

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ, НАУКИ И КАДРОВ

УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ
“БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ”

С. В. Лазаревич

ГИСТОЛОГИЯ

Лекция для студентов биологических специальностей
сельскохозяйственных вузов

Горки 2007

УДК 581.176 (075.8)
ББК 28.53 я 7
Л 17

Одобрено методической комиссией агрономического факультета 16. 02. 2007 и научно-методическим советом БГСХА 26. 04. 2007.

Лазаревич С. В.

Л 17: Гистология. Лекция для студентов биологических специальностей сельскохозяйственных вузов. Горки: УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия», 2007. 51 с.

Описаны особенности отдела Покрытосеменные и их эволюции. Охарактеризованы семейства цветковых растений, имеющие важное хозяйственное значение и широкое распространение в естественных фитоценозах Беларуси.

Для студентов биологических специальностей.

Рис. 1. Библиогр. 11.

Рецензенты:

Ведущий научный сотрудник, доктор биол. наук В. Н. П р о х о р о в (ГНУ «Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси»); доцент кафедры селекции и генетики, канд. с.-х. наук В. А. Д в о й н и ш н и к о в (УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия»).

УДК 581.176 (075.8)
ББК 28.53 я 7

© С.В. Лазаревич, 2007
© Учреждение образования
“Белорусская государственная
сельскохозяйственная академия”, 2007

ПРЕДИСЛОВИЕ

Структурная и функциональная целостность высших растений достигается благодаря многочисленным многоуровневым приспособлениям, среди которых дифференциация единого тела на органы и ткани и глубокая специализация их клеток в значительной мере способствовали биологическому прогрессу таксонов разного уровня. Появление специализированных тканей явилось фактором повышения интенсивности размножения растений и совершенствования системы надёжности их онтогенеза.

Изучение тканей растений неопределимо для познания особенностей строения, жизнедеятельности и эволюции растений. Генетический контроль гистогенеза, возможности комбинативной и мутационной изменчивости создают основу для совершенствования тканей и образуемых ими анатомических структур в процессе селекции. А регулируемость развития тканей в онтогенезе в агрономической практике обеспечивает формирование высокой продуктивности растений и достижение высокого качества продукции. В связи с этим изучение тканей растений имеет большое научное и практическое значение.

1. ПОНЯТИЕ О ТКАНЯХ И ИХ КЛАССИФИКАЦИИ

Ткани - это устойчивые, генетически детерминированные комплексы клеток, сходных по происхождению, строению, местоположению и выполняемым функциям. Термин «ткани» был введен в ботанику Н. Грю (1671). Учение о тканях получило название гистология. К истокам гистологии растений следует отнести работу английского естествоиспытателя Р. Гука «Микрография» (1669), в которой впервые было дано описание срезов стебля бузины, укропа, тростника и других растений.

Многочисленные исследования в области описательной гистологии в 18 –

20 в.в. привели к систематизации знаний о тканях и к разработке их классификации. Так, в 1807 г. Г. Линк разделил ткани по строению клеток на паренхиматические и прозенхиматические. И. Сакс учёл разнообразие функций и предложил разделять ткани на покровные, проводящие и основные. Основу морфолого-физиологической классификации разработали в 1879 г. С. Швенденер и Г. Габерланд. В современной классификации тканей учитываются такие важные признаки как:

1. **Генезис, или происхождение тканей.** Если ткани возникли из клеток зародыша семени или верхушек корня и побега, они называются первичными. При образовании тканей из дифференцированных клеток основной паренхимы или их производных, ткани считаются вторичными. Например, если механическая ткань склеренхима возникает из перициклической зоны верхушки побега, она является первичной, а если из клеток камбия, то – вторичной;

2. **Морфология тканей.** Здесь основное внимание уделяется размерам и форме клеток, наличию органоидов, строению клеточных оболочек, а также плотности сложения клеток;

3. **Топография, или местоположение тканей.** Учитывается наличие тканей в разных органах растений и в составе их анатомических структур. Например, склеренхима перициклического происхождения типична для первичного анатомического строения стебля, но отсутствует в корне;

4. **Функции тканей и их физиологическое состояние.** Например, мертвые клетки склеренхимы обеспечивают формирование упругости и жесткости стебля, а живые клетки хлоренхимы участвуют в процессе фотосинтеза.

С учетом способности клеток к генезису выделяют образовательные ткани, клетки которых могут постоянно делиться и порождать другие ткани, а также их производные – постоянные ткани.

В современной ботанической литературе принята следующая классификация тканей:

1. Образовательные ткани:

- 1.1. Апикальные (верхушечные),
- 1.2. Интеркалярные (вставочные),
- 1.3. Латеральные (боковые),
- 1.4. Раневые (травматические),
- 1.5. Спорогенные.

2. Покровные ткани:

- 2.1. Эпидерма, эпиблема и веламен (первичные ткани),
- 2.2. Перидерма (вторичный покровный комплекс),
- 2.3. Корка, или ритидом (третичный покровный комплекс),
- 2.4. Семенная кожура.

3. Основные ткани:

- 3.1. Основная паренхима,
- 3.2. Ассимиляционная паренхима,
- 3.3. Запасающая паренхима,
- 3.4. Водоносная паренхима,
- 3.5. Воздухоносная паренхима,
- 3.6. Ткани, связанные с гетеротрофным питанием растений.

4. Проводящие ткани:

- 4.1. Ткани восходящего тока,
- 4.2. Ткани нисходящего тока,
- 4.3. Проводящие пучки,
- 4.4. Ткани, регулирующие радиальный транспорт веществ.
- 4.5. Эволюция стелы.

5. Механические ткани:

- 5.1. Колленхима,
- 5.2. Склеренхима,
 - 5.2.1. Склереиды.

6. Выделительные ткани:

- 6.1. Ткани наружной секреции,

6.2. Ткани внутренней секреции.

Следует признать, что данная классификация не вполне совершенна. В ней одни виды тканей выделены по местоположению и функциям (образовательные), другие - по происхождению (покровные), третьи – по строению (механические), четвертые – по функциям (проводящие, основные и выделительные). Это свидетельствует о том, что ботаника как наука не завершена в своем развитии. Её перспективными направлениями могут стать количественная и экологическая гистология, которые выводят на управление онтогенезом растений и их продуктивностью.

2. ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ

При выделении, изучении и систематизации тканей у растений необходимо учитывать их специфические особенности.

1. *Образование, строение, топография и функции тканей контролируются генетически.* Это объясняет сходство и различие тканей у разных генотипов растений.

2. *Ткани не возникают в дифинитивном,* т.е. в окончательно завершённом *виде.* Они развиваются в ходе онтогенеза растений. В процессе онтогенеза могут изменяться химический состав, клеточное строение и функции тканей. Например, у мятликовых оболочки клеток мелкоклеточной паренхимы стебля, примыкающей к склеренхиме, могут пропитываться лигнином, повышая жесткость соломины. У древесных пород по мере старения стебля происходит необратимое разрушение сосудов и преобразование проводящей древесины в ядровую, т.е. непроводящую. Показателен пример изменения структуры проводящих пучков у травянистых двудольных. Исходно они развиваются из прокамбия и состоят из протоксилемы и протофлоэмы, позднее в пучках появляются проводящие элементы первичной метаксилемы и первичной метафлоэмы. С появлением камбия в таких пучках образуются элементы вторичной ксилемы и вторичной флоэмы.

3. *Ткани могут быть образованы пространственно разобщенными клетками.* Так, в частности, располагаются опорные клетки в листьях чая китайского.

4. *Разные ткани могут выполнять одинаковые функции.* Например, упругость стебля обеспечивается в первую очередь механическими тканями и существенно дополняется проводящими.

5. У растений можно наблюдать *постепенный переход одних тканей в другие.* В зонах роста корней, стеблей и других органов отсутствуют четкие границы между образовательными и постоянными тканями.

6. *Функционально и структурно сходные ткани могут иметь разное происхождение.* Например, механическая ткань склеренхима может образоваться из клеток перicycle и клеток камбия; проводящие ткани у двудольных могут возникнуть из прокамбия и камбия.

7. *Различия в клеточном строении одной и той же ткани могут возникнуть в результате гетерохронного, т.е. разновременного, их заложения.* Поэтому различаются между собой клетки весенней, летней и осенней древесины одного и того же годичного кольца у деревьев, равно как и ткани разных междоузлий у мятликовых.

8. *Количественные показатели тканей могут существенно изменяться под влиянием средовых факторов.* Например, в зависимости от режима освещения изменяется плотность расположения устьиц на поверхности листа; субклеточный состав ассимиляционной паренхимы зависит от обеспеченности растений азотом и водой.

При изучении растительных тканей широко используются методы ботаники и других наук. Среди них наиболее результативными считаются методы оптической и электронной микроскопии; гистохимический, основанный на специфическом окрашивании разных тканей цитологическими красителями; методы физики – деформационный, поляризационный и интерференционный; биохимические и физиологические методы. Математические методы широко исполь-

зуются для анализа первичной информации о клетках и тканях. Большую перспективу имеют методы экологической анатомии.

3. ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

3.1. Значение и разнообразие образовательных тканей.

Отличительной особенностью растений является их способность к неограниченному росту. Рост растений служит основой развития как отдельных органов, так и всего организма. Рост генетически детерминирован и обеспечивается двумя процессами – делением клеток и их растяжением. Растяжение клеток указывает на начало их дифференциации и формирование постоянных тканей. В этом процессе важная роль принадлежит фитогормонам.

Деление клеток не создает новых структур, но поставляет исходный материал для построения тканей и органов растений, а следовательно служит исходным процессом для последующего роста и развития. Деление клеток в типичных условиях вегетации является отличительным признаком образовательных тканей растений, или меристем. Выделяют два типа клеток меристем. Одни из них, именуемые инициалами, способны делиться неограниченно многократно, самовоспроизводиться при этом и давать начало клеткам второго типа – производным от инициалей. Производные инициалей делятся ограниченное число раз и преобразуются в постоянные ткани.

По происхождению образовательные ткани бывают первичными и вторичными. Первичные возникают при развитии зародыша семени или в результате морфогенетической деятельности конуса нарастания почки. К первичным меристемам относятся апикальные и интеркалярные меристемы побега, прокамбий и перицикл, спорогенная меристема. Из первичных меристем образуются первичные постоянные ткани, но могут возникнуть и вторичные меристемы. Например, из клеток перицикла в корне двудольных могут образоваться камбий и феллоген (пробковый камбий).

Вторичные меристемы могут возникнуть либо из первичных меристем, ли-

бо в результате деления дифференцированных клеток основной паренхимы (Рис. 1), как это бывает при образовании камбия.

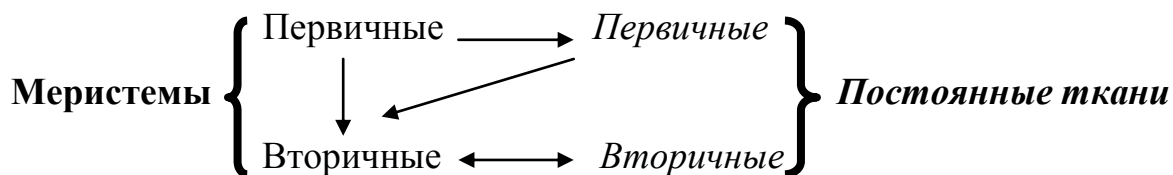


Рис. 1. Взаимосвязь образовательных и постоянных тканей.

