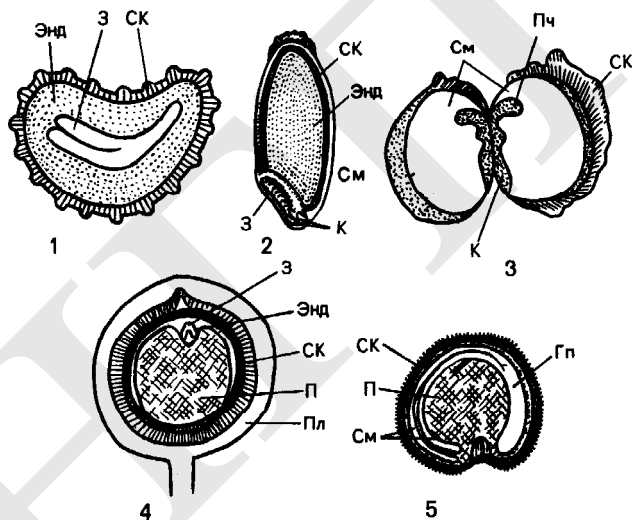


Рис. 58. Семена цветковых растений:

1 – с эндоспермом, окружающим зародыш (мак); 2 – с эндоспермом, лежащим рядом с зародышем (пшеница); 3 – без эндосперма, с питательным веществом в семядолях; 4 – с эндоспермом и периспермом (черный перец); 5 – с периспермом; З – зародыш, СК – семенная кожура, П – перисперм, Гп – гипокотиль, К – корень, Пч – почечка, Пл – околоплодник; Энд – эндосперм; См – семядоли

его боку (рис. 58, 59). Зародыш чаще прямой, но может быть и изогнутым, кольцевидным или спирально скрученным.

Семенная кожура – теста – развивается из наружного или обоих слоев *интегумента* семязачатки. Иногда в ее строении принимают участие нуцеллус и халазная ткань. Молодая теста состоит из более или менее вакуолизированных тонкостенных клеток. Во время созревания она изменяется, особенно сильно у семян, покидающих плод. В этом случае она выполняет роль защиты зародыша от внешних воздействий и часто имеет приспособления для распространения семян. В результате семенная кожура может быть представлена одним или несколькими слоями клеток, быть толстой или тонкой, сухой пленчатой или мясистой сочной (у граната, смородины), кожистой или деревянистой. Поверхность кожуры бывает гладкой, скульптурной, с шипиками, бугорками, ямками, складками, длинными волосками (хлопчатник), крючочками или мясистыми образованиями, служащими кормом для животных, в основном – для муравьев или птиц. Мясистые придатки – *ариллусы* или *присемянники* – формируются из различных разрастающихся частей семязачатки.

На семенной кожуре нередко сохраняется в виде маленького отверстия микропиле семязачатки. Его называют *семявход*. Кроме того, на

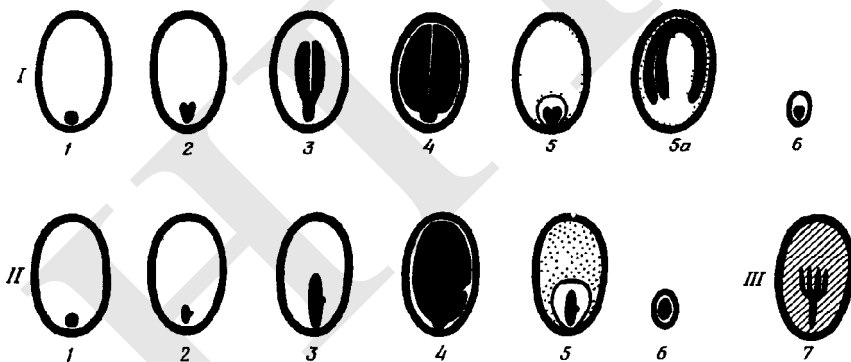


Рис. 59. Типы семян покрытосеменных (I, II) и хвойных (III):

1-3 – с эндоспермом, 4 – без эндосперма, 5 – с эндоспермом и периспермом, 5а – с периспермом, 6 – мелкие семена с редуцированным зародышем и эндоспермом, 7 – хвойных. Черным цветом отмечен зародыш, белым – эндосперм, точками – перисперм, заштрихован эндосперм хвойных

тесте имеется семенной рубчик, след от прикрепления фуникулуса (семяножки). Он бывает разной величины, формы и положения и считается относительно проницаемым для воды и воздуха по сравнению с плотной непроницаемой тестой.