Однако надо иметь в виду, что при использовании современных методов биотехнологии, меристематическая ткань может быть генерирована из любой живой растительной клетки.

Особенности клеточного строения меристем связаны с их функцией. Клетки меристем всегда молодые, их развитие задерживается на эмбриональной фазе. Поэтому размеры клеток невелики, форма паренхимная – кубическая, многогранная до почти округлой. Клеточные стенки тонкие, без вторичных целлюлозных утолщений. Цитоплазма густая, вязкая, оптически более плотная, чем у других тканей. Ядро крупное, в период роста растений интерфаза – автосинтетическая, т.е. связана с подготовкой клетки к очередному делению. Хорошо развиты органоиды, которые обеспечивают синтез белка. Комплекс Гольджи и вакуоли выражены слабо. Между массой ядра и цитоплазмы поддерживается постоянное соотношение. Увеличение массы ядра является условием начала клеточного деления. Меристемы, связанные с образованием вегетативных частей растения, делятся путем митоза. Поэтому в их клетках поддерживается постоянным набор хромосом и генов. В спорогенных меристемах проходит мейоз, что объясняет возникновение генетически разнокачественных гаплоидных спор.

По месту расположения в растительном организме меристемы бывают апикальными, интеркалярными, латеральными, раневыми и спорогенными.

3.2. Апикальные меристемы.

Апикальные меристемы находятся на верхушке побега в составе тканей конуса нарастания, а также в кончике корня. Поэтому их называют также верху-

шечными меристемами. В конусе нарастания выделяют *клетки туники*, из которых развивается эпидермис; *центральную меристематическую зону*, которая является резервом образовательных клеток для других зон; *серединную меристему*, порождающую клетки сердцевины; *периферическую зону*, из клеток которой формируется прокамбий; и *основную меристему*, обеспечивающую образование первичной коры и паренхимы центрального цилиндра.

В кончике корня апикальная меристема расположена в подзоне деления. Из инициальных клеток этой меристемы образуется несколько групп клеток: *каллиптроген*, характерный для однодольных, клетки которого порождают корневой чехлик; *дерматоген*, дифференцирующийся в эпиблему – первичную покровную ткань корня; *периблему*, из которой развивается первичная кора корня; *плерому*, используемую для построения центрального цилиндра.

3.3. Интеркалярные меристемы.

Интеркалярные, или вставочные, меристемы являются первичными по происхождению. Они представляют собой остатки апикальных меристем. Они локализованы в базальной части междоузлий и в основаниях листьев. Их клетки длительное время могут находиться в эмбриональном состоянии и значительно отставать в своем развитии от рядом расположенных клеток постоянных тканей. Активное деление клеток интеркалярных меристем начинается по мере замедления и прекращения апикального роста побега. Например, у пшеницы и других мятликовых при длине побега около 1 см конус нарастания дифференцируется и вместо метамеров вегетативной части побега продуцирует метамеры сложного колоса или другого соцветия. К этому времени на побеге образуется 4 – 6 надземных междоузлий, у которых последующий рост в длину обеспечивается делением клеток интеркалярной меристемы и растяжением их производных. Благодаря интеркалярным меристемам лист у покрытосеменных нарастает своим основанием после выхода из почки.

3.4. Латеральные меристемы.

Латеральные, или боковые, меристемы располагаются в стебле и корне па-

раллельно их поверхности и обеспечивают прирост растений в толщину.

К первичным латеральным меристемам относятся прокамбий и перицикл. Из прокамбия образуются ткани проводящих пучков стебля. Если прокамбий закладывается в конусе нарастания сплошным кольцом, то при последующем развитии формируется стебель непучкового типа строения, как у льна. При заложении прокамбия отдельными тяжами по кругу, в стебле развиваются обособленные проводящие пучки, как например у пшеницы и других мятликовых.

Клетки перицикла функционально более многообразны. Из них в стебле образуется механическая ткань склеренхима, в корне – может возникнуть камбий и феллоген (пробковый камбий). Кроме того, клетки перицикла участвуют в образовании боковых корней.

Вторичными латеральными меристемами являются камбий и феллоген, которые образуются либо из перицикла, либо из клеток основной паренхимы; камбий может также возникнуть из прокамбия. Они характерны для осевых вегетативных органов двудольных покрытосеменных и голосеменных. Камбий обеспечивает образование вторичных элементов проводящих тканей и пучков, луба и древесины. Феллоген порождает клетки, из которых образуется пробка и феллодерма. Заложение повторных слоев феллогена в лубе приводит у древесных пород к образованию корки.

3.5. Раневые меристемы.

При травмировании растений клетки основной паренхимы, расположенные рядом с поврежденным участком, дедифференцируются, т.е. приобретают способность к делению и порождают особую ткань – раневую, или травматическую, меристему, из клеток которой сначала образуется каллюс. Таким образом, эта меристема является вторичной по происхождению. При пропитывании клеточных оболочек каллюса суберином формируется пробка. Каллюс и пробка защищают травмированный участок от поражения патогенами.

3.6. Спорогенные ткани.

Значение спорогенных тканей состоит в образовании спор. У цветковых

растений они развиваются при формировании цветка в теках пыльников и семязачатках пестиков. В развитых пыльниках спорогенная ткань является многоклеточной, а в семязачатке представлена лишь несколькими клетками. Клетки крупные, тонкостенные, одноядерные, с диплоидным набором хромосом, большим запасом питательных веществ в цитоплазме.

В пыльниках из каждой спорогенной клетки в результате мейоза образуются четыре гаплоидные микроспоры. При последующем митотическом делении из микроспоры образуется пыльца.

В семязачатке у большинства покрытосеменных мейотическое деление спорогенной клетки приводит к образованию четырех неравноценных клеток. Из них одна развивается в гаплоидную макроспору, остальные – отмирают. Последующее митотическое деление макроспоры является основой образования зародышевого мешка.

4. ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ

4.1. Значение и разнообразие покровных тканей.

Покровные ткани являются пограничными. Они располагаются на поверхности органов растений, что обуславливает особенности их строения и многообразие выполняемых функций.

Покровные ткани обеспечивают связь растений с окружающей средой. При этом они являются не просто пассивным барьером, но и активными участниками взаимодействий. Например, клетки эпидермы участвуют в определении совместимости пыльцы и рыльца пестика; в развитии процессов, связанных с иммунитетом растений, реакцией на изменение температуры и влажности воздуха и почвы.

Покровные ткани осуществляют транспирацию и газообмен и их регулирование. Покровные ткани участвуют в выделении продуктов метаболизма.

Покровные ткани защищают растения от поражения болезнетворными вирусами, бактериями, грибами; от поедания животными. Они предохраняют рас-

тения от суточных и сезонных перепадов температуры.

С учётом происхождения, местоположения, особенностей клеточного строения и выполняемых функций среди покровных тканей выделяют эпидерму, эпиблему, веламен, перидерму и корку. По мнению ряда учёных сюда же относится и семенная кожура.

4.2. Первичные покровные ткани. Эпидермис. Эпиблема. Веламен.

Эпидерма (эпидермис) является первичной покровной тканью, характерной для всех высших растений. У покрытосеменных она располагается на поверхности листьев, стеблей и их видоизменений, а также на репродуктивных органах – цветках и плодах. Кроме того, эпидермальные клетки могут выстилать внутреннюю поверхность эндокарпия – внутреннего слоя плодовой оболочки. Эпидерма характерна для травянистых растений. У деревьев и кустарников она развивается на молодых частях побегов, а по мере их старения замещается перидермой.

Эпидерма возникает из протодермы, порождаемой туникой конуса нарастания побега. Это сложная ткань, в состав которой входят основные и побочные клетки, замыкающие клетки устьиц, а также трихомы – выросты эпидермы. Клетки эпидермы располагаются однослойно. Однако у некоторых тропических растений (пальмы, орхидеи и др.) эпидерма бывает многослойной.

Основные клетки эпидермы стеблей, черешков листьев, а у однодольных и листовых пластинок, имеют удлиненную форму, вытянутую вдоль оси органа. Например, в стеблях злаков длина клеток эпидермы достигает 300 мкм. В листовых пластинках большинства двудольных, на цветках и плодах эпидермальные клетки имеют паренхимную и складчатую форму. Основные клетки эпидермы содержат развитые вакуоли, но лишены хлоропластов и не принимают участия в фотосинтезе. Их клеточные оболочки имеют ряд особенностей. Внутренняя оболочка тонкая, гладкая. Антиклинальная, т.е. поперечная, часто бывает извилистой, что увеличивает площадь соприкосновения смежных клеток эпидермы, а следовательно – силу их сцепления. Наружная оболочка наиболее

прочная. Она образована более толстым слоем целлюлозы. Химический состав оболочек изменяется в ходе онтогенеза. У хвощей, осок и злаков оболочки часто пропитываются солями кальция, у овса – кремнеземом, у сахарного тростника – суберином. Реже, у бамбуковидных мятликовых, наблюдается одревеснение оболочек. В цитоплазме эпидермальных клеток могут образовываться кристаллы: рафиды (виноград, недотрога), друзы (свекла), цистолиты (фикус), реже – кристаллический песок (картофель).

Протопласт эпидермы активно вырабатывает и выделяет на наружную поверхность высокомолекулярные органические соединения, которые в совокупности образуют кутикулу. В составе кутикулы первый слой образуют разветвленные молекулы пектина, затем располагаются глыбки растительного воска, кутин и эпикутикулярный воск. В зависимости от плотности сложения и скульптурированности поверхностного слоя, кутикула может быть плотной и блестящей, как у листьев фикуса, либо рыхлой и матовой, как у стеблей ржи, плодов сливы или яблони. Кутикула снижает интенсивность транспирации, отражает лучи солнца и защищает лист от перегрева, уменьшает возможность проникновения патогенов в растение.

Среди основных клеток эпидермы на верхней стороне листа мятликовых встречаются крупные моторные клетки с большими вакуолями. В жаркую пору они обеспечивают сворачивание листа в трубку (кукуруза) или складывание листовой пластинки (ковыль), что защищает растение от избыточного испарения влаги.

На основных клетках эпидермы часто образуются выросты, или трихомы, которые бывают по выполняемым функциям кроющими и железистыми, а по структуре волосками и эмергенцами. Кроющие волоски заполнены воздухом и имеют белёсую окраску. Они хорошо отражают прямые солнечные лучи и уменьшают испарение воды. Железистые волоски – это живые клетки, вырабатывающие и выделяющие эфирные масла и другие конечные продукты метаболизма. Волоски образуются из клеток эпидермы. Они бывают одноклеточными

и многоклеточными, простыми и ветвистыми. Одноклеточные простые волоски характерны для термопсиса и подмаренника, одноклеточные разветвленные – для пастушьей сумки и маттиолы. Многоклеточные простые встречаются у пеларгонии, многоклеточные ветвистые – у лаванды, а звездчатые – у лоха и облепихи.

Эмергенцы – это поверхностные структуры, образуемые клетками эпидермы и более глубоко расположенных тканей. К ним относятся шипы на плодах у сельдерейных, шипы на стеблях малины и ежевики, жгучие волоски листьев и стеблей крапивы. Они защищают растения от поедания.

Замыкающие клетки устьиц располагаются между основными клетками эпидермы. Они являются активными участниками транспирации и газообмена. Замыкающие клетки имеют небольшие размеры, содержат хлоропласты и попарно располагаются в эпидерме, не срастаясь между собой. Между ними находится устьичная щель, а под ними – подустьичная воздушная полость.

У однодольных замыкающие клетки имеют гантелевидную форму. Они сужены в средней части и расширены по краям. В расширенной части клеточные оболочки тонкие и растяжимые, а в середине – утолщенные и нерастяжимые. У двудольных замыкающие клетки имеют, при просмотре сверху, бобовидную форму. У них утолщены и нерастяжимы участки оболочки, обращенные к устьичной щели. Наружные оболочки этих клеток имеют выросты, которые возвышаются над устьичной щелью и образуют небольшую полость – передний дворик. Если такие же выросты возникают ниже устьичной щели, то они образуют задний, или внутренний, дворик, который непосредственно связан с подустьичной воздушной полостью. В совокупности замыкающие клетки, устьичная щель, передний и задний дворик, а также подустьичная воздушная полость образуют устьице, регулирующее транспирацию и газообмен. Число устьиц достаточно велико. У культурных растений на 1 мм^2 листовой поверхности размещается от 100 до 700 устьиц.

Работа устьиц сводится к регулированию ширины устьичной щели посред-

ством сложных физиологических процессов. Устьица могут открываться в разное время суток. Это зависит от физиологического состояния растений, химического состава и концентрации клеточного сока, обеспеченности клеток водой и углекислым газом, освещенности листа, температуры воздуха и силы ветра.

Утреннее открывание устьиц можно схематично представить следующим образом. Под влиянием света в хлоропластах замыкающих клеток проходит фотосинтез. В результате концентрация их клеточного сока увеличивается, что приводит к поступлению воды из соседних, побочных, клеток и возрастанию тургорного давления. Под действием тургорного давления тонкие участки оболочек замыкающих клеток растягиваются в стороны, противоположные от устьичной щели и толстые участки оболочки отходят друг от друга. Устьице открывается. При снижении тургорного давления в замыкающих клетках устьица закрываются. Подробно работа устьиц и процесс транспирации изучаются в курсе физиологии растений.

Побочные клетки располагаются рядом с замыкающими клетками устьиц и участвуют в регулировании их водного режима. По размерам они меньше основных и не имеют хлоропластов. Расположение побочных клеток является диагностическим признаком, используемым в систематике растений. Известно более десятка типов устьиц в зависимости от взаимного расположения замыкающих и побочных клеток. Например, при *аномоцитном* типе, характерном для винограда, красного перца и других цветковых растений, многочисленные побочные клетки не отличаются по размерам от основных клеток эпидермы. При *перицитном*, известном у папоротников – одна побочная клетка окружает устьице. У двудольных часто встречается *парацитный* тип устьица, когда две небольшие побочные клетки располагаются параллельно замыкающим. Для одnodольных характерен *тетрацитный* тип, где четыре побочные клетки расположены вокруг устьица так, что плоскости их стенок не совпадают с плоскостью расположения устьичной щели.

Расположение устьиц на поверхности листа также имеет систематическое

значение. Например, у однодольных они располагаются ровными рядами, а у двудольных – рассеяно по всей поверхности листовой пластинки. Как правило, устьица располагаются на нижней стороне листа. Это уменьшает испарение воды наземными растениями с плагиотропным, т.е. параллельным поверхности Земли, расположением листьев (яблоня, свекла и др.). Если лист тяготеет к вертикальному, ортотропному, положению в пространстве, то устьица на нем могут располагаться с обеих сторон, как у кукурузы или лука. У водных растений, листья которых плавают на поверхности воды, устьица находятся на верхней стороне, как у типичной для белорусских водоёмов кубышки желтой.

Особым видом первичной покровной ткани является **эпиблема**, которая образуется меристематическими клетками поверхности кончика корня. Клетки эпиблемы живые, тонкостенные, с развитой вакуолью, располагаются на поверхности корня в зоне всасывания. Одни из них, трихобласты, образуют особые одноклеточные выросты – корневые волоски, которые активно всасывают из почвы воду и растворенные в ней вещества. Другие, атрихобласты, корневых волосков не имеют. Жизнь корневых волосков ограничена двумя – тремя неделями. Затем они разрушаются и слущиваются. Одновременно, по мере роста кончика корня, на нем образуются новые корневые волоски.

Эпиблема на корнях однодольных сохраняется на протяжении всей жизни растения. У двудольных в связи с переходом корня к вторичному анатомическому строению эпиблема сохраняется лишь в зоне корневых волосков, а в зоне проведения она замещается перидермой.

Веламен – это первичная покровная ткань воздушных корней тропических эпифитов и лазающих лиан.

Эпифиты произрастают на заполненных гумусом щелях на ветвях и у оснований листьев крупных деревьев, используя их лишь как опору или субстрат, например, тениофиллум и фаленопсис из семейства Орхидные. Они поселяются также на скалах. Лазающие лианы, к которым относятся культурные виды ваниль плосколистная (сем. Орхидные) и монстера деликатесная (сем. Ароидные),

в качестве субстрата используют почву. У них образуются длинные стебли, прикрепляющиеся к опорным деревьям с помощью воздушных корней, что позволяет выносить листья и цветки в верхний ярус, к свету. У многих из них, как у монстеры, на стебле образуются питающие воздушные корни, растущие вниз. Достигнув почвы, они проникают в неё, ветвятся и всасывают воду и минеральные вещества.

Веламен образуется из протодермы и состоит из нескольких слоев мертвых клеток, оболочки которых имеют сетчатые или спиральные утолщения, придающие им прочность. Благодаря наличию в оболочках многочисленных пор и сквозных отверстий, веламен как губка капиллярным путём всасывает дождевую воду, а также конденсирующуюся атмосферную влагу. Таким образом, веламен выполняет защитную роль и регулирует водный режим растений.

4.3. Вторичный покровный комплекс перидерма.

Перидерма является вторичным покровным комплексом, который характерен для голосеменных и двудольных покрытосеменных. Она образуется на корнях и корневищах, клубнях и стеблях, на листовых рубцах и кроющих чешуях зимующих почек, реже – на плодах. Раневая перидерма формируется на травмированных участках органов растений.

Перидерма порождается клетками пробкового камбия, именуемого феллогеном. Феллоген имеет все признаки образовательной ткани. Это небольшие прямоугольные, слегка утолщенные в радиальном направлении, плотно сложенные клетки с тонкими оболочками. Они имеют густую вязкую цитоплазму и многочисленные органоиды, связанные с процессами синтеза, обеспечивающими деление ядра и цитоплазмы.

Феллоген образуется, как правило, в первый год жизни органа, как например на побегах яблони или смородины. Однако у тисса ягодного он появляется на 2 – 3 год, а у клена американского – на 3 – 4 год. Феллоген закладывается в поверхностных слоях растений. Например, у розы он возникает в эпидерме, у малины – в первичной коре, у спиреи – в перицикле, у пузыреплодника – во

вторичной флоэме. При формировании вторичного анатомического строения корня феллоген образуется из клеток перицикла, а при образовании корки повторные слои феллогена возникают во вторичной коре.

Митотическое деление клеток феллогена приводит к образованию феллемы и феллодермы. Феллема откладывается наружу от феллогена. Её клетки располагаются многослойно, ровными рядами одни над другими. У разных групп растений клетки феллемы отличаются толщиной и видоизменениями оболочек, наличием кристаллов оксалата кальция. При пропитывании оболочек феллемы суберином образуется пробка. Возможно также образование феллоида т.е. ткани, которая образуется при пропитывании оболочек феллемы лигнином.

Мертвые клетки пробки имеют плотное сложение. Они заполнены воздухом, либо загустевшей протоплазмой темного цвета. Пробка непроницаема для воды и имеет низкую теплопроводность поэтому эффективно защищает растения от потерь воды, перепадов температуры, болезнетворных микроорганизмов. Развитие пробки оказывает прямое влияние на сохранность клубней картофеля и корнеплодов в период роста и хранения. Пробка пробкового дуба имеет большое значение в производстве качественных вин. Феллодерма, образуемая феллогеном, является живой паренхимной тканью. Её клетки содержат хлоропласты и способны накапливать крахмал. Пробка в совокупности с феллогеном и феллодермой составляют вторичный покровный комплекс – перидерму. В отдельных местах перидермы образуются чечевички, которые служат для газообмена и регулирования водного режима растений. Чечевички – это отверстия в пробке, заполненные выполняющей тканью, состоящей из рыхло сложенных, слабо опробковевших паренхимных клеток. Под чечевичкой в феллогене имеются небольшие межклетники, облегчающие газообмен живых клеток феллодермы. В конце лета под выполняющей тканью чечевички феллоген производит слой мелких, плотно сложенных клеток замыкающего слоя, который значительно уменьшает газообмен и испарение воды через чечевички в период сезонного покоя растений. Весной замыкающий слой разрушается под давлением

вновь образуемых клеток пробки и чечевички продолжают выполнять свои функции. Продолжительность сохранности перидермы зависит от видовых особенностей растений. Наиболее коротка она у травянистых растений. У садовых кустарников (смородина, крыжовник) перидерма сохраняется всю жизнь, у плодовых семечковых пород (яблоня, груша) – в течение 5 – 10 лет. Бук, граб, черёмуха, лещина на протяжении всей жизни остаются гладкоствольными.

4.4. Корка.

У большинства деревьев на смену перидерме образуется корка или ритидом. Корка возникает из поверхностных слоев коры в результате заложения повторных перидерм. Феллоген этих перидерм формируется из паренхимы вторичной флоэмы. При этом живые паренхимные клетки коры, изолированные слоями пробки, отмирают и в совокупности с другими тканями коры и слоями повторной пробки образуют корку. Если повторные перидермы образуются в виде неправильных дуг, которые своими концами соприкасаются с ранее возникшими перидермами, то образуется трещиноватая, или чешуйчатая, корка (дуб, клён и др.). При заложении повторной перидермы сплошным кольцом, как у винограда, корка будет кольчатой. При утолщении ствола мёртвые ткани корки растрескиваются в отдельных местах, однако трещины не доходят до живых тканей коры. Темпы нарастания корки в толщину невелики, так как её наружные слои постепенно слущиваются. Корка выполняет защитную функцию. Она предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, перепадов температуры, проникновения патогенов. Однако в трещинах корки могут сохраняться зимующие стадии вредоносных насекомых, споры болезнетворных грибов и бактерий. Это обуславливает необходимость постоянного ухода за поверхностью стволов древесных садовых пород.

4.5. Семенная кожура.

Особым типом покровной ткани является семенная кожура или семенная оболочка. Семенная кожура образуется из покровов (интегументов) семязачатка и является обязательной частью семени. Она состоит из нескольких слоёв

плотно сложенных клеток и выполняет защитную роль. Она предохраняет зародыш семени и запасающие ткани от пересыхания, механических повреждений и болезнетворных микроорганизмов. Ослизнение семенных оболочек, как у бобовых, льна и других растений, способствует всасыванию влаги из почвы. Кроме того, прочная кожура может защищать семена от преждевременного прорастания, что в агрономической практике называется твердокаменностью. В связи с этим семена некоторых культур (клевер, галега и др.) скарифицируют перед посевом, т.е. разрушают их семенные оболочки либо путем механического перетирания с песком и другими материалами, либо воздействием серной или других кислот. Выросты семенной оболочки в виде волосков опушения, как у ив и хлопчатника, обеспечивают распространение семян ветром.