В анатропных семязачатках фуникулус прирастает к ним. Отделение семени происходит вблизи плаценты, а фуникулус остается на семени в виде удлиненного семенного шва (арахис).

У многих растений (лен, некоторые сельдерейные, астровые) стенки эпидермальных клеток семенной кожуры очень гигроскопичны и при соприкосновении с влагой ослизняются. Это имеет большое значение в создании благоприятного водного режима при прорастании семян. На первых стадиях прорастания зародыш семени питается *гетеротрофно* и нуждается в готовых органических веществах. У 85% покрытосеменных (большинство однодольных и многие двудольные) они запасаются в *триплоидном эндосперме* семени, развивающемся из оплодотворенного спермием вторичного диплоидного ядра зародышевого мешка. Раньше считали, что эндосперм свойственен более примитивным покрытосеменным. Однако это не всегда так. Он может отсутствовать у примитивных однодольных сусаковых, частуховых и присутствовать у высокоорганизованных осок и злаков. Такая же картина наблюдается у двудольных, т.е. семена с эндоспермом могут встречаться как у примитивных, так и у высокоорганизованных семейств. У некоторых цветковых (гвоздичные, кактусовые, перечные – среди двудольных, агавовые, имбирные – среди однодольных) запасаящая ткань семени представлена *диплоидным периспермом*, развивающемся из остатков нуцеллуса, порой еще и из интегументов.

Иногда в семени присутствуют и эндосперм, и перисперм. Семени, содержащие любую из этих тканей, называются белковыми, остальные – безбелковыми. Название это сложилось исторически, как синоним специализированной запасящей ткани. Оно не очень удачно, т.к. позже было установлено, что основную часть питательных веществ семени, до 70-80%, составляют углеводы. Они формируются обычно в виде крахмальных зерен. Иногда углеводы запасаются в оболочках клеток в виде гемицеллюлозы (финиковая пальма, кофе, ирис, люпин). Белки есть во всех семенах, но большое количество их отмечается у немногих растений, в частности, у бобовых (из них у сои – до 40%). Белок может быть в форме аморфного вещества (например, клейковина злаков) или в форме алейроновых зерен – кри-

таллоидов и глобидов (эндосперм клешевины, периферический слой эндосперма мятликовых, гречишных). В семенах содержатся также и жиры (у рапса – до 40, подсолнечника – до 60%).

Различное соотношение жиров, белков и углеводов и форма, в которой они представлены, определяют консистенцию эндосперма и перисперма. Они могут быть твердыми, роговидными, хрящевидными или относительно мягкими, маслянистыми, мясистыми, мучнистыми, крошащимися и т.д.

У ряда видов запасные вещества из рассмотренных тканей переходят в формирующийся зародыш семени (рис. 58) и накапливаются, как правило, в семядолях (астровые, бобовые, тыквенные, яснотковые, сушаковые, частуховые), реже – в гипокотиле.

З а д а н и е . Ознакомьтесь с семенами различных видов растений и опишите несколько семян по предложенной схеме. Объекты: семена с эндоспермом – ирис, лук, хурма, диаспоры гречихи и пшеницы; без эндосперма – фасоль, горох, арахис, тыква, подсолнечник; с периспермом и эндоспермом – плод черного перца.

Схема описания:

- 1) с эндоспермом, с периспермом и эндоспермом, без запасяющей ткани;
- 2) семя свободное или сросшееся с околоплодником;
- 3) размер (ширина, длина в мм), форма семени;
- 4) семенная кожура: цвет, консистенция, свободная или сросшаяся с глубже лежащими тканями, однородная или слоистая, гладкая или скульптурная. Рубчик, положение его на семени, вид. Есть ли семенной шов и микропиле;
- 5) зародыш, положение в семени, размер в мм;
- 6) запасные питательные вещества (в эндосперме, семядолях, перисперме).