Толщина кожуры часто связана с развитием плодовой оболочки. У растений с прочным невскрывающимся околоплодником она, как правило, более тонкая, например у орехоплодных. Важными структурными образованиями на поверхности кожуры являются микропиле и рубчик. Микропиле – это небольшое отверстие, через которое начинается проникновение воды при прорастании семени. Рубчик является местом прикрепления семени к семяножке.

Строение и окраска семенной кожуры генетически детерминированы и могут быть использованы для определения видов и сортов растений и других целей селекции и семеноводства.

5. ОСНОВНЫЕ ТКАНИ

5.1. Значение и разнообразие основных тканей.

Основные ткани составляют большую часть тела растений по массе и объёму. Благодаря форме клеток они называются также паренхимными. Основные ткани располагаются во всех вегетативных и репродуктивных органах покрытосеменных: в корнях стеблях, листьях и их видоизменениях, а также в цветках, плодах и семенах. Кроме того, паренхимы хорошо развиты у высших споровых растений и у голосеменных. В клетках основных тканей происходит фотосинтез

и газообмен, образование и запасание питательных веществ, некоторые другие физиологические процессы. Разнообразие функций определяет разнообразие особенностей их клеточного строения. По происхождению основные ткани могут быть первичными и вторичными. Первичные возникают из меристем зародыша семени, конуса нарастания побега и кончика корня. Вторичные паренхимы появляются благодаря образованию и жизнедеятельности камбия. В зависимости от выполняемых функций паренхимные ткани подразделяются на основные, ассимиляционные, запасные, водозапасающие и воздухоносные.

5.2. Основная паренхима.

Основная паренхима располагается в органах растений обширными участками. Клетки этой паренхимы крупные, тонкостенные; округлой, кубической и призматической формы; могут иметь как плотное, так и рыхлое сложение. В них отсутствуют пластиды, но хорошо развиты вакуоли. Из клеток основной паренхимы образуются различные анатомические комплексы:

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

Помимо транспорта воды и растворенных в ней веществ, а также их запасания, основную паренхиму отличает способность к дифференциации и формированию вторичных образовательных тканей – камбия и пробкового камбия. В естественных условиях это обеспечивает переход к вторичному анатомическому строению корня и стебля, образование перидермы и корки, а также раневой

меристемы и раневой перидермы. В сельскохозяйственной биотехнологии эта особенность основной паренхимы используется для микроклонального размножения растений.

5.3. Ассимиляционная паренхима.

Наличие ассимиляционной паренхимы является важным отличительным признаком высших автотрофных растений. Благодаря наличию хлоропластов она имеет зелёный цвет в нативном состоянии и часто называется хлоренхимой. В клетках хлоренхимы протекают реакции фотосинтеза и связанные с ними биохимические процессы (синтез АТФ, фотодыхание и др.), а также газообмен и транспирация.

Для клеток хлоренхимы характерны тонкие оболочки, хорошо развитые вакуоли, многочисленные хлоропласты, которые занимают до 80% объема протоплазмы. Хлоренхима располагается во всех зелёных частях растений. Лучше всего она развита в мезофилле листа. В дорсивентральных листьях растений с C_3 -типом фотосинтеза, например у яблони или свеклы, клетки хлоренхимы верхней части мезофилла имеют призматическую форму и плотное сложение. Они образуют столбчатую ткань. С нижней стороны листа клетки хлоренхимы более округлые, располагаются рыхло, образуя губчатую ткань. У некоторых растений влажных тропиков (фикус и др.) столбчатая паренхима развивается и в верхнем, и нижнем слоях мезофилла, а между ними находится губчатая хлоренхима.

В листьях изолатерального типа, как у ириса и кукурузы, клетки мезофилла имеют более или менее одинаковые размеры и форму и сложены рыхло. Кроме того, у растений тропического происхождения с C_4 -типом фотосинтеза (кукуруза, сорго и др.) клетки хлоренхимы располагаются кольцом вокруг проводящих пучков листа, образуя специальную обкладку, необходимую для прохождения реакций фотосинтеза.

Для листьев хвойных пород характерен складчатый мезофилл, клетки которого имеют большую поверхность и содержат много хлоропластов.

На стеблях травянистых растений и на побегах деревьев и кустарников хлоренхима входит в состав первичной коры. В зависимости от степени развития коры хлоренхима в стебле может располагаться либо сплошным слоем, как, например, у бобовых или пасленовых, либо обособленными продольными тяжами, как у мятликовых.

Ассимиляционная паренхима хорошо развита в зелёных частях цветка и в незрелых плодах. В меньшем количестве она встречается в корнях у водных растений (ряска и др.) и в воздушных корнях эпифитов (орхидеи и др.).

Образование ассимиляционной паренхимы генетически детерминировано. Вместе с тем её развитие и интенсивность жизнедеятельности в значительной мере зависит от факторов окружающей среды: температуры воздуха и почвы, обеспеченности водой и элементами минерального питания, освещенности и длины светового дня.

5.4. Запасающая паренхима.

В ходе реакций ассимиляции у растений образуются разнообразные органические соединения, часть из которых выводится из процесса метаболизма и резервируется в корнях, стеблях, листьях, плодах и семенах в запасающей паренхиме. В первую очередь это запасные питательные вещества – углеводы, белки, жиры, а также вторичные продукты обмена – алколоиды, гликозиды, дубильные вещества и др. Для клеток этой ткани функция запасаения является главной.

Запасающая паренхима образована, как правило, крупными тонкостенными живыми клетками, с хорошо развитыми лейкопластами, комплексом Гольджи, вакуолями. По мере созревания запасяющих органов плотность сложения клеток может уменьшаться и ткань приобретает рыхлое сложение, как у плодов некоторых позднеспелых сортов яблони. Запасание может происходить в разных частях клеток. Например, водорастворимые моно- и дисахариды могут накапливаться в клеточном соке плодов (виноград, груша) и корней (сахарная свекла); крахмал – в амилопластах клубней (картофель), преобразуемых при

этом в крахмальные зерна; капли жира встречаются в цитоплазме семян (подсолнечник) и плодов (маслины); белки могут запасаться в вакуолях и при обезвоживании клетки образовывать сферокристаллы алейроновых зерен (пшеница). Гемицеллюлоза откладывается в клеточных оболочках и тогда они утолщаются, как, например, в семенах финиковой пальмы. Степень развития запасющих тканей и количество запасаемых веществ зависит от генотипа растения и условий их произрастания. Так, при правильном подборе сортов и улучшении агротехники у картофеля увеличивается выход товарной продукции, формируются более крупные клубни с большим содержанием крахмала.

5.5. Водозапасающая паренхима.

Особым случаем запасющей паренхимы является водозапасающая ткань. Она характерна для листовых (алоэ, очиток) и стеблевых (кактус) суккулентов и других растений, возникших в условиях дефицита влаги. Водозапасающая ткань располагается в глубине вегетативного органа, под ассимиляционной паренхимой и обкладочными клетками. Клетки этой паренхимы крупные, тонкостенные, с хорошо развитыми вакуолями. В клеточном соке содержится водоудерживающая слизь, которая уменьшает потери воды при испарении.

5.6. Воздухоносная паренхима.

Воздухоносная паренхима, или аэренхима, характерна для водно-болотных растений, у которых корни и корневища располагаются в толще грунта под водой и испытывают постоянный недостаток кислорода (белокрыльник болотный, камыш озерный, кубышка желтая и др.). Она формируется из небольших округлых клеток, как у кубышки и рдеста, или звездчатых, как у ситника. Эти клетки располагаются в стеблях и корневищах в виде цепочек, которые окружают крупные межклетники, по которым перемещается воздух. В местах, где цепочки клеток соприкасаются, часто располагается мелкоклеточная склеренхима, придающая прочность стеблю. Аэренхима выполняет вентиляционную функцию, а также обеспечивает плавучесть водных растений.

5.7. Ткани, связанные с гетеротрофным питанием растений.

Важным отличительным признаком растений является преобладание у них автотрофного способа питания над гетеротрофным. При автотрофном питании растения синтезируют органические вещества из неорганических, а при гетеротрофном – используют готовые органические соединения. Среди растений гетеротрофов встречаются сапрофиты (гидиофитум и др.), паразиты (повилика, заразиха, омела, петров крест и др.) и насекомоядные растения (альдрованда, росянка, венерина мухоловка и др.). Сапрофиты питаются органическим веществом отмерших растений и животных. Паразиты поглощают с помощью присосок гаусторий воду, органические и минеральные вещества из растений-хозяев. Насекомоядные растения используют продукты разложения насекомых как дополнительный источник питания, преимущественно при произрастании на бедных азотом болотных почвах. Питание растений гетеротрофов обеспечивается деятельностью специальных паренхимных клеток, которые способны синтезировать пищеварительные ферменты и всасывать переваренные вещества. Эти клетки располагаются, как правило, на видоизмененных листьях и корнях.

У преобладающего большинства растений распространено гетеротрофное питание за счет запасных питательных веществ. Так, например, питаются клетки прорастающего семени зерновых культур. В них запас питательных веществ сосредоточен главным образом в эндосперме, а структурой, способной всасывать и передавать эти вещества развивающемуся зародышу, является щиток, т.е. развитая семядоля. Небольшие паренхимные, тонкостенные, плотносложенные клетки щитка выделяют в эндосперм органические кислоты и гидролитические ферменты, которые совместно с выделениями клеток алейронового слоя расщепляют запасные белки и углеводы до водорастворимого состояния. Затем растворенные питательные вещества всасываются клетками щитка и передаются клеткам зародыша. Зародыш, таким образом, питается гетеротрофно. Гетеротрофно питаться могут и другие незеленые части растений.

6. ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ

6.1. Значение и разнообразие проводящих тканей.

Проводящие ткани являются важнейшей составной частью большинства высших растений. Они являются обязательным структурным компонентом вегетативных и репродуктивных органов споровых и семенных растений. Проводящие ткани в совокупности с клеточными стенками и межклетниками, некоторыми клетками основной паренхимы и специализированными передаточными клетками образуют проводящую систему, которая обеспечивает дальний и радиальный транспорт веществ. Благодаря особой конструкции клеток и их расположению в теле растений проводящая система выполняет многочисленные, но взаимосвязанные функции:

а. Передвижение воды и минеральных веществ, поглощенных корнями из почвы, а также органических веществ, образуемых в корнях, в стебель, листья, репродуктивные органы.

б. Передвижение продуктов фотосинтеза из зелёных частей растения в места их использования и запасаения: в корни, стебли, плоды и семена.;

в. Передвижение фитогормонов по растению, что создает определённый их баланс, который определяет темпы роста и развития вегетативных и репродуктивных органов растений.

г. Радиальный транспорт веществ из проводящих тканей в рядом расположенные живые клетки других тканей, например, в ассимилирующие клетки мезофилла листа и делящиеся клетки меристем. В радиальном транспорте могут также принимать участие паренхимные клетки сердцевинных лучей древесины и коры. Большое значение в радиальном транспорте имеют передаточные клетки с многочисленными выпячиваниями клеточной оболочки, находящиеся между проводящими и паренхимными тканями.

д. Проводящие ткани повышают устойчивость органов растений к деформирующим нагрузкам.

е. Проводящие ткани образуют непрерывную разветвленную систему, свя-

зывающую органы растений в единое целое.

Возникновение проводящих тканей является результатом эволюционных структурных преобразований, связанных с выходом растений на сушу и разделением их воздушного и почвенного питания. Наиболее древние проводящие ткани – трахеиды обнаружены у ископаемых риниофитов, а наивысшего развития они достигли у современных покрытосеменных.

В процессе индивидуального развития первичные проводящие ткани образуются из прокамбия в точках роста зародыша семени и почек возобновления. Вторичные проводящие ткани, характерные для двудольных покрытосеменных, порождаются камбием.

В зависимости от выполняемых функций проводящие ткани подразделяются на ткани восходящего тока и ткани нисходящего тока. Основным назначением тканей восходящего тока является транспорт воды и растворенных в ней минеральных веществ от корня к выше расположенным надземным органам. Кроме того, по ним перемещаются органические вещества, образуемые в корне и стебле, например, органические кислоты, углеводы и фитогормоны. Однако термин «восходящий ток» не следует воспринимать однозначно как передвижение снизу – вверх. Ткани восходящего тока обеспечивают поток веществ по направлению от зоны всасывания к апексу побега. При этом транспортируемые вещества используются как самим корнем, так и стеблем, ветвями, листьями, репродуктивными органами, независимо от того, выше или ниже уровня корней они находятся. Например, у картофеля вода и элементы минерального питания поступают по тканям восходящего тока в столоны и клубни, образуемые в почве, а также в надземные органы.

Ткани нисходящего тока обеспечивают отток продуктов фотосинтеза в растущие части растений и в запасающие органы. При этом пространственное положение фотосинтезирующих органов не имеет никакого значения. Например, у пшеницы органические вещества поступают в развивающиеся зерновки из листьев разных ярусов. Поэтому к названиям «восходящие» и «нисходящие»

ткани следует относиться не более как к сложившейся традиции.

6.2. Проводящие ткани восходящего тока.

К тканям восходящего тока относятся трахеиды и сосуды (трахеи), которые располагаются в древесинной (ксилемной) части органов растений. В этих тканях передвижение воды и растворенных в ней веществ происходит пассивно под действием корневого давления и испарением воды с поверхности растения.

Трахеиды имеют более древнее происхождение. Они встречаются у высших споровых растений, голосеменных и реже – у покрытосеменных. У покрытосеменных они типичны для мельчайших разветвлений жилок листа. Клетки трахеид мертвые. Они имеют вытянутую, часто веретеновидную форму. Их длина составляет 1 – 4 мм. Однако у голосеменных, например у араукарии, она достигает 10 мм. Стенки клеток толстые, целлюлозные, часто пропитываются лигнином. В клеточных оболочках имеются многочисленные окаймленные поры.

Сосуды сформировались на более поздних этапах эволюции. Они характерны для покрытосеменных, хотя встречаются и у некоторых современных представителей отделов Плауны (род Селлагинелла), Хвощи, Папоротники и Голосеменные (род Гнетум).

Сосуды состоят из удлиненных мертвых клеток, расположенных одна над другой, называемых члениками сосуда. В торцевых стенках члеников сосуда имеются крупные сквозные отверстия – перфорации, через которые осуществляется дальний транспорт веществ. Перфорации возникли в ходе эволюции из окаймленных пор трахеид. В составе сосудов они бывают лестничными и простыми. Многочисленные лестничные перфорации образуются на торцевых стенках члеников сосуда при их косом заложении. Отверстия таких перфораций имеют удлиненную форму, а разделяющие их перегородки располагаются параллельно друг другу, напоминая ступеньки лестницы. Сосуды с лестничной перфорацией характерны для растений семейств Лютиковые, Лимонниковые, Березовые, Пальмовые, Частуховые.

Простые перфорации известны у эволюционно более молодых семейств, та-

ких как Паслёновые, Тыквенные, Астровые, Мятликовые. Они представляют собой одно крупное отверстие в торцевой стенке членика, расположенной перпендикулярно оси сосуда. В ряде семейств, например, у Магнолиевых, Розовых, Ирисовых, Астровых, в сосудах встречаются как простые, так и лестничные перфорации.

Боковые стенки имеют неравномерные целлюлозные утолщения, которые предохраняют сосуды от избыточного давления, создаваемого рядом расположенными живыми клетками других тканей. В боковых стенках могут находиться многочисленные поры, обеспечивающие выход воды за пределы сосуда.

В зависимости от характера утолщений, типов и характера расположения пор сосуды подразделяются на кольчатые, спиральные, биспиральные, сетчатые, лестничные и точечно-поровые. У кольчатых и спиральных сосудов целлюлозные утолщения располагаются в виде колец или спиралей. Через неутолщенные участки осуществляется диффузия транспортируемых растворов в окружающие ткани. Диаметр этих сосудов сравнительно невелик. У сетчатых, лестничных и точечно-поровых сосудов вся боковая стенка, за исключением мест расположения простых пор, утолщена и часто пропитана лигнином. Поэтому радиальный транспорт веществ у них осуществляется через многочисленные удлинённые и точечные поры.

Сосуды имеют ограниченный срок деятельности. Они могут разрушаться в результате закупорки тиллами – выростами соседних паренхимных клеток, а также под действием центростремительных сил давления новых клеток древесины, образуемых камбием. В ходе эволюции сосуды подвергаются изменениям. Членики сосудов становятся короче и толще, косые поперечные перегородки сменяются прямыми, а лестничные перфорации – простыми.

6.3. Проводящие ткани нисходящего тока.

К тканям нисходящего тока относятся ситовидные клетки и ситовидные трубки с клетками-спутницами. Ситовидные клетки имеют более древнее происхождение. Они встречаются у высших споровых растений и голосеменных.

Это живые, удлинённые клетки с заостренными концами. В зрелом состоянии они содержат ядра в составе протопласта. В их боковых стенках, в местах соприкосновения смежных клеток, имеются мелкие сквозные перфорации. Перфорации собраны группами, образуя ситовидные поля, через которые осуществляется передвижение веществ.

Ситовидные трубки состоят из вертикального ряда удлинённых клеток, разделённых между собой поперечными стенками, называемые ситовидными пластинками, в которых расположены ситовидные поля. Если ситовидная пластинка обладает одним ситовидным полем, она считается простой, а если несколькими – то сложной. Ситовидные поля образуются многочисленными сквозными отверстиями - ситовидными перфорациями небольшого диаметра. Через эти перфорации из одной клетки в другую проходят плазмодесмы. На стенках перфораций размещается полисахарид каллоза, которая уменьшает просвет перфораций. По мере старения ситовидной трубки каллоза полностью закупоривает перфорации и трубка прекращает работу.

При формировании ситовидной трубки в образующих их клетках синтезируется специальный флоэмный белок (Ф-белок) и развивается крупная вакуоль. Она оттесняет цитоплазму и ядро к стенке клетки. Затем мембрана вакуоли разрушается и внутреннее пространство клетки заполняется смесью цитоплазмы и клеточного сока. Тельца Ф-белка теряют отчетливые очертания, сливаются, образуя тяжи около ситовидных пластинок. Их фибриллы проходят через перфорации из одного членика ситовидной трубки в другой. К членикам ситовидной трубки плотно прилегают одна или две клетки-спутницы, которые имеют удлинённую форму, тонкие стенки и живую цитоплазму с ядром и многочисленными митохондриями. В митохондриях синтезируется АТФ, необходимая для транспорта веществ по ситовидным трубкам. В стенках клеток-спутниц имеется большое количество пор с плазмодесмами, которое почти в 10 раз превышает их количество в других клетках мезофилла листа. Поверхность протопласта этих клеток значительно увеличена за счёт многочисленных складок, образуе-

мых плазмалеммой.

Скорость передвижения ассимилятов по ситовидным трубкам значительно превышает скорость свободной диффузии веществ и достигает 50 – 150 см/час, что указывает на активный транспорт веществ с использованием энергии АТФ.

Продолжительность работы ситовидных трубок у многолетних двудольных покрытосеменных составляет 1 – 2 года. На смену им камбием постоянно образуются новые элементы. У однодольных, лишенных камбия, ситовидные трубки существуют гораздо дольше.

6.4. Проводящие пучки.

Проводящие ткани располагаются в органах растений в виде продольных тяжей, образуя проводящие пучки. Различают четыре типа проводящих пучков: простые, общие, сложные и сосудисто-волокнистые.

Простые пучки состоят из одного типа проводящих тканей. Например, в краевых частях листовых пластинок многих растений встречаются небольшие по диаметру пучки из сосудов и трахеид, а в цветonoсных побегах у лилейных – из одних лишь ситовидных трубок.

Общие пучки образуются трахеидами, сосудами и ситовидными трубками. Иногда этот термин используется для обозначения пучков метамера, которые проходят в междоузлии и являются листовыми следами. В состав сложных пучков входят проводящие и паренхимные ткани. Наиболее совершенными, многообразными по строению и местоположению являются сосудисто-волокнистые пучки.

Сосудисто-волокнистые пучки характерны для многих высших споровых растений и голосеменных. Однако они наиболее типичны для покрытосеменных. В таких пучках выделяются функционально разные части – флоэма и ксилема. Флоэма обеспечивает отток ассимилятов из листа и передвижение их в места использования или запасания. По ксилеме вода и растворенные в ней вещества передвигаются из корневой системы в лист и другие органы. Объем ксилемной части в несколько раз превосходит объем флоэмной, поскольку объ-

ем поступающей в растение воды превышает объем образуемых ассимилятов, так как значительная часть воды испаряется растением.

Разнообразие сосудисто-волокнистых пучков определяется их происхождением, гистологическим составом и местонахождением в растении. Если пучки образуются из прокамбия и завершают своё развитие по мере использования запаса клеток образовательной ткани, как у однодольных, они называются закрытыми для роста. В отличие от них, у двудольных открытые пучки не ограничены в росте, поскольку они формируются камбием и увеличиваются в диаметре на протяжении всей жизни растения. В состав сосудисто-волокнистых пучков кроме проводящих могут входить основные и механические ткани. Например, у двудольных флоэма образуется ситовидными трубками (проводящая ткань восходящего тока), лубяной паренхимой (основная ткань) и лубяными волокнами (механическая ткань). В состав ксилемы входят сосуды и трахеиды (проводящая ткань нисходящего тока), древесинная паренхима (основная ткань) и древесинные волокна (механическая ткань). Гистологический состав ксилемы и флоэмы генетически детерминирован и может быть использован в систематике растений для диагностики разных таксонов. Кроме того, степень развития составных частей пучков может изменяться под влиянием условий произрастания растений.

Известно несколько видов сосудисто-волокнистых пучков.