Схематично зарисовать на продольном разрезе семя тыквы или фасоли и зерновку пшеницы, последнюю с микропрепарата. Обозначить на рисунках: семенную кожуру, эндосперм, зародыш с корешком, гипокотилем, семядолями и зародышевой почечкой.

Контрольные вопросы

1. Как соотносятся понятия “семя” и “плод”?
2. Из каких частей состоит семя?

3. Из каких частей семязачатка развиваются зародыш семени, семенная кожура, эндосперм, перисперм?
4. Какие части имеет зародыш семени?
5. На каком основании делят покрытосеменные на двудольные и однодольные?
6. Какие дополнительные образования имеют семена некоторых растений и какова их роль?
7. Что является единицей распространения – плод или семя – у одуванчика, подсолнечника, вики (горошка) мышиной, караганы (желтой акации), тополя, боярышника?

Задание на дом на межсессионный период:

1. При замачивании и проращивании семян огурцов, томатов, кабачков или любых других растений отметить, какая часть зародыша выходит из семенной кожуры первой, и объяснить почему?
2. При выращивании рассады, при проращивании любых семян в огороде, на садовом участке, в дикой природе или в цветочном горшке пронаблюдать следующее: какая часть проростка появляется над землей первой, выходят ли на поверхность почвы семядоли?
3. Можно ли по всходам отличить одно- и двудольные растения?

9. РАСПРОСТРАНЕНИЕ (ДИССЕМИНАЦИЯ) ПЛОДОВ И СЕМЯН

Генеративными *диаспорами* (т.е. части растения, которые служат для расселения растений), могут быть плоды целиком, их части, освобождающиеся из плодов семена, соплодия (лопух, липа, дурнишник) или даже целые растения (перекати-поле у солянок, качима).

Семена и плоды имеют различные структурные особенности: в виде летательных аппаратов, зацепок. Они могут приклеиваться или привлекать животных съедобностью, цветом и ароматом. Приспособления могут развиваться не только из частей самого семени или плода, но и из видоизмененных частей цветка, прицветников, плодоножки (рис. 60).

По способу *диссеминации* выделяют пять основных групп растений:

1. Автохоры. Их диаспоры рассеиваются относительно недалеко от материнского растения. Автохоры делят на *механохоры* и *барохоры*. К последним относят растения, не имеющие особых приспособлений для распространения. Их зрелые диаспоры осыпаются под действием силы тяжести (желуди дуба, грецкий орех, плоды мангрового дерева ризофо-