Закрытые коллатеральные проводящие пучки характерны для листьев и стеблей однодольных покрытосеменных. В них отсутствует камбий. Флоэма и ксилема располагаются бок-о-бок. Для них характерны некоторые конструктивные особенности. Так, у пшеницы, отличающейся C_3 -путём фотосинтеза, пучки образуются из прокамбия и имеют первичную флоэму и первичную ксилему. Во флоэме выделяют более раннюю протофлоэму и более позднюю по времени образования, но более крупноклеточную, метафлоэму. Во флоэмной части отсутствуют лубяная паренхима и лубяные волокна. В ксилеме первоначально образуются более мелкие сосуды протоксилемы, расположенные в одну

линию перпендикулярно к внутренней границе флоэмы. Метаксилема представлена двумя крупными сосудами, расположенными рядом с метафлоэмой перпендикулярно цепочке сосудов протоксилемы. В этом случае сосуды располагаются Т-образно. Известно также V-образное, Y-образное и U-образное расположение сосудов. Между сосудами метаксилемы в 1 – 2 ряда расположена мелкоклеточная склеренхима с утолщенными стенками, которые по мере развития стебля пропитываются лигнином. Эта склеренхима отделяет зону ксилемы от флоэмы. По обе стороны от сосудов протоксилемы располагаются клетки древесинной паренхимы. Они, вероятно, выполняют трансфузионную роль, поскольку при переходе пучка из междоузлия в листовую подушку стеблевого узла они участвуют в образовании передаточных клеток. Вокруг проводящего пучка стебля пшеницы располагается склеренхимная обкладка, лучше развитая со стороны протоксилемы и протофлоэмы. А около боковых сторон пучка клетки обкладки располагаются в один ряд.

У растений с C₄-типом фотосинтеза (кукуруза, просо и др.) в листьях вокруг закрытых проводящих пучков располагается обкладка из крупных клеток хлоренхимы.

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

Открытые коллатеральные пучки могут быть образованы двумя путями. Во-первых, это пучки, первично образуемые прокамбием. Затем в них из клеток основной паренхимы развивается камбий, производящий вторичные элементы флоэмы и ксилемы. В результате пучки будут сочетать гистологические элементы первичного и вторичного происхождения. Такие пучки характерны для многих травянистых цветковых растений класса Двудольные, имеющих пучковый тип строения стебля (бобовые, розоцветные и др.).

Во-вторых, открытые коллатеральные пучки могут быть образованы только камбием и состоять из ксилемы и флоэмы вторичного происхождения. Они типичны для травянистых двудольных с переходным типом анатомического строения стебля (астровые и др.), а также для корнеплодов типа свёклы.

В стеблях растений ряда семейств (Тыквенные, Пасленовые, Колокольчиковые и др.) встречаются **открытые биколлатеральные пучки**, где ксилема с двух сторон окружена флоэмой. При этом наружный участок флоэмы, обращенный к поверхности стебля, развит лучше внутреннего, а полоска камбия, как правило, располагается между ксилемой и наружным участком флоэмы.

Концентрические пучки бывают двух типов. В амфикрибральных пучках, характерных для корневищ папоротников, флоэма окружает ксилему. А в амфиазальных – ксилема кольцом расположена вокруг флоэмы (корневища ириса, ландыша и др.). Реже концентрические пучки встречаются у двудольных (клещевина).

Закрытые радиальные проводящие пучки образуются в участках корней, имеющих первичное анатомическое строение. Радиальный пучок входит в состав центрального цилиндра и проходит через середину корня. Его ксилема имеет вид многолучевой звезды. Между лучами ксилемы располагаются клетки флоэмы. Число лучей ксилемы в значительной мере зависит от генетической природы растений. Например, у моркови, свеклы, капусты и других двудольных ксилема радиального пучка имеет только два луча. У яблони и груши их может быть 3 – 5, у тыквы и бобов – ксилема четырехлучевая, а у однодольных она многолучевая. Радиальное расположение лучей ксилемы имеет приспособительное значение. Оно сокращает путь воды от всасывающей поверхности корня к сосудам центрального цилиндра.

У многолетних древесных растений и некоторых травянистых однолетников, например у льна, проводящие ткани располагаются в стебле, не образуя четко выраженных проводящих пучков. Тогда говорят о непучковом типе строения стебля.

6.5. Ткани, регулирующие радиальный транспорт веществ.

К этим специфическим тканям относятся экзодерма и эндодерма.

Экзодерма является наружным слоем первичной коры корня. Она образуется непосредственно под первичной покровной тканью эпиблемой в зоне корневых волосков и состоит из одного или нескольких слоёв плотно сомкнутых клеток с утолщенными целлюлозными оболочками. В экзодерме вода, поступившая в корень по корневым волоскам, испытывает сопротивление вязкой цитоплазмы и перемещается в целлюлозные оболочки клеток экзодермы, а затем выходит из них в межклетники среднего слоя первичной коры, или мезодермы. Это обеспечивает эффективное поступление воды в более глубокие слои корня.

В зоне проведения в корне однодольных, где клетки эпіблемы отмирают и слущиваются, экзодерма оказывается на поверхности корня. Её клеточные стенки пропитываются суберином и препятствуют поступлению воды из почвы в корень. У двудольных экзодерма в составе первичной коры слущивается при линьке корня и замещается перидермой.

Эндодерма, или внутренний слой первичной коры корня, располагается вокруг центрального цилиндра. Она образуется одним слоем плотно сомкнутых клеток неодинакового строения. Одни из них, именуемые пропускными, имеют тонкие оболочки и легко проницаемы для воды. По ним вода из первичной коры поступает в радиальный проводящий пучок корня. Другие клетки имеют специфические целлюлозные утолщения радиальных и внутренних тангентальных стенок. Эти утолщения, пропитанные суберином, называются поясками Каспари. Они непроницаемы для воды. Поэтому вода поступает в центральный цилиндр только через пропускные клетки. А поскольку поглощающая поверхность корня значительно превосходит суммарную площадь сечения пропускных клеток эндодермы, то при этом возникает корневое давление, которое является одним из механизмов поступления воды в стебель, лист и репродуктивные органы.

Эндодерма входит также в состав коры молодого стебля. У некоторых тра-

вянистых покрытосеменных она как и в корне может иметь пояски Каспари. Кроме того, в молодых стеблях эндодерма может быть представлена крахмалоносным влагалищем. Таким образом, эндодерма может регулировать транспорт воды в растении и запасать питательные вещества.

6.6. Понятие о стеле и её эволюции.

Возникновению, развитию в онтогенезе и эволюционным структурным преобразованиям проводящей системы уделяется большое внимание, поскольку она обеспечивает взаимосвязь органов растений, с ней связана эволюция крупных таксонов. По предложению французских ботаников Ф. Ван Тигема и А. Дулио (1886) совокупность первичных проводящих тканей вместе с расположенными между ними другими тканями и перициклом, прилегающим к коре, была названа стелой. В состав стелы может также входить сердцевина и образуемая на её месте полость, как, например, у мятликовых. Понятие «стела» соответствует понятию «центральный цилиндр». Стела корня и стебля функционально едина. Изучение стелы у представителей разных отделов высших растений привело к формированию стелярной теории.

Различают два основных типа стелы: **протостелу** и **эустелу**. Наиболее древней является протостела. Её проводящие ткани располагаются в середине осевых органов, причём в центре находится ксилема, окруженная сплошным слоем флоэмы. Сердцевина или полость в стебле отсутствуют. Существует несколько эволюционно связанных между собой видов протостелы: *гапlostела*, *актиностела* и *плектостела*. Исходным, примитивным видом является гапlostела. У неё ксилема имеет округлую форму поперечного сечения и окружена ровным непрерывным слоем флоэмы. Вокруг проводящих тканей одним – двумя слоями располагается перицикл [К. Эсау, 1969]. Гапlostела была известна у ископаемых риниофитов и сохранилась у некоторых псилотофитов (тмезиптер). Более развитым видом протостелы является актиностела, в которой ксилема на поперечном сечении приобретает форму многолучевой звезды. Она обнаружена у ископаемого астероксилона и некоторых примитивных плауно-

видных. Дальнейшее разобщение ксилемы на отдельные участки, расположенные радиально или параллельно друг к другу, привело к образованию плектостелы, характерной для стеблей плауновидных. У актиностелы и плектостелы флоэма по-прежнему окружает ксилему со всех сторон.

В ходе эволюции из протостелы возникла сифоностела, отличительной особенностью которой является трубчатое строение. В центре такой стелы располагается сердцевина или полость. В проводящей части сифоностелы появляются листовые щели, благодаря которым возникает непрерывная связь сердцевины с корой. В зависимости от способа взаимного расположения ксилемы и флоэмы сифоностела бывает эктофлойной и амфифлойной. В первом случае флоэма с одной, наружной, стороны окружает ксилему. Во втором – флоэма окружает ксилему с двух сторон, с наружной и внутренней.

При разделении амфифлойной сифоностелы на сеть или ряды продольных тяжей, возникает рассеченная стела, или **диктиостела**, характерная для многих папоротниковидных. Её проводящая часть представлена многочисленными концентрическими проводящими пучками.

У хвощей из эктофлойной сифоностелы возникла **артростела**, которая имеет членистое строение. Она отличается наличием одной крупной центральной полости и обособленных проводящих пучков с протоксилемными полостями (каринальными каналами).

У цветковых растений на основе эктофлойной сифоностелы образовалась **эустела**, характерная для двудольных, и **атактостела**, типичная для однодольных. В эустеле проводящая часть состоит из обособленных коллатеральных пучков, имеющих круговое расположение. В центре стелы в стебле располагается сердцевина, которая с помощью сердцевинных лучей соединяется с корой. В атактостеле проводящие пучки имеют рассеянное расположение, между ними находятся паренхимные клетки центрального цилиндра. Такое расположение пучков скрывает трубчатую конструкцию сифоностелы. Возникновение различных вариантов сифоностелы является важным приспособлением высших

растений к увеличению диаметра осевых органов – корня и стебля.

7. МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ

7.1. Значение и свойства механических тканей

Механические ткани возникли в связи с выходом растений на сушу в условиях более сильного воздействия сил гравитации. Они в сочетании с другими тканями обеспечивают поддержание размеров и формы тела растений при отсутствии внутреннего скелета. В.Ф. Раздорский сравнивал роль механических тканей с ролью стальной арматуры в железобетонных конструкциях.

Механические ткани обеспечивают устойчивость растений к статическим и динамическим нагрузкам благодаря упругости и жесткости.

Упругость – это способность структуры возвращаться в исходное положение после снятия деформирующей нагрузки. В механике упругость выражается в значениях модуля Юнга, физический смысл которого состоит в том, что он показывает, какую силу следует приложить к стержню единичного сечения, чтобы его длина увеличилась в два раза. Величина модуля прямо пропорциональна деформирующей силе и длине деформируемого участка и обратно пропорциональна площади поперечного сечения испытываемого материала. Упругость может быть также оценена ультразвуковым методом и методом голографической интерферометрии. Упругость механических тканей достаточно высока. У подсолнечника предел упругости достигает $27,4 \text{ кг/мм}^2$, у девясила – $37,4 \text{ кг/мм}^2$, у строительной стали – 20 кг/мм^2 . Упругость растительного материала зависит от генотипа и условий выращивания растений, возраста и места отбора проб. Например, у пшеницы в период цветения и налива зерна упругость средней части подколосового междоузлия в 2 – 4 раза выше, чем непосредственно под колосом. Это приводит у некоторых сортов к пониканию колоса.

Жесткость – это способность противостоять деформирующим нагрузкам. Она обратно пропорциональна упругости. Жесткость механических тканей увеличивается с возрастом растений по мере утолщения клеточных оболочек. Изу-

чению прочностных показателей органов растений уделяется большое внимание как в селекции устойчивых к полеганию сортов, так и в практическом растениеводстве. Применение синтетических регуляторов роста широко используется в агрономии для повышения прочности стебля и снижения полегаемости посевов.

Механические ткани образуются во всех органах растений: в корнях, стеблях, листьях, плодах и семенах. Они располагаются как правило ближе к поверхности органов, где возникают более высокие деформационные нагрузки на сжатие и растяжение. По происхождению они бывают первичными и вторичными. Первичные образуются первичными меристемами – прокамбием и перикцилом, а вторичные – вторичной меристемой, т.е. камбием.

Среди механических тканей выделяют колленхиму, склеренхиму и склереиды.

7.2. Колленхима.

Это первичная механическая ткань, которая может располагаться под эпидермисом в составе первичной коры стебля (подсолнечник), в черешках листьев (тыква), в листовых подушках (злаки), реже в корнях (капуста). Субэпидермальное развитие колленхимы способствует формированию ребристости стебля, как у тыквенных, яснотковых, мареновых. Упругие свойства колленхимы проявляются при тургорном состоянии клеток.

Колленхима образуется живыми, многогранными прозенхимными клетками длиной до 2 мм, с тупыми или скошенными концами, с неравномерно утолщенными клеточными оболочками, которые содержат много целлюлозы, гемицеллюлозы, пектина и воды. Эта неравномерность обеспечивает хорошую упругость клетки и не препятствует её росту. В зависимости от характера утолщения колленхима бывает уголковой, пластинчатой и рыхлой.

В клетках уголковой колленхимы вторичные утолщения, как в черешках листа свеклы, располагаются в уголках клетки и проходят вдоль неё в виде продольных тяжей. У пластинчатой колленхимы, характерной для стеблей и

черешков листьев астровых, целлюлоза равномерно откладывается на всей поверхности противоположных клеточных оболочек, расположенных тангентально к поверхности органа. Другие оболочки остаются относительно тонкими. Рыхлая колленхима отличается хорошим развитием межклетников, к которым обращены утолщенные оболочки клеток. Эта ткань встречается в стебле ваточника, черешке листа лопуха.

7.3. Склеренхима.

Склеренхима является наиболее распространенной механической тканью и встречается во всех органах растений. Её прочность выше, чем у колленхимы и близка к прочности инструментальной стали. По происхождению склеренхима бывает первичной, если образуется из перицикла или прокамбия, и вторичной, если образуется из камбия. Клетки сформировавшейся склеренхимы мертвые, длинные, узкие, имеют толстую вторичную оболочку и плотное сложение, называются волокнами. В зависимости от клеточного строения и местонахождения склеренхима подразделяется на лубяные и древесинные волокна.

Лубяные волокна могут иметь перициклическое или камбиальное происхождение. Лубяные волокна перициклического происхождения располагаются в стебле либо сплошным кольцом непосредственно под эпидермисом (кукуруза и др. злаки), либо под первичной корой (купена), либо отдельными тяжами в коре (лен), либо в виде блоков над проводящими пучками (бобовые и др. травянистые двудольные). Лубяные волокна камбиального происхождения входят в состав вторичной коры и хорошо развиты у древесных растений (яблоня, липа и др.).

Клетки лубяных волокон тонкие, с утолщенными целлюлозными оболочками. Их длина достигает у конопли – 40 мм, крапивы – 55, льна – 60 и у рами – 350 мм. При этом коэффициент прозенхимности (отношение длины к ширине клетки) составляет у конопли – 750, у льна – 1000, у рами – более 2000. Клетки лубяных волокон собраны в тяжи цилиндрической формы, именуемые техническими волокнами. Они характеризуются высокой прочностью, гигроскопично-

стью и низкой теплопроводностью. Используются для изготовления тканей (лен), канатов (новозеландский лен), веревок (манильская пенька), рогож, мочал. Технические качества лубяных волокон зависят от сорта, уровня применяемых технологий выращивания растений и переработки сырья.

Древесинные волокна входят в состав древесины и, как правило, образуются камбием. Их мертвые клетки короче и толще лубяных, имеют плотное сложение. Целлюлозные оболочки клеток толстые, пропитаны лигнином, отличаются большой прочностью и твердостью. В частности твердой древесиной выделяются граб, дуб, железное дерево, ясень. Благодаря высокой прочности древесинных волокон стебли многих растений имеют многостороннее техническое использование.

7.4. Склерейды.

В отличие от волокон клетки склерейд имеют паренхимную форму и первичное происхождение. Для склерейд характерно мощное развитие клеточных оболочек, пропитанных лигнином, наличие в них простых пор. По мере развития оболочек клетки отмирают. Среди склерейд выделяют каменистые клетки, или брахисклерейды, и ветвистые клетки, или астеросклерейды.

Каменистые клетки округлые, имеют плотное сложение. Они могут располагаться группами в мякоти плодов груши, айвы, в корнях хрена. Кроме того, каменистые клетки могут образовывать сплошной слой, как в косточке (эндкарпе) у сливы и других косточковых пород.

Ветвистые клетки имеют разветвленную, звездчатую, форму. Они располагаются поодиночке в листьях чая, маслины, камелии, в воздухоносной паренхиме стеблей водных растений, где выполняют опорную функцию.

Развитие механических тканей зависит от многих эндогенных и экзогенных факторов. Под влиянием разных наборов генов изменяется число и размеры клеток, фитогормоны участвуют в регулировании инкрустации оболочек лигнином. Погодные и почвенные условия, а также условия питания растений имеют большое значение в развитии механических тканей, что должно учиты-

ваться в агрономической практике.

8. ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

8.1. Выделительная система растений и её значение.

Жизнь растений представляет собой генетически детерминированную совокупность биохимических реакций, скорость и интенсивность которых в значительной мере модифицируется условиями среды произрастания. В этих реакциях образуется большое разнообразие побочных продуктов, не используемых растением для построения тела или для регулирования обмена веществами, энергией и информацией с окружающей средой. Такие продукты могут удаляться из растения разными способами: при отмирании и отделении ветвей и участков корневищ, при опадании листьев и слущивании наружных слоев корки, в результате деятельности специализированных структур внешней и внутренней секреции. В совокупности эти приспособления образуют выделительную систему растений. В отличие от животных выделительная система у растений не направлена на удаление соединений азота, который может реутилизироваться в процессе жизнедеятельности.

Выделительная система растений многофункциональна. В её структурах осуществляется синтез, накопление, проведение и выделение продуктов метаболизма. Например, в секреторных клетках смоляных ходов в листьях хвойных пород образуется смола, которая выделяется через смоляные ходы. В нектарниках цветков липы образуется и выделяется сладкий сок нектар. В специальных вместилищах в плодовой оболочке у цитрусовых накапливаются эфирные масла.

Образование и выделение побочных продуктов метаболизма имеет приспособительное значение:

1. *Привлечение насекомых-опылителей.* В цветках яблони, огурца и других энтомофильных перекрестноопылителей образуется нектар, привлекающий пчёл. Зловонные выделения цветка раффлезии привлекают мух;

2. *Отпугивание травоядных животных* (тмин, крапива и др.);
3. *Защита от бактерий и грибов, разрушающих древесину* (сосна, ель и др.);
4. Выделение в атмосферу летучих соединений, что способствует *очищению воздуха от болезнетворных бактерий*;
5. *Внеклеточное переваривание добычи у насекомоядных растений* за счёт выделения протеолитических ферментов (росянка, альдрованда и др.);
6. *Минерализация органических остатков в почве*, благодаря выделению корнями специальных почвенных ферментов;
7. *Регулирование водного режима* посредством водяных устьиц – гидатод, расположенных по краю листовой пластинки (земляника, капуста, толстянка и др.);
8. *Регулирование испарения воды* в результате выделения летучих эфирных соединений, которые уменьшают прозрачность и теплопроводность воздуха около поверхности листа (хвойные породы);
9. *Регулирование солевого режима клеток* (марь, лебеда и др.);
10. *Изменение химических и физических свойств почвы*, а также *регулирование видового состава почвенной микрофлоры* под влиянием корневых выделений.
11. *Регулирование взаимодействия растений в фитоценозе* посредством корневых, стеблевых и листовых выделений, именуемое *аллелопатия* (лук, чеснок и др.).

Выделяемые растениями вещества весьма разнообразны. Их природа зависит от генотипа растений. Многими видами выделяется вода (земляника, капуста), соли (марь, лебеда), моносахариды и органические кислоты (одуванчик, цикорий), нектар (липа, гречиха), аминокислоты и белки (тополя, ивы), Эфирные масла (мята, роза), бальзам (пихта), смолы (сосна, ель), каучук (гевея, коксагыз), слизи (клетки корневого чехлика, набухающие семена разных растений), пищеварительные соки (росянка, жирянка), ядовитые жидкости (крапива,

борщевик) и другие соединения.

8.2. Структуры внешней секреции.

Структуры внешней секреции располагаются на поверхности органов растений и выделяют свои продукты, или секреты, во внешнюю среду. К ним относятся железистые волоски, железистые эмергенцы, желёзки, нектарники, гидатоды.

Железистые волоски являются трихомами, т.е. выростами эпидермиса. Они характерны для растений семейств Астровые, Паслёновые, Яснотковые и др. Они бывают простыми и сложными. У простых волосков одна (томат) или несколько (табак) вытянутых клеток образуют длинную ножку, клетки которой имеют хлоропласты. На ножке располагается одно- или многоклеточная головка, с густой цитоплазмой, но не содержащая хлоропластов. Головки часто имеют округлую форму и являются собственно выделительным органом. У сложных волосков клетки ножки и головки не содержат хлоропластов и обеспечивают выделение веществ.

Число клеток в головке и ножке железистого волоска является диагностическим признаком, который учитывается при распознавании растений. Например, у пеларгонии волоски имеют длинную многоклеточную ножку и округлую одноклеточную головку, которая выделяет эфирные масла между оболочкой клетки и слоем кутикулы. По мере увеличения объёма секрета кутикула растягивается и лопается, что обеспечивает выход выделяемых веществ наружу. После этого образуется новый слой кутикулы и начинается формирование новой капли секрета. У лебеды в солевом волоске ножка и округлая головка одноклеточные. Из клетки головки выделяется раствор соли. При испарении воды на головке остаются кристаллы соли, придающие листьям характерный цвет и блеск.

Кроме эфирных масел и солей железистые волоски могут выделять слизи.

Железистые эмергенцы образуются не только эпидермисом, но и клетками более глубоко расположенных тканей. Например, у крапивы нижняя часть

большой клетки погружена в субэпидермальный слой листа и стебля. Верхняя часть - вытянутая, с хрупкой целлюлозной оболочкой, пропитанной окисью кремния. Головчатое окончание такой клетки легко обламывается при соприкосновении, образуя острые режущие края. Это обеспечивает лёгкое проникновение обломанных клеток в мягкие ткани животных и выделение в них едкого сока. Подобные волоски встречаются также у молочайных и гидрофилловых.

Желёзки имеют короткую многоклеточную ножку и многоклеточную округлую или уплощенную щитовидную головку. Весьма часто они располагаются на почечных чешуях древесных растений. Они известны также у астровых, крыжовниковых, яснотковых и в других семействах. Выделяемые эфирные масла образуются в клетках головки и поступают в субкутикулярную полость, а из неё – в атмосферу. У насекомоядных растений (росянка, альдрованда и др.) имеются **переваривающие желёзки**, которые вырабатывают и выделяют пищеварительные ферменты. К желёзкам относятся также **осмофоры**, расположенные на лепестках и других частях цветка. В них вырабатываются эфирные масла, от которых зависит аромат цветков. Осмофоры обнаружены у орхидеи, нарцисса, лютика, душистого горошка и у других растений.