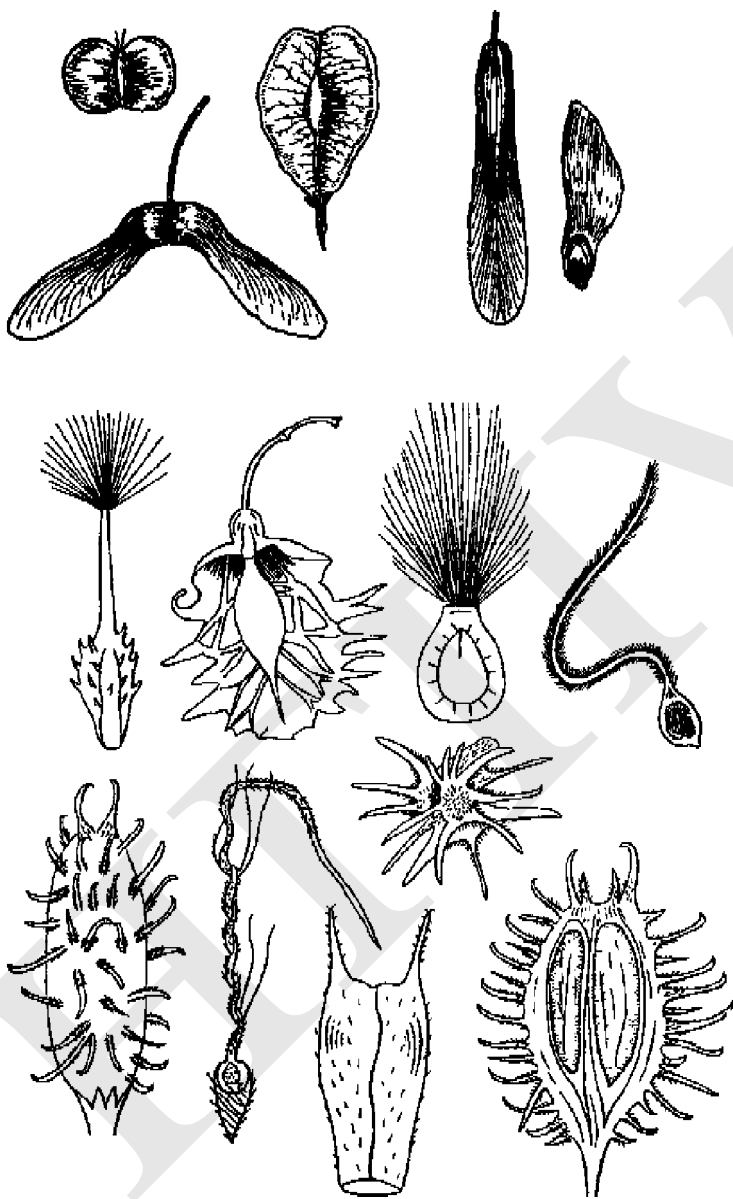


Рис. 60. Приспособления к распространению плодов и семян у различных видов (ориг.)

ры). Механохоры активно выбрасывают диаспоры при резком раскрытии плодов (герань, бальзамин – недотрога) или благодаря наличию гигроскопичных волосков и остей могут передвигаться по поверхности и внедряться в почву (ячмень, ковыль). К автохорам относят и *геокарпные* плоды, которые внедряются в почву и там созревают (арахис).

2. *Анемохоры*. Обширная группа растений, диаспоры которых распространяются движением воздуха (семянки одуванчика, крылатки березы, мельчайшие семена различных орхидей).

3. *Гидрохоры*. Распространяются с помощью воды. Имеют плотный малопроницаемый для воды эндокарп и волокнистый легкий мезокарп, а также воздухоносные полости, поддерживающие диаспоры на плаву. Сюда относятся диаспоры многих водных и околоводных растений (частуха, поручейник, большинство осок, распространяемые по морским берегам пальмы: кокосовая, сейшельская).

4. *Зоохоры*. Распространяются различными животными, в том числе птицами – *орнитохоры*, муравьями – *мирмекохоры*. Зоохоры прицепляются или прилипают к животным или имеют съедобные части. Семена же проходят через их пищеварительный тракт неповрежденными.

5. *Антропохоры*. Их распространение связано с многосторонней деятельностью человека: с развитием железнодорожного, автомобильного, водного и воздушного транспорта, с перемещением грузов, с распашкой полей, вырубкой лесов, строительством осушительных и оросительных каналов, с выпасом скота, удобрением почв навозом и т.д.

Для некоторых видов можно отметить комбинированные способы распространения: антропогидрохорные, антропозоохорные и др.

З а д а н и е. Для более глубокого ознакомления с явлением диссеминации диаспор следует провести наблюдения в природе за различными видами растений и установить, что собой представляет диаспора, как она распространяется и какие имеет для этого приспособления. Изучить не менее 20 видов растений любых мест произрастания (город, дача, загородные фитоценозы). Составить список видов, объединив растения в группы по способу их диссеминации.

Основная литература

Бавтуто Г.А., Еремин В.М. Ботаника: Морфология и анатомия растений. Минск: Вышэйшая школа, 1997. 375 с.

Бавтуто Г.А. Лабораторный практикум по анатомии и морфологии растений. Минск: Вышэйшая школа, 1985. 352 с.

Ботаника: Анатомия и морфология / Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И. М.: Просвещение, 1978. 477 с.