Нектарники бывают флоральными (цветочными) и экстрафлоральными (внецветочными). Флоральные располагаются у оснований лепестков и тычинок (пасленовые, яснотковые), завязей пестиков (розоцветные), в шпорцах и медовых ямках лепестков (лютиковые). Иногда нектарники образуются на видоизмененных тычинках – стаминодиях (барбарисовые). Экстрафлоральные нектарники образуются, как у пассифлоры, на цветоножке, стебле и листьях.

Секреторная часть нектарников образуется эпидермисом или субэпидермальными клетками. Нектар выводится через специальные отверстия или через субкутикулярную полость. Химический состав нектара весьма сложен. В нем находятся глюкоза, фруктоза, сахароза; ионы K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , PO_4^{3-} ; органические кислоты, витамины, аминокислоты и белки, иногда липиды, а также стероидные гормоны, необходимые для воспроизводительных функций у насеко-

мых. Важнейшими нектароносными растениями являются плодовые семечковые и косточковые породы, ягодные кустарники, липа, акация, вереск, клевер и другие растения.

Гидатоды представляют собой водяные устьица, которые выделяют воду не в виде пара, как транспирирующие устьица, а в жидком состоянии. При этом вместе с водой могут выделяться соли, сахара и другие органические вещества. Такое явление называется гуттацией.

Гидатоды характерны для растений влажных тропиков, но встречаются и у растений белорусской флоры, например, у представителей семейств капустные, розовые, первоцветные, мятликовые, толстянковые. Гидатоды располагаются преимущественно на зубчиках края листовой пластинки. По строению они бывают разными. В типичном варианте постоянно открытые устьица гидатоды находятся в эпидермисе. Под ними расположена эпитема, т.е. рыхлая паренхимная ткань их тонкостенных бесхлорофильных клеток. К эпитеме подходят трахеиды мелких ответвлений проводящих пучков. Комплекс этих тканей окружен паренхимными клетками обкладки и погружен в мезофилл листа.

8.3. Структуры внутренней секреции.

К структурам внутренней секреции относятся млечники, или млечные сосуды, вместилища выделений и идиобласты. Их основными функциями является образование, транспорт и накопление смол, эфирных масел, дубильных веществ, млечного сока, кристаллов солей. Выведение этих веществ происходит при механических разрушениях и естественном отмирании и опадании ветвей, листьев и других органов.

Млечники, или млечные сосуды встречаются у разных жизненных форм растений: деревьев, кустарников, лиан, трав. Они образуются живыми клетками, у которых цитоплазма с многочисленными ядрами занимает пристенное положение, а в центре располагается крупная вакуоль, заполненная млечным соком. Как и в ситовидных трубках, в млечниках часто разрушается тонопласт. Поэтому между цитоплазмой и вакуолью нет четкой границы.

Млечный сок может быть молочно-белым (одуванчик) или окрашенным в желто-коричневый (конопля) или красно-оранжевый цвет (чистотел). В состав млечного сока входят вода, углеводы, органические кислоты, белок, алкалоиды, эфирные масла, смолы, слизи, каучук и каротиноиды.

По строению млечники бывают простыми (нечленистыми) и сложными (членистыми). Простые млечники образуются из одной крупной клетки, которая возникает в зародыше семени. По мере роста растения эта клетка разрастается не делясь и проникает во все органы растений. Она имеет множество ядер. Неветвящиеся простые млечники встречаются у крапивы и конопли, а ветвящиеся – у молочая и шелковицы. У некоторых растений в млечниках могут запасаться питательные вещества. У молочая – крахмал, фикуса – белки, цикория – сахара. Млечный сок тропического дынного дерева папайи содержит сахара, жиры, ферменты.

Сложные (членистые) млечники встречаются у астровых, колокольчиковых, маковых. Они состоят из отдельных члеников, т.е. живых клеток, у которых разрушаются поперечные клеточные стенки. В результате их протопласты сливаются в единую разветвлённую сеть. Такие млечники увеличиваются в длину за счёт деятельности апикальных меристем. Они могут проникать в цветки и плоды.

Членистые млечники вытянуты вдоль оси органов. Часто между рядом расположенными членистыми млечниками образуются анастомозы – выросты, выполняющие роль перемычек, как например у латука.

Вместилища выделений весьма разнообразны по происхождению, размерам и форме. Различают лизигенные и схизогенные вместилища.

Лизигенные вместилища образуются в результате лизиса (растворения) оболочек клеток, наполненных секретом. В результате образуются полости и ходы, окруженные секретирующими клетками. Такие вместилища характерны для листьев и плодов цитрусовых.

Схизогенные вместилища развиваются в молодых тканях вследствие значи-

тельного увеличения размеров межклетников. При этом образуются полости и ходы, выстланные секретирующими эпителиальными клетками. Схизогенные ходы характерны для аралиевых, астровых, миртовых, сельдерейных. У сосновых они представлены многочисленными *смоляными ходами*, расположенными в корнях и стволах деревьев, в иглице и шишках.

Во вместилищах накапливаются летучие терпены, вязкие бальзамы, камеди, слизи и другие вещества.

Идиобласты – это обособленные клетки, которые располагаются среди клеток других тканей. Они встречаются в коре и листьях растений. Идиобласты способны накапливать слизи, танины, соли. Эфиромасляные идиобласты характерны для представителей семейств Лавровые, Магнолиевые, Перечные и др. Из щавелевокислого кальция в идиобластах образуются одиночные кристаллы, кристаллический песок, друзы, рафиды, цистолиты. Оболочки идиобластов могут пропитываться суберином, изолируя ядовитое содержимое клетки от окружающих живых тканей растения.

Продукты, выделяемые растениями, широко используются в народном хозяйстве. Для пищевых целей используются эфиромасличные культуры: тмин, укроп, кориандр, анис. Замечательными вкусовыми качествами и высокой пищевой ценностью отличаются плоды папайи и цитрусовых. Нектар липы, акации, гречихи, вереска и других растений входит в кормовую базу пчеловодства.

Ароматические масла розы, лаванды, фиалки используются в парфюмерной промышленности. Ментол входит в состав многих лекарственных и профилактических средств. Латекс гевеи используется для производства натурального каучука.

Из живицы хвойных добывают канифоль, скипидар. Пихтовый бальзам является ценным сырьём для производства камфары, а также используется в художественных промыслах. Канадский бальзам используется в оптике и для изготовления постоянных препаратов. Большую ценность представляет янтарь – окаменевшая смола ископаемых хвойных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многообразие путей и направлений эволюции в различающихся условиях среды обитания привело к возникновению видового богатства современных высших растений. Их важным отличительным признаком является дифференциация органов на ткани. Происхождение тканей в онтогенезе, особенности их клеточного строения и местоположения в растительном организме, а также интенсивность выполняемых функций генетически детерминированы. Это свойство лежит в основе гистолого-анатомического метода филогенетической систематики и может быть использовано в генетике и семеноводческой практике для идентификации генотипов. Кроме того, особенности анатомического строения растений могут быть использованы в качестве критериев при проведении отборов на продуктивность и сопутствующих ей хозяйственно-полезных признаков. Развитие гистологических признаков модифицируется условиями произрастания растений. Это должны учитываться в практической агрономии при планировании агротехнических мероприятий по возделыванию культурных растений.

Литература

1. Бавтуто Г.А. Атлас по анатомии растений: Учеб пособие для вузов/ Г.А. Бавтуто, В.М. Еремин, М.П. Жигар. – Мн.: Ураджай, 2001. 146 с.: ил.
2. Васильев А.Е. Ботаника: Морфология и анатомия растений: Учеб. Пособие для студентов пед. ин-тов по биол. и хим. спец. / А.Е. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и др. – 2-е изд., перераб. – М.: Просвещение, 1988. – 480 с.: ил.
3. Жизнь растений: В 6-ти т. / Гл. ред. А.Л. Тахтаджян. Т. 5 (1). Цветковые растения / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1980. – 432 с.: ил.
4. Жуковский П.М. Ботаника. Изд. 5-е. / П.М. Жуковский. – М.: Колос, 1982. - 623 с.
5. Лазаревич С.В. Эволюция анатомического строения стебля пшеницы / С.В. Лазаревич. – Мн.: «Хата», 1999. – 296 с.: ил.
6. Полевой В.В. Физиология растений: Учебн. для биол. спец. вузов.- М.: Высш. шк., 1989. – 464 с.: ил.
7. Раздорский В.Ф. Анатомия растений/ В.Ф. Раздорский. – М.: Советская наука, 1949. – 524 с.
8. Суворов В.В. Ботаника с основами геоботаники / В.В. Суворов, И. Н. Воронова. – Л.: Колос, 1979. – 560 с.
9. Хржановский В. Г. Курс общей ботаники. Ч.1. 2-е изд., перераб. и доп./ В. Г. Хржановский. – М.: Высшая школа, 1982. – 384 с.
10. Шкуратова Н.В. Анатомия коры и система Salicaceae Mirb. / Н.В. Шкуратова // Весн. Брэсц. ун-та. – 2004. – № 1 (38). – С. 81 – 84.
11. Эсау К. Анатомия растений. Перевод с 2-го англ. издания. Под ред. и с предисловием проф. Л.В. Кудряшова / К. Эсау. – М.: Мир, 1969. – 564 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
1. ПОНЯТИЕ О ТКАНЯХ И ИХ КЛАССИФИКАЦИИ	3
2. ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ	6
3. ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ	8
3.1. Значение и разнообразие образовательных тканей	8
3.2. Апикальные меристемы	9
3.3. Интеркалярные меристемы	10
3.4. Латеральные меристемы	10
3.5. Раневые меристемы	11
3.6. Спорогенные ткани	11
4. ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ	12
4.1. Значение и разнообразие покровных тканей	12
4.2. Первичные покровные ткани. Эпидермис. Эпиблема. Веламен ..	13
4.3. Вторичный покровный комплекс перидерма	18
4.4. Корка	20
4.5. Семенная кожура	20
5. ОСНОВНЫЕ ТКАНИ	21
5.1. Значение и разнообразие основных тканей	21
5.2. Основная паренхима	22
5.3. Ассимиляционная паренхима	23
5.4. Запасающая паренхима	24
5.5. Водозапасающая паренхима	25
5.6. Воздухоносная паренхима	25
5.7. Ткани, связанные с гетеротрофным питанием растений	26
6. ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ	27
6.1. Значение и разнообразие проводящих тканей	27
6.2. Проводящие ткани восходящего тока	29
6.3. Проводящие ткани нисходящего тока	30
6.4. Проводящие пучки	32
6.5. Ткани, регулирующие радиальный транспорт веществ	35
6.6. Понятие о стеле и её эволюции	37
7. МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ	39
7.1. Значение и разнообразие механических тканей	39
7.2. Колленхима	40
7.3. Склеренхима	41
7.4. Склереиды	42
8. ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ	43
8.1. Выделительная система и её значение	43
8.2. Структуры внешней секреции	45
8.3. Структуры внутренней секреции	47
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	50
ЛИТЕРАТУРА	50