Ботаника. Анатомия и морфология / Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И. и др. 2-е изд. М.: Просвещение, 1988. 480 с.

Учебно-полевая практика по ботанике / М. М. Старостенкова, М. А. Гуленкова, Л. М. Шафранова, Н. И. Шорина. М.: Высшая школа, 1990. 191 с.

Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.

Эсау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Т. 1,2.

Рекомендуемая литература

Александров В.Г. Анатомия растений. М.: Высшая школа, 1966. 231 с.

Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений: Плод. Л.: Наука, 1986. 390 с.

Барыкина Р.П., Кострикова Л.Н., Кочемарова И.П., Лотова Л.И. Практикум по анатомии растений. М.: Росвузиздат, 1963. 183 с.

Жизнь растений: Цветковые / Под ред. А.Л.Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1980. Т. 5. Ч. 1. 430 с.

Игнатьева И.П., Андреева И.И. Метаморфозы вегетативных органов покрытосеменных. М.: Изд-во МСХА, 1991. Ч. 1.

Игнатьева И.П., Андреева И.И. Метаморфозы вегетативных органов покрытосеменных. М.: Изд-во МСХА, 1993. Ч. 2.

Киселева Н.С., Шелухин Н.В. Атлас по анатомии растений. Мн.: Высшая школа, 1969. 286 с.

Ключи и диагнозы возрастных состояний злаков. М.: Прометей, 1997. 141 с.

Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия: Морфологическая классификация. СПб., 1992. 226 с.

Тутаюк В.Х. Анатомия и морфология растений. М.: Высшая школа, 1972. 333 с.

Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. М.: Мир, 1990. Т. 1. 2.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 378 с.

Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Вопросы биологии растений: Учен. записки Московского городского института им. В.П. Потемкина. М., 1959. Т. 100. Вып. 5. С. 3-38.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т.3. С. 146-208.

Серебрякова Т. И. Морфогенез и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с.

Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Стебель и корень. М., Л.: Наука, 1962. 349 с.

Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 293 с.

Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л.: Наука, 1979. 293 с.

Troll W. Die Infloreszenzen. Yena, 1964. Bd. 1. 615 p.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
1. ТКАНИ	6
1.1. Меристема	7
1.2. Покровные ткани	8
1.3. Механические (арматурные) ткани	14
1.4. Проводящие ткани	19
2. КОРЕНЬ	30
2.1. Строение кончика корня	30
2.2. Первичное строение корня	33
2.3. Вторичное строение корня	37
2.4. Метаморфозы корней	38
3. ПОБЕГ	42
3.1. Строение побега	42
3.2. Первичное анатомическое строение стебля	45
3.3. Вторичное строение стебля	51
3.4. Типы побегов, их разнообразие	60
3.5. Почки	64
3.6. Система побегов. Ветвление и нарастание	66
3.7. Метаморфозы побегов	69
4. ЛИСТ	74
4.1. Морфологическое строение листа	74
4.2. Анатомическое строение листа	78
5. СОЦВЕТИЕ	83
6. ЦВЕТОК	90
6.1. Общая характеристика. Околоцветник	90
6.2. Андроцей	94
6.3. Гинецей	97
6.4. Формула и диаграмма цветка	102
6.5. Семязачатки. Мегаспорогенез и мегагаметогенез	103
7. ПЛОД	107
8. СЕМЯ	119
9. РАСПРОСТРАНЕНИЕ (ДИССЕМИНАЦИЯ) ПЛОДОВ И СЕМЯН	124

Г.Д. Дымина, В.А.Черемушкина

Практикум по анатомии и морфологии высших растений

Учебно-методическое пособие

Редактор *В.В. Козлова*

Компьютерная верстка *Д.В. Кокиаров*

Лицензия ЛР 020059 от 24.03.97

Подписано в печать . Формат бумаги 60x84/16

Печать RISO. Усл. печ. л. 7,55. Уч.-изд. л. 8,12. Тираж 300 экз.

Заказ №

Педуниверситет, Новосибирск, 126, Вилюйская, 28